



Universitat de Lleida

Factors determinants de l'acumulació de carboni edàfic als prats de muntanya del Pirineu

Jordi Garcia i Pausas

ADVERTIMENT. La consulta d'aquesta tesi queda condicionada a l'acceptació de les següents condicions d'ús: La difusió d'aquesta tesi per mitjà del servei TDX (www.tesisenxarxa.net) ha estat autoritzada pels titulars dels drets de propietat intel·lectual únicament per a usos privats emmarcats en activitats d'investigació i docència. No s'autoritza la seva reproducció amb finalitats de lucre ni la seva difusió i posada a disposició des d'un lloc aliè al servei TDX. No s'autoritza la presentació del seu contingut en una finestra o marc aliè a TDX (framing). Aquesta reserva de drets afecta tant al resum de presentació de la tesi com als seus continguts. En la utilització o cita de parts de la tesi és obligat indicar el nom de la persona autora.

ADVERTENCIA. La consulta de esta tesis queda condicionada a la aceptación de las siguientes condiciones de uso: La difusión de esta tesis por medio del servicio TDR (www.tesisenred.net) ha sido autorizada por los titulares de los derechos de propiedad intelectual únicamente para usos privados enmarcados en actividades de investigación y docencia. No se autoriza su reproducción con finalidades de lucro ni su difusión y puesta a disposición desde un sitio ajeno al servicio TDR. No se autoriza la presentación de su contenido en una ventana o marco ajeno a TDR (framing). Esta reserva de derechos afecta tanto al resumen de presentación de la tesis como a sus contenidos. En la utilización o cita de partes de la tesis es obligado indicar el nombre de la persona autora.

WARNING. On having consulted this thesis you're accepting the following use conditions: Spreading this thesis by the TDX (www.tesisenxarxa.net) service has been authorized by the titular of the intellectual property rights only for private uses placed in investigation and teaching activities. Reproduction with lucrative aims is not authorized neither its spreading and availability from a site foreign to the TDX service. Introducing its content in a window or frame foreign to the TDX service is not authorized (framing). This rights affect to the presentation summary of the thesis as well as to its contents. In the using or citation of parts of the thesis it's obliged to indicate the name of the author.

Factors determinants de l'acumulació de carboni edàfic als prats de muntanya del Pirineu

Memòria presentada per **Jordi Garcia i Pausas** per optar al grau de Doctor per la
Universitat de Lleida

Directors de la tesi:

Dra. Maria Teresa Sebastià

Centre Tecnològic Forestal de Catalunya
i Dept. d'Hortofructicultura, Botànica i
Jardineria, Universitat de Lleida

Dr. Joan Romanyà

Dept. de Productes Naturals, Biologia
Vegetal i Edafologia, Universitat de
Barcelona

Solsona, novembre de 2010

Als amics, amb qui sovint he passejat
pel Pirineu; gairebé sempre sota
l'atenta mirada d'una clariana...

Agraïments

Han passat uns quants anys i es clar, pel meu costat han passat un nombre no gens menyspreable de persones que poc o molt, directa o indirectament, han col·laborat a que qui llegeix aquestes ratlles pugui tenir aquesta tesi entre les mans o a la pantalla. La bona feina que han fet i el bon ambient que han sabut crear al meu voltant han estat determinants per poder veure la tesi finalitzada.

La Maria Teresa Sebastià i en Joan Romanyà han estat els meus directors de tesi. Ella, en el seu moment, va decidir confiar en mi per dur a terme les tasques que recullen aquestes pàgines, segurament sense imaginar-se el temps i les dosis de paciència que necessitaria abans de veure la tesi finalitzada. La seva insistència per tirar les coses endavant sense llençar mai la tovallola no és fàcil de trobar. Amb ell, en Joan, vaig tenir el primer contacte amb la recerca i va fer que el cuquet que ja tenia a dins per continuar s'anés fent gran. Durant el temps de doctorand, ha estat a la vora sempre que ha calgut, dedicant-me el temps necessari i donant-me l'empenta que sovint he necessitat. La seva confiança m'ha animat i m'ha ajudat a tirar endavant.

En Pere Casals ha estat present en gairebé totes les etapes de la confecció d'aquesta tesi. La paciència que ha tingut amb mi durant tot aquest temps és més que notable. La seva confiança i proximitat han estat d'allò més importants i les incomputables converses al passadís (o al bar) sovint han sigut fonamentals.

Els dos primers articles d'aquesta tesi han estat en bona part possibles gràcies a en Lluís Camarero. Voltar tot l'estiu pels Pirineus, amb ell i amb la Carme Huguet, encara que sigui carretejant a l'esquena un pic i alguns quilos de terra, és per a mi gairebé unes vacances. Lluís, gràcies per donar-me la possibilitat de barallar-me amb les dades; i quan vulguis hi tornem!

Al Pere Rovira he tingut la sort de tenir-lo a la vora en els últims temps. Les seves ensenyances al laboratori han estat del tot escaients sobretot per a la realització del darrer capítol de la tesi. El *Canonge de la Seu* també ha contribuït significativament al meu benestar mental.

He d'agrair també a en Eric Paterson el seu acolliment al Macaulay Institute. Vull agrair-li la seva bona predisposició per treballar amb mi des del primer moment. L'Allan Sim, el tipus de persona que tot laboratori hauria de procurar tenir, em va facilitar molt la feina i la meva incorporació al Macaulay.

El Centre Tecnològic Forestal de Catalunya és la institució que m'ha acollit durant tot aquest temps. Gràcies als companys i al seu personal en general pel bon ambient que es respira. Gràcies sobretot a aquells que han estat al meu costat al camp o al laboratori, i a

tots aquells amb qui he compartit el despatx, que en són molts. Vull destacar-hi la Sara Vallecillo amb qui durant força temps vaig tenir el plaer de compartir la feina i l'amistat.

Durant algun temps també vaig treballar per la Fundació CEAM, cosa que em va permetre encetar aquesta tesi. Així doncs, gràcies també a la M^a José Sanz i al seu grup.

L'AGAUR ha finançat la meua estança al Macaulay Institute d'Aberdeen, cosa que m'ha permès tenir una bona experiència a Escòcia i alhora ha propiciat el tercer article de la tesi.

Gairebé per acabar, vull destacar que hi ha diverses persones que, hagin contribuït o no directament en els treballs que aquí es recullen, crec que han estat imprescindibles per tal de tirar endavant amb la tesi. Em refereixo als amics, a qui dedico aquestes pàgines, a qui m'he anat trobant pels Racons i amb qui he fet excursions i viatges, m'he banyat en aigües fredes, he compartit incomptables àpats o he passejat pel bosc a la recerca de la clapa de ceps perduda. Tot això ha estat imprescindible per intentar continuar tocant de peus a terra.

I finalment, es clar, esmentar la família, pares i germans, que prop o lluny saps que sempre hi són i que pots comptar amb ells.

Continguts

Resums	3
1. INTRODUCCIÓ	7
-Les pastures de muntanya com a embornals de carboni edàfic	7
-El clima de muntanya i la dinàmica del carboni	8
-Mineralització i estabilització de la matèria orgànica. El paper de la fondària	10
-L'abandonament de les pastures: conseqüències per al carboni edàfic	13
2. OBJECTIUS	17
3. ARTICLES	19
<i>I. Soil organic carbon storage in mountain grasslands of the Pyrenees: effects of climate and topography</i>	19
<i>II. Factors regulating carbon mineralization in the surface and subsurface soils of Pyrenean mountain grasslands</i>	33
<i>III. Microbial community composition is a determinant of soil organic matter mineralisation in the presence of labile carbon</i>	43
<i>IV. Seasonal patterns of belowground biomass and productivity in mountain grasslands in the Pyrenees</i>	65
<i>V. Root decomposition and root-C and -N allocation among particle size fractions of mountain grassland soils</i>	81
4. DISCUSSIÓ	101
-Contingut de carboni de les pastures de muntanya del Pirineu	101
-Distribució del carboni edàfic en el paisatge	101
-Factors que regulen la mineralització de la matèria orgànica	103
-Efecte de l'abandó de les pastures de muntanya	107
5. CONCLUSIONS	111
6. REFERÈNCIES	113

Resum

La matèria orgànica del sòl juga un paper essencial en el cicle global del carboni, allotjant bona part del C que contenen els ecosistemes terrestres. En àrees de muntanya, l'alta variabilitat climàtica associada a la complexitat topogràfica fa que els balanços de C siguin difícils de predir. L'objectiu d'aquesta tesi és en primer lloc estimar el contingut de C dels prats de muntanya del Pirineu i determinar els factors climàtics que determinen la seva distribució al paisatge. En segon lloc analitzar els factors que regulen processos específics que són claus en el cicle del C d'aquests ecosistemes.

Mitjançant un mostreig extensiu de perfils edàfics en prats subalpins i alpins del Pirineu, s'estimà que el contingut de C dels prats de muntanya varia entre els 5,9 i els 29,9 kg C m⁻². Aquests continguts tendeixen a reduir-se amb l'altitud, però mentre a les zones més baixes els sòls acumulen més C als vessants obacs, a les parts més altes és als solells on es tendeix a acumular més C. Això suggereix que l'acumulació de C al sòl està més relacionada amb les condicions que afavoreixen la producció que no pas amb les que n'afavoreixen la mineralització.

La incubació al laboratori de les mostres de sòl dels perfils anteriors ens permeten determinar els factors de tipus edàfic que són determinants en la mineralització de la matèria orgànica als sòls superficials i subsuperficials. Els resultats mostren que mentre als horitzons superficials la mineralització de la matèria orgànica es relaciona clarament amb la disponibilitat de C, en els sòls subsuperficials tot i que la proporció de C actiu és similar, la disponibilitat de N pren més rellevància. Per tal d'analitzar el component biòtic com a regulador de la mineralització de la matèria orgànica també es van incubar mostres de sòl al laboratori en les quals es van alterar les comunitats microbianes. L'addició d'una font de C làbil (glucosa) enriquida amb ¹³C permeté distingir el C respirat derivat de la matèria orgànica i de la glucosa. Els resultats indiquen que una font de C làbil estimula la mineralització de C (efecte *priming*) però la magnitud d'aquest estímul depèn en gran mesura de l'estructura de les comunitats microbianes.

Als prats, el C orgànic edàfic prové majoritàriament de les arrels. Per això es va estimar la producció d'arrels, la descomposició d'arrels estàndard i la incorporació del C provinent d'aquestes arrels a les fraccions protegides del sòl en prats subalpins. Els resultats ens mostren que anualment es produeixen uns 400-500 g m⁻² d'arrels en els primers 15 cm de sòl, cosa que suposa al voltant de 200 g C m⁻², amb una marcada estacionalitat i amb una productivitat relativa a la biomassa que és superior a l'horitzó subsuperficial. D'altra banda, les taxes de descomposició són relativament baixes i no es redueixen amb la fondària, segurament per les millors condicions ambientals al sòl subsuperficial. La incubació al camp d'arrels enriquides amb isòtops estables permeté detectar que durant el primer any entre un 3.5 i un 7% del C incubat es va incorporar a la fracció protegida (associada a llims i argiles). Aquesta matèria orgànica de les arrels incorporada a la fracció protegida era làbil i rica en N.

Atesa la progressiva reducció de la pressió de pastura en extenses àrees de muntanya, es simulà un abandonament de pastura per detectar possibles canvis a curt termini en la producció i descomposició d'arrels. Els resultats indiquen un lleuger increment de la producció durant l'estiu en els prats no pasturats i no es detectà cap efecte en la descomposició de les arrels.

Abstract

Soil organic matter plays a key role in the global carbon cycle, storing most of the carbon contained in the terrestrial ecosystems. In mountain areas, the high spatial variability of climate conditions makes C balances difficult to predict. The main aim of this thesis is first to estimate soil C stocks and the environmental factors that determine C accumulation in the soils of the Pyrenean mountain grasslands. Secondly, we aim to analyse the factors that regulates some specific processes of the C cycle in these ecosystems.

An extensive sampling in subalpine and alpine grasslands along the Pyrenees revealed that mountain grasslands store between 5.9 and 29.9 kg C m⁻². Carbon stocks generally reduced with altitude, but while in the highest altitudes soils accumulated more C in the south-facing slopes, at the subalpine areas was at the north-facing slopes where soil stored more C. This suggests that soil organic C accumulation is enhanced at the sites with the most suitable conditions for plant productivity rather than at the sites with expected low mineralization rates.

The laboratory incubation of soil samples coming from these soil profiles allowed determining the soil factors that regulates organic matter mineralisation in surface and subsurface soils. The results indicated that while C availability was the main factor explaining C mineralisation in surface soils, in the subsoil N availability became the most important factor. The role biotic factor in regulating organic matter mineralisation was assessed by incubating soil samples in the laboratory in which microbial community structure was altered. The addition of a labile C substrate (glucose) enriched with ¹³C allowed to partition the respired C among soil organic matter derived C and glucose-derived C. The results indicated that the addition of a labile C source promotes the C mineralisation through the priming effect, but the magnitude of priming is depends on the structure of microbial communities.

Most of organic C in grassland soils derives from root tissues. Hence we estimated belowground production, decomposition rates of standard roots and root-derived C incorporation into the protected pool (associated to silt and clay fractions) in subalpine grasslands. The results showed that these grasslands produce about 400-500 g m⁻² y⁻¹ of roots at the top 15 cm, meaning about 200 g C m⁻² y⁻¹. This production showed a great seasonality and with higher relative productivity rates in the subsoil than in the top 5 cm. Root decomposition rates quite low and did not decreased with depth, probably because of better microclimate conditions in the subsurface soil. The field incubation of roots enriched with stable isotopes allowed us to detect that between 3.5% and 7% of the incubated C had been incorporated into the protected fraction (associated to silt and clay) during the first year. The root-derived organic matter incorporated into the protected pool was labile and N-enriched.

Given the reduction of stocking rates in extensive pastures in mountain areas, we simulated the pasture abandonment to detect short term changes in root production and decomposition. The results indicated a discrete increase of root production in summer in the non-grazed grasslands and no-effects were detected in root decomposition rates.

