



5º CONGRESO FORESTAL
ESPAÑOL

5º Congreso Forestal Español

Montes y sociedad: Saber qué hacer.

REF.: 5CFE01-011

Editores: S.E.C.F. - Junta de Castilla y León
Ávila, 21 a 25 de septiembre de 2009
ISBN: 978-84-936854-6-1
© Sociedad Española de Ciencias Forestales

Dinámica de especies en el ecotono de *Pinus sylvestris* L. y *Quercus pyrenaica* Willd. en el Sistema Central

LEDO ÁLVAREZ, A.¹, MONTES PITA, F.¹ BARBEITO SÁNCHEZ, I.² RUBIO SÁNCHEZ, A.¹ CAÑELLAS REY DE VIÑAS, I.²

¹ ETSI Montes, Universidad Politécnica de Madrid. Ciudad Universitaria s/n 28040 Madrid

² Dpto. Sistemas y Recursos Forestales, CIFOR-INIA, C^a de La Coruña km 7,5 28040 Madrid

Resumen

En los ecotonos la coexistencia de diferentes especies en equilibrio genera una variabilidad de hábitat que suele estar ligada a una alta biodiversidad.

Pero estas formaciones vegetales suelen encontrarse en los límites de su rango de distribución y son sensibles a pequeños cambios en las condiciones de regeneración y desarrollo, pudiendo las actuaciones selvícolas favorecer a una especie determinada dando lugar a la desaparición de la actual coexistencia entre especies.

Por ello es fundamental analizar la dinámica de las especies presentes y determinar la relación de la regeneración con factores determinantes en el proceso.

El trabajo se ha llevado a cabo en un rodal de pino silvestre (*Pinus sylvestris* L.) y rebollo (*Quercus pyrenaica* Willd.) en el monte Matas de Valsaín (Sierra de Guadarrama) entre los 1250 y los 1325 m de altitud. Se replantearon 52 parcelas circulares relascópicas de 25 m de radio máximo, donde se midió el diámetro normal y altura de los pies. En una subparcela de 16 m², localizada en el centro de cada parcela arbolada, se midió el regenerado, cobertura del suelo, la radiación y se tomó una muestra de suelo. Se determina la edad de los pies medidos a partir de modelos de crecimiento desarrollados para pino silvestre y rebollo en la Sierra de Guadarrama y se diseña un índice basado en momentos de segundo orden de la distribución de edades para estudiar la dinámica de sucesión entre las dos especies. Con técnicas geoestadísticas se desarrolló un modelo espacial relacionando este proceso con variables microclimáticas y ambientales.

Este estudio muestra cómo el diferente temperamento y estrategias de regeneración de estas dos especies han permitido la coexistencia del pino silvestre y rebollo en esta zona, y cómo las actuales condiciones y la silvicultura aplicada tienden a favorecer la expansión del rebollo.

Palabras clave

Ecotono, dinámica de especies, *Pinus sylvestris*, *Quercus pyrenaica*, regeneración natural, funciones del segundo momento.

1. Introducción

Uno de los efectos del cambio global en los ecosistemas forestales es la pérdida de biodiversidad, por lo que su conservación se ha convertido en uno de los objetivos principales de la gestión forestal sostenible. Los ecotonos son áreas fundamentales para la conservación de la biodiversidad, por la riqueza de especies que en ellos habitan y la complejidad estructural originada por la confluencia de diferentes comunidades (LESICA y ALLENDORF, 1995). Sin embargo, las formaciones vegetales suelen encontrarse en estas zonas en los límites de su rango de distribución y son sensibles a pequeños cambios en las

condiciones de regeneración y desarrollo, pudiendo las actuaciones selvícolas favorecer a una especie determinada, dando lugar a que desaparezca la actual coexistencia entre especies. En estas zonas el conocimiento de la dinámica de las masas es imprescindible para proponer la silvicultura más adecuada.

