



Invasió de pastures de muntanya per bàlec (*Cytisus balansae ssp europaeus*): patrons espacials i efectes sobre el segrest de carboni

Francesc Montané Caminal

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.tdx.cat) 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.tdx.cat) 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.tdx.cat) 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.



Invasió de pastures de muntanya per bàlec (*Cytisus balansae ssp europaeus*): patrons espacials i efectes sobre el segrest de carboni

Memòria presentada per **Francesc Montané Caminal** per optar al títol de Doctor per la Universitat de Barcelona dins del Programa Biologia de les Plantes en Condicions Mediterrànies, Bienni 2004-2006, del Departament de Biologia Vegetal de la Universitat de Barcelona, i duta a terme al Centre Tecnològic Forestal de Catalunya.

Dr. Pere Casals Tortras
(Director de tesi)

Dr. V. Ramón Vallejo Calzada
(Tutor)

Francesc Montané Caminal
(Autor)

Solsona, novembre de 2009

1. INTRODUCCIÓ GENERAL

El canvi global

El canvi global fa referència al conjunt d'interaccions entre diversos components de la Terra com a sistema que n'alteren la seva estructura i funcionament. Entre aquestes interaccions destaca l'augment de CO₂, alteracions en els cicles biogeoquímics, el canvi en l'ús del sòl o les invasions biològiques per espècies exòtiques, entre d'altres (Vitousek 1994). Les principals causes del canvi global estan relacionades amb l'espectacular creixement de la població mundial i també amb l'increment en l'ús dels recursos per part de l'home (Vitousek 1994). D'entre els diferents components del canvi global, els canvis en l'ús del sòl són els que tenen un efecte més important sobre els ecosistemes (Vitousek 1994).

Els canvis en l'ús del sòl han tingut lloc des dels inicis de la civilització humana, per tal que l'home pogués obtenir aliments, fusta o senzillament espai on poder viure (DeFries *et al.* 2004). Tot i que uns anys endarrere, els canvis en l'ús del sòl es consideraven un problema d'abast local, més recentment s'ha reconegut la importància global d'aquest fenomen (Foley *et al.* 2005), el qual està complexament relacionat tant amb el desenvolupament econòmic com amb les característiques ecològiques dels paisatges (DeFries *et al.* 2004). Quan es produeixen canvis en l'ús del sòl per satisfer les necessitats de consum humà, de retruc disminueixen moltes de les altres funcions dels ecosistemes. Algunes d'aquestes funcions són: la provisió de béns directes de mercat, com la fusta o la qualitat de la pastura, el manteniment de l'estabilitat dels cicles biogeoquímics i, en particular, el segrest de C, i la conservació de la biodiversitat (Foley *et al.* 2005; Chapin *et al.* 2000a). Quan els canvis en l'ús del sòl comporten la substitució d'un grup funcional de plantes per un altre, els impactes en l'estructura i funció dels ecosistemes poden ser especialment importants (Hooper i Vitousek 1997), i sovint, a més, amb una repercussió econòmica elevada (Chapin *et al.* 2000a; Chapin *et al.* 2000b). La potencialitat per modificar els processos de l'ecosistema després d'aquests canvis és tant destacable que fins i tot poden posar en perill el futur dels béns i

serveis que els ecosistemes del planeta proporcionen a la humanitat (Figura 1; Chapin *et al.* 2000a).

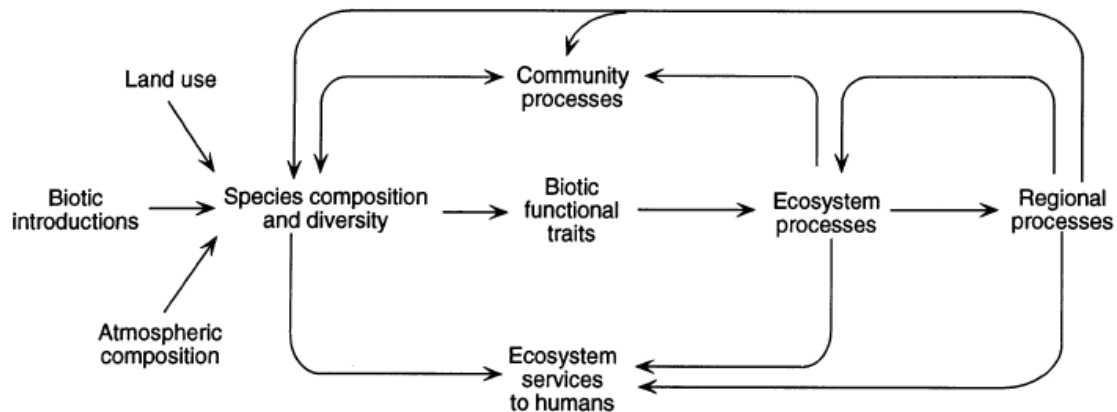


Figura 1. Els canvis en l'ús del sòl poden modificar la composició i diversitat d'espècies, i aquests a la vegada alterar processos de l'ecosistema com la productivitat i el cicle de nutrients. Aquests canvis poden tenir conseqüències sobre els serveis que l'ecosistema proporciona als humans (extret de Chapin *et al.* 2000a).

Els paisatges, i especialment els de la conca mediterrània, solen ser un mosaic de comunitats herbàcies i llenyoses amb un elevat valor cultural i biològic. El balanç entre les diferents unitats de paisatge és dinàmic i determinat pels diferents factors del canvi global, els quals actuen a diferents escales espacials (Milbau *et al.* 2009). Per tal de conservar els béns i serveis d'aquests mosaics, els gestors han d'entendre els mecanismes que regeixen la dinàmica dels ecotons entre les diferents comunitats.

Les invasions biològiques són considerades actualment com un dels reptes ambientals més importants (Hedgpeth 1993; Vitousek *et al.* 1996). Tot i que existeix certa controvèrsia en l'ús del terme invasió, generalment, es consideren organismes invasors aquells que s'expandeixen i ocupen un nou espai, on acostumen a tenir efectes negatius sobre les espècies ja presents (Alpert *et al.* 2000). Segons aquesta definició, tant les espècies autòctones com les exòtiques poden ser considerades espècies invasores o no. El terme invasibilitat fa referència a la susceptibilitat d'una determinada comunitat o hàbitat a l'establiment i propagació de noves espècies (Alpert *et al.* 2000). Per tal de dur a terme estudis acurats de la invasibilitat dels ecosistemes esdevé indispensable considerar la variabilitat dels factors a petita escala, com les perturbacions o les interaccions biològiques (Milbau *et al.* 2009). Una vegada es coneix la invasibilitat dels diferents ecosistemes, es poden gestionar hàbitats amb la fi de restringir l'expansió

d'espècies invasores. Aplicar mesures de gestió pot tenir una importància capital, ja que les invasions biològiques comporten efectes com disminucions de la biodiversitat, homogeneïtzacions d'hàbitats, canvis en els cicles biogeoquímics o alteració dels règims de pertorbacions (Vitousek 1994; Sala *et al.* 2000).

Les pertorbacions poden jugar un paper clau en els processos d'invasió de les comunitats, ja que alteren la resistència biòtica (Parker i Reichard 1997). Les pertorbacions es poden classificar en episòdiques, resultant de canvis sobtats com el foc o l'estassada, i cròniques com l'herbivoria o la sequera. Com que la vegetació terrestre està sotmesa a ambdós tipus de pertorbacions, la intensitat, la importància relativa i la història d'aquestes pertorbacions podrien determinar la dinàmica de la vegetació.

Invasió de pastures per arbustos

Canvis en l'ús del sòl en pastures

Les pastures constitueixen un dels tipus de vegetació amb una distribució més ampla arreu del món, ocupant gairebé una cinquena part de la superfície terrestre del planeta (Lieth 1978), i si es considera la superfície ocupada per pastures i sabanes, aquests sistemes representen gairebé la meitat de la superfície terrestre (Chapin *et al.* 2001).

Arreu d'Europa, durant la segona part del segle XX va tenir lloc una transformació socioeconòmica des del sector primari al terciari que va comportar la substitució de les activitats tradicionals, basades en la sostenibilitat del sistema i la diversitat multifuncional, per altres amb una orientació purament econòmica (European Environment Agency 1999). Així, a les zones de muntanya es constata que la pastura s'ha intensificat en zones de fàcil accés i, en canvi, se n'ha produït un abandó en zones més remotes (Garcia-Ruiz *et al.* 1996; Cernusca *et al.* 1996). Aquest fet pot ser la causa de la proliferació d'arbustos en les pastures de diversos sistemes muntanyosos europeus, com per exemple els Alps (Dullinger *et al.* 2003) o els Pirineus (Figura 2; Pasche *et al.* 2004; Roura-Pascual *et al.* 2005; Bourdin 2007). La invasió per arbustos, però, no només afecta les pastures d'Europa sinó també les d'arreu del món (Archer *et al.* 1995, Fang *et al.* 2001, Jackson *et al.* 2002). Generalment, el procés d'invasió de pastures per arbustos, també conegut com a emmatament, acostuma a tenir conseqüències negatives per la gestió del territori.