Resumen

La materia orgánica del suelo juega un papel esencial en el ciclo del carbono, albergando la mayor parte del C que contienen los ecosistemas terrestres. En áreas de montaña, la elevada variabilidad climática asociada a la complejidad topográfica hace que los balances de C sean difíciles de predecir. El objetivo de esta tesis es en primer lugar estimar el contenido de C de los pastos de montaña del Pirineo i determinar los factores climáticos que determinan su distribución en el paisaje. En segundo lugar analizar los factores que regulan los procesos clave del ciclo del C en estos ecosistemas.

Mediante un muestreo extensivo de perfiles edáficos en pastos subalpinos y alpinos del Pirineo, se estimó que el contenido de C de los pastos de montaña varía entre 5,9 y 29,9 kg C m⁻². El contenido de C tiende a reducirse con la altitud, pero mientras en las cotas más bajas los suelos acumulan más C en las umbrías, en las zonas más altas es en las solanas donde tiende a acumularse más. Esto sugiere que la acumulación de C en el suelo está más relacionada con las condiciones que favorecen la producción que con las que favorecen la mineralización.

La incubación en el laboratorio de las muestras de suelo de los perfiles anteriores nos permitió determinar los factores de tipo edáfico que son determinantes en la mineralización de la materia orgánica en suelos superficiales y subsuperficiales. Los resultados muestran que así como en los horizontes superficiales la mineralización de C está claramente relacionada con la disponibilidad de C, en los suelos subsuperficiales la disponibilidad de N toma más importancia. Para analizar el papel del componente biótico en la regulación de la mineralización de la materia orgánica también se incubaron muestras de suelo en el laboratorio en las cuales se alteraron las comunidades microbianas. La adición de una fuente de C lábil (glucosa) enriquecida con ¹³C permitió distinguir el C respirado derivado de la materia orgánica y de la glucosa. Los resultados indican que una fuente de C lábil estimula la mineralización del C (efecto *priming*), pero la magnitud de este estímulo depende en gran medida de la estructura de las comunidades microbianas.

En los pastos, el C del suelo proviene mayoritariamente de las raíces. Por esto se estimó la producción radicular, la descomposición de raíces estándar y la incorporación del C que proviene de estas raíces a las fracciones protegidas del suelo en pastos subalpinos. Los resultados nos muestran que anualmente se producen unos 400-500 g m⁻² de raíces, lo que equivale a unos 200 g C m⁻², con una marcada estacionalidad y con una productividad relativa a la biomasa que es superior en el horizonte subsuperficial. Por otro lado, las tasas de descomposición son relativamente bajas y no se reducen con la profundidad, seguramente por las mejores condiciones ambientales en el suelo subsuperficial. La incubación en campo de raíces enriquecidas con isótopos estables permitió detectar que durante el primer año entre un 3,5 y un 7% del C incubado se incorporó a la fracción protegida (asociado a limos y arcillas). Esta materia orgánica de las raíces incorporada a la fracción protegida era lábil y rica en N.

Puesto que existe una progresiva reducción de las cargas de pastoreo en extensas zonas de montaña, se simuló el abandono del pasto para detectar posibles cambios a corto plazo en la producción y en la descomposición de las raíces. Los resultados indican un ligero incremento de la producción en verano en los pastos no pastoreados y no se detectó ningún efecto en la descomposición de las raíces.

1. Introducció

Les pastures de muntanya com a embornals de carboni edàfic

La matèria orgànica del sòl té un paper essencial en el funcionament dels ecosistemes terrestres; manté l'estructura del sòl, redueix l'erosió, incrementa la capacitat de retenció d'aigua i constitueix una font de nutrients que poden ser aprofitats per les plantes. A més, en les últimes dècades ha rebut una especial atenció, atès que en la majoria dels ecosistemes terrestres constitueix el principal embornal de carboni, contenint-ne globalment aproximadament el doble (~1500 Pg) del que conté l'atmosfera (~760 Pg) (Amundson, 2001). Conèixer el contingut de carboni emmagatzemat als diferents sistemes terrestres, a banda de la seva rellevància en el càlcul dels magatzems i emissions dels diferents països, és un factor clau per mantenir els magatzems, prevenir les emissions i intentar afavorir l'acumulació o segrest de C.

El sòl i l'atmosfera intercanvien C de forma dinàmica amb un flux global anual estimat en uns 60 Pg C any⁻¹ (Amundson, 2001). La magnitud d'aquest flux ens indica el paper clau que juga el sòl en el cicle global del C com a font potencial de CO₂, atès que un desequilibri que causi petites variacions percentuals en l'intercanvi gasós pot donar lloc a canvis significatius en les concentracions de CO₂ atmosfèric. Així doncs, adquirir un coneixement profund dels factors físics i biològics que controlen l'absorció i l'emissió de CO₂ dels diferents ecosistemes ha esdevingut un tema central per tal de poder predir el balanç de C sota diferents escenaris i poder, d'aquesta manera, dissenyar les polítiques adequades per tal de minimitzar les emissions netes de gasos d'efecte hivernacle.

Actualment es disposa de poca informació sobre els balanços i la dinàmica del C en els sòls de muntanya. A més, com veurem més endavant, els sòls de muntanya presenten una gran variabilitat espacial, fet que fa especialment necessari l'estudi dels factors que regulen la dinàmica del C en aquests sòls. En l'àmbit d'aquesta tesi, les pastures de muntanya es localitzen als estatges subalpí i alpí del Pirineu. Estatges que es corresponen a altituds situades per damunt dels 1700-1800 m s.n.m aproximadament i temperatures mitjanes anuals per sota dels 7°C (Rivas-Martínez, 1981; Ninot et al., 2007). A Europa, les zones de muntanya tenen una gran capacitat d'emmagatzemar C als sòls (Jones et al., 2006). La quantitat de C orgànic que el sòl emmagatzema en un moment determinat és el resultat a llarg termini del balanç entre incorporacions mitjançant la producció primària i les emissions (sobretot en forma de CO₂) conseqüència de la mineralització de la matèria orgànica. Les aportacions de matèria orgànica al sòl tenen lloc majoritàriament a partir de les arrels (Rasse et al., 2005), sobretot en el cas dels prats atès que tenen una relació entre la biomassa subterrània i l'aèria molt més alta que altres ecosistemes (Jackson et al., 1996; Mokany et al., 2006). A l'alta muntanya, les condicions ambientals limiten la producció primària i, per tant, l'aportació de matèria orgànica al sòl (Hitz et al., 2001), així com també

l'activitat microbiana i la mineralització de la matèria orgànica. Ara bé, Kirschbaum (2000) indica que malgrat ambdós processos estan afectats per la temperatura i la humitat, la producció primària sembla que és més sensible a la disponibilitat d'aigua i, en canvi, la descomposició és més sensible a la temperatura. Aquest fet afavoriria l'acumulació de matèria orgànica en llocs freds, si bé aquests llocs podrien respondre amb importants pèrdues de C com a resultes de l'increment de la temperatura associat al canvi climàtic. De fet, en general, en les condicions climàtiques actuals, els prats actuen com a embornals nets de C (Gilmanov et al., 2007), encara que hi ha força indicis que el canvi climàtic pot fer variar aquest fet.

El clima de muntanya i la dinàmica del carboni

En general, el clima en àrees de muntanya es caracteritza per tenir hiverns freds i estius temperats, amb un període de creixement de la vegetació que es va reduint amb l'altitud. Les zones de muntanya es caracteritzen per una gran variabilitat espacial en relació al clima degut a la seva complexitat topogràfica, amb forts gradients altitudinals i orientacions i pendents contrastades. El factor més determinant de la climatologia a les àrees de muntanya és l'altitud. Així, per exemple, en latituds temperades la temperatura atmosfèrica mitjana anual es redueix uns 0.60K per cada 100 m d'altitud, alhora que augmenta la precipitació i es redueix la demanda evaporativa (Körner, 2003). Però no només l'altitud, sinó també el pendent, l'orientació o l'exposició al vent poden ser importants en el microclima i, a més, determinen en gran mesura l'acumulació de neu (Figura 1), els cicles de glaç – desglaç, la llargada del període de creixement de les plantes, la disponibilitat d'aigua i la distribució de les comunitats vegetals (Litaor et al., 2008).



Figura 1: Als pendents obacs de les muntanyes la neu persisteix durant més temps que en els solells.

La neu juga un paper central en les condicions microclimàtiques en les zones de muntanya, regulant la fenologia (Wipf, 2010) i la productivitat (Jonas et al., 2008) de la vegetació. L'acumulació de neu hivernal, sobretot a les parts més altes, fa que en les zones de muntanya el període vegetatiu sovint no estigui tant determinat per la temperatura de l'aire, sinó pel temps en que la neu cobreix els prats. A més a més, la capa de neu evita que la temperatura dels horitzons superficials baixi per sota dels 0°C (Freppaz et al., 2008), permetent així una certa activitat microbiana (Miller et al., 2007). Els cicles diaris de glaç – desglaç del sòls solen ser freqüents a finals d'hivern o principis de primavera i també a finals de tardor, quan la neu s'ha fos o encara no cobreix els prats i les glaçades nocturnes sovintegen. La Figura 2 mostra un exemple de la temperatura del sòl a la tardor a tres fondàries al límit inferior de l'estatge subalpí del Pre-pirineu, on es veuen les freqüents glaçades de la part més superficial del sòl i l'efecte esmorteïdor de la temperatura d'una petita nevada que cobreix el prat de neu durant 2 ò 3 dies. Les glaçades afecten sobretot als horitzons superficials i pot alterar les seves propietats físiques i biològiques i provocar també la mort d'arrels fines, però el seu efecte en la dinàmica del C i el N no sembla del tot aclarit (Henry, 2007; Matzner i Borken, 2008).

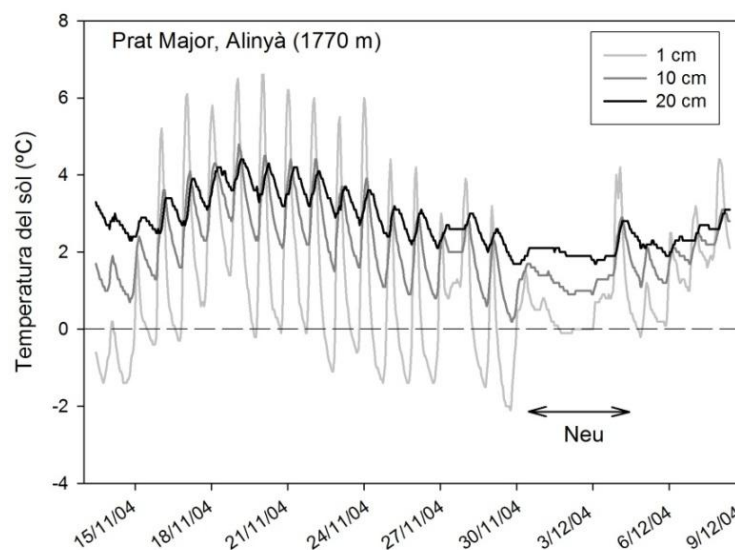


Figura 2: Les glaçades dels horitzons superficials del sòl són freqüents a finals de tardor i inicis de primavera. En aquest exemple es veu l'efecte esmorteïdor d'una nevada en la temperatura del sòl durant els dies que la neu recobreix el sòl. Dades cedides per la Fundació CEAM.

Estudis sobre les reserves de C a nivell regional en àrees temperades en general assenyalen un increment del contingut de C amb l'altitud (Tate, 1992; Rey Benayas et al., 2004) o bé continguts més alts de C en àrees més fredes i humides (Burke et al., 1989, Ganuza i Almendros, 2003), la qual cosa s'atribueix a una reducció de les taxes de descomposició. En canvi, malgrat els estudis en alta muntanya són més escassos, no hi ha un acord general sobre la distribució del C edàfic en aquestes zones. En efecte, mentre que alguns estudis en gradients altitudinals indiquen també un increment del contingut de C edàfic amb l'altitud (Leifeld et al., 2005, 2009), d'altres autors troben que aquest increment

es dona només a les parts baixes dels seus gradients, i indiquen una progressiva reducció de les reserves de C a les zones més altes, amb màxims a l'estatge montà (Cioci et al., 2008; Djukic et al., 2010). Això suggeriria que, a les zones més altes, la baixa producció limitaria l'acumulació de C al sòl. És d'esperar que, donat que les condicions ambientals canvien amb la orientació i el pendent, l'efecte de l'altitud no sigui equivalent en qualsevol situació. De fet, Egli et al. (2009) constata als Alps majors concentracions de C al sòl als vessants obacs de boscos i prats subalpins. Malgrat això, els estudis a nivell regional sobre les relacions entre les condicions ambientals i les reserves de C no tenen en compte aquests factors topogràfics en els seus models (p. ex: Ganuza i Almendros, 2003; Rey Benayas et al., 2004). En serralades de latituds mitjanes i elevades aquests factors topogràfics poden tenir un paper molt rellevant en la dinàmica del C edàfic. Per tant, la introducció d'aquests factors en els models pot ajudar molt en les prediccions regionals d'acumulació de C edàfic en zones de muntanya.

Un dels aspectes rellevants en referència a la relació entre les condicions ambientals i l'acumulació de C edàfic és l'efecte de les condicions microclimàtiques en la descomposabilitat de la matèria orgànica, és a dir, la labilitat d'aquesta davant els atacs microbians. La descomposabilitat de la matèria orgànica depèn primordialment dels factors d'estabilització físico-química i de la seva pròpia qualitat bioquímica (Krull et al., 2003; von Lützow et al., 2006). S'ha vist per exemple que els sòls exposats a temperatures més altes contenen una matèria orgànica més recalitrant (Dalias et al., 2001), cosa que faria que la matèria orgànica a les zones més fredes de muntanya fos més vulnerable a un previsible augment de la temperatura associat al canvi climàtic (López-Moreno et al., 2008) que no pas a les zones més temperades. Però d'altra banda Schimel et al. (1994) indiquen que l'efecte de la textura en la dinàmica del C està influenciada per la temperatura, suggerint que l'efecte estabilitzador de les argiles és més important en climes freds.