Recientemente se han ido incorporando al estudio de la estructura forestal herramientas de análisis espacial basadas en la función $K(d)$ de Ripley (RIPLEY, 1987) que permiten analizar la interacción entre especies en masas mixtas a partir de cómo se encuentran los individuos de las diferentes especies distribuidos en el espacio (MOEUR, 1997). El análisis del patrón en mosaico que forman las especies puede proporcionar una valiosa información acerca de los factores que determinan el proceso de regeneración de cada una de ellas y las interacciones ecológicas entre especies durante el desarrollo en estos ecotonos. Del mismo modo que las funciones del momento de segundo orden permiten describir la interacción espacial entre especies, estas técnicas podrían aplicarse para analizar la distribución de edades (o de otra variable que se encuentre relacionada con la edad) de diferentes especies en masas mixtas, constituyendo una herramienta útil para caracterizar la interacción entre especies en el tiempo.

En este trabajo se utiliza un indicador desarrollado a partir de la función K_{12} de Lotwick y Silverman (LOTWICK y SILVERMAN 1982) que permite identificar la atracción o repulsión espacial entre dos especies, una función del momento de segundo orden que permite caracterizar la dinámica temporal de dos especies en parcelas de inventario forestal. Esta dinámica temporal depende de las diferentes estrategias de regeneración y desarrollo de las especies, de los procesos de mortalidad y de la heterogeneidad de las condiciones micro-ambientales, factores que se reflejan en la continuidad espacial de las poblaciones de las diferentes especies (LEGENDRE, 1993). Las técnicas geoestadísticas permiten identificar el alcance de autocorrelación de las diferentes variables que definen los procesos de establecimiento y desarrollo de la masa forestal y los factores ecológicos y ambientales implicados en dichos procesos.

Este estudio se ha llevado a cabo en ecotono entre las masas de *Pinus sylvestris* L. y *Quercus pyrenaica* Willd en el Sistema Central. El origen natural de los pinares de pino silvestre del Sistema Central ha sido objeto de controversia (RIVAS-MARTÍNEZ, 1963; MARTÍNEZ, 1999). La corología de las especies en la Península Ibérica se encuadra en la alternancia de periodos glaciares, en los que predominan las especies continentales como el pino silvestre, con periodos más cálidos, en los que se ven favorecida las especies más atlánticas en las zonas más húmedas y la flora mediterránea en las zonas más secas (COSTA *et al.*, 1999). Los estudios históricos y palinológicos indican que los bosques de pino silvestre en el último período glacial formaban una banda en el Sistema Central, sin embargo, desde ese momento ha ido disminuyendo el área de ocupación de estos pinares, primero debido a cambios en el clima y luego por el impacto de la actividad humana (MARTINEZ, 1999), aunque esta tendencia se ha invertido en la actualidad a causa de la gestión ordenada de las masas existentes y el impulso que se ha dado a la repoblación forestal.

2. Objetivos

En el presente trabajo se analiza el comportamiento de las dos principales especies presentes en el ecotono pinar-rebollar en el área del monte de Valsaín, identificando el avance o retroceso de las especies, relacionando ese proceso con causas ambientales e influencia

humana: qué factores ambientales están determinando la aparición de pies de una u otra especie y cómo el tipo de selvicultura pasada y actual puede influir en la dinámica de las especies.

3. Metodología

3.1 Área de estudio

El estudio se ha llevado a cabo en el ecotono entre las masas de *Pinus sylvestris* y *Quercus pyrenaica* en el monte Matas de Valsaín, situado en la vertiente norte de la Sierra de Guadarrama. La altitud oscila entre los 1250 y los 1400 m, la precipitación media anual es de unos 1190 mm. La roca madre está compuesta principalmente por granito y gneises de origen cámbrico y precámbrico. Sobre estas rocas se han desarrollado suelos pardos (GANDULLO, 1976).

En el cantón F-5, de 52 ha de superficie, se estableció una red de 52 parcelas de muestreo en una malla de 100 × 100 m. En cada una de las parcelas se midió la altura, diámetro y diámetro de copa de todos los pies de más de 7,5 cm de diámetro normal en un círculo de 10 m de radio, midiéndose además los pies de más de 22,5 cm de diámetro normal hasta una distancia al centro de la parcela de 15 m y aquellos que superan los 32,5 cm de diámetro normal hasta una distancia de 25 m. En el centro de cada parcela se replanteó una subparcela de 16 m² en la que contaron todas las plantas de *Pinus sylvestris* y *Quercus pyrenaica* cuya altura era menor de 1,30 m, y se tomaron una muestra de suelo y una foto hemisférica para estimar la radiación bajo el dosel de copas.