Figura 2. El bàlec constitueix un dels arbustos amb més proliferació en les pastures de muntanya als Pirineus (Durro, Alta Ribagorça).

Als Pirineus, la colonització d'espais oberts per pi negre (*Pinus uncinata*) ha estat especialment important en zones on s'ha reduït l'activitat agrària i la ramadera (Améztegui i Coll 2009). Segons l'estudi de Roura-Pascual *et al.* (2005), dut a terme al Massís de Madres i de Mont Coronat (Pirineus francesos), la superfície de pastura es va reduir un 73% entre el període que va del 1953 al 2000 (Figura 3), i en diverses zones de muntanya del Pallars Sobirà, gairebé un 50% de la superfície de pastures subalpines existents en 1956 eren matollars o boscos l'any 2003 (Figura 4; Bourdin, 2007). Tot i que en aquests dos darrers estudis (Roura-Pascual *et al.* 2005; Bourdin 2007) no s'analitzen les causes d'aquest emmatament, es suggereix que, com en el cas del pi negre, la disminució de l'activitat ramadera tradicional hauria afavorit la important proliferació dels arbustos en pastures dels Pirineus.

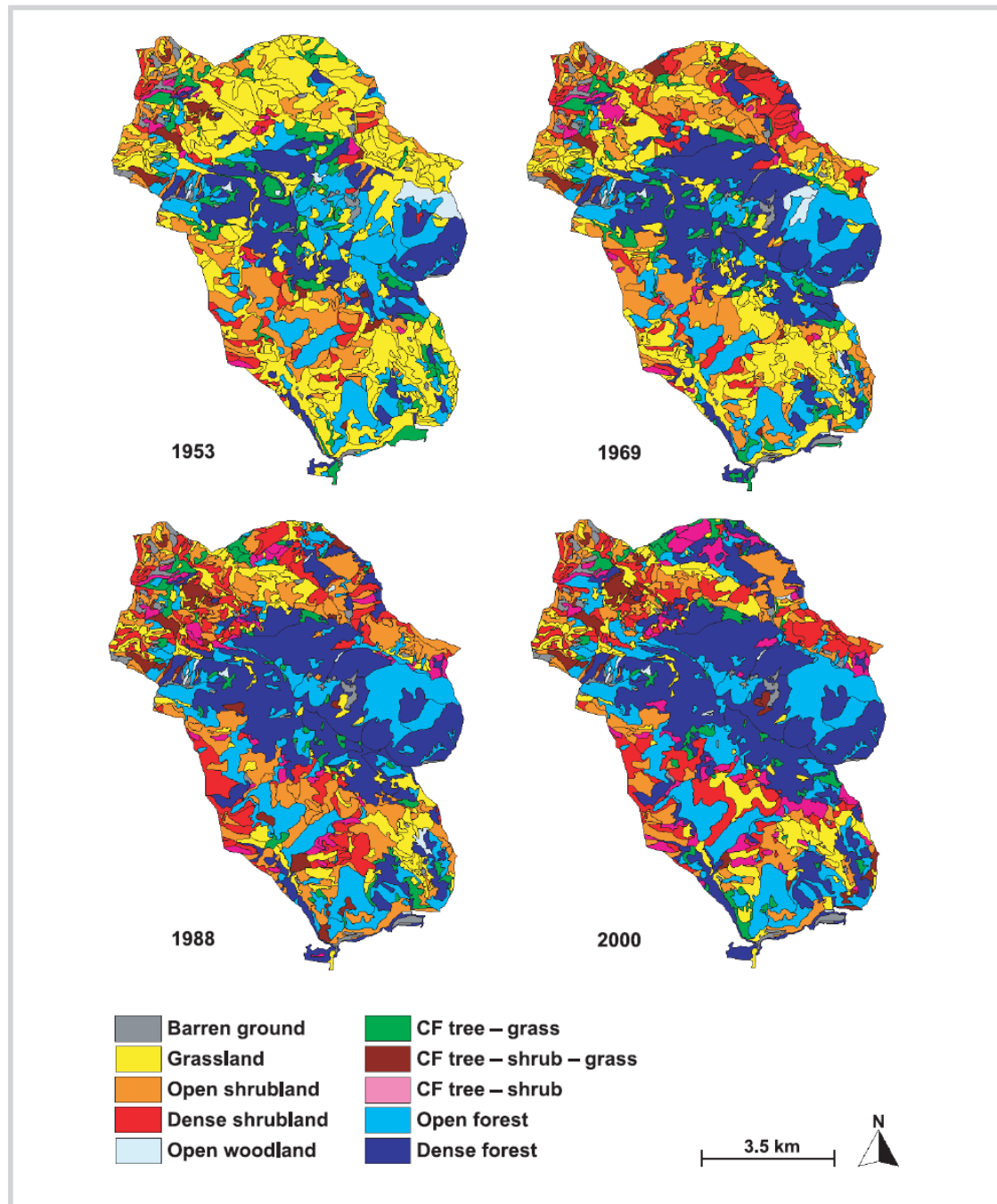


Figura 3. Paisatge vegetal al Massís de Madres i de Mont Coronat en els anys 1953, 1969, 1988 i 2000. La superfície de pastures (zona groga) s'ha reduït considerablement en els darrers 50 anys (extret de Roura-Pascual *et al.* 2005).

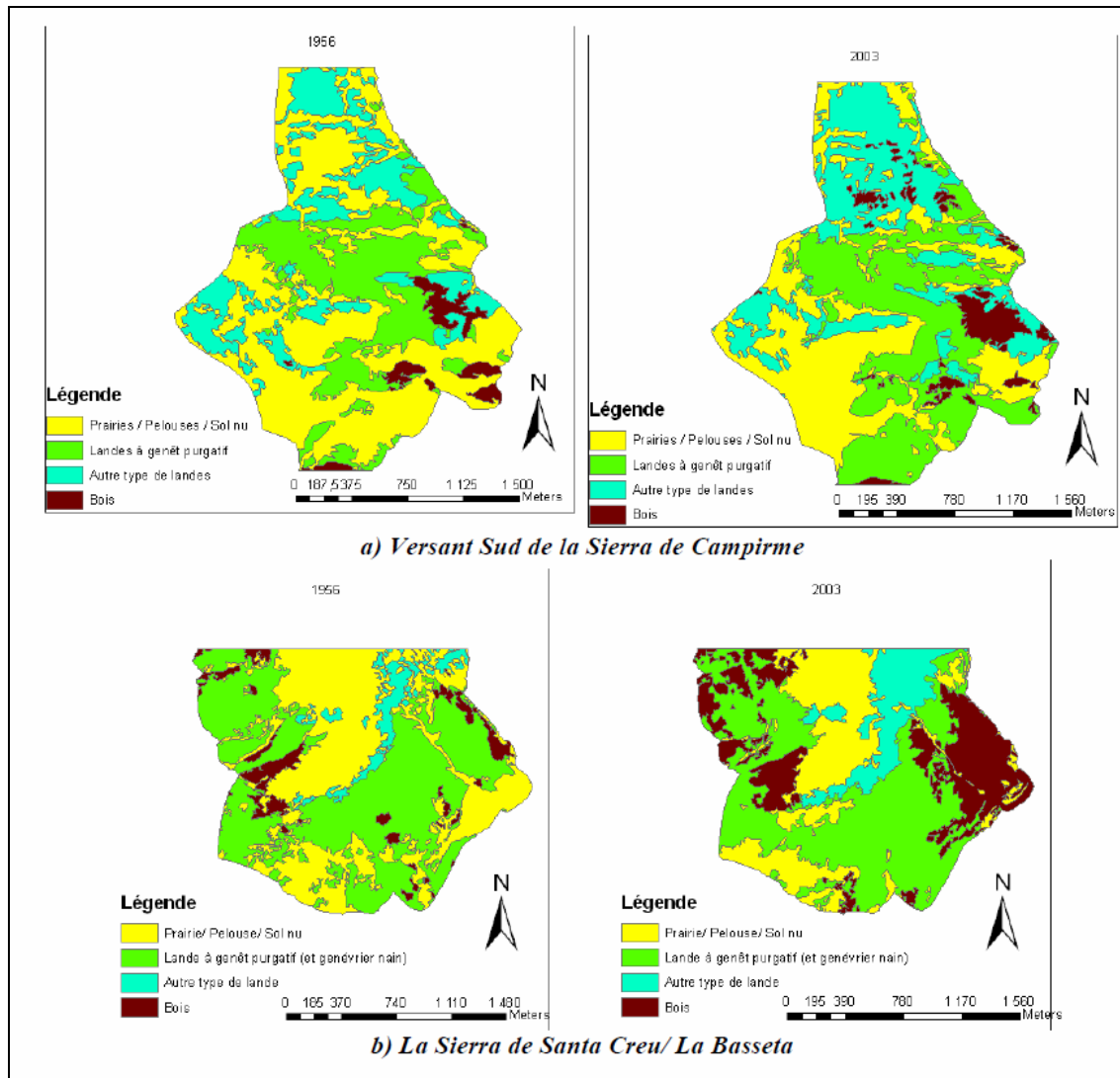


Figura 4. Paisatge vegetal de Campirme i Santa Creu (Pallars Sobirà) en les anys 1956 i 2003. La disminució de les pastures (zona groga) és evident en les dues zones. La proliferació de bàlec (zona verda) sembla més important a la zona de Campirme que a Santa Creu (extret de Bourdin 2007).