Mineralització i estabilització de la matèria orgànica. El paper de la fondària

Malgrat els horitzons més superficials del sòl generalment són els que tenen concentracions de C més elevades, una part important del C edàfic es troba en els horitzons subsuperficials. En efecte, Jóbbagy i Jackson (2000) indiquen que globalment, als prats de les zones temperades el 59% del C edàfic es troba per sota dels 20 cm de fondària. Tanmateix, els estudis sobre la dinàmica del C sovint es centren a la part més superficial del sòl i no ha estat fins als darrers anys que se li ha donat importància al C dels horitzons més profunds.

Diversos estudis han constatat, mitjançant datacions amb ^{14}C , que l'edat del C orgànic del sòl incrementa en fondària (Paul et al., 1997; Rumpel et al., 2002; Leifeld i Fuhrer, 2009), indicant una proporció més alta de C estabilitzat al subsòl que als horitzons superficials. Això pot ser indicatiu de que els factors que regulen la mineralització de la matèria orgànica canvien al llarg del perfil del sòl. Entre aquests factors, les condicions microclimàtiques poden tenir el seu paper, atès que els sòls es caracteritzen per un fort gradient tèrmic i d'humitat des de la superfície als horitzons més profunds, especialment a les zones de muntanya (Körner, 2003). Les taxes de descomposició es consideren més altes

als horitzons superficials que al subsòl (Gill i Burke, 2002; Gamper et al., 2007; Jenkinson i Coleman, 2008), tot i que també s'ha constatat la tendència inversa en casos en que al subsòl hi ha millors condicions (sobretot de disponibilitat d'aigua) per a l'activitat microbiana (Rovira i Vallejo, 1997; Withington i Sanford, 2007). Però tot i assumint menors taxes de descomposició als horitzons subsuperficials, aquest fet no pot explicar una acumulació de C en els horitzons profunds més alta del que seria d'esperar per la distribució de les arrels en fondària (Rasse et al., 2005).

Així doncs, més enllà de les condicions de temperatura i humitat, és probable que altres factors que afecten a l'estabilitat del C variïn al llarg del perfil. En un estudi realitzat en sòls de prats de muntanya, Montané et al. (2007) indiquen que malgrat la recalctrància del C no varia amb la fondària (fins als 50 cm), la proporció de N recalctrant sí que esdevé més alta en els horitzons subsuperficials. Donat que la mineralització del C làbil està relacionada amb la disponibilitat de N (Neff et al., 2002), aquest fet podria limitar la mineralització de la matèria orgànica en els horitzons profunds. De fet, en climes mediterranis, la disponibilitat de N també s'ha mostrat com un factor que és més limitant per la mineralització de C en els horitzons subsuperficials que al sòl superficial (Fierer et al., 2003a). Tot i així, sembla que la recalctrància juga un paper secundari en l'estabilització de la matèria orgànica i que només esdevé important en absència d'altres mecanismes d'estabilització (Mikutta et al., 2006; Marschner et al., 2008; Rovira et al., 2010).

La protecció física de la matèria orgànica és considerat el mecanisme més important d'estabilització al sòl. L'oclusió en els microagregats i sobretot la interacció de la matèria orgànica amb la superfície mineral de les argiles i llims redueix la capacitat dels microorganismes d'aprofitar-la i mineralitzar-la (Figura 3). Un dels aspectes poc estudiats en relació als mecanismes d'estabilització de la matèria orgànica és la seva importància relativa al llarg del perfil del sòl. Eusterhues et al. (2005) indica que del C estable (resistent a la oxidació) del sòl, la proporció de C protegit físicament és superior als horitzons subsuperficials, mentre que al sòl superficial la recalctrància té un paper preponderant. Això en part pot ser degut a una major aportació relativa de teixits estructurals de les arrels en superfície, en comparació amb el sòl més profund, on una major proporció de la matèria orgànica correspon a material làbil reciclat per la biomassa microbiana (von Lützow et al., 2006; Rumpel i Kögel-Knabner, 2010).

Malgrat les condicions ambientals i els mecanismes d'estabilització habitualment s'han considerat els únics factors determinants per la mineralització del C, cada cop se li dóna més importància als factors biòtics. S'ha demostrat que la presència d'arrels, particularment la seva aportació de C làbil al sòl (rizodeposició) pot alterar les taxes de mineralització de la matèria orgànica del sòl gràcies a l'anomenat efecte *priming* (Cheng i Kuzyakov, 2005) (Figura 4). En efecte, els microorganismes del sòl mineralitzen la matèria orgànica quan l'energia que en treuen de la seva metabolització és superior a la que han d'invertir en recursos cel·lulars. El C làbil que aporten les arrels (rizodeposició) potencia l'activitat biològica del sòl (Paterson, 2003). En ambients on els nutrients són limitants, aquest substrat làbil dóna als microorganismes l'energia necessària per aprofitar una matèria orgànica que no podria ser metabolitzada en altres circumstàncies (Fontaine et al., 2003; Paterson et al., 2009). Aquest efecte, que es coneix des de fa prou anys (Löhnis, 1926), ha

despertat molt d'interès en l'última dècada atès que s'ha vist que la seva influència pot ser prou important com per arribar alterar significativament (i fins i tot canviar de signe) el balanç de C del sòl (Fontaine et al., 2004; Bradford et al., 2008).

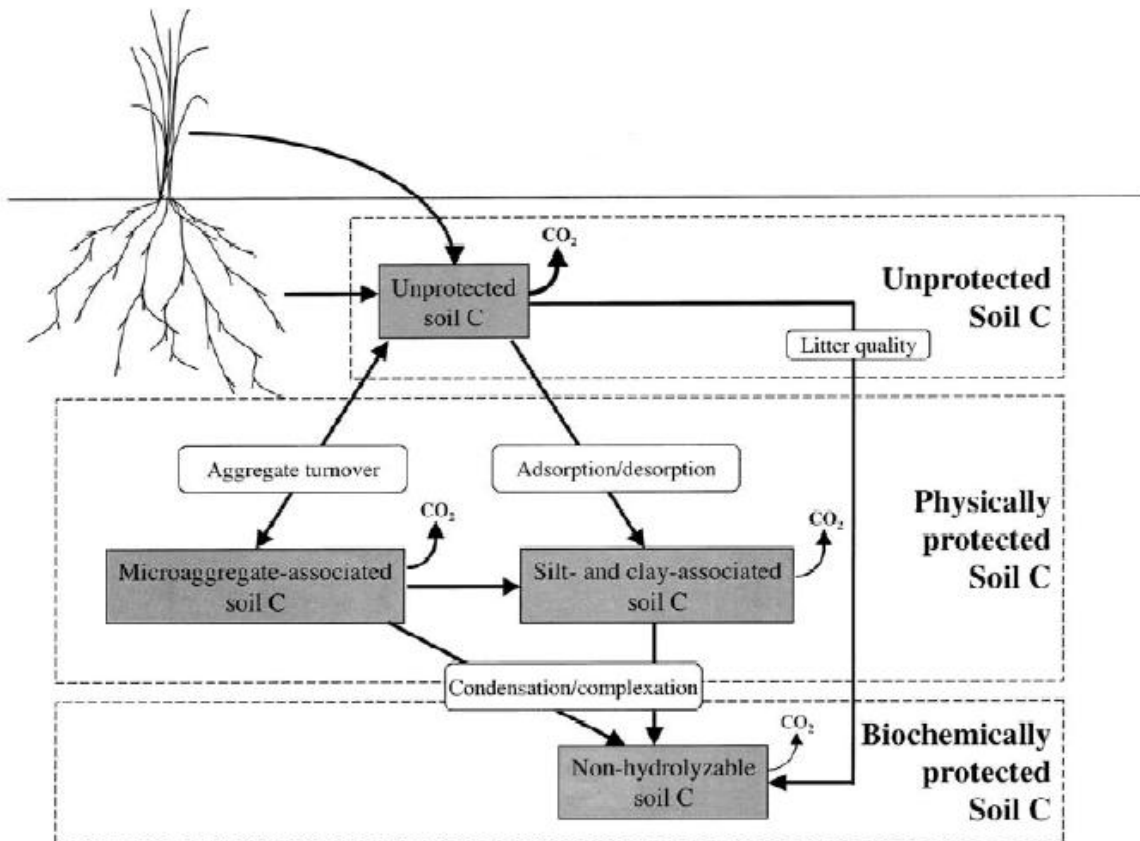


Figura 3: Model esquemàtic de la dinàmica de la matèria orgànica al sòl i els mecanismes d'estabilització. Extret de Six et al (2002).

La magnitud (i el sentit) de l'efecte *priming* que causa la incorporació d'un substrat làbil s'ha mostrat molt variable (Kuzyakov et al., 2000). Malgrat que els horitzons superficials del sòl contenen una densitat més alta d'arrels i, per tant una aportació més alta de rizodipòsits, s'ha vist que l'efecte *priming* és més important en els horitzons subsuperficials (Salomé et al., 2010). Una menor disponibilitat de nutrients en fondària podria ser-ne la causa (Hartley et al., 2010). D'altra banda, cal tenir en compte que els horitzons superficials i subsuperficials contenen comunitats microbianes diferents (Fierer et al 2003b). Això podria ser rellevant donada la importància que s'ha constatat que té la composició de les comunitats microbianes en la mineralització de la matèria orgànica (Strickland et al., 2009).

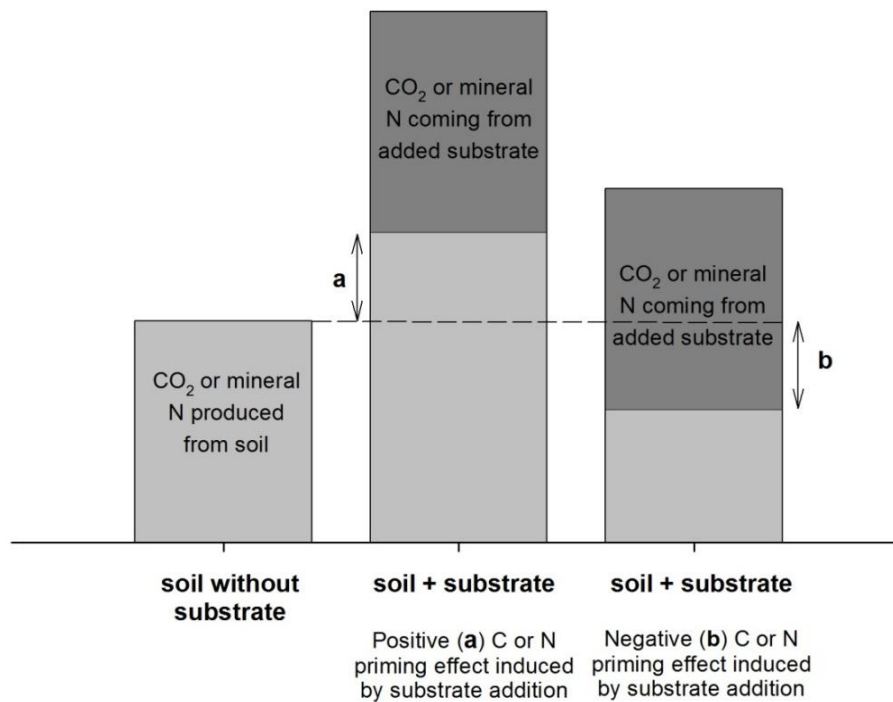


Figura 4: Els efectes de l'addició de C làbil sovint no són additius, però no està clar quins factors controlen la magnitud i el sentit de l'efecte *priming*. (a) Estimulació de la mineralització de la matèria orgànica – *priming* positiu. (b) Inhibició de la mineralització – *priming* negatiu. Extret de Kuzyakov et al. (2000).

L'abandonament de les pastures: conseqüències en el C edàfic

Les zones muntanyoses d'Europa han experimentat en les últimes dècades una intensificació en l'ús dels prats i pastures a les valls i zones accessibles amb poc pendent. En canvi, en altres zones, hi ha hagut un progressiu abandonament que sovint ha comportat l'aforestació del terreny (EEA, 1999). Les pastures de muntanya del Pirineu, que també havien estat tradicionalment utilitzades a l'estiu per la ramaderia extensiva (Figura 5), sovint han vist reduïda la càrrega de pastura i en alguns casos s'han acabat abandonant provocant l'entrada d'espècies llenyoses i canvis significatius en el paisatge (Roura-Pascual et al., 2005). Aquest és un procés que lluny d'haver acabat es preveu que continuï a les àrees rurals d'Europa (Rounsevell et al., 2006).



Figura 5: La ramaderia extensiva ha anat perdent pes a les zones muntanyoses d'Europa. (Prat Major, Alinyà, 1770 m s.n.m).

El pasturatge o l'abandonament de les pastures pot alterar significativament el cicle del C tant pel que fa a la quantitat com la qualitat de la matèria orgànica que s'incorpora al sòl, i també modificant el microclima edàfic. La quantitat de matèria orgànica que s'incorpora al sòl es pot veure afectada pel pasturatge mitjançant dues vies: a curt termini el pasturatge altera l'assignació de C entre la part aèria i la part subterrània i la producció d'exsudats; a més llarg termini l'efecte ve donat per canvis en la producció primària (Bardgett i Wardle, 2003), en els tipus funcionals de plantes o en la composició d'espècies (de Bello et al., 2006; Sebastià et al., 2008). En efecte, la resposta més immediata de les plantes quan són defoliades és un increment en la producció d'exsudats (Paterson i Sim, 2000) que estimula l'activitat microbiana a la rizosfera (Guitian i Bardgett, 2000; Hamilton i Frank, 2001), potenciant així la mineralització de la matèria orgànica. Així, Klumpp et al. (2009) indica que l'efecte del pasturatge sobre l'acumulació de C ve mediat principalment per l'efecte que té en les arrels i el seu control sobre les comunitats microbianes. L'estimulació de l'activitat biològica alhora afavoreix també la disponibilitat de N i, en última instància, el creixement de la vegetació (Hamilton i Frank, 2001), compensant almenys en part la pèrdua de biomassa resultant del pasturatge. Així, com s'ha dit, a més llarg termini el pasturatge pot alterar la producció primària tant aèria com subterrània. En general es considera que pressions de pastura moderades afavoreixen la productivitat aèria, probablement per l'estimulació dels processos rizosfèrics i de la circulació de nutrients (Bardgett i Wardle, 2003). En canvi, l'efecte sobre la productivitat de la biomassa subterrània està menys clar (Ferraro i Oosterheld, 2002), amb alguns estudis que indiquen un increment de la productivitat (Pucheta et al., 2004) i d'altres que en mostren efectes negatius (Biondini et al., 1998; Guitian i Bardgett, 2000).