3.2 Dinámica de especies

Se estudió la interacción entre individuos de *Pinus sylvestris* y *Quercus pyrenaica* con altura mayor de 1,30 m, y los patrones de aparición de regenerado de pino. Para caracterizar la dinámica entre estas dos especies en este ecotono, se utilizó un nuevo método propuesto por LEDO *et al.* (2008) basado en funciones que operan con momentos de segundo orden (RIPLEY, 1981). Para completar la información que proporciona este índice RE (índice que analiza la sustitución de una especie o grupo de especies por otra especie o grupo de especies), se estudió también la densidad de brinzales de pino silvestre en las subparcelas.

El índice RE se diseñó originalmente para el análisis de la distribución en diámetros, aunque la aplicación del índice se puede hacer de manera más exacta utilizando la información de la edad en aquellos casos en los que por existir modelos de crecimiento se puede conocer la edad de los pies, sin necesidad de asumir proporcionalidad entre el diámetro y la edad del árbol. Para calcular las edades se utilizaron los modelos de crecimiento de DIÉGUEZ- ARANDA *et al.* (2005) para el caso del pino silvestre y de ADAME *et al.* (2006) para el rebollo.

El índice de recambio o sustitución RE sintetiza la información obtenida a partir de la función $r(\Delta)$, función basada en la distribución de diferencias en edad entre pares de árboles, considerando si pertenecen a la misma especie o si son de especies diferentes. Este método es capaz de detectar el cambio de una a otra especie en cada intervalo de diferencia de edad, mostrando así el cambio de composición de especies en la masa. Su expresión es la siguiente:

$$r(\Delta) = \frac{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n f(i, j) I_{ij}(\Delta - \delta, \Delta + \delta)}{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n I_{ij}(\Delta - \delta, \Delta + \delta)}$$

donde $f(i, j)$ vale 1 si el árbol de menor edad de la pareja de árboles que se están evaluando es de la especie *Quercus pyrenaica*, y 0 en caso contrario. La función $I_{ij}(\Delta - \delta, \Delta + \delta)$ toma el valor 1 cuando la diferencia de edades entre los pares de árboles que se están evaluando está dentro del intervalo $(\Delta - \delta, \Delta + \delta)$ ó 0 si no están en este intervalo.

Para adaptar el índice a las parcelas relascópicas utilizadas en el inventario se substituyó $f(i, j)$ por un factor de expansión inversamente proporcional a la superficie de la parcela de inclusión que corresponde al diámetro de cada árbol.

A partir del valor de la función en cada parcela, el índice de recambio se calculó ponderando el valor de la función por la diferencia Δ entre edades:

$$RE = \sum_{i=1}^t \Delta_i r(\Delta_i)$$

donde t es el mayor intervalo de diferencia de edades en la parcela.

Valores cercanos a uno en este índice muestran que se está produciendo un cambio en la composición del rodal, predominando el pino silvestre en las edades más altas y los pies de rebollo en las clases de edad más bajas. Valores cercanos a cero implican que no aparece el rebollo en las clases de edad más bajas. Ambas funciones se van a valorar con intervalos Δ igual a 5 años.

3.3. Modelo espacial multivariante

Se estudió la influencia de variables ambientales sobre el valor del índice, seleccionando las variables que muestran correlación significativa mediante un análisis multivariante. Las variables ecológicas influyentes en este proceso de cambio de especies se incluyeron en un modelo de krigeado universal, que permite determinar la continuidad espacial del fenómeno y explicar el efecto de las variables en el proceso de cambio en la composición específica del rodal y predecir el valor que el índice toma en las zonas no muestreadas del rodal.

Para el análisis del regenerado de pino silvestre se analizó la relación de la densidad de plantas de altura menor de 1,30 m con los factores ambientales y de masa, y con las variables más influyentes se construyó el modelo para el krigeado universal. Con eso se pudo comprobar si la aparición del regenerado de pino presenta correlación espacial y qué factores afectan a la presencia de brinzales.