Dos dels principals arbustos que envaeixen les pastures d'alta muntanya dels Pirineus són el bàlec (*Cytisus balansae* subsp. *europaeus* (G. López & Jarvis) Muñoz Garmendia) i el ginebró (*Juniperus communis* subsp. *alpina* (Neilr.) Celak). L'àrea de distribució de *C. balansae* abasta les zones de muntanya del sud de França, la península Ibèrica i el nord d'Àfrica (Algèria i Marroc). La subespècie *europaeus* (bàlec, escobes) és un nanofaneròfit lleguminós, silicícola, d'alta i mitja muntanya dels Pirineus, serres Carpetano-Leoneses i Oroibèric (Cantó i Rivas-Martínez 2002). El bàlec té capacitat de rebrot després del foc (Debussche *et al.* 1980). El ginebró (*Juniperus communis* L.) és un nanofaneròfit de la família de les Cupressàcies, de distribució Lateuropea. La subespècie *alpina* (ginebró nan) és un arbust prostrat de distribució Boreo-subalpina,

comú als boscos, matollars i pastures subalpines dels Pirineus i trobant-se, també, als cims del Montseny (Muntanyes Catalàniques N) (Bolòs i Vigo 1984). Els fruits de ginebró són un important component de la dieta d'ocells, com els *Turdus spp. pl.*, que a més juguen un paper clau en la seva posterior dispersió (Jordano 1993; García *et al.* 2001). A diferència del bàlec, el ginebró no sol rebrotar després del pas del foc. Al continent americà, les espècies del gènere *Juniperus* han esdevingut unes de les principals espècies llenyoses invasores de grans extensions de pastures (Van Auken 2008). Tant el bàlec com el ginebró són dues espècies intolerants a l'ombra i, per tant, la seva presència es veu afavorida en pastures o en zones arbrades molt aclarides (Gracia *et al.* 2007).

Causes de la invasió de pastures per arbustos

La proliferació d'arbustos en pastures sembla estar relacionada amb una combinació de factors difícils de considerar de forma individual (Van Auken 2009) amb interaccions d'intensitat variable en l'espai i el temps (Archer *et al.* 1995). Així, a més de l'abandó del pasturatge, la invasió de pastures per arbustos també pot estar afavorida pels canvis en el clima, la concentració de CO₂, el règim de perturbacions i els organismes dispersors de llavors (Archer *et al.* 1995; Sanz-Elorza *et al.* 2003; Van Auken 2009). No obstant, a mesura que l'escala d'observació i de temps disminueix, l'heterogeneïtat espacial edàfica i les perturbacions adquireixen més importància com a factors determinants de l'heterogeneïtat de la vegetació (Prentice 1986). Així, mentre els canvis històrics en el clima o la concentració de CO₂ actuarien a escala regional, diferències en les espècies d'herbívors o en la pressió de pastura explicarien per què les taxes, patrons i dinàmiques són tan variables en hàbitats similars (Archer *et al.* 1995). A escala regional, les zones de muntanya serien especialment vulnerables als canvis en el clima (Beniston 2003; Theurillat i Guisan 2001), amb conseqüències potencials sobre els canvis en la coberta del sòl, com per exemple, els canvis en els ecotons entre els prats alpins i la vegetació arbrada (Camarero i Gutiérrez 2004; Ninot *et al.* 2005; Batllori i Gutiérrez 2008; Batllori *et al.* 2009).

Els canvis en el clima o l'augment de CO₂ són modificacions de tipus crònic, caracteritzades per un procés de canvi continu i en contraposició amb altres canvis, com

en els règims de pertorbacions, que són processos episòdics. Els canvis en les règims de pertorbacions, com per exemple el foc o el pasturatge, poden influir decisivament en la proliferació de plantes llenyoses en pastures (Briggs *et al.* 2005). Així, la invasió de pastures semi-àrides per arbustos sembla estar determinada sobretot per una pressió de pasturatge elevada i contínua (Van Auken 2000). En canvi, en pastures mèsiques les interaccions entre el foc i el pasturatge semblen ser factors clau per entendre la proliferació d'arbustos (Briggs *et al.* 2005). Així, s'ha apuntat que l'única forma de mantenir les pastures mèsiques nord-americanes sense arbustos seria amb focs freqüents i sense pasturatge o bé amb focs freqüents i una baixa pressió de pastura (Figura 5; Briggs *et al.* 2005). La validesa d'aquest marc conceptual proposat per Briggs *et al.* (2005) en les pastures mèsiques europees constitueix una incògnita.

Finalment, la dispersió de les llavors dels arbustos pel bestiar pot ser un altre factor a tenir en compte. Per exemple, l'absència d'arbustos a les pastures americanes durant la majoria de l'Holocè s'ha relacionat amb la manca d'organismes dispersors de les llavors dels arbustos, mentre que posteriorment, la introducció del bestiar va contribuir a la ràpida propagació de les plantes llenyoses (Brown i Archer 1999; Van Auken 2009).

Tot i la creença general que, als Pirineus, la disminució del pasturatge és la principal causa de la invasió de pastures per arbustos, alguns fets la posen en dubte. Així, per exemple, la disminució de la pressió de pastura no sembla haver afavorit la invasió de pastures de *Festuca eskia* i *Nardus stricta* per neret (*Rhododendron ferrugineum*) (Pasche *et al.* 2004). A més, en un estudi de síntesi sobre la dinàmica del bàlec (Debussche *et al.* 1980) s'apunta que la proliferació de bàlec en pastures acostuma a seguir un període de sobrepasturatge, com el que va tenir lloc en algunes parts dels Pirineus entre els segles XVIII i XIX. Això es degut a que tant el sobrepasturatge com els increments de l'erosió associats afavoririen la dispersió de llavors de bàlec i el seu establiment (Debussche *et al.* 1980).

