



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.



UNIVERSITAT DE BARCELONA



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

4. DISCUSSIÓ GENERAL

Invasibilitat de les comunitats de pastures per bàlec

Efecte del tipus de coberta sobre la proliferació de bàlec

Els nostres resultats evidencien la importància de processos a petita escala, com la competència i la facilitació, mediats pel tipus de coberta sobre la proliferació del bàlec en pastures (Art. I i II). En general, el bàlec va mostrar una tendència a aparèixer allunyat de taques de *Festuca eskia*, *F. ovina* i *F. paniculata* (associacions negatives), i a concentrar-se en taques de *F. nigrescens* i *Agrostis capillaris* (associacions positives) (Art. I). Les tres primeres espècies es consideren no massa apreciades pel bestiar domèstic mentre que les dues últimes són força pasturades (Daget i Poissonet 1971). La proliferació de bàlec en altres tipus de coberta, com sòl nu o fullaraca, en canvi, i com es veurà més endavant, va resultar dependent de la comunitat de pastura.

De forma força consistent (Art. I i II), el bàlec va mostrar una tendència a aparèixer allunyat de les cobertes de *F. eskia*, indicant que la proliferació del bàlec en pastures de muntanya no es mostra influenciada per processos de resistència associacional (Olf *et al.* 1999), és a dir, que l'espècie no palatable *F. eskia* no sembla facilitar l'establiment de bàlec. Aquest fet pot ser degut a que quan el bàlec s'estableix prop de *F. eskia*, els efectes negatius (competència) superen els hipotètics efectes positius (protecció enfront al pasturatge). En concret, aquests patrons podrien estar principalment modulats per la forta competència radicular que exerceix *F. eskia* (Pornon *et al.* 2007; Palmier *et al.* 1990). La competència radicular també podria explicar la tendència del bàlec a aparèixer allunyat d'altres cobertes de gramínies com *F. ovina* (Day *et al.* 2003) o *F. paniculata* (Newingham *et al.* 1005) (Art I).

El bàlec, a més, va acostumar a aparèixer en les taques de les pastures més palatables d'entre les estudiades (Daget i Poissonet 1971), *F. nigrescens* i *A. capillaris* (Art. I i II), les quals presenten una major pressió de pasturatge. Els nostres resultats podrien recolzar el model de Bertness i Callaway (1994), que postula que la freqüència de les

interaccions positives (facilitació) entre plantes augmenta quan s'incrementa la pressió de pasturatge. Aquestes interaccions positives podrien ser degudes tant a efectes directes d'interaccions entre aquestes espècies i el bàlec com a l'existència de mecanismes indirectes de facilitació mediats pel pasturatge. Aquesta darrera hipòtesi sembla la més probable, tot i que els mecanismes indirectes de facilitació, com els mediats a través del pasturatge, són processos complexos i críptics, i alhora són difícils de detectar experimentalment (Callaway 2007). A més, és possible que el bàlec disposi de cert avantatge competitiu respecte a altres espècies que estan sotmeses a una major pressió de pasturatge, ja que aquestes inverteixen nombrosos recursos en la capacitat de rebrot després del pasturatge i això podria alentir de forma considerable el creixement de la seva biomassa (Holland *et al.* 1992; Aerts *et al.* 1991; Cornelissen *et al.* 2003; Adler *et al.* 2001). Així, els mecanismes indirectes de facilitació mediats pel pasturatge podrien presentar interaccions complexes amb processos de competència o fins i tot al·lelopatia, i la combinació de totes aquestes interaccions seria el que determinaria els efectes nets dels veïns. Els resultats obtinguts podrien estar en concordança amb un altre estudi, dut a terme a les pastures cantàbriques, i on les pastures de *F. nigrescens* i *A. capillaris* (amb una elevada pressió de pasturatge) també mostraven una major invasibilitat per l'espècie no palatable *Euphorbia polygalifolia* (Busqué *et al.* 2003).