Para el krigeado universal, se asume la existencia de un modelo lineal que relaciona la variable a predecir $Z(s)$ (en el primer caso el valor del índice RE y en el segundo, la cantidad de brinzales de pino) con las variables explicativas:

$$Z(s) = \sum_{j=1}^{p+1} f_{j-1}(s) \cdot \beta_{j-1} + \delta(s)$$

donde las funciones f_{j-1} representan las variables auxiliares, β_{j-1} son los coeficientes de cada una de las variables auxiliares y $\delta(s)$ corresponde a la parte espacial explicada en el semivariograma.

Los parámetros del semivariograma y los coeficientes β utilizados en la regresión del krigado universal fueron estimados por el método de máxima verosimilitud restringida (*Restricted Maximum Likelihood, REML*) propuesto por KITANIDIS y VOROMIS (1983) porque los estimadores obtenidos por este método son menos sesgados que por los obtenidos por otros métodos, como la máxima verosimilitud (CREESIE, 1993). Este método asume que el vector $\mathbf{Z}=\{Z(s_1), \dots, Z(s_n)\}$ (siendo n el número de parcelas de muestreo) es una función de distribución gaussiana $\text{Gau}(\mathbf{X}\beta, \Sigma(\theta))$, donde \mathbf{X} es la matriz $(p + 1) \times n$ de las variables auxiliares $f_{j-1}(s)$ y β (θ) depende de los parámetros del semivariograma θ . En el método de la máxima verosimilitud restringida se minimiza la función log-maximoverosimil para el ajuste del semivariograma. Se realizó una transformación ortogonal AZ del vector de las variables auxiliares \mathbf{X} , para conseguir así que la media de la función de distribución $\beta\mathbf{X}$ fuera cero. Si $AA' = I$ y $A'A = I - X(X'X)^{-1}X'$ entonces la función soporte es la siguiente (HARVILLE, 1977):

$$L(\theta) = \frac{(n - q)}{2} \log(2\pi) - \frac{1}{2} \log(\mathbf{X}'\mathbf{X}) + \frac{1}{2} \log|\Sigma(\theta)| + \\ + \frac{1}{2} \log|\mathbf{X}'\Sigma(\theta)^{-1}\mathbf{X}| + \frac{1}{2} (\mathbf{Z}' - \mathbf{X}\beta)\Sigma(\theta)^{-1}(\mathbf{Z}' - \mathbf{X}\beta)$$

donde q es el rango de \mathbf{X} y $\hat{\beta}$ viene dado por : $\hat{\beta} = (\mathbf{X}'\Sigma(\hat{\theta})^{-1}\mathbf{X})^{-1}\mathbf{X}'\Sigma(\hat{\theta})^{-1}\mathbf{Z}$

La predicción espacial mediante krigado universal de las variables de los índices en cada punto s_0 del monte, en función de los puntos inventariados conocidos s_i , viene dada por:

$$p(Z, s_0) = \sum_{i=1}^n \lambda_i \cdot Z(s_i) \\ \sum_{i=1}^n \lambda_i \cdot f_{j-1}(s_i) = f_{j-1}(s_0) \quad j = 1, \dots, p + 1$$

Los mapas de predicción mediante krigado universal del índice RE y de la densidad de regenerado de pino silvestre se compararon entre sí, analizando el paralelismo o disociación entre los factores determinantes en ambos fenómenos.

4. Resultados

En la mayor parte del rodal estudiado aparecen valores altos del índice RE. En estas zonas se está produciendo un cambio en composición específica de la masa, consistente en un aumento en la proporción de rebollo. Este fenómeno presenta una correlación negativa con la altitud y la concavidad del terreno y correlación positiva con la orientación norte (Tabla 1). El índice tiene un alcance de correlación de 854 m, y el modelo espacial explica aproximadamente el 80 % de la variabilidad (Figura 1). El mapa resultante de la predicción mediante krigado universal se ve en la Figura 2.

Para el regenerado, los factores mejor correlacionados fueron la altitud y la orientación norte, ambas con correlación positiva. El modelo muestra un alcance de correlación espacial de 352 m (Tabla 1), bastante menor al que tenía el índice RE de recambio, lo que indica que es un fenómeno ligado a procesos que tienen lugar a escala más local. El mapa de predicción de la densidad de brinzales de pino se ve en la Figura 2.