A més d'alterar la quantitat de matèria orgànica que s'incorpora al sòl, el pasturatge pot alterar la qualitat d'aquesta. Pressions de pastura altes afavoreixen una matèria orgànica més làbil i comunitats microbianes dominades per bacteris, mentre que quan les pressions de pastura són baixes són més freqüents compostos més resistents a la descomposició i el component fúngic de la microflora pren més importància (Bardgett et al., 1998). Així, per exemple, López-Sangil et al. (2010) ha constatat recentment en pastures mediterrànies que malgrat la relació entre la biomassa fúngica i la bacteriana no canvia a curt termini després de l'abandonament, l'activitat fúngica sí que augmenta respecte de la bacteriana.

En resum, l'efecte del pasturatge sobre la qualitat de la matèria orgànica es dona mitjançant tres mecanismes. En primer lloc, les plantes responen al pasturatge incrementant la producció d'exudats, els quals són compostos orgànics làbils (que inclouen sucres, aminoàcids, àcids orgànics, etc) amb una relació C/N elevada. En segon lloc, l'estimulació de l'activitat microbiana i de la mineralització resultant de la producció d'exudats, afavoreixen la disponibilitat de N (i probablement d'altres nutrients) i, en conseqüència, també augmenta el contingut de N en la biomassa aèria de les plantes (Hamilton i Frank, 2001). I finalment, també cal indicar que una part important dels teixits vegetals ingerits pels animals es reincorporen al sòl amb les femtes. Dungait et al. (2005) indica que el 10-12% del C de les femtes s'incorpora als primers 5 cm del sòl en 2 mesos, restant al voltant del 8% després d'un any. D'aquesta manera entra al sòl un substrat fàcilment descomposable i ric en nutrients làbils que també estimula l'activitat microbiana i la descomposició de la matèria orgànica (Bardgett, 2005).

Finalment alguns treballs indiquen que l'abandonament de les pastures influeix en el microclima del sòl reduint l'evapotranspiració i incrementant la humitat del sòl (Rosset et al., 2001), cosa que pot tenir efectes en la descomposició de la matèria orgànica als horitzons més superficials. Però aquest efecte sembla que hauria de ser més important per la dinàmica del C en zones on la disponibilitat d'aigua és més limitant.

2. Objectius

L'objectiu primordial d'aquesta tesi és conèixer la influència dels possibles factors abiòtics i biòtics en l'acumulació de carboni orgànic als sòls dels prats de muntanya del Pirineu. En la primera part s'estima el contingut de C en els sòls dels prats de muntanya i s'incideix en els factors abiòtics que poden determinar a escala de paisatge el balanç entre entrades i sortides de C del sòl. A continuació s'entra en detall en alguns dels factors tant biòtics com abiòtics que regulen la producció i la mineralització de la matèria orgànica, i la seva estabilització al sòl.

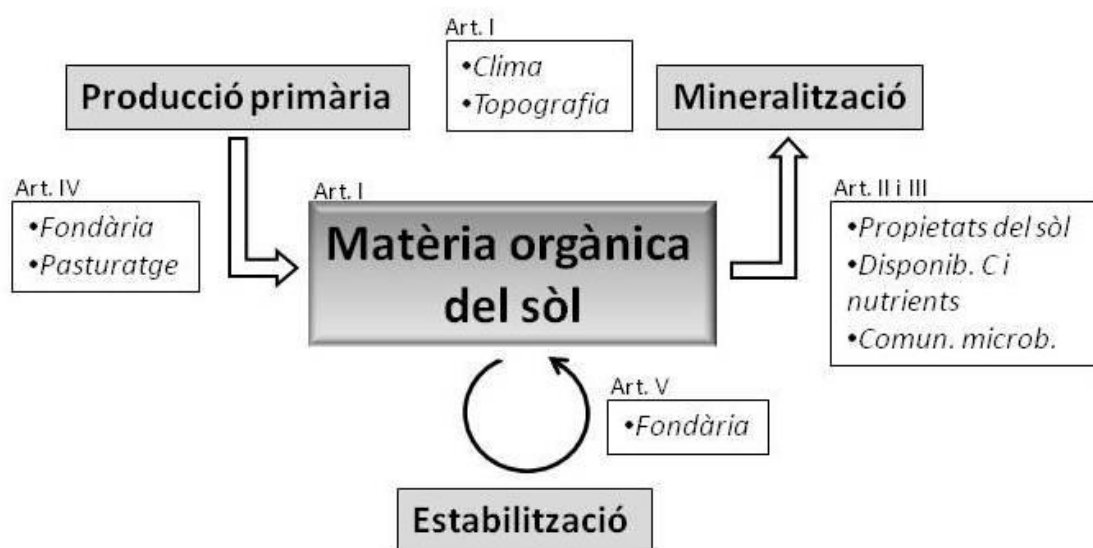


Figura 6: Esquema bàsic del cicle de la matèria orgànica i els factors estudiats en aquesta tesi.

Així doncs, en aquesta tesi s'han definit els següents objectius específics (Figura 6):

1. Estimar el contingut de C edàfic en prats subalpins i alpins i avaluar la seva variació en funció de les condicions climàtiques i topogràfiques. Es determina si el contingut de C orgànic del sòl és sensible a les variacions climàtiques que s'associen a la posició topogràfica (Article. I)
2. Analitzar els factors edàfics biòtics i abiòtics que regulen la mineralització de la matèria orgànica.
 - a. Determinar el paper de la disponibilitat de C i nutrients, així com d'altres propietats del sòl (textura, pH, etc) al llarg del perfil del sòl (Article II)

- b. Analitzar el paper de l'estructura de les comunitats microbianes com a regulador de la mineralització de la matèria orgànica (Article III).
3. Determinar l'aportació de matèria orgànica mitjançant les arrels i analitzar fins a quin punt l'abandó del pasturatge afecta a la producció d'arrels i la seva dinàmica estacional a curt termini (Article IV).
4. Determinar les taxes de descomposició d'arrels en funció de la posició en el perfil i avaluar-ne l'efecte a curt termini de l'abandó del pasturatge (Article V).
5. Quantificar l'estabilització de la matèria orgànica provinent de les arrels en descomposició a diverses fondàries del sòl (Article V).

3. Articles

Article I:

Soil organic carbon storage in mountain grasslands of the Pyrenees: effects of climate and topography

J. GARCIA-PAUSAS, P. CASALS, L. CAMARERO, C. HUGUET, M.T. SEBASTIÀ, R.
THOMPSON, J. ROMANYÀ

Biogeochemistry 82: 279-289 (2007)

ABSTRACT

The prediction of soil C stocks across the landscape has been increasingly studied in many areas of the world. Soil organic C storage in mountain areas is highly heterogeneous, mainly as a result of local-scale variability in the soil environment (topography, stoniness, parent material) and microclimate. The aims of the present study are to estimate soil organic C stocks (SOCS) in mineral soils of high-altitude grasslands of the Pyrenees and determine whether climatic and topographic variables can be used as predictors of SOCS and organic C content in the surface soil horizons of these ecosystems. For that purpose we sampled 35 soil profiles in subalpine and alpine grasslands including a range of altitudes, slopes and aspects. We analysed the soils for stoniness, bulk density, total C, texture, and C-to-N ratio and determined topographical variables. We used georeferenced climatic information for climatic descriptions of the sites. SOCS were highly correlated with soil depth. However, we were not able to predict soil depth by using environmental and topographic variables. In spite of this fact, altitude and aspect explained 41.2% of the SOCS variability while summer temperature and precipitation combined with aspect explained 56.9% of the variability of the organic C content of the surface layer (OC). The SOCS were low at high altitudes, probably as a result of an overall temperature limitation of net primary productivity. Under these conditions, the effect of aspect was small. The highest SOCS occurred at the lowest altitudes for ENE or WNW aspects, showing sharper decreases towards the south than to the north. The harsh climatic conditions and low plant productivity that occur at the northern slopes reduced SOCS at the highest altitudes. In contrast, southern aspects showed similar organic C content along the altitudinal gradient. The OC variability in the surface soils not explained by climatic or topographic variables was partially related to the characteristics of soil organic matter, which may depend on the plant communities.

Keywords: climate, mountain grasslands, Pyrenees, soil organic carbon storage, topography.

Article II:

**Factors regulating carbon mineralization in
the surface and subsurface soils of Pyrenean
mountain grasslands**

J. GARCIA-PAUSAS, P. CASALS, L. CAMARERO, C. HUGUET, R. THOMPSON, M.T.
SEBASTIÀ, J. ROMANYÀ

Soil Biology and Biochemistry 40: 2803-2810 (2008)

ABSTRACT

Although a large amount of soil carbon (C) is stored in subsurface soils, most studies on soil C dynamics focus on the upper layers. The aim of this study is to assess the factors that regulate C mineralization in mountain grassland soils under standard laboratory conditions to compare regulation mechanisms at surface and subsurface horizons. For this purpose soil samples of surface and subsurface horizons from 35 locations were incubated under laboratory conditions, CO₂ efflux rates were measured and microbial biomass C (MBC) and net N mineralization were determined. We also analysed the samples for pH, extractable C after fumigation (C_{fe}), potentially mineralizable N (PMN), reactive and non-reactive P, sum of exchangeable bases and clay content in order to assess the influence of soil characteristics on C mineralization. The influence of climate of each site on soil C mineralization under the same laboratory conditions was also explored for surface and subsurface horizons. C mineralization in surface horizons related positively with C_{fe} content, suggesting that microbial activity in this horizon was mainly regulated by the availability of C. By contrast, in subsurface horizons, C mineralization related with PMN and was independent of measured C fractions suggesting that microbial activity in subsurface horizons was limited by the availability of N and that the available forms of C were more stable in these horizons. The effects of local climate on laboratory C mineralization were significant in both soil horizons, with lower rates of C mineralization being recorded in soils from wetter and warmer sites. This fact, suggested that the C stabilisation mechanisms in mountain grassland soils may be affected by the climate in which soils develop.

Keywords: carbon mineralization, climate, microbial biomass carbon (MBC), mountain grasslands, net nitrogen mineralization, potentially mineralizable nitrogen (PMN), soil properties, surface and subsurface horizons

Article III:

**Microbial community composition is a
determinant of soil organic matter
mineralisation in the presence of labile carbon**

J. GARCIA-PAUSAS, E. PATERSON

Enviat a: *Soil Biology and Biochemistry*

ABSTRACT

Altered rates of native soil organic matter (SOM) mineralisation in the presence of labile C-substrate ('priming'), is increasingly recognised as central to the coupling of plant and soil-biological productivity and potentially as a key process mediating the C balance of soils. However, the mechanisms and controls of SOM priming are not well understood. In this study we manipulated microbial biomass size and composition (chloroform fumigation) and mineral nutrient availability to investigate controls of SOM-priming. Effects of applied substrate (^{13}C -glucose) on mineralisation of native SOM were quantified by isotopic partitioning of soil respiration. In addition, the respective contributions of SOM-C and substrate-derived C to microbial biomass carbon (MBC) were quantified to account for pool substitution effects ('apparent priming'). Phospholipid fatty acid (PLFA) profiles of the soils were determined to establish treatment effects on microbial community structure, while the ^{13}C -enrichment of PLFA biomarkers was used to establish pathways of substrate-derived C-flux through the microbial communities. The results indicated that glucose additions increased SOM-mineralisation in all treatments (positive priming). The magnitude of priming was reduced in fumigated soils, concurrent with reduced substrate-derived C-flux through putative SOM-mineralising organisms (fungi and actinomycetes). Nutrient additions reduced the magnitude of positive priming in non-fumigated soils, but did not affect the distribution of substrate-derived C in microbial communities. The results support the view that microbial community composition is a determinant of SOM-mineralisation, with evidence that utilisation of labile substrate by fungal and actinomycete (but not Gram-negative) populations promotes positive SOM-priming.

Keywords: ^{13}C -labelling, Microbial community structure, Nutrients, PLFA, Priming effect, Respiration, Soil organic matter mineralisation

Article IV:
**Seasonal patterns of belowground biomass
and productivity in mountain grasslands in the
Pyrenees**

J. GARCIA-PAUSAS, P. CASALS, J. ROMANYÀ, S. VALLECILLO, M.T. SEBASTIÀ

Plant and Soil (en premsa)

ABSTRACT

Given the importance of root dynamics for soil C storage, the aim of this study was to analyze first the seasonal dynamics of belowground productivity and then the short-term effects of grazing exclusion on root dynamics in mountain grasslands. Soil coring and root ingrowth cores were used to assess belowground biomass (BGB) and productivity in grazed and ungrazed (grazing exclusions) plots in two mountain grasslands. Annual belowground production ranged from 472 to 590 g m⁻², representing from 14 to 22% of the maximum root biomass measured over the year. Spring was the most productive season, accounting for more than 50% of total annual production, indicating that factors besides temperature may affect seasonal root dynamics. Although belowground production was much higher in the top 5 cm compared to deeper, the relative productivity rate (production-to-BGB ratio) and renewal time was higher at the subsurface (5–15 cm) layer. The contribution of the subsurface layer to total belowground production increased in spring, possibly due to occasional freezing events at the uppermost layer in the early growing season. The stronger seasonality in subsurface relative productivity rates may reflect depth-dependent changes in root characteristics and lifespan. Excluding grazing increased belowground productivity in summer, but its effects on BGB showed great variability between sites.