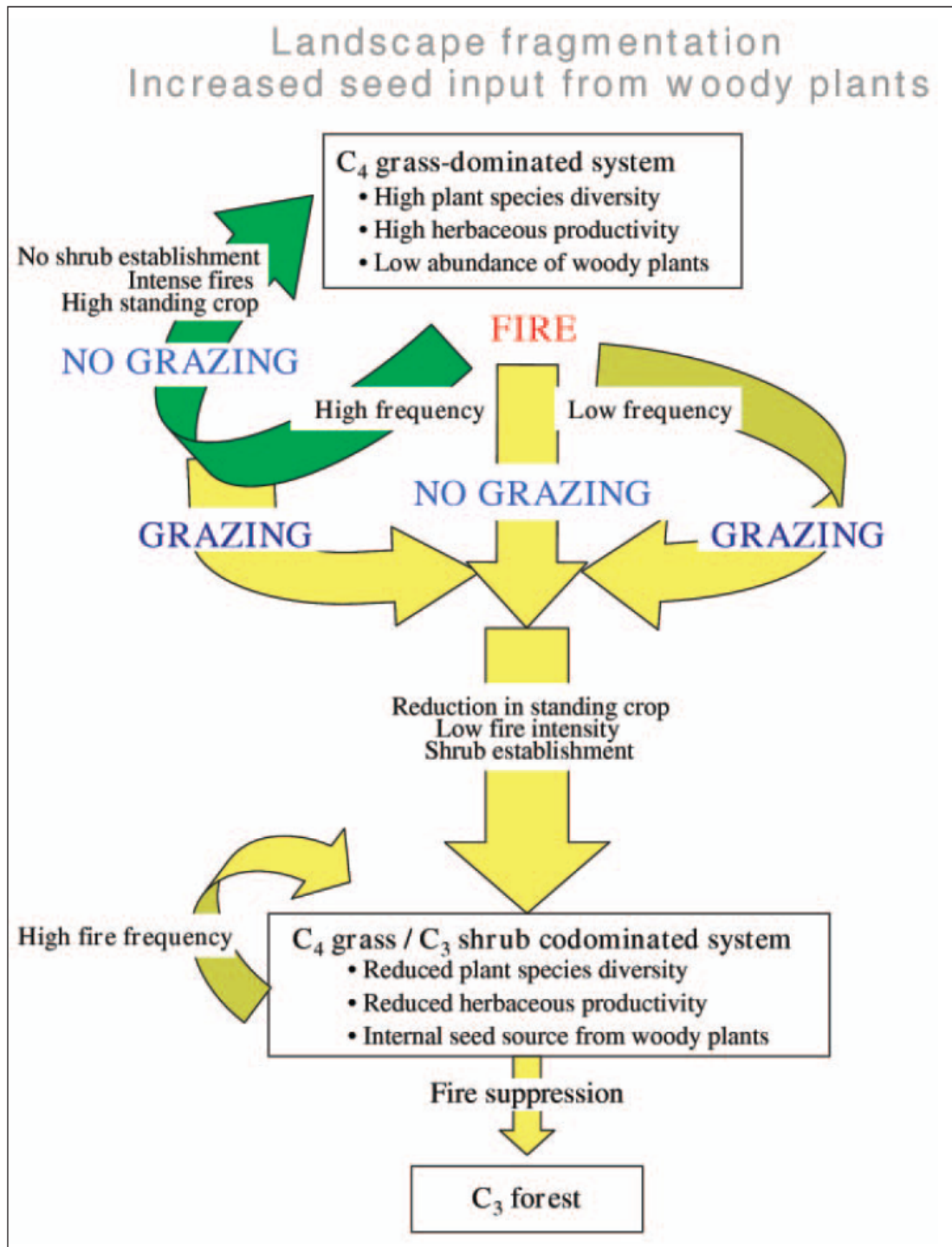


Figura 5. Les interaccions entre diferents règims de foc i de pasturatge són clau per entendre la invasió de pastures per arbustos. El diagrama esquematitza els processos més importants en pastures mèsiques nord-americanes dominades per espècies C₄ (extret de Briggs *et al.* 2005).

Com que les pastures dels Pirineus sovint estan formades per mosaics de diferents comunitats, la invasibilitat per bàlec podria variar en funció del tipus de comunitat. A l'estudi de Bourdin (2007), per exemple, mentre que la proliferació de bàlec va ser bastant important a la zona de Campirme no ho va ser tant a la zona de Santa Creu. En

un estudi comparant imatges aèries, en curs, també s'apunta que només un 40% de la superfície d'ecotó entre pastura i matollar s'hauria emmatat de forma evident en els darrers 50 anys. Aquests contrastos entre zones amb alta i baixa proliferació de bàlec, fan pensar que la invasibilitat de diferents comunitats de pastures per bàlec pot variar. Conèixer la invasibilitat de les diferents comunitats de pastures conjuntament amb l'aplicació de les tècniques de gestió apropiades podria permetre la reducció de la propagació del bàlec en pastures. Com que les interaccions entre les espècies dominants, el foc i el pasturatge, s'han considerat claus per entendre la invasió de pastures mèsiques per arbustos (Briggs *et al.* 2005; Van Auken 2009), la present tesi intenta analitzar les causes de la invasió de pastures per bàlec, considerant les pertorbacions amb foc, el pasturatge i les interaccions entre plantes en diferents comunitats de pastures com a determinants de la invasibilitat d'aquestes.

Dinàmica de la invasió de pastures per arbustos: importància dels patrons espacials

Els mecanismes que determinen la dinàmica i els patrons d'invasió de pastures per plantes llenyoses són encara desconeguts (Van Auken 2009), essent la detecció d'aquests mecanismes un dels grans reptes pendents de resoldre en els ecosistemes on coexisteixen pastures i plantes llenyoses (House *et al.* 2003).

Tots els ecosistemes manifesten heterogeneïtat espacial, fonamental per la dinàmica de poblacions, l'organització de la comunitat i el cycle dels elements biogeoquímics (Levin 1992). La disposició de les plantes o d'altres organismes en l'espai constitueix el patró espacial, el qual mostra un cert grau de predictibilitat o de no aleatorietat (Dale 1999). Els patrons espacials exerceixen un control crític sobre els processos ecològics a totes les escales, i es consideren una important característica estructural dels ecosistemes (Chapin *et al.* 2002). S'ha demostrat que els patrons espacials poden afectar la propagació de les pertorbacions, el moviment i la persistència dels organismes, i la distribució de la matèria orgànica i nutrients (Turner 1989). Tant l'heterogeneïtat espacial com els canvis en els patrons espacials al llarg de la successió van començar a interessar als ecòlegs a mitjans del segle passat (Watt 1947; Yarranton i Morrison 1974). Des de llavors, ha existit un interès creixent sobre l'estudi dels patrons espacials

en moltes àrees de l'ecologia (Liebhold i Gurevitch 2002), i concretament també, en l'estudi dels patrons espacials de les plantes i les seves conseqüències sobre els processos ecològics. De fet, en cap àrea de l'ecologia el paper de l'espai és tant important com ho és en l'estudi de les comunitats vegetals (Dieckmann *et al.* 2000). Això és conseqüència de que les plantes, a diferència dels animals, són organismes sèssils i per tant només poden o bé intentar créixer el millor possible allà on s'han establert o bé morir. Els principis de l'ecologia vegetal indiquen que les interaccions planta-planta són fenòmens locals, i el fet que les plantes siguin afectades per les plantes veïnes més properes també es coneix com a "efectes dels veïns" (Dieckmann *et al.* 2000). Així doncs, el paper dels veïns en les plantes és clau, ja que interaccions com, per exemple, la competència poden impedir la supervivència d'una espècie vegetal prop d'una altra, millor competidora que la primera per un determinat recurs limitant.

Les interaccions entre plantes juguen un paper clau en els processos de successió i dinàmica de la vegetació (Connell i Slatyer 1977). A més de les interaccions negatives entre plantes (competència), s'ha demostrat l'existència d'interaccions positives (facilitació) en moltes comunitats d'arreu del món (Brooker *et al.* 2008). Normalment, les interaccions negatives són les més freqüents ja que les plantes requereixen els mateixos recursos. Però, en determinats ecosistemes, les interaccions positives entre plantes poden ser tant importants o més que les interaccions negatives. Així, el model de Bertness i Callaway (1994), també conegut com a hipòtesi de l'estrès-gradient, indica que la freqüència de les interaccions positives seria major en comunitats amb un estrès ambiental elevat o amb un elevada pressió de pasturatge (Figura 6; Bertness i Callaway 1994). En ambients on tant l'estrès ambiental com la pressió de pasturatge són més febles, les interaccions positives perden protagonisme, i passen a ser les relacions de competència, els principals mecanismes estructuradors d'aquestes comunitats (Figura 6; Bertness i Callaway 1994). Les plantes faciliten als seus veïns a través de molts mecanismes, però la protecció enfront als herbívors n'és un dels més importants (Callaway 2007). S'ha apuntat que la facilitació a través de plantes no palatables, també coneguda com a resistència associacional (Olf *et al.* 1999), constitueix un dels processos que explicaria la invasió de pastures per arbres i arbustos; i fins i tot s'han proposat classificacions de tipus funcionals de plantes basades en la palatabilitat de les diferents espècies per tal d'entendre la dinàmica de les pastures amb plantes llenyoses (Olf *et al.* 1999). Cal tenir en compte, però, que sovint les interaccions negatives i

positives poden actuar simultàniament (Callaway 2007) i és el balanç entre ambdós tipus d'interaccions el que determinarà les associacions entre diferents espècies. El terme associació, en el context d'anàlisi espacial, fa referència a la tendència de dues determinades espècies de plantes a aparèixer més properes entre elles (associació positiva) o bé més allunyades entre elles (associació negativa) del que seria esperat (Dale 1999). L'anàlisi dels patrons espacials de les plantes i de les seves associacions, per tant, pot revelar l'existència de processos com competència o facilitació entre diferents espècies (Dale 1999), ambdós processos claus per entendre la dinàmica de la vegetació en aquests ecosistemes.