Tabla 1. Parámetros del variograma y coeficientes del modelo del kriging universal

Modelo	Parámetros del variograma			Coeficientes variables explicativas			
	pepita	meseta	alcance	β_0	β_{altura}	β_{norte}	β_{concav}
Índice RE	0,0533	0,1339	854,16	9,997	-0,0071	0,5051	-10,512
Reg. pino	1,8051	4,4134	352,89	-35,814	0,0274	6,0225	*

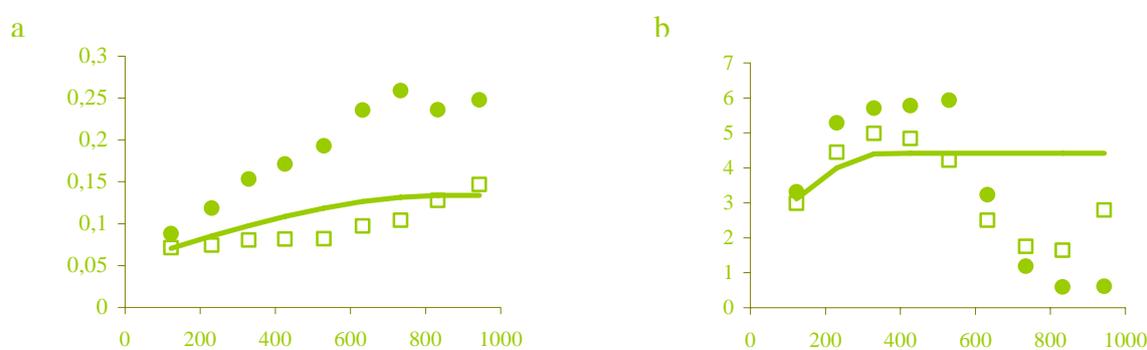


Figura 1. Resultados del variograma empírico de la variable (puntos), el variograma de los residuos δ (cuadrados) y el variograma esférico teórico ajustado (líneas) para el índice RE (a) y la abundancia de brinzales de pino (b)

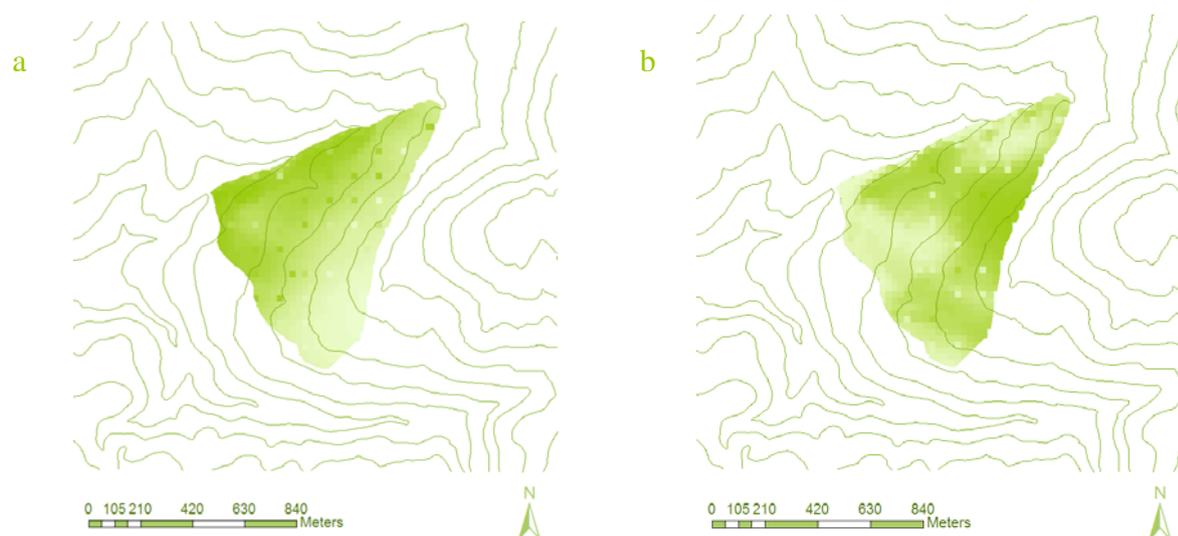


Figura 2. Predicción del valor del índice RE (a) y número de plántulas de pino (b). Los tonos más oscuros corresponden a valores del índice de recambio cercanos a uno (a) y a densidades altas de regeneración de pino (b)

Tanto el índice RE como la presencia de plántulas de pino están claramente relacionados con la altitud, indicando que en los últimos años se está produciendo un movimiento ascendente del límite inferior del pinar.