Keywords: belowground biomass, grazing exclusion, mountain grasslands, relative productivity rates, root dynamics, surface and subsurface layers

Article V:

**Root decomposition and root-C and -N
allocation among particle size fractions of
mountain grassland soils**

J. GARCIA-PAUSAS, P. CASALS, P. ROVIRA, S. VALLECILLO, M.T. SEBASTIÀ, ROMANYÀ J.

Manuscript

ABSTRACT

Given the high turnover of fine roots in mountain grasslands, the knowledge of their decomposition rates and the capacity of mountain grassland soils to stabilize root-derived C are central to understanding the role of these ecosystems as potential C sinks. The aims of this study are to assess the decomposition rates of fine roots and to estimate the rates at which root-C and -N are incorporated into protected pools at two soil depths. We incubated standard ^{13}C - and ^{15}N -labelled wheat roots mixed with unlabelled soil at 5 and 20 cm depth in two mountain grasslands. Particle size fractionation allowed quantifying the allocation of root-C and -N among fractions (coarse sand, fine sand and silt plus clay) and their incorporation rates at the finest fraction. Between 62% and 78% of incubated root-C remained in the soil after one year of field incubation, with higher decomposition rates at the warmest site. After that, decomposition rates were much slower. Results also indicate that decomposition rates did not decrease with depth at the upper 20 cm, as is usually assumed in the literature, but increase a little. The incorporation rates of root-derived organic matter into the silt plus clay fraction were also much higher during the first year of decomposition than in the following two years and also slightly increased with depth. This organic matter incorporated into the silt plus clay fraction was N-enriched and was less recalcitrant than the organic matter recovered in the other fractions. Incorporation rates of recalcitrant organic matter were much slower than those of labile organic matter. We conclude that in the subalpine grasslands subsoil has better conditions for root decomposition than topsoil and that the organic matter that incorporates to the protected pool is characterised for its high N content and its low recalcitrance.

Keywords: C and N stabilisation, Recalcitrance, root decomposition, physical fractionation.

4. Discussió

Contingut de C de les pastures de muntanya del Pirineu

Els contingut de C estimat de les pastures de muntanya del Pirineu se situen en el rang que altres estudis han trobat en prats subalpins i alpins dels principals sistemes muntanyosos d'Europa (Taula 1). Aquests valors són similars o en molts casos una mica superiors al C que de mitjana acumulen els prats temperats (11,7 kg C m⁻², 1 m de fondària, Jobbágy i Jackson 2000) i del mateix ordre de magnitud del que acumulen els boscos temperats caducifolis i perennifolis (17,4 i 14.5 kg C m⁻² respectivament, 1 m de fondària; Jobbágy i Jackson 2000).

Taula 1: Estocs de carboni edàfic en prats de muntanya d'Europa. TM: Temperatura mitjana anual

	Zona	Altitud (m)	TM (°C)	C orgànic (kg m ⁻²)	Referència ²
Prat alpi amb arbusts i pins nans	Alps	1700	–	26±3	(1)
Prat alpi, arbusts	Alps	1900	–	13±3	(1)
Prats	Alps	1605 - 2200	0,9-4,8	5,3 – 11,6 ¹	(2)
Prats alpins amb taques de pins nans	Tatra	1725 - 2370	-2,2-1,9	2,0 – 25,0	(3)
Prats subalpins	Pen. Ibèrica	1704 - 2092	3,2-7,0	15,6±1,6	(4)
Prats subalpins i alpins	Pirineu	1845 – 2900	-0,9-5.0	5,9 – 29,9	(5)

¹Només 0 – 30 cm de fondària

²(1) Djukic et al., 2010; (2) Leifeld et al., 2009; (3) Kopáček et al., 2006; (4) Montané et al., 2007; (5) aquest estudi

Distribució del C edàfic en el paisatge

Malgrat la quantitat de C que acumulen les pastures de muntanya està parcialment relacionada amb la fondària del sòl, les prediccions dels estocs de C basades en variables climàtiques i topogràfiques (sovint disponibles de forma georeferenciada) s'ha mostrat útil per descriure la distribució del C en el paisatge. L'elevada variabilitat climàtica de les zones de muntanya associada a una topografia complexa determina en bona mesura el contingut

de C edàfic. Els estudis existents que analitzen el contingut de C del sòl al llarg de gradients altitudinals en zones de muntanya troben sovint una relació positiva amb l'altitud (Leifeld et al., 2005, 2009). Però d'altres observen una reducció de la quantitat de C emmagatzemat al sòl des de l'estatge montà cap al subalpí i alpí (Cioci et al., 2008, Djukic et al., 2010). En concordança amb aquests últims, en el cas del Pirineu, les parts més altes tendeixen a acumular menys C al sòl que a les zones subalpines més baixes. Malgrat tot, tal com es mostra en el primer article d'aquesta tesi, l'efecte de l'altitud en els estocs de C dependrà en part d'altres factors topogràfics que influeixen en el clima a escala local (Figura 1).

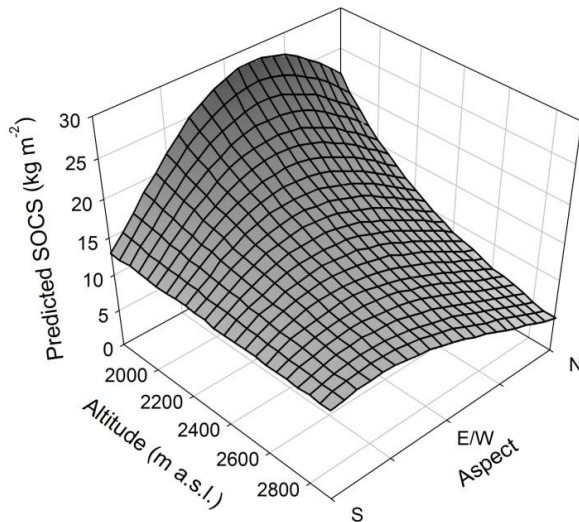


Figura 1: Estocs predits de C orgànic al sòl (SOCS, kg C m⁻²) en els prats subalpins i alpins del Pirineu en funció de l'altitud i l'orientació. (Art. 1)

En general les zones més baixes de l'estatge subalpí, amb períodes de creixement més llargs i productivitats més altes, tendeixen a acumular més C al sòl (Figura 1), suggerint que la producció és més sensible a les difícils condicions de l'alta muntanya que no pas la mineralització. Tanmateix aquesta distribució altitudinal del C es veu matisada per l'orientació. Així, mentre als vessants obacs la reducció dels estocs de C amb l'altitud sembla clara, als vessants més solells aquesta relació tendeix a desaparèixer. A les zones més altes, la persistència de la neu als vessants obacs i les baixes temperatures limiten la producció i l'acumulació de C edàfic. Per contra, a les zones més baixes, la producció deu estar limitada als vessants solells per una menor disponibilitat d'aigua en comparació amb els obacs. Així doncs les màximes acumulacions de C es donen als vessants obacs de les àrees subalpines més baixes.

És de remarcar que aquests estocs de C no són igualment vulnerables a la mineralització a tot arreu. Egli et al. (2009) indicaven que la matèria orgànica de les exposicions nord als Alps contenia una proporció més alta de C làbil, segurament perquè estava menys descomposta. De forma similar, al Pirineu, les zones amb climes més fred o menys humits la matèria orgànica mostra una tendència a esdevenir més descomposable (Art. I), fet que suggereix que aquests sòls poden esdevenir més fàcilment una font potencial de CO₂ davant del canvi climàtic (López-Moreno et al., 2008).

Factors que regulen la mineralització de la matèria orgànica

La mineralització de la matèria orgànica és un procés mediat per les comunitats microbianes del sòl i, per tant, està regulat per la capacitat d'aquests per aprofitar-la com a substrat. En general, la matèria orgànica del sòl és un substrat relativament recalcitrant que requereix més inversió energètica per part dels microorganismes per aprofitar-la (producció d'enzims, etc) que no pas l'energia que se'n treu de la seva metabolització. Si no fos així, els microorganismes proliferarien ràpidament al sòl i la matèria orgànica aviat s'esgotaria (Brookes et al., 2008). Per tant, un dels factors primordials que regulen la mineralització de la matèria orgànica és el seu contingut en compostos de carboni làbil, el qual prové en bona mesura de la rizodeposició i, per tant, de l'activitat radicular. Així, en general, la disponibilitat de C explica bona part de la respiració del sòl (Wang et al., 2003). Això també és el que trobem a les pastures del Pirineu per als horitzons superficials del sòl (Figura 2, Art. 2), on el contingut de C actiu es relaciona positivament amb la respiració del sòl en condicions controlades. L'aportació d'aquests compostos làbils, molt energètics, permeten també als microorganismes aprofitar la matèria orgànica més recalcitrant per obtenir els nutrients que necessiten mitjançant l'anomenat efecte *priming* (Fontaine et al., 2003; Paterson et al., 2009). Així doncs, el C làbil, a part de ser fàcilment mineralitzable, afavoreix també la mineralització d'una part de la matèria orgànica que sense aquest substrat làbil no podria ser mineralitzada (Art. 3).

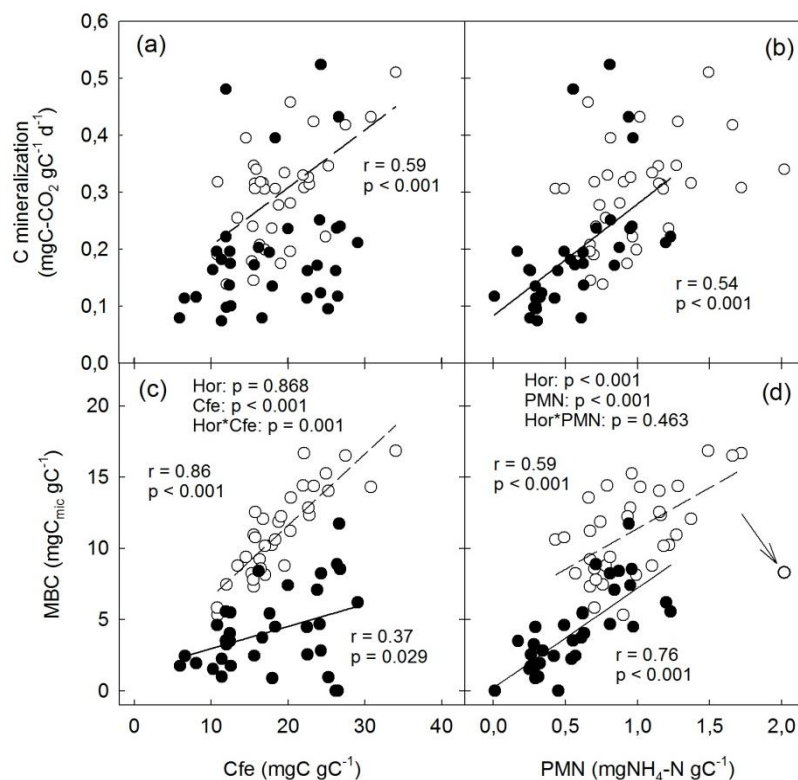


Figura 2: Relació entre el C extractable després de la fumigació amb cloroform (Cfe) o el N potencialment mineralitzable (PMN) i la mineralització de C o el contingut de C en la biomassa microbiana (MBC) dels sòls superficials (cerques blancs) i subsuperficials (cerques negres) de prats de muntanya del Pirineu incubats en condicions de laboratori. (Art. 2)

Ara bé, en els horitzons subsuperficials, malgrat la proporció de C actiu sobre el C orgànic total és similar a la dels horitzons superficials (Figura 3a), la mineralització de C no sembla estar relacionada amb la seva disponibilitat al sòl (Figura 2). En canvi, la disponibilitat de N, que és molt baixa en alguns d'aquests sòls (Figura 3b), sembla que hi juga un paper més important. De fet, Fierer et al. (2003a) ja indiquen que en sòls subsuperficials mediterranis els nutrients són més limitants per a la mineralització de la matèria orgànica que al sòl superficial. I efectivament, al subsòl de les pastures del Pirineu, amb un contingut baix de matèria orgànica i amb una disponibilitat baixa de N, els microorganismes aparentment no poden incorporar el C làbil (Figura 3c) ni mineralitzar-lo malgrat aquest estigui *a priori* disponible. Aquest fet sembla indicar que en aquests sòls l'efecte *priming* deu ser poc important o inexistent. Per tal que l'efecte *priming* es doni sembla que és important l'aportació d'un substrat que a banda de ser energètic contingui una certa quantitat de N disponible, per tal que les comunitats microbianes es puguin desenvolupar i mineralitzar la matèria orgànica (Ohm et al. 2007).