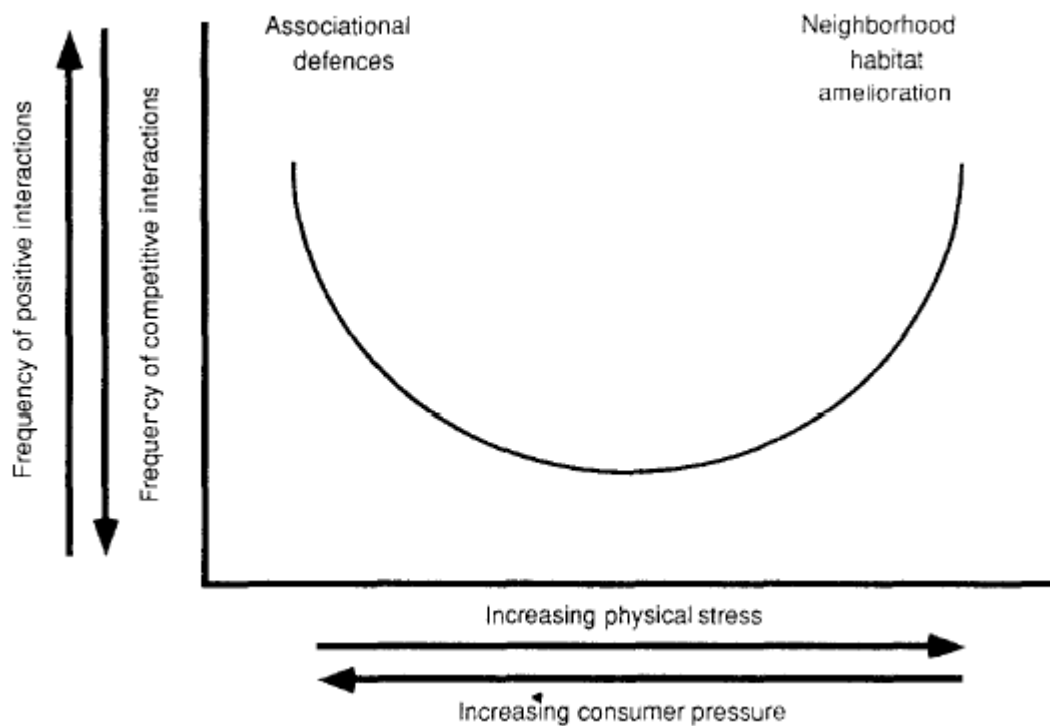


Figura 6. Segons la hipòtesi de l'estrès-gradient, l'estrès ambiental i la pressió de pasturatge determinen la freqüència d'interaccions positives (facilitació) i negatives (competència) entre plantes en diferents comunitats (extret de Bertness i Callaway 1994).



Figura 7. Els patrons espacials són especialment rellevants en pastures (Collada de Montalto, Pallars Sobirà, Parc Natural de l'Alt Pirineu).

L'existència de patrons espacials és especialment evident en pastures, ja que moltes espècies de plantes en aquestes comunitats presenten reproducció vegetativa, fet que limita la seva capacitat de dispersió i origina taques d'organismes conspecífics (Figura 7; Dieckmann *et al.* 2000). Fins i tot, els ecòlegs han considerat les comunitats de pastures com el paradigma dels ecosistemes on l'estructura espacial juga un paper fonamental (Dieckmann *et al.* 2000). Tot i això, malgrat la rellevància de l'estructura espacial en pastures (Rusch i Fernández-Palacios 1995; Lavorel *et al.* 1994), i malgrat que la heterogeneïtat espacial s'hagi considerat com un factor determinant de la invasió de plantes llenyoses en pastures (Jurena i Archer 2003), fins ara no s'ha dedicat gaire esforç a analitzar els patrons d'establiment de plantes llenyoses en pastures espacialment heterogènies. Resulta imprescindible, doncs, estimar tant la heterogeneïtat espacial de les pastures com les associacions entre les diferents espècies i els arbusts no adults, degut a que els tipus de coberta del sòl de les pastures poden tenir efectes destacables sobre l'establiment de plantes llenyoses (Smit *et al.* 2005; Gómez-Aparicio *et al.* 2005). Com que els paisatges supraforestals estan formats per mosaics de diferents comunitats dominades per una o més espècies de pastures i plantes llenyoses, analitzar

els seus patrons de covariància espacial (Figura 8; Dale i Blundon 1991; Dale 1999) podria ajudar a entendre la dinàmica de la invasió de pastures per arbustos (Figura 9).

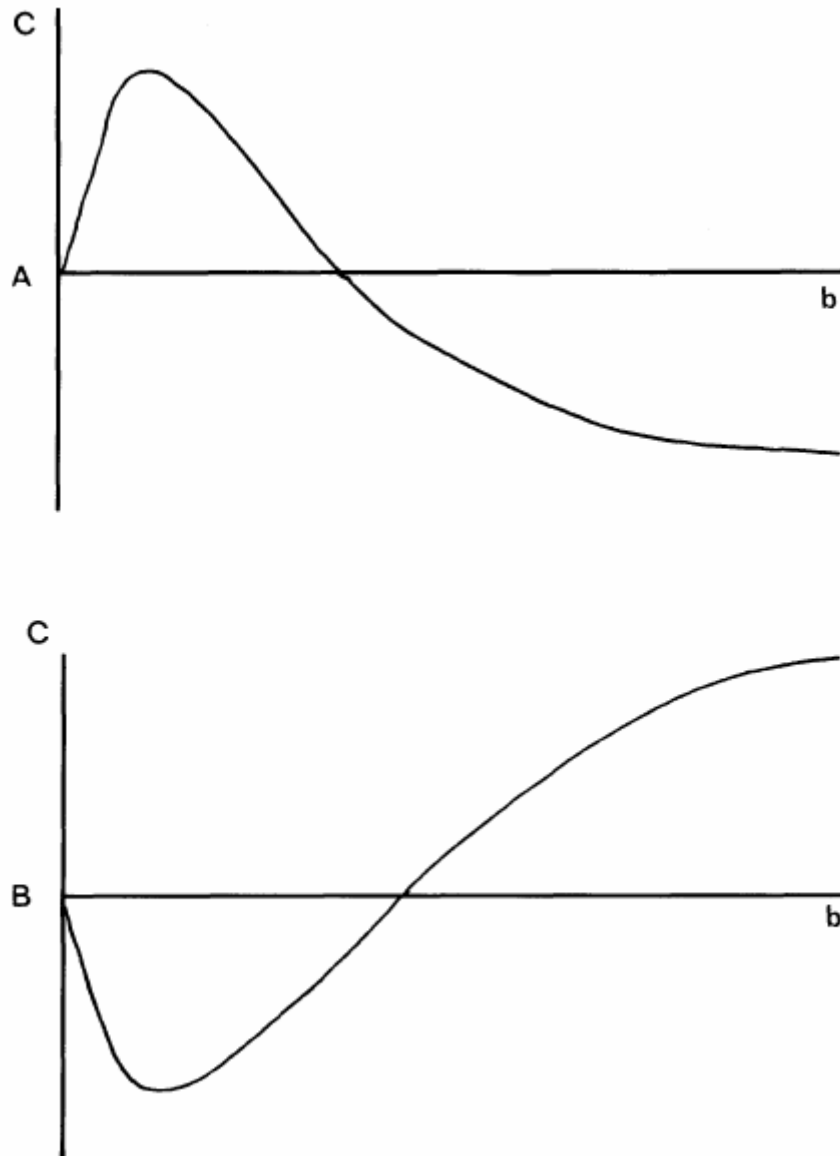


Figura 8. Patrons de covariància espacial (C) entre dues espècies de plantes, en funció de la distància (b). El cas A suggereix l'existència d'interaccions positives a petita escala entre les dues espècies (facilitació), mentre que el cas B suggereix l'existència d'interaccions negatives a petita escala entre les dues espècies (competència) (extret de Dale i Blundon 1991).



Figura 9. L'heterogeneïtat espacial de les pastures podria determinar la proliferació de bàlec. Alguns individus joves de bàlec establint-se en taques de *Calluna vulgaris* i *Festuca nigrescens* (Collada de Montalto, Pallars Sobirà, Parc Natural de l'Alt Pirineu).

Analitzar els canvis en els patrons espacials del bàlec quan s'estableix en diferents comunitats de pastures podria ser clau per entendre la invasibilitat d'aquestes comunitats per bàlec. A més, l'anàlisi dels canvis en els patrons espacials després de diferents pertorbacions amb foc podria ajudar a entendre la resposta del bàlec al foc. Dues importants característiques dels patrons espacials són l'escala de patró i la mida de les taques. En l'anàlisi espacial, l'escala de patró es defineix com la meitat de la distància mitja entre els centres de dues taques veïnes d'organismes conspecífics (Dale 1999). La mida de taca es podria definir com la mida mitja de les taques o agrupacions que formen organismes conspecífics (Dale 1999). Tant l'escala de patró com la mida de taca, a més de ser importants per la quantificació de patrons espacials, també tenen un especial interès en els processos de successió i dinàmica de la vegetació. Així, s'ha demostrat que tant la cobertura d'una espècie com l'escala de patró i la mida de les seves taques augmenten amb la successió (Yarranton i Morrison 1974). Per tant, l'anàlisi dels patrons espacials del bàlec pot millorar el coneixement actual tant de la

dinàmica del bàlec en diferents pastures, com també de la dinàmica del bàlec després del foc.

Gestió de la invasió de pastures per arbustos

Com s'ha vist prèviament, el foc i el pasturatge són considerats dos factors determinants de la dinàmica d'arbustos en pastures (Figura 5; Briggs *et al.* 2005). Així, ambdós han esdevingut eines fonamentals de gestió de pastures envaïdes per arbustos arreu del món (per exemple Van Auken 2008). Tant al sistema Central de la península Ibèrica com als Pirineus, els pastors han intentat tradicionalment millorar la producció de les pastures de muntanya mitjançant focs, tot i que sovint han comportat pèrdues de sòl per erosió que fan que derivin de nou a fàcies de matollars (Braun-Blanquet 1948; Rivas Martínez 1963). Ambdós autors apunten que la repetició de focs i la pastura disminueix l'emmatament malgrat que els resultats no sempre estan clars.