Los valores más altos del índice RE y la mayor densidad de regenerado de pino están asociados a las vaguadas. El mayor valor del índice RE en las vaguadas indica que estas zonas son las más adecuadas para el rebollo (Figura 2a). Pero como se aprecia en la Figura 2b, el pino también regenera mejor en las zonas de vaguada, aunque la fuerte correlación espacial indica que hay otros factores implicados en el proceso que operan a escalas de unos 300-400 m.

No se ha encontrado correlación espacial en la densidad de regenerado de rebollo (resultados no mostrados), probablemente debido a que el proceso de regeneración del rebollo genera una estructura espacial a escalas menores que la distancia entre parcelas de muestreo.

5. Discusión

Cuando coexisten dos especies, de las cuales una presenta una estrategia reproductiva basada en la dispersión de semillas (en este caso podría ser el *Pinus sylvestris*) y la otra se caracteriza por una mayor tolerancia a la competencia (característica que *a priori* podría atribuírsele al *Quercus pyrenaica*), se puede alcanzar un equilibrio dinámico formado por bosquetes de ambas especies (SKELLAM, 1951; PACALA Y LEVIN, 1997; MURRELL Y LAW, 2003). La estructura en mosaico puede indicar, por lo tanto, la coexistencia de las especies en equilibrio a medio plazo. El alcance de autocorrelación espacial hasta unos 400 m en la distribución de la regeneración de *Pinus sylvestris* parece indicar que la regeneración se produce en zonas aisladas bajo unas condiciones muy específicas, probablemente relacionadas con la estructura de la masa y los procesos de dispersión y establecimiento, mientras que el proceso de sustitución del pinar por rebollar tiene una continuidad espacial mucho mayor, que podría indicar un avance del rebollo a una escala mayor que el área de estudio. Este avance, que también se ha detectado en otros trabajos llevados a cabo en áreas de ecotono del Sistema Central (MONTES *et al.* 2006), podría deberse a las consecuencias de un posible calentamiento global.

El mayor valor del índice RE en las vaguadas indica que estas zonas son las más adecuadas para el desarrollo del rebollo y en ellas se regenera con gran profusión (RUIZ DEL CASTILLO, 1993). En estas zonas entra en competencia con el pino, que también regenera mejor en zonas frescas (ROJO y MONTERO, 1996). De hecho, la densidad del regenerado de pino muestra una correlación negativa con el nivel de radiación estimado mediante el GSF (resultados no mostrados). Por el contrario, el valor del GSF muestra una correlación positiva con el índice RE. El nivel de radiación que llega al suelo depende de la estructura y composición de la masa, que se puede modificar a través de las diferentes técnicas selvícolas empleadas.

6. Conclusiones

En un proceso de cambio global es necesario contar con herramientas que nos permitan analizar los cambios que se están produciendo en los ecosistemas forestales, sobre todo en las zonas más sensibles como los límites de distribución de las poblaciones. Las técnicas de análisis basadas en funciones del segundo momento mostradas en este trabajo

permiten detectar de forma temprana cambios en la composición específica y en la dinámica que de otra manera es más difícil analizar. Estas técnicas se pueden aplicar con datos de inventario a escala monte y son fáciles de interpretar.

Gracias a estas técnicas se ha comprobado la existencia de una dinámica en el momento actual entre el pinar y rebollar, donde la línea de ecotono asciende en altitud, fenómeno en el que también están implicadas la orientación, la fisiografía y la propia estrategia de regeneración de ambas especies.

7. Agradecimientos

Este estudio ha sido parcialmente financiado mediante los proyectos AGL2007-65795-C02-02 y AGL2004-01941 y una beca de Formación de Personal Investigador de la Universidad Politécnica de Madrid.