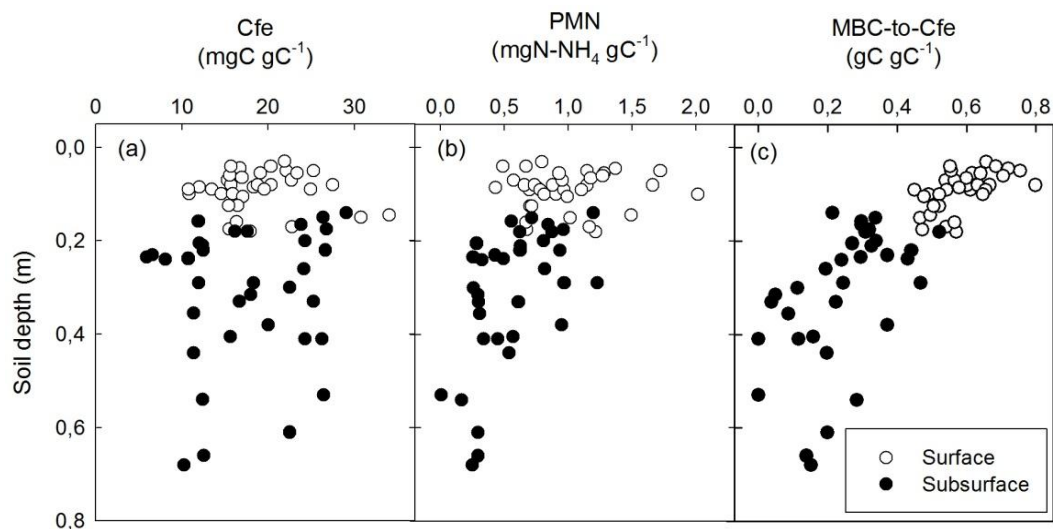


Figura 3: Relació el contingut de C extractable després de fumigació amb cloroform (Cfe) (a), el N potencialment mineralitzable (b) o el quocient entre el Cfe i el C de la biomassa microbiana (c) i la fondària per horitzons superficials i subsuperficials. (Art. 2)

D'altra banda, s'ha de tenir en compte que l'estructura i la composició de les comunitats microbianes no és uniforme al llarg del perfil. Fierer et al. (2003b) indiquen una reducció de la riquesa en les comunitats microbianes en fondària d'aproximadament la meitat a 1 m sota la superfície que al sòl superficial. L'efecte de la composició i l'estructura de les comunitats microbianes en la mineralització de la matèria orgànica és un tema que ha suscitat un cert debat en els últims temps (Kemmitt et al., 2008; Kuzyakov et al., 2009; Paterson, 2009). Kemmitt et al. (2008) no detectaren canvis en la mineralització de la matèria orgànica després d'eliminar part de la biomassa i canviar l'estructura de les comunitats microbianes. La seva hipòtesi és que la mineralització de la matèria orgànica està regulada més pels processos abiòtics (oxidacions o hidròlisis químiques, desorció de matèria orgànica protegida, etc) que determinen la taxa a la qual la fracció no disponible

passa a estar disponible, que no pas per la biomassa o l'estructura d'aquestes comunitats. I, en efecte, la mineralització de C sembla que no és sensible als canvis en l'estructura de les comunitats microbianes quan el sòl no rep cap aportació de C làbil (Art. 3). Per contra, quan hi ha compostos de C làbils al sòl (com passa a la rizosfera), la biomassa i la diversitat de microorganismes determinen les taxes de mineralització de la matèria orgànica mitjançant l'efecte *priming* (Figura 4, Art. 3). Això suggereix que en els sòls profunds la baixa riquesa en descomponedors podria limitar la mineralització de la matèria orgànica.

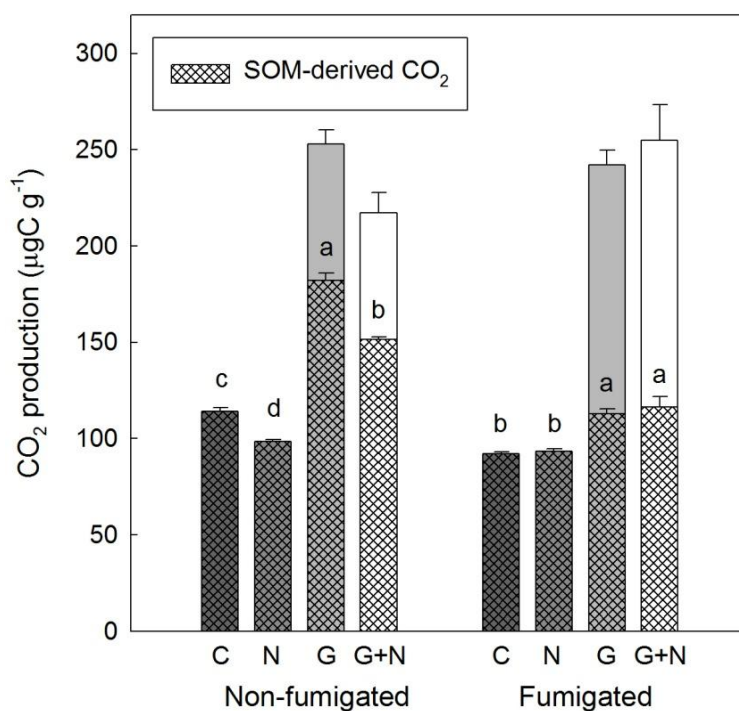


Figura 4: Quantitat de CO₂ total respirat i porció del CO₂ derivat de la matèria orgànica del sòl o de la glucosa afegida, durant 9 dies d'incubació en sòls amb les comunitats microbianes naturals (sòl no fumigat) i alterades (sòl fumigat) per tipus d'addició (C: control; N: addició de nutrients; G: addició de glucosa; G+N: addició de glucosa i nutrients). (Art. 3)

Als prats subalpins, malgrat els horitzons superficials del sòl contenen més matèria orgànica, una major densitat d'arrels (Art. 4) i majors taxes de mineralització del C (Art. 2), les taxes de descomposició de les arrels no es redueixen amb la fondària en els primers 20 cm. Més aviat la tendència és la contrària (Art. 5), tot i que l'efecte de la fondària en la descomposició sembla que depèn de les condicions ambientals o les característiques del sòl de cada lloc. Tal com indiquen Withington i Sanford (2007) probablement això respon a unes millors condicions microclimàtiques al subsòl, el qual no s'asseca amb la mateixa freqüència a l'estiu ni els cicles de glaç-desglaç són tan freqüents al principi o final de l'hivern, quan baixa la temperatura i la neu no cobreix els prats. Cal tenir en compte que ambdós estudis estan fets en fondàries relativament petites (només fins als 8 cm a Withington i Sanford (2007) i fins als 20 cm en el nostre cas) i que és possible que a més fondària les taxes de mineralització es vagin reduint, tal com indiquen diversos estudis (Gill i Burke, 2002; Gamper et al., 2007; Jenkinson i Coleman, 2008).

La mineralització de la matèria orgànica que s'incorpora al sòl també està parcialment regulada per la capacitat del sòl de protegir-la físicament. És particularment interessant saber si els sòls amb un gran contingut orgànic i una alta activitat radicular, com és el cas dels prats de muntanya, mantenen la capacitat de protegir quantitats significatives de matèria orgànica. A l'estatge subalpí entre un 3,5 i un 7% del C de les arrels mortes és incorporat a la fracció protegida després d'un any (Figura 5, Art. 5). La proporció de C que el sòl estabilitza als llims i argiles sembla que està relacionada amb les taxes de mineralització, i és més alta a les zones més temperades. Això probablement és degut a que la matèria orgànica que s'incorpora a aquesta fracció prové en bona part de material reciclat de l'activitat microbiana (von Lützw et al., 2006; Rumpel et al., 2010).

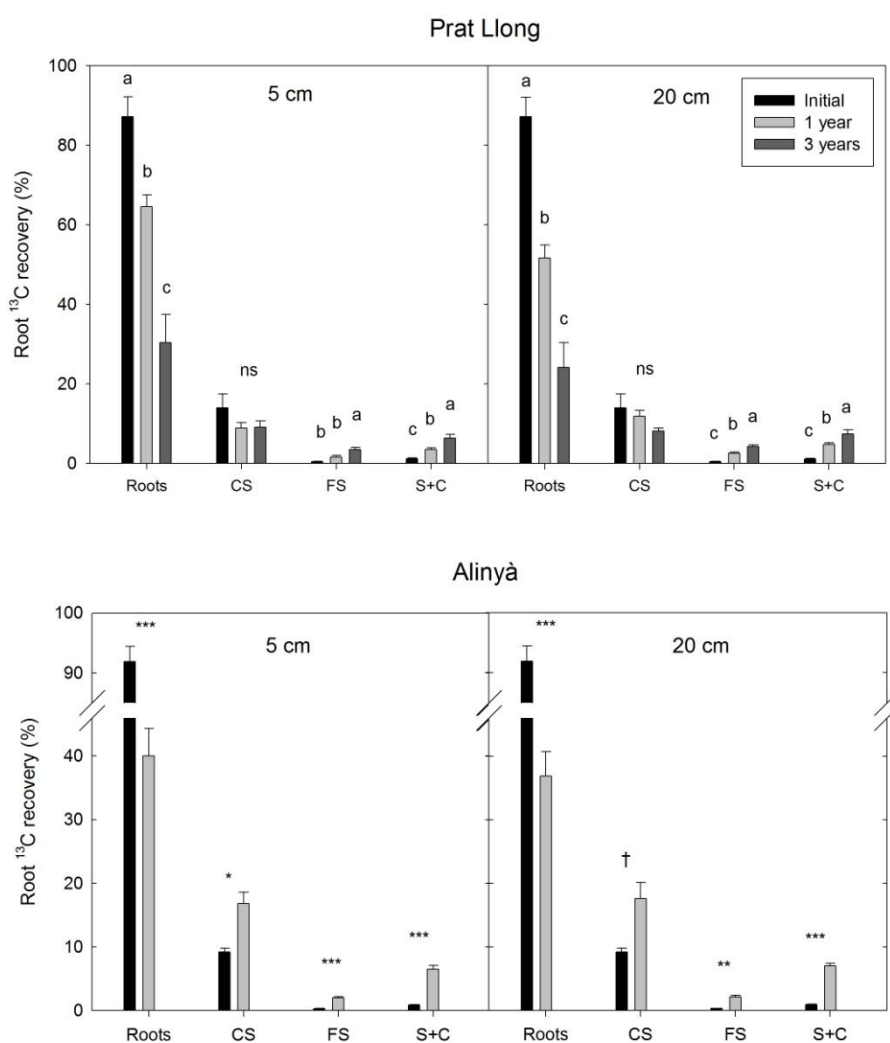


Figura 5: Recuperació de C d'arrels incubades (en percentatge sobre la quantitat de C incubada) a 5 i a 20 cm de fondària en cada fracció del sòl (CS: sorra grollera; FS: sorra fina; S+C: llims i argiles) i a les arrels encara visibles al Prat Llong (2140 m) i a Alinyà (1848 m). S'indica la recuperació inicial i després d'un i tres anys (només al Prat Llong) d'incubació.

És de destacar que la matèria orgànica protegida en les partícules fines del sòl es caracteritza per ser la fracció de més qualitat, amb un baix índex de recalitrància i una relació C/N baixa (Art. 5). Així doncs, és la matèria orgànica *a priori* menys estable per la

seva qualitat la que més fàcilment s'estabilitza físicament. Això ens indica que és una fracció que malgrat la protecció física li pot conferir temps de residència llargs, pot ser especialment vulnerable a la mineralització en cas de desorció de les superfícies minerals dels llims i les argiles.

Efecte de l'abandó de les pastures de muntanya

Diversos estudis indiquen que l'abandó de les pastures pot promoure o reduir l'acumulació de C edàfic (Piñeiro et al., 2010), depenent de les condicions climàtiques, la pressió de pastura, el tipus de vegetació etc. Aquests efectes sobre l'acumulació de C al sòl necessàriament venen donats per canvis en la producció primària o bé en la mineralització de la matèria orgànica. Molts d'aquests estudis analitzen els efectes a llarg termini, on el canvis en la composició de la vegetació i, especialment, la proliferació d'espècies llenyoses pot comportar alteracions en la dinàmica del C (Jackson et al., 2002; Montané et al., 2007). A curt termini, aquests efectes s'han de donar per respostes fisiològiques de les plantes quan són defoliades, com ara els canvis en l'assignació de recursos, en la producció d'exudats o en la productivitat i els seus efectes sobre l'activitat microbiana (Hamilton i Frank, 2001)



Figura 6: Quan es deixen de pasturar (banda dreta) el prats acumulen més biomassa a la part aèria que quan són pasturats (esquerra). Parcel·les experimentals a Alinyà, 1848 m s.n.m. Foto: Pere Casals

En primer lloc és obvi que l'abandonament de les pastures té com a conseqüència un increment de l'aportació superficial de matèria orgànica, atesa la major acumulació de biomassa aèria (Figura 6). Ara bé, donat que en els prats la biomassa subterrània és molt

superior a la biomassa aèria (Jackson et al., 1996), és d'esperar que possibles efectes sobre la productivitat radicular tinguin potencialment més importància sobre l'acumulació de C edàfic. Els nostres resultats mostren que a l'estatge subalpí, quan els prats es deixen de pasturar, hi ha una tendència cap a l'increment de la productivitat subterrània dels prats a l'estiu a partir del segon any (Figura 7, Art. 4). Malgrat que aquest increment estacional de la producció inicialment no es reflecteix en un increment significatiu de la producció anual, el seu efecte a mig termini podria ser rellevant. Guitian i Bardgett (2000) ja indicaven que les espècies tolerants al pasturatge tenen l'estratègia d'augmentar l'assignació de recursos cap a la part aèria i reduir la biomassa d'arrels quan són defoliades. Aquest increment de la productivitat estival, no es tradueix necessàriament en un increment de la biomassa subterrània (Figura 8, Art. 4), atès que els canvis en la biomassa depenen tant de la producció com de la longevitat de les arrels. A més llarg termini, és possible que els canvis en la composició florística alterin la dinàmica radicular i, per tant, la producció subterrània.