En el cas del bàlec, per tal de reduir la superfície ocupada per aquest arbust als Pirineus s'han aplicat diferents tècniques de gestió com ara el foc controlat o el desbrossament mecànic, que acostumen a anar acompanyades de pasturatge per tal d'alentir la seva capacitat recolonitzadora (Rigolot *et al.* 2002).

Les pertorbacions són un dels elements claus en la creació d'heterogeneïtat espacial i temporal en la majoria dels ecosistemes (White i Jensch 2001), actuant com a un important element estructurador de moltes comunitats de plantes i animals (Picket i White 1985). Tant les pertorbacions cròniques (pasturatge) com les episòdiques (foc) han estat relacionades amb els patrons espacials de comunitats d'espècies llenyoses (per ex. Brown i Archer 1999; Neeman *et al.* 1992; Rozas 2003). Els patrons de la vegetació es poden modificar a partir de canvis en el règim de pertorbacions (Sousa 1984), i els patrons espacials resultants poden tenir importants conseqüències per l'estructura dels ecosistemes a llarg termini (Turner *et al.* 1998). Les pertorbacions, a més, també han estat considerades com a factors clau per entendre la invasibilitat dels hàbitats (Figura 10; Alpert *et al.* 2000).

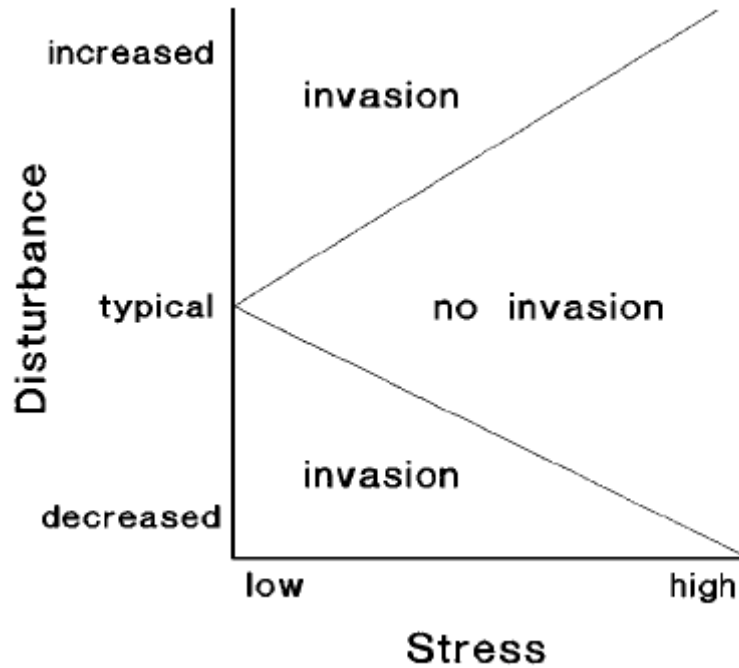


Figura 10. Model simplificat de les interaccions entre l'estrès i les perturbacions per avaluar la invasió dels hàbitats (Figura extreta de Alpert *et al.* 2000).

El foc és una perturbació que afecta a molts tipus de comunitats vegetals. El foc ha estat emprat des del mesolític com a eina de gestió i, actualment, s'utilitzen els focs controlats per tal d'aconseguir unes condicions particulars en l'ecosistema. Tradicionalment, als Pirineus els pastors utilitzaven el foc per millorar la productivitat de pastures i per reduir la superfície ocupada per arbustos. Actualment, són brigades especialitzades les que duen a terme els focs controlats normalment a l'hivern, quan les condicions de neu o humitat limiten l'impacte del foc sobre el sòl i les plantes (Rigolot *et al.* 2002). L'impacte d'una perturbació com el foc, en els processos dels ecosistemes depèn del seu règim que inclou factors com la intensitat, la freqüència, la superfície afectada o el període d'ocurrència (Chapin *et al.* 2002). Per tant, s'espera que la severitat del foc sigui menor després d'un foc controlat que després d'un incendi, principalment per la diferent intensitat i període d'ocurrència entre ambdues perturbacions. Sovint, però, l'efecte del règim dels focs sobre la vegetació és complex: per exemple, en pastures americanes s'ha trobat que freqüències d'un foc controlat cada 4 anys incrementen la cobertura d'arbustos respecte a quan es fan cremes anuals o un foc controlat cada 20 anys (Figura 11). Així, segons factors relacionats amb el comportament del foc o la freqüència, els focs controlats poden ser insuficients per assolir els objectius de gestió plantejats. L'ús de tècniques d'anàlisi espacial pot ajudar

a decidir les millors opcions de gestió per tal d'aconseguir l'estructura desitjada de l'ecosistema. Examinar els patrons espacials de la vegetació després d'incendis i de cremes controlades pot, d'una banda, contribuir a la modelització de la dinàmica dels paisatges, de l'altra, predir l'ocurrència i comportament de futurs focs, i de l'altra avaluar l'èxit de la utilització de focs prescrits com a eina de gestió. Com que el bàlec rebrota vigorosament després del foc (Debussche *et al.* 1980), cal analitzar l'eficàcia de diferents tipus de pertorbacions amb foc en alentir la recolonització de les pastures per bàlec. Així, tot i que s'ha suggerit que els focs repetits acostumen a afavorir la invasió de pastures per bàlec (Debussche *et al.* 1980), no existeixen estudis quantitius on es pugui demostrar l'efecte positiu d'aquestes pràctiques sobre la cobertura de bàlec. Tampoc existeixen estudis on es comparin els patrons de resposta del bàlec a incendis i focs controlats.

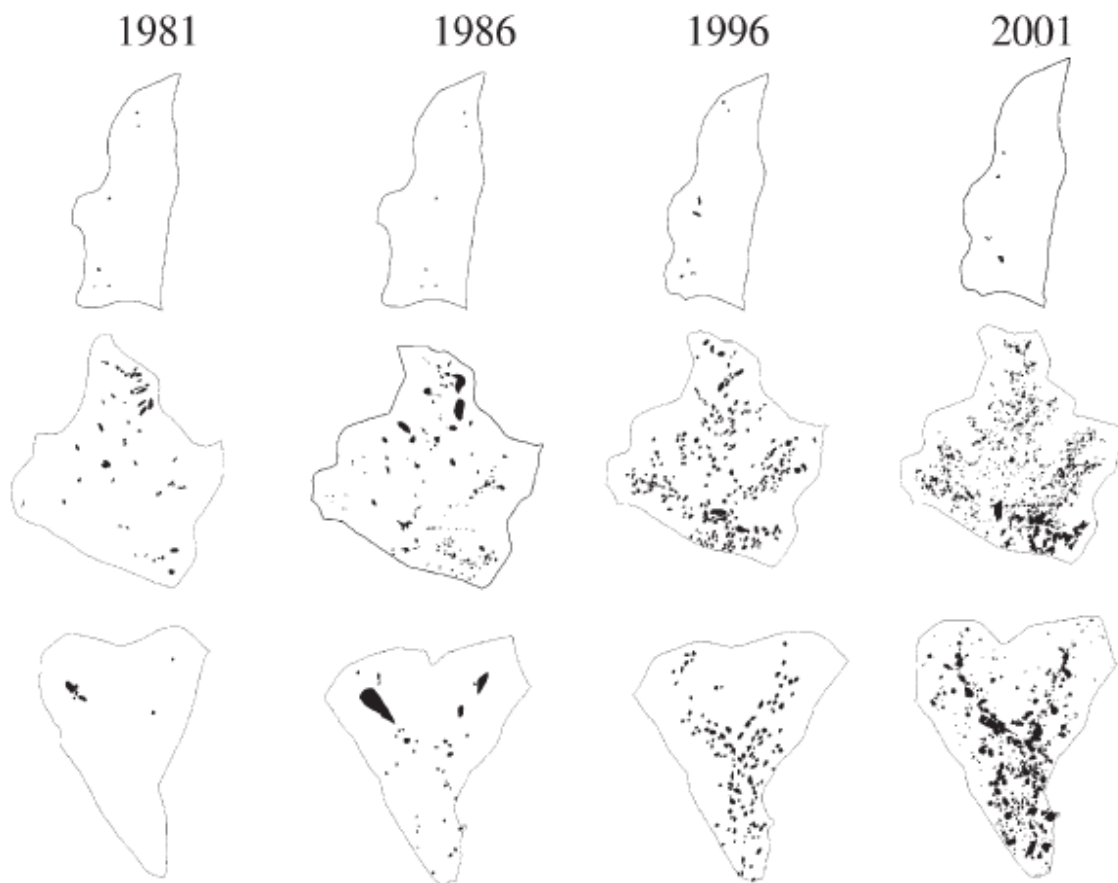


Figura 11- Canvis en la cobertura d'arbustos al llarg d'un període de 20 anys en unes pastures americanes on s'han aplicat focs controlats amb diferents freqüències: un foc controlat cada any (gràfics de la fila superior); un foc controlat cada 4 anys (gràfics de la fila central) i un foc controlat cada 20 anys (gràfics de la fila inferior). La cobertura d'arbustos era superior quan s'aplicava un foc controlat cada 4 anys (extret de Briggs *et al.* 2005).