8. Bibliografía

ADAME, P.; CAÑELLAS, I.; ROIG, S.; DEL RÍO, M. 2004. Modelling dominant height growth and site index curves for rebollo oak (*Quercus Pyrenaica* Willd.) Ann. For. Sci. 63 929-940.

COSTA, M.; MORLA, C.; SAINZ, H. 1997. Los bosques ibéricos. Una interpretación geobotánica. Editorial Planeta. Madrid.

CRESSIE, N. A. C. 1993. Statistics for Spatial Data. Wiley. 900pp.

DIÉGUEZ-ARANDA, U.; ÁLVAREZ GONZÁLEZ, J. G.; BARRIO ANTA, M.; ROJO ALBORECA, A. 2005. Site quality equations for *Pinus sylvestris* L. plantations in Galicia (northwestern Spain). Ann. For. Sci. 62 143–152.

GANDULLO, J. M. 1976. Contribución al estudio ecológico de la Sierra de Guadarrama. delimitación de la zona y reseña geológica de la misma. Anales del INIA. Recursos Naturales, 2, 23-36.

HARVILLE, D. 1977. Maximum likelihood approaches to variance components estimation and related problems. J. Amer. Statist. Assoc. 72. 320–340.

KITANIDIS, P. A.; VOMORIS, E. G. 1983. A geostatistical approach to the inverse problem in ground water modelling (steady state) and one dimensional simulations. Water resources Research, 19. 677-690.

LEDO, A.; MONTES, F.; CONDÉS, S.; 2008. Response to disturbances in a mountane cloud forest: decrease in biodiversity and change in functional characteristics. Comunicación en el congreso IUFRO: Biodiversity and forest ecosystems. Kamloops, BC. Canada.

LESICA, P.; ALLENDORF, F. W. 1995. When are peripheral populations valuable for conservation? Conservation Biology, 9 (4), 753-760.

- LEGENDRE, P. 1993. Spatial Autocorrelation: Trouble or New Paradigm? *Ecology*. 34. 1659-1673.
- LOTWICK, H. W.; SILVERMAN, B. W. 1982. Methods for analysing spatial processes of several types of points. *J. R. Stat. Soc B44*. 403-413.
- MARTÍNEZ, F. 1999. Los bosques de *Pinus sylvestris* L. del Sistema Central español. Distribución, historia, composición florística y tipología. Tesis doctoral. Departamento de Biología Vegetal, Universidad Complutense de Madrid. Madrid.
- MOEUR, M. 1997. Spatial models of competition and gap dynamics in old-growth *Tsuga heterophylla*/thuja *plicata* forest. *Forest Ecology and Management*. 94. 175-186.
- MONTES, F.; RUBIO, A. 2006. Estudio del patrón espacial en el ecotono entre las poblaciones de *Quercus pyrenaica* Willd. y *Pinus sylvestris* L. en la Sierra de Guadarrama. Resumos do 2º Congresso Ibérico de Ecología. Lisboa.
- MURRELL, D. J.; LAW, R. 2003. Heteromyopia and the spatial coexistence of similar competitors. *Ecology Letters* 6, 48-59.
- PACALA, S. W.; LEVIN, S. A. 1997. Biologically generated spatial pattern and the coexistence of competing species. 204-232. En: D. Tilman and P. Kareiva (editores). *Spatial Ecology: The Role of Space in Population Dynamics and Interspecific Interactions*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- RIPLEY, B. D.; 1981. *Spatial Statistics*. Wiley-Interscience. New Jersey. 252pp.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S. 1963. Estudio de la vegetación y flora de las Sierras de Guadarrama y Gredos. *Anal. Inst. Bot. Cavanilles*. 21(1). 1-325.
- ROJO, A.; MONTERO, G. 1996. El pino silvestre en la Sierra de Guadarrama. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Madrid. 293pp.
- RUIZ DEL CASTILLO, J. 1976. Contribución al estudio ecológico de la Sierra de Guadarrama. IV. La vegetación, aspectos generales. *Anales Inst. Nac. Invest. Agrar*. 2:75-94.
- SKELLAM, J.G. 1951. Random dispersal in theoretical populations. *Biometrika*, 38, 196-218.