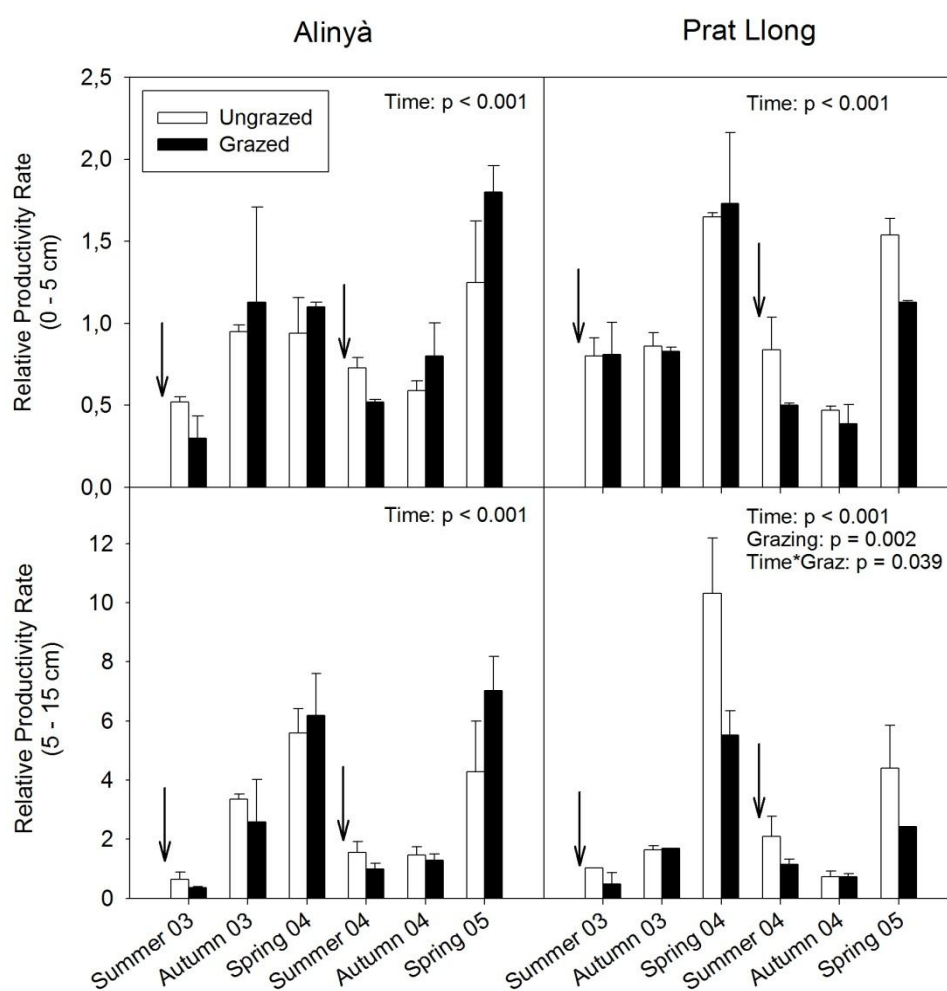


Figura 7: Producció subterrània relativa ($\text{g kg arrel}^{-1} \text{ dia}^{-1}$) estacional a Alinyà i al Prat Llong al sòl superficial (0-5 cm) i al subsòl (5-15 cm) pels prats pasturats i no pasturats. Les fletxes indiquen els episodis de pasturatge.

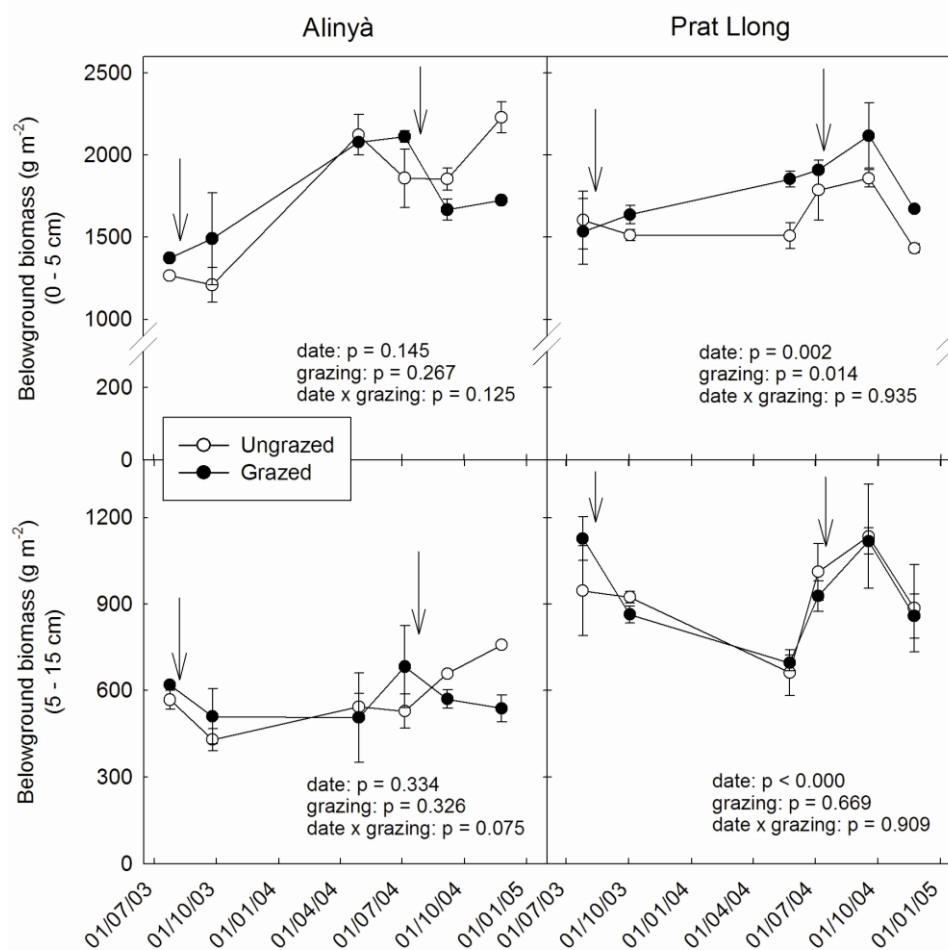


Figura 8: Evolució de la biomassa subterrània en dos prats de muntanya (Alinyà i Prat llong) pasturats o sense pasturatge al sòl superficial (0 – 5 cm) i al subsòl (5 – 15 cm). Les fletxes indiquen els episodis de pasturatge.

Hi ha estudis que constaten que l'abandonament dels prats subalpins i la conseqüent acumulació de biomassa aèria causa una reducció de l'evapotranspiració i un augment de la humitat del sòl a 5 cm de fondària (Rosset et al., 2001). Malgrat sembla que això podria limitar l'activitat microbiana als prats pasturats, l'increment en aquests de l'activitat microbiana que resulta d'una major producció d'exudats radiculars (Paterson i Sim, 2000; Hamilton i Frank 2001) seria d'esperar que es traduís en taxes de descomposició més altes al sòl superficial (amb més densitat d'arrels) als prats pasturats respecte els abandonats. Els nostres resultats no confirmen aquesta hipòtesi atès que no trobem un efecte significatiu de l'exclusió del pasturatge en el C romanent de les arrels incubades. Així doncs, globalment l'abandonament de les pastures d'àrees subalpines podria afavorir a curt termini l'acumulació de C al sòl per acumulació de biomassa aèria i per un lleuger increment de la producció subterrània. Tot i així, cal tenir en compte que l'increment de l'activitat microbiana i de la disponibilitat de N provocat pel pasturatge pot conduir a un augment del contingut de N en la biomassa aèria (Hamilton i Frank, 2001), fet que podria afavorir-ne la mineralització. Caldria doncs veure també fins a quin punt aquests possibles canvis de qualitat poden tenir efectes en el balanç de C, aspecte que no hem estudiat en aquesta tesi.

5. Conclusions

- El contingut de C edàfic dels prats de muntanya del Pirineu mostra una gran variabilitat (entre 5,9 – 29,9 kg C m⁻²), que en part està determinada per les condicions climàtiques. La topografia, en la mesura que determina el microclima local, té un efecte significatiu en l'acumulació de C edàfic. Així mentre a les zones més altes i fredes tendeix a acumular-se més C als solells, a les parts més baixes se n'acumula més als vessants obacs. L'efecte de l'orientació hauria de tenir-se en compte a l'hora de fer estimacions regionals dels estocs de C en zones de topografia complexa.
- Als prats de muntanya del Pirineu, la mineralització de la matèria orgànica als horitzons superficials del sòl està fortament regulada per la disponibilitat de C. En canvi, als horitzons subsuperficials el baix contingut de N pot limitar la mineralització de la matèria orgànica i esdevenir un factor regulador important.
- Una aportació de C làbil al sòl (p. ex. exudats de les arrels) promou la mineralització de la matèria orgànica, mitjançant l'efecte *priming*. La composició i estructura de les comunitats microbianes influeixen en la magnitud d'aquest efecte, afectant d'aquesta manera la taxa de mineralització de la matèria orgànica. Un contingut alt de nutrients té un efecte inhibitori sobre la mineralització de la matèria orgànica, però sense arribar a eliminar l'efecte *priming*.
- A l'estatge subalpí la producció subterrània suposa una aportació anual de C al sòl de al voltant de 200 g C m⁻² en els 15 cm superficials. Aquesta producció té una alta estacionalitat, concentrant-se sobretot a la primavera. Malgrat la producció es redueix amb la fondària, la productivitat relativa a la biomassa d'arrels és més alta al subsòl (5 – 15 cm).
- La major freqüència de secades i de cicles de glaç-desglaç, que en determinades èpoques de l'any es donen en els primers centímetres de sòl, podrien limitar l'acció dels descomponedors a la superfície del sòl.
- Els sòls dels prats de muntanya, malgrat tenir un contingut orgànic força alt, estableixen una proporció significativa (3,5 – 7,0%) de la matèria orgànica derivada de les arrels a les fraccions més fines (de mida llim i argila) del sòl. La matèria orgànica provinent de les arrels en descomposició que s'associa a les fraccions fines del sòl és més làbil i més enriquida en N que la que s'associa a les altres fraccions, suggerint que es tracta de matèria orgànica dissolta o provinent de substrats reciclats pels microorganismes.

- A curt termini l'abandonament del pasturatge tendeix a incrementar lleugerament la producció subterrània, però no afecta significativament els processos subterranis de descomposició.

6. Referències

- Amundson R. 2001. The carbon budget in soils. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 29: 535-562
- Biondini M.E., Patton B.D., Nyren P.E. 1998. Grazing intensity and ecosystem processes in a northern mixed-grass prairie, USA. *Ecological Applications* 8: 469-479
- Bardgett R.D. 2005. *The Biology of Soil. A community and ecosystem approach*. Oxford University Press, New York
- Bardgett R.D., Wardle D.A. 2003. Herbivore-mediated linkages between aboveground and belowground communities. *Ecology* 84: 2258-2268
- Bardgett R.D., Wardle D.A., Yeates G.W. 1998. Linking above-ground and below-ground interactions: how plant responses to foliar herbivory influence soil organisms. *Soil Biology and Biochemistry* 30: 1867-1878
- Bradford M.A., Fierer N., Reynolds J.F. 2008. Soil carbon stocks in experimental mesocosms are dependent on the rate of labile carbon, nitrogen and phosphorus inputs to soil. *Functional Ecology* 22: 964-974
- Brookes, P.C., Cayuela, M.L., Contin, M., de Nobili, M., Kemmit, S.J., Mondini C., 2008. The mineralisation of fresh and humified soil organic matter by the soil microbial biomass. *Waste Management* 28, 716-722.
- Burke I.C., Yonker C.M., Parton W.J., Cole C.V., Schimel D.S., Flach K. 1989. Texture, climate, and cultivation effects on soil organic matter content in U.S. grassland soils. *Soil Science Society of America Journal* 53: 800-805
- Cheng W., Kuzyakov Y. 2005. Root effects on soil organic matter decomposition. En: Zobel R.W., Wright S.F. (Eds.) *Roots and Soil Management: Interactions between Roots and the Soil*. Agronomy Monograph n°48. ASA, CSSA i SSSA, Madison, Wisconsin, pg. 119-143
- Cioci C., Corti G., Agnelli A., Cocco S. 2008. Role of altitude on the organic matter preservation in soils under secondary prairie on the Majella massif (Italy). *Agrochimica* 52: 313-324
- Dalias P., Anderson J.M., Bottner P., Couëteux M.M. 2001. Long term effects of temperature on carbon mineralisation processes. *Soil Biology and Biochemistry* 33: 1049-1057
- de Bello F., Leps J., Sebastià M.T. 2006. Variations in species and functional plant diversity along climatic and grazing gradients. *Ecography* 29: 801-810
- Djukic I., Zehetner F., Tatzber M., Gerzabek H. 2010. Soil organic-matter stocks and characteristics along an Alpine elevation gradient. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 173: 30-38
- Dungait J.A.J., Bol R., Evershed R.P. 2005. Quantification of dung carbon incorporation in a temperate grassland soil following spring application using bulk stable isotope determinations. *Isotopes in Environmental and Health Studies* 41: 3-11
- EEA. 1999. *Environment in the European Union at the turn of the century. Summary*. European Environment Agency, Copenhagen