El pasturatge, a diferència del foc, és una pertorbació crònica. El pasturatge és molt variable en l'espai i el temps, i tant els seus patrons espacials com temporals poden generar estructura en les poblacions de plantes, la qual, a la vegada, pot influenciar la dinàmica de la comunitat (Huntly 1991). Sobretot en pastures i sabanes, els herbívors indueixen i modifiquen el patró espacial de la vegetació (Adler *et al.* 2001; Bisigato *et al.* 2005; De Knecht *et al.* 2008). En ecosistemes pasturats, els herbívors seleccionen les pastures segons dues escales: a gran escala, els paisatges on dominen les pastures atrauen els herbívors, mentre que a petita escala, les taques de pastures palatables són les preferides. Per tant, la susceptibilitat d'una planta a un herbívor pot dependre de les característiques de les plantes veïnes (Baraza *et al.* 2006). L'efecte de la composició florística de les pastures, amb presència d'espècies amb diferent palatabilitat, podria determinar la proliferació del bàlec. A més, en cas d'existir processos de resistència associacional (Olf *et al.* 1999) en la invasió de pastures per bàlec, el pasturatge podria resultar una eina de gestió ineficaç per impedir la proliferació de bàlec en pastures. Tot i que el bàlec és un arbust àmpliament distribuït al sud d'Europa, fins al moment es desconeixen els patrons d'invasió de bàlec en diferents comunitats de pastures. Analitzar aquests patrons hauria de ser un primer pas que podria ajudar a entendre millor la dinàmica d'aquests ecosistemes, i també podria ajudar a valorar l'eficàcia del pasturatge com a eina de gestió per alentir la invasió de pastures per bàlec.

Efectes de la invasió de pastures per arbustos

La invasió de pastures per plantes llenyoses determina molts processos claus de l'ecosistema i també els patrons dels factors abiòtics associats (Breshears 2006). Alguns dels factors potencialment determinants de canvis en l'ecosistema que es veuen alterats inclouen el microclima (la temperatura del sòl), la productivitat, l'acumulació de biomassa i les entrades de fullaraca (McKinley *et al.* 2008). Alguns dels principals processos de l'ecosistema que es podrien alterar degut als canvis en aquests factors inclouen l'acumulació de C, el flux de CO₂, l'acumulació i disponibilitat de N o l'ús dels recursos per part de les plantes (McKinley *et al.* 2008). La substitució de pastures per arbustos, a més, també pot afectar l'hàbitat de la fauna salvatge, l'aprofitament ramader, la hidrologia o la química de l'atmosfera i el clima (House *et al.* 2003).

En el cas particular de la invasió de pastures per bàlec, suposa un increment del risc de propagació d'incendis, ja que augmenta tant la càrrega de combustible com la seva continuïtat; comporta disminucions en la producció de les pastures; disminucions en l'ocupació d'hàbitat per algunes espècies animals amb interès de conservació (Pons *et al.* 2003) i disminucions de la diversitat vegetal (Rigolot *et al.* 2002; Bourdin 2007). Degut als nombrosos efectes negatius, la proliferació de bàlec en pastures preocupa als gestors i sovint s'apliquen tècniques de gestió per reduir la superfície de matollar.

Efectes de la invasió de pastures per arbustos sobre el segrest de C

Una de les principals preocupacions dels organismes internacionals que estudien el canvi climàtic i intenten donar recomanacions per a la seva mitigació és conèixer tant els continguts de C com els mecanismes i processos que condueixen a que el sòl esdevingui una font o embornal net de C. Així, ja en el Protocol de Kyoto es va plantejar aquesta necessitat. El C orgànic del sòl (SOC) és el compartiment més gran del cicle terrestre del C i es relaciona amb el CO₂ atmosfèric a través de les entrades de les plantes per fotosíntesi i de les pèrdues per respiració i descomposició. El flux de CO₂ derivat dels processos de descomposició del sòl cap a l'atmosfera és unes 10 vegades més gran que el de les emissions derivades dels combustibles fòssils (Schlesinger 1997). Com que la magnitud d'aquests fluxos és molt gran, els canvis d'usos del sòl poden

tenir implicacions destacables en el cicle del C i també en el clima. Cada sòl té una capacitat d'acumulació de C que depèn de la precipitació, la temperatura i la vegetació. El balanç net en el contingut de C del sòl és el resultat entre les entrades i sortides d'aquest compartiment. Quan es produeixen canvis en l'ús del sòl, l'equilibri entre les entrades i sortides es veu alterat, fins que en el futur s'assoleix un nou equilibri. Si l'antic i el nou equilibri representen valors diferents en el contingut de C del sòl, el sòl pot actuar tant com a font o com a embornal de C (Guo i Gifford 2002; Figura 12). Així, pèrdues de SOC després de canvis en la vegetació poden augmentar les concentracions de CO₂ atmosfèric i accentuar els efectes de l'escalfament global a través de retroalimentacions positives, mentre que el segrest de C en els sòls podria alentir l'increment de CO₂ atmosfèric i mitigar els efectes de l'escalfament global (Lal *et al.* 2000).

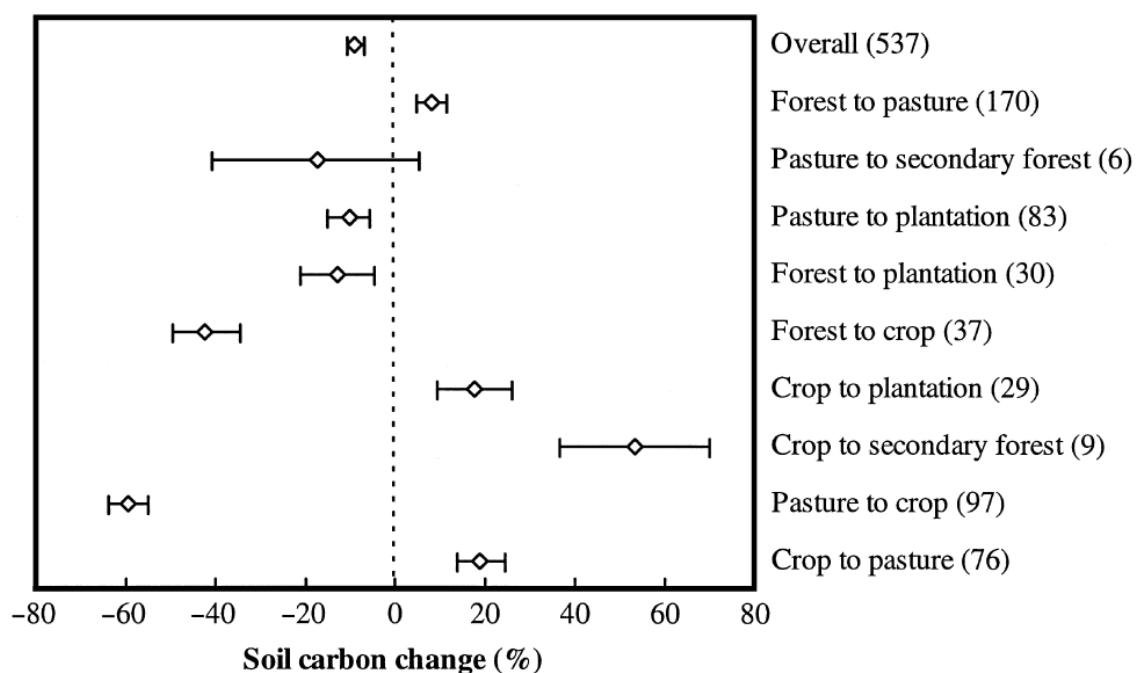


Figura 12. Resposta del SOC a diferents canvis d'usos del sòl obtinguda a partir de diversos estudis. Pèrdues de C després del canvi d'ús indiquen que el sòl actua com a font de C, mentre que els guanys indiquen que el sòl actua com a embornal de C (extret de Guo i Gifford 2002).

Les pastures de muntanya tenen un contingut de C comparable al dels boscos mediterranis (Figura 13). Així, s'estima que el contingut de C emmagatzemat al sòl de les pastures subalpines i alpines dels Pirineus és de l'ordre de 5.9 – 29.9 kg C m⁻² (Garcia-Pausas *et al.* 2007). L'amplitud d'aquest rang sembla estar relacionada amb la posició topogràfica i les variables climàtiques (Garcia-Pausas *et al.* 2007). Malgrat la

magnitud de l'emmatament de les pastures de muntanya, es desconeix com ha incidit en el C emmagatzemat en el sòl.



Figura 13. Perfil edàfic d'una pastura de muntanya dels Pirineus (Pla de Boet, Pallars Sobirà, Parc Natural de l'Alt Pirineu).

Les pastures que han estat envaïdes per arbustos són un ecosistema especialment complex d'estudiar degut a la seva naturalesa bifàsica, amb una àrea oberta amb pastures i una altra més tancada amb els arbustos. Com que les espècies vegetals poden tenir una gran influència sobre la biogeoquímica dels ecosistemes (Hobbie 1992) i a més, les pastures mèsiques retenen grans quantitats de C al sòl (Briggs *et al.* 2005;

Garcia-Pausas *et al.* 2007), es fa necessari entendre millor l'efecte d'aquesta invasió de pastures per arbustos sobre la dinàmica del C, per tal d'avaluar el balanç global del C (Lett *et al.* 2004). Malgrat la importància global de la invasió de pastures per arbustos, però, la resposta del C del sòl a l'emmatament és incerta (Lett *et al.* 2004).

Els tipus funcionals de plantes agrupen les espècies que mostren respostes similars a les condicions ambientals i que tenen efectes similars sobre els principals processos de l'ecosistema (Díaz i Cabido 1997). Recentment, el concepte de tipus funcionals ha cobrat una especial rellevància com a possible marc per a predir la resposta dels ecosistemes al canvi global. Aquest interès es deu sobretot a dues raons: la primera és que si es volen estudiar els efectes del canvi climàtic sobre la vegetació calen estudis que es duguin a terme a escala de planta i no pas a escales més petites, com podrien ser els estudis a escala de fulla; i la segona és que s'aconsegueix simplificar, ja que moltes espècies de plantes relativament similars poden formar part del mateix grup (Díaz i Cabido 1997). En el cas dels Pirineus, malgrat la proliferació de bàlec i ginebró en les pastures, es desconeix l'efecte d'aquesta invasió d'arbustos sobre el C del sòl. Com que el bàlec és una lleguminosa i el ginebró una conífera, s'espera que la qualitat de la fullaraca i arrels del bàlec (ric en N) sigui superior a la qualitat del ginebró. Per tant, la invasió de pastures per altres tipus funcionals de plantes (lleguminosa o conífera) podria tenir conseqüències sobre el segrest de C.

Mecanismes de canvi en el segrest de C

Els canvis en l'ús del sòl són amplament acceptats com a factors clau en la dinàmica global del C (Guo i Gifford 2002) i fins i tot s'han aplicat models on es relacionen els canvis en la vegetació amb canvis biogeoquímics (Hibbard *et al.* 2003). La invasió de pastures per arbustos, doncs, presenta potencialitats per alterar el cicle del C, amb implicacions regionals i també globals (Smith i Johnson 2003). Tot i aquesta importància global, el coneixement actual sobre les conseqüències de la proliferació d'arbustos en pastures en els cicles biogeoquímics encara és molt limitat (Archer *et al.* 2004), i la resposta del C del sòl a l'emmatament és incerta (Lett *et al.* 2004). Una comparació de localitats amb arbustos i pastures del sud-oest dels Estats Units mostrava que per sobre dels 600 mm de precipitació anual, el C orgànic del sòl de matollars era

inferior al de les pastures (Jackson *et al.* 2002). En cas de confirmar-se els resultats de Jackson *et al.* (2002) en la resta de localitats mèsiques del planeta on es produeixen invasions de pastures per plantes llenyoses, les pèrdues de C del sòl amb l'emmatament podrien accentuar els efectes de l'escalfament global. Els altres estudis duts a terme fins al moment en pastures emmatades en zones mèsiques, però, no han trobat cap canvi en el C orgànic del sòl o, fins i tot, un augment (Hibbard *et al.* 2003; Smith i Johnson 2003; Smith i Johnson 2004). Cal reconèixer que les causes d'aquests resultats contradictoris no estan clares, i això podria ser degut a que la substitució de pastures per arbustos és un procés complex on, de forma simultània, s'alteren nombrosos processos de l'ecosistema.

El canvi d'un ecosistema dominat per pastures a un altre dominat per arbustos podria afectar tant la producció com l'assignació de C en la part aèria i subterrània de la planta (Lett *et al.* 2004). Així, mentre que les pastures es caracteritzen per un alta assignació de la producció primària neta a les arrels, els arbustos possiblement assignen més producció primària neta a la part aèria (Jackson *et al.* 2002). Aquests canvis en els patrons de les entrades de fullaraca i arrels entre les pastures i els arbustos poden afectar tant la quantitat i ubicació de C com també el seu balanç net. A aquests canvis, a més, cal afegir les diferències en la composició química de les arrels i de la fullaraca entre pastures (major qualitat) i arbustos (poca qualitat degut als teixits lignificats). Després de la invasió de pastures per arbustos, s'ha proposat que les entrades a partir de les arrels poden incrementar el SOC (Archer *et al.* 2001). A més, alguns estudis indiquen que el C derivat de les arrels té una major residència en el sòl que no pas el C derivat de la part aèria de les plantes (Rasse *et al.* 2005). Per tant, si els arbustos tenen una menor producció d'arrels que les pastures, la invasió de pastures per arbustos podria resultar en pèrdues netes de SOC. En canvi, com que la composició química és el principal factor que regula la descomposició d'arrels (Silver i Miya 2001), les arrels dels arbustos podrien tenir una menor descomposició (Shaw i Harte 2001; Pérez-Harguindeguy *et al.* 2000), degut a la major concentració de compostos secundaris com la lignina o els polifenols. De fet, alguns estudis previs apunten que la major recalcitrància de les arrels i la fullaraca dels arbustos podria incrementar el SOC després de la invasió de pastures mèsiques per arbustos (McKinley i Blair 2008). Com que la mineralització de C del sòl de pastures de muntanya sembla estar limitada per fonts de N en fondària (Garcia-Pausas *et al.* 2008), la proliferació d'un arbust lleguminós podria aportar N en fondària i

estimular la mineralització del C d'horitzons profunds, el qual constitueix una gran part del C del sòl sota pastures. Un altre factor a tenir en compte fa referència a la menor temperatura del sòl sota arbustos que sota pastures (Smith i Johnson 2004): aquestes diferències poden contribuir a disminuir la descomposició del material vegetal i, per tant, afavorir l'acumulació de C després de l'emmatament.

A més de les entrades de matèria orgànica procedents de les arrels, la fullaraca també transfereix matèria orgànica morta des de les parts aèries de la vegetació cap al sòl, on es descomposa de forma gradual. El C de la fullaraca pot incorporar-se als horitzons minerals amb la lixiviació del C dissolt orgànic (DOC) o bé com a matèria orgànica particulada (POM). La fullaraca de sota els arbustos pot ser una destacable font de DOC pels sòls, amb conseqüències sobre l'acumulació de C al sòl ja que els fluxes de DOC des de la fullaraca cap al sòl mineral poden representar fins a un 35% del C de la fullaraca que cau en un any (Kalbitz i Kaiser 2008). A més, la POM sembla tenir un paper rellevant sobre els increments de C del sòl després de la invasió de pastures per arbustos (Liao *et al.* 2006). La descomposició de la fullaraca dels arbustos podria ser més lenta que la de les pastures, no només degut a diferències en la recalcitrància sinó també per diferències en trets funcionals, com la duresa de les fulles (Gallardo i Merino 1993; Cornelissen *et al.* 2003), entre pastures i arbustos. Tot i que en la majoria d'ocasions els experiments de descomposició de fullaraca analitzen la descomposició d'un tipus concret de fullaraca sense contacte amb altres tipus de fullaraca, s'ha vist que sovint aquestes aproximacions experimentals no són representatives de les condicions de camp reals, on diferents tipus de fullaraca es troben en contacte directe. Així, a partir d'estudis experimentals s'ha comprovat que les barreges de fullaraca poden modificar les taxes de descomposició (Gartner i Cardon 2004). L'efecte de la barreja de fullaraca podria ser especialment rellevant en la invasió de pastures per arbustos, ja que la fullaraca dels arbustos i de les pastures sovint es descomposa barrejada. Així doncs, les fulles de pastura, amb un major contingut de nutrients, podrien estimular la descomposició de la fullaraca dels arbustos en la barreja (Gartner i Cardon 2004) i per tant, reduir les acumulacions de C al sòl. Comparar tots aquests processos entre tipus funcionals de plantes hauria de permetre explicar els canvis en el SOC després de la invasió de pastures per diferents arbustos (bàlec i ginebró).