L'efecte d'alguns tipus de coberta sobre la poliferació de bàlec va ser diferent segons la comunitat de pastura on estaven ubicats. Així, mentre que en pastures dominades per *F. nigrescens* el bàlec va acostumar a aparèixer allunyat de les taques de *Carex sp* i *Calluna vulgaris* (associacions negatives; Figura 15), en pastures dominades per *F. eskia* el bàlec va mostrar una tendència oposada i va aparèixer més sovint en les taques d'aquestes espècies (Figura 15). Tot i no estar clares les raons, aquests resultats semblen suggerir l'existència d'interaccions indirectes en aquestes comunitats (Callaway 2007). Aquests canvis en les interaccions entre espècies, en cas de confirmar-se experimentalment, podrien tenir conseqüències a l'hora de determinar els ensamblatges entre el bàlec i les espècies d'aquestes pastures. Altres tipus de coberta, com el sòl nu i la fullaraca, també van mostrar un efecte diferent sobre la proliferació de bàlec segons la comunitat de pastura. Així, mentre que les taques de sòl nu i fullaraca van tenir un efecte facilitador sobre l'establiment de bàlec en pastures de *F. eskia* (associacions positives; Figura 15), ni el sòl nu ni la fullaraca van mostrar un efecte clar sobre l'establiment de bàlec en pastures de *F. nigrescens* (Figura 15). A la bibliografia, el sòl

nu ha mostrat efectes contraposats sobre l'establiment d'arbres i arbustos (Castro *et al.* 2004; Gill i Marks 1991; Baraza *et al.* 2006). En el cas de la fullaraca, la de les gramínies juga un paper molt complex en l'establiment de les plantes (Xiong i Nilsson 1999), i això podria ser degut en part a diferències en les propietats físiques i químiques d'aquesta (Hovstad i Ohlson 2008).

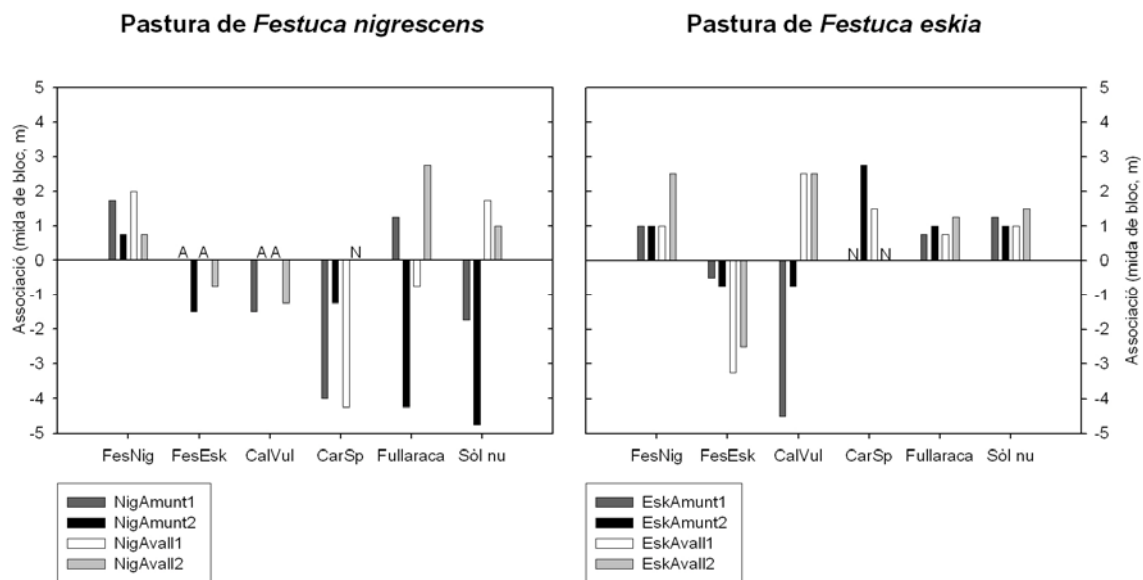


Figura 15. Escalles d'agregació (associació positiva) i segregació (associació negativa) entre el bàlec no adult i els diferents tipus de coberta (espècies, fullaraca i sòl nu) en pastures dominades per *Festuca nigrescens* i *Festuca eskia*. (**FesNig**=*Festuca nigrescens*; **FesEsk**=*Festuca eskia*; **CalVul**=*Calluna vulgaris*; **CarSp**=*Carex sp.*; **A**=espècie absent a la parcel·la; **N**=associació no significativa per sota de 5 m; **Amunt**= invasió de pastures per bàlec pendent amunt; **Avall**=invasió de pastures per bàlec pendent avall). Article II.

Globalment, els nostres resultats emfatitzen la importància dels processos a petita escala, com la competència i la facilitació, per entendre la dinàmica de la invasió de pastures de muntanya per bàlec i estarien en concordància amb altres estudis que també han demostrat la importància dels processos a petita escala sobre la dinàmica de la regeneració al límit superior del bosc (Germino *et al.* 2002; Batllori 2008).

Susceptibilitat de les comunitats de pastures a la invasió per bàlec

Les comunitats de pastures han mostrat diferències en la susceptibilitat a la invasió per bàlec (Art. I i II). Així, comunitats de pastures dominades per *F. paniculata* van presentar una major invasibilitat per bàlec que les pastures dominades per *F. ovina* o *F.*

eskia (Art. I). Aquests resultats són deguts, en part, als tipus de coberta, ja que les pastures dominades per *F. paniculata* també eren les que presentaven major abundància de *F. nigrescens*, amb la qual el bàlec va mostrar associacions positives. A més del tipus de coberta, la major invasibilitat de les pastures de *F. paniculata* també podria ser deguda a altres factors. Així, la profunditat del sòl és, generalment, un factor determinant de la invasibilitat de les comunitats de pastures (Kolb *et al.* 2002), i els nostres resultats podrien corroborar la importància d'aquesta variable en determinar la invasibilitat de pastures per bàlec. Com que generalment els sòls de les pastures de *F. paniculata* acostumen a ser més profunds (Braun-Blanquet 1948; Gross *et al.* 2007) que els de la resta de comunitats de pastures del nostre estudi, la invasibilitat de les comunitats de *F. paniculata* per bàlec seria superior (Art. I). En les pastures de *F. paniculata*, el bàlec podria superar la competència pels recursos del sòl gràcies al seu patró d'arrelament suposadament més profund que el de les pastures (com és general als arbustos; Jackson *et al.* 1996). Aquest fet també estaria evidenciat pels patrons espacials del bàlec en aquestes comunitats de pastures. Així, tant la major escala de patró com les majors mides de taques de bàlec en pastures de *F. paniculata* (Art. I) suggereixen que el bàlec podria ser més competitiu en pastures dominades per *F. paniculata* que no pas en pastures dominades per *F. eskia* o *F. ovina*.

Per tal d'avaluar la susceptibilitat de les comunitats de pastures a la invasió per bàlec es va elaborar un índex anomenat RISES (“Relative Index of Shrub Encroachment Suitability” o Índex Relatiu de la Susceptibilitat a la Invasió per Arbustos) (Art. II), el qual es basa en els patrons de covariància espacial entre els tipus de cobertes i els bàlecs no adults. L'índex RISES considera els valors de recobriment dels diferents tipus de cobertes, així com el signe i les escales on s'han trobat les associacions entre el bàlec i els diferents tipus de cobertes. L'índex RISES es va calcular per pastures dominades per *F. nigrescens* i *F. eskia*.

Els valors obtinguts de RISES suggereixen que la invasibilitat per bàlec de les pastures dominades per *F. nigrescens* és molt més gran que la de les pastures dominades per *F. eskia* (Figura 16). Els valors de RISES, doncs, van estar principalment determinats per les associacions entre el bàlec i les espècies dominants *F. nigrescens* (associació positiva) i *F. eskia* (associació negativa), tot i que l'existència d'heterogeneïtat de cobertes en pastures de *F. eskia* possibilita la invasió d'aquestes pastures per bàlec, tal i

com queda reflectit en el rang de valors de l'índex en aquesta comunitat (Fig. 16). De fet, els hàbitats heterogenis són fonamentals i avantatjosos per les espècies que, com el bàlec, presenten creixement clonal (Wijesinghe i Handel 1994).

A més de les diferents cobertes, també es va considerar que la direcció de la invasió per bàlec de pastures segons la posició relativa de la pastura i el matollar en el pendent (amunt de la pastura respecte el matollar o avall) tenia el potencial d'afectar la invasibilitat d'aquestes (Art. II). Els valors de l'índex en pastures de *F. nigrescens* van ser força constants, mentre que en el cas de *F. eskia* els valors obtinguts indicarien que la invasió per bàlec sembla més probable en situacions pendent avall que no pas en situacions pendent amunt (Figura 16). Tot i que caldria dissenyar un experiment específic, aquest darrer resultat podria indicar que la dispersió de llegums per l'efecte de la gravetat és important en la invasió de pastures de *F. eskia* pendent avall.

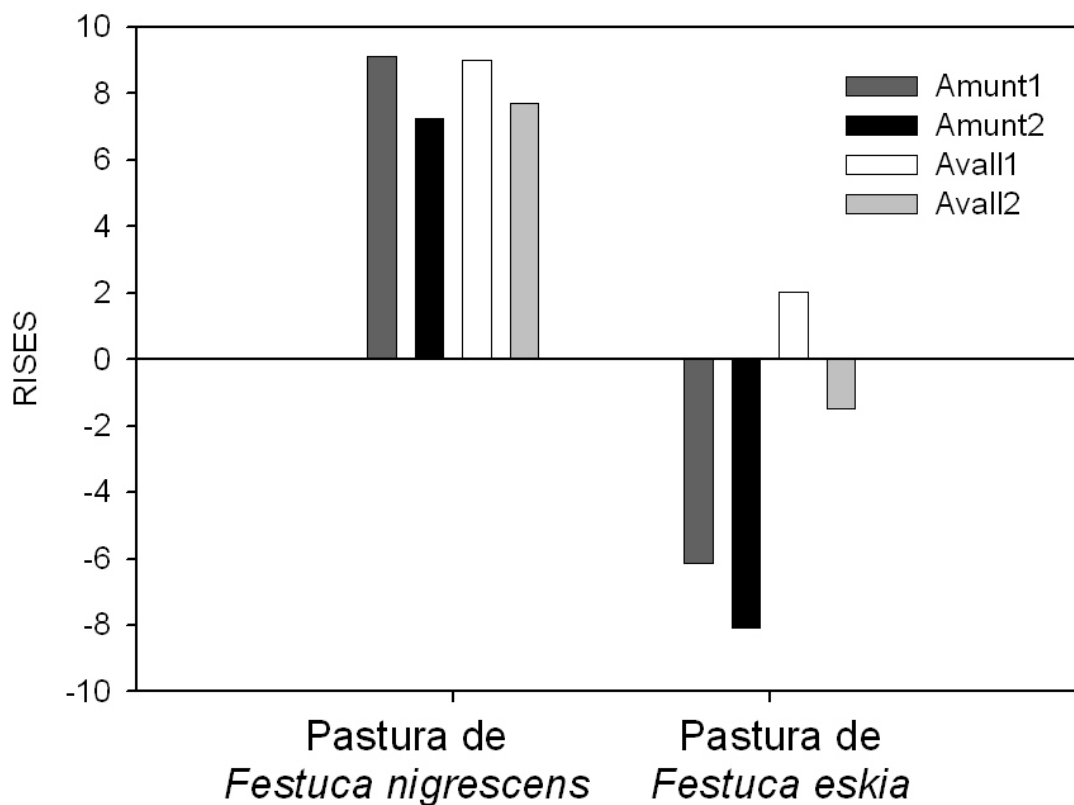


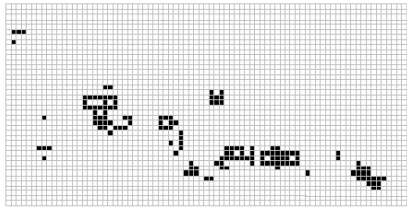
Figura 16. Invasibilitat de pastures de *Festuca nigrescens* i *Festuca eskia* per bàlec, avaluada a partir de l'índex relatiu de susceptibilitat a la invasió per arbustos (**RISES**). (**Amunt**= Invasió per arbustos pendent amunt; **Avall**= Invasió per arbustos pendent avall). Article II.

L'índex RISES únicament proporciona una idea sobre la invasió potencial relativa de les diferents comunitats. Per tal d'avaluar l'establiment del bàlec en les diferents comunitats de pastures, es poden emprar tècniques de detecció de "punts calents", les quals permeten comparar les zones amb alta abundància de bàlec no adult en diferents tipus de pastures (Art. II). Tot i que la detecció de "punts calents" presenta un gran potencial per entendre processos ecològics, aquestes tècniques s'han utilitzat relativament poc en el camp de l'ecologia (Nelson i Boots 2008). Malgrat no existir diferències significatives, d'acord amb els valors de RISES, el número de punts calents sempre va ser molt elevat (major que 100) a les pastures de *F. nigrescens* (Figura 17). En canvi, tot i que a les pastures de *F. eskia* el número de punts calents va ser força variable, els valors mínims de punts calents (70 i 75) es van detectar en aquestes pastures (Figura 17).

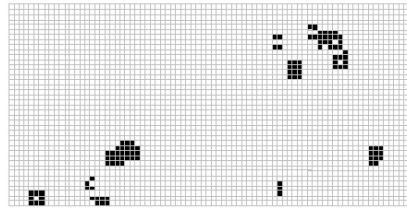
Per tal d'estudiar la proliferació de bàlec, és a dir aquells individus no adults però de tamany mig, es van formar grups de bàlecs no adults pròxims entre ells segons l'alçada (Art. II). Els resultats van mostrar que, de forma consistent amb els valors de RISES, les pastures dominades per *F. nigrescens* presentaven una major freqüència de grups de bàlec no adult de mida petita (alçada mitja < 10 cm). En canvi, els grups de bàlec no adult de mida alta (alçada mitja > 30 cm) van mostrar una freqüència similar en pastures dominades per *F. nigrescens* o *F. eskia* (Art. II). Per tant, malgrat les associacions positives entre el bàlec i *F. nigrescens*, la proliferació de bàlec no sembla ser major en pastures de *F. nigrescens* que en les de *F. eskia*. Aquests resultats doncs, suggereixen que la supervivència del bàlec no adult, respecte al nombre d'individus inicialment establerts, podria ser menor en pastures dominades per *F. nigrescens* (exposades a una major pressió de pasturatge) que no pas en pastures de *F. eskia*. De fet, freqüentment, la mortalitat d'espècies de plantes disminueix de forma important quan s'incrementa l'abundància d'espècies veïnes no palatables (Smit *et al.* 2006; Van Uytvanck *et al.* 2008). La mortalitat derivada del pasturatge a més, podria dependre d'altres factors com el tipus de bestiar ja que, per exemple, els herbívors de mida gran acostumen a ser menys selectius a l'hora de menjar (Olf *et al.* 1999).

a)

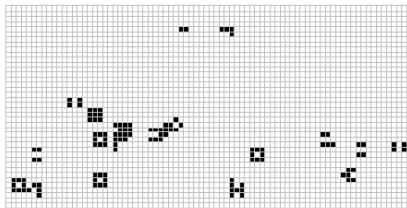
NigAmunt1 (145)



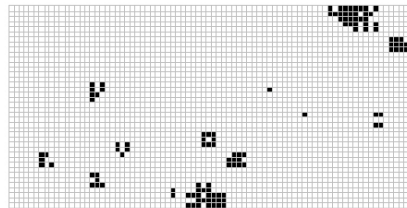
NigAmunt2 (105)



NigAvall1 (118)

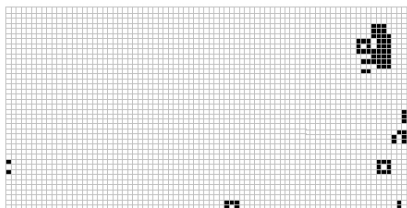


NigAvall2 (115)

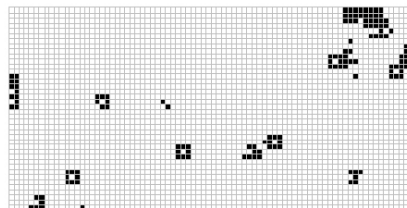


b)

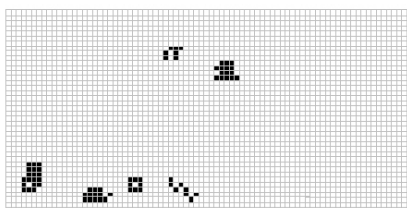
EskAmunt1 (75)



EskAmunt2 (140)



EskAvall1 (70)



EskAvall2 (129)

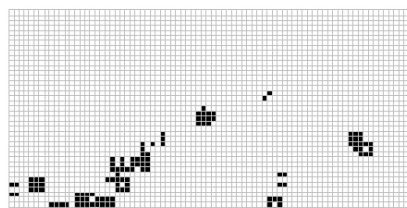


Figura 17. Punts calents de bàlec no adult detectats en pastures de a) *F. nigrescens* i b) *F. eskia*. Amunt i avall indica que la invasió de pastures per bàlec era pendent amunt o pendent avall respecte a la posició relativa de la pastura i del matoll, respectivament. El número de punts calents es mostra entre parèntesis. Article II.

En resum, la invasió de pastures per bàlec estaria limitada primer per les dificultats dels arbustos per establir-se en pastures i, posteriorment, per l'èxit en la proliferació. Així, en pastures dominades per l'espècie