- Egli M., Sartori G., Mirabella A., Favilli F., Giaccai D., Delbos E. 2009. Effect of north and south exposure on organic matter in high Alpine soils. *Geoderma* 149: 124-136
- Eusterhues K., Rumpel C., Kögel-Knabner I. 2005. Stabilization of organic matter isolated via oxidative degradation. *Organic Geochemistry* 36: 1567-1575
- Ferraro D.O., Oesterheld M. 2002. Effect of defoliation on grass growth. A quantitative review. *Oikos* 98: 125-133
- Fierer N., Allen A.S., Schimel J.P., Holden P.A. 2003a. Controls of microbial CO₂ production: a comparison of surface and subsurface horizons. *Global Change Biology* 9: 1322-1332
- Fierer N., Schimel J.P., Holden P.A. 2003b. Variation in microbial community composition through two soil depth profiles. *Soil Biology and Biochemistry* 35: 167-176
- Fontaine S., Bardoux G., Abbadie L., Mariotti A. 2004. Carbon input to soil may decrease soil carbon content. *Ecology Letters* 7: 314-320
- Fontaine S., Mariotti A., Abbadie L. 2003. The priming of organic matter: a question of microbial competition? *Soil Biology and Biochemistry* 35: 837-843
- Freppaz M., Celi L., Marchelli M., Zanini E. 2008. Snow removal and its influence on temperature and N dynamics in alpine soils (Vallée d'Aoste, northwest Italy). *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 171: 672-680
- Gamper M.G., Tasser E., Tappeiner U. 2007. Short-time effects of land-use changes on O-horizon in subalpine grasslands. *Plant and Soil* 299: 101-115
- Ganuza A., Almendros G. 2003. Organic carbon storage of the Basque Country (Spain): the effect of climate, vegetation type and edaphic variables. *Biology and Fertility of Soils* 37: 154-162
- Gill R.A., Burke I.C. 2002. Influence of soil depth on the decomposition of *Bouteloua gracilis* roots in the shortgrass steppe. *Plant and Soil* 233-242
- Gilmanov T.G., Soussana J.F., Aires L., Allard V., Ammann C., Balzarolo M., Barcza Z., Bernhofer C., Campbell C.L., Cernusca A., Cescatti A., Clifton-Brown J., Dirks B.O.M., Dore S., Eugster W., Fuhrer J., Gimeno C., Gruenwald T., Haszpra L., Hensen A., Ibrom A., Jacobs A.F.G., Jones M.B., Lanigan G., Laurila T., Lohila A., Manca G., Marcolla B., Nagy Z., Pilegaard K., Pinter K., Pio C., Raschi A., Rogiers N., Sanz M.J., Stefani P., Sutton M., Tuba Z., Valentini R., Williams M.L., Wohlfahrt G. 2007. Partitioning European grassland net ecosystem CO₂ exchange into gross primary productivity and ecosystem respiration using light response function analysis. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 121: 93-120
- Guitian R., Bardgett R.D. 2000. Plant and soil microbial responses to defoliation in temperate semi-natural grassland. *Plant and Soil* 228: 271-277
- Hamilton E.W., Frank D.A. 2001. Can plants stimulate soil microbes and their own nutrient supply? Evidence from grazing tolerant grass. *Ecology* 82: 2397-2402
- Hartley I.P., Hopkins D.W., Sommerkorn M., Wookey P.A. 2010. The response of organic matter mineralisation to nutrient and substrate additions in sub-arctic soils. *Soil Biology and Biochemistry* 42: 92-100
- Henry H.A.L. 2007. Soil freeze-thaw cycle experiments: Trends, methodological weaknesses and suggested improvements. *Soil Biology & Biochemistry* 39: 977-986
- Hitz C., Egli M., Fitze P. 2001. Below-ground and above-ground production of vegetational organic matter along a climosequence in alpine grasslands. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 164: 389-397
- Jackson R.B., Banner J.L., Jobbágy E.G., Pockman W.T., Wall D.H. 2002. Ecosystem carbon loss with woody plant invasion of grasslands. *Nature* 418: 623-626
- Jackson R.B., Canadell J., Ehleringer J.R., Mooney H.A., Sala O.E., Schulze E.D. 1996. A global analysis of root distributions for terrestrial biomes. *Oecologia* 108: 389-411

- Jenkinson D.S., Coleman K. 2008. The turnover of organic carbon in subsoils. Part 2. Modelling carbon turnover. *European Journal of Soil Science* 59: 400-413
- Jóbbagy E.G., Jackson R.B. 2000. The vertical distribution of soil organic carbon and its relation to climate and vegetation. *Ecological Applications* 10: 423-436
- Jonas T., Rixen C., Sturm M., Stoeckli V. 2008. How alpine plant growth is linked to snow cover and climate variability. *Journal of Geophysical Research – Biogeosciences* 113: G03013.
- Jones R.J.A., Hiedere R., Rusco E., Loveland P.J., Montanarella L. 2003. Topsoil organic carbon in Europe. *Proceedings of the 4th European Congress of Regional Geoscientific Cartography and Information Systems*, Bologna.
- Kemmitt S.J., Lanyon C.V., Waite I.S., Wen Q., Addiscott T.M., Bird N.R.A., O'Donnell A.G., Brookes P.C. 2008. Mineralization of native soil organic matter is not regulated by the size, activity or composition of the soil microbial biomass – a new perspective. *Soil Biology and Biochemistry* 40: 61-73
- Kirschbaum M.U.F. 2000. Will changes in organic carbon act as a positive or negative feedback on global warming? *Biogeochemistry* 48: 21-51
- Klumpp K., Fontaine S., Attard E., Le Roux X., Gleixner G., Soussana J.F. 2009. Grazing triggers soil carbon loss by altering plant roots and their control on soil microbial community. *Journal of Ecology* 97: 876-885
- Kopáček J., Kaňa J., Šantrůčková H. 2006. Pools and composition of soils in the alpine zone of the Tatra Mountains. *Biologia, Bratislava* 61 Suppl.: S35-S49
- Körner C. 2003. *Alpine Plant Life. Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*. 2nd Edition, Springer, Berlin, Heidelberg.
- Krull E.S., Baldock J.A., Skjemstad J.O. 2003. Importance of mechanisms and processes of the stabilisation of soil organic matter for modelling carbon turnover. *Functional Plant Biology* 30: 207-222
- Kuzyakov Y., Blagodatskaya, E., Blagodatsky, S., 2009. Comments on the paper by Kemmitt et al. (2008) 'Mineralization of native soil organic matter is not regulated by the size, activity or composition of soil microbial biomass- a new perspective [Soil Biology & Biochemistry 40, 61-73]: the biology of the regulatory gate. *Soil Biology and Biochemistry* 41, 435-439.
- Kuzyakov Y., Friedel J.K., Stahr K. 2000. Review of mechanisms and quantification of priming effects. *Soil Biology and Biochemistry* 32: 1485-1498
- Leifeld J., Bassin S., Fuhrer J. 2005. Carbon stocks in Swiss agricultural soils predicted by land use, soil characteristics, and altitude. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 105: 255-266
- Leifeld J., Fuhrer J. 2009. Long-term management effects on soil organic matter in two cold, high-elevation grasslands: clues from fractionation and radiocarbon dating. *European Journal of Soil Science* 60: 230-239
- Leifeld J., Zimmermann M., Fuhrer J., Conen F. 2009. Storage and turnover of carbon in grassland soils along an elevation gradient in the Swiss Alps. *Global Change Biology* 15: 668-679
- Litaor M.I., Williams M., Seastedt T.R. 2008. Topographic controls on snow distribution, soil moisture, and species diversity of herbaceous alpine vegetation. *Journal of Geophysical Research* 113, G02008, doi:10.1029/2007JG000419
- Löhnis F. 1926. Nitrogen availability of green manures. *Soil Science* 22: 253-290
- López-Moreno J.I., Goyette S., Beniston M. 2008. Climate change prediction over complex areas: spatial variability of uncertainties and predictions over the Pyrenees from a set of regional climate models. *International Journal of Climatology* 28: 1535-1550
- López-Sangil L., Rousk J., Wallander H., Casals P. 2010. Microbial growth rate measurements reveal that land-use abandonment promotes fungal dominance of SOM decomposition in

- grazed Mediterranean ecosystems. *Biology and Fertility of Soils*, doi: 10.1007/s00374-010-0510-8
- Marschner B., Brodowski S., Dreves A., Gleixner G., Gude A., Grootes P.M., Hamer U., Heim A., Jandl G., Ji R., Kaiser K., Kalbitz K., Kramer C., Leinweber P., Rethemeyer J., Schäffer A., Schmidt M.W.I., Schwark L., Wiesenberg G.L.B. 2008. How relevant is recalcitrance for the stabilization of organic matter in soils? *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 171: 91-110
- Matzner E., Borken W. 2008. Do freeze-thaw events enhance C and N losses from soils of different ecosystems? A review. *European Journal of Soil Science* 59: 274-284
- Mikutta R., Kleber M., Torn M.S. 2006. Stabilization of soil organic matter: association with minerals or chemical recalcitrance? *Biogeochemistry* 77: 25-56
- Miller A.E., Schimel J.P., Sickman J.O., Meixner T., Doyle A.P., Melack J.M. 2007. Mineralization processes at near-zero temperatures in three alpine soils. *Biogeochemistry* 84: 233-245
- Mokany K., Raison R.J., Prokushkin A.S. 2006. Critical analysis of root : shoot ratios in terrestrial biomes. *Global Change Biology* 12: 84-96
- Montané F., Rovira P., Casals P. 2007. Shrub encroachment into mesic mountain grasslands in the Iberian Peninsula: Effects of plant quality and temperature on soil C and N stocks. *Global Biogeochemical Cycles* 21, GB4016, doi:10.1029/2006GB002853
- Neff J.C., Townsend A.R., Gleixner G., Lehman S.J., Turnbull J., Bowman W.D. 2002. Variable effects of nitrogen additions on the stability and turnover of soil carbon. *Nature* 419: 915-917
- Ninot J.M., Carrillo E., Font X., Carreras J., Ferré A., Masalles R.M., Soriano I., Vigo J. 2007. Altitude zonation in the Pyrenees: A geobotanic interpretation. *Phytocoenologia* 37: 371-398
- Ohm H., Hamer U., Marschner B. 2007. Priming effects in soil size fractions of a podzol Bs horizon after addition of fructose and alanine. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 170: 551-559
- Paterson E. 2003. Importance of rhizodeposition in the coupling of plant and microbial productivity. *European Journal of Soil Science* 54: 741-750
- Paterson, E., 2009. Comments on the regulatory gate hypothesis and implications for C-cycling in soil. *Soil Biology and Biochemistry* 41, 1352-1354.
- Paterson E., Midwood A.J., Millard P. 2009. Through the eye of the needle: a review of the isotope approaches to quantify microbial processes mediating soil carbon balance. *New Phytologist* 184: 19-33
- Paterson E., Sim A. 2000. Effect of nitrogen supply and defoliation on loss of organic compounds from roots of *Festuca rubra*. *Journal of Experimental Botany* 51: 1449-1457
- Paul E.A., Follett R.F., Leavitt S.W., Halvorson A., Peterson G.A., Lyon D.J. 1997. Radiocarbon dating for determination of soil organic carbon pool sizes and dynamics. *Soil Science Society of America Journal* 61: 1058-1067
- Piñeiro G., Paruelo J.M., Oesterheld M., Jobbágy E.G. 2010. Pathways of grazing effects on soil organic carbon and nitrogen. *Rangeland Ecology and Management* 63: 109-119
- Pucheta E., Bonamici I., Cabido M., Díaz S. 2004. Below-ground biomass and productivity of a grazed site and a neighbouring ungrazed enclosure in a grassland in central Argentina. *Austral Ecology* 29: 201-208
- Rasse D.P., Rumpel C., Dignac M.F. 2005. Is soil carbon mostly root carbon? Mechanisms for a specific stabilisation. *Plant and Soil* 269: 341-356
- Rey Benayas J.M., Sánchez-Colomer M.G., Escudero A. 2004. Landscape- and field-scale control of spatial variation of soil properties in Mediterranean montane meadows. *Biogeochemistry* 69: 207-225

- Rivas-Martínez S. 1981. Les étages bioclimatiques de la végétation de la Péninsule Ibérique. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 37: 251-268
- Rosset M., Montani M., Tanner M., Fuhrer J. 2001. Effects of abandonment on the energy balance and evapotranspiration of wet subalpine grassland. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 86: 277-286
- Rounsevell M.D.A., Reginster I., Araújo M.B., Carter T.R., Dendoncker N., Ewert F., House J.I., Kankaanpää S., Leemans R., Metzger M.J., Schmit C., Smith P., Tuck G. 2006. A coherent set of future land use change scenarios for Europe. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 114: 57-68
- Roura-Pascual N., Pons P., Etienne M., Lambert B. 2005. Transformation of a rural landscape in the Eastern Pyrenees between 1953 and 2000. *Mountain Research and Development* 25: 252-261
- Rovira P., Jorba M., Romanyà J. 2010. Active and passive organic matter fractions in Mediterranean forest soils. *Biology and Fertility of Soil* 46: 355-369
- Rovira P., Vallejo V.R. 1997. Organic carbon and nitrogen mineralization under Mediterranean conditions: the effects of incubation depth. *Soil Biology and Biochemistry* 29: 1509-1520
- Rumpel C., Kögel-Knabner I. 2010. Deep soil organic matter – a key but poorly understood component of terrestrial C cycle. *Plant and Soil*, DOI: 10.1007/s11104-010-0391-5
- Rumpel C., Kögel-Knabner I., Bruhn F. 2002. Vertical distribution, age, and chemical composition of organic carbon in two forest soils of different pedogenesis. *Organic Geochemistry* 33: 1131-1142
- Salomé C., Nunan N., Pouteau V., Lerch T.Z., Chenu C. 2010. Carbon dynamics in topsoil may be controlled by different regulatory mechanisms. *Global Change Biology* 16: 416-426
- Schimel D.S., Braswell B.H., Holland E.A., McKeown R., Ojima D.S., Painter T.H., Parton W.J., Townsend A.R. 1994. Climatic, edaphic, and biotic controls over storage and turnover of carbon in soils. *Global Biogeochemical Cycles* 8: 279-293
- Sebastià M.T., de Bello F., Puig L., Tauli M. 2008. Grazing as a factor structuring grasslands in the Pyrenees. *Applied Vegetation Science* 11: 215-223
- Strickland M.S., Lauber C., Fierer N., Bradford M.A. 2009. Testing the functional significance of microbial community composition. *Ecology* 90: 440-450
- Tate K.R. 1992. Assessment, based on a climosequence of soils in tussock grasslands, of soil carbon storage and release in response to global warming. *Journal of Soil Science* 43: 697-707
- von Lütow M., Kögel-Knabner I., Ekschmitt K., Guggenberger G., Marschner B., Flessa H. 2006. Stabilization of organic matter in temperate soils: mechanisms and their relevance under different soil conditions – a review. *European Journal of Soil Science* 57: 426-445
- Wang W.J., Dalal R.C., Moody P.W., Smith C.J. 2003. Relationships of soil respiration to microbial biomass, substrate availability and clay content. *Soil Biology and Biochemistry* 35: 273-284
- Wipf S. 2010. Phenology, growth, and fecundity of eight subarctic tundra species in response to snowmelt manipulations. *Plant Ecology* 207: 53-66
- Withington C.L., Sanford Jr. R.L. 2007. Decomposition rates of buried substrates increase with altitude in the forest-alpine tundra ecotone. *Soil Biology and Biochemistry* 39: 68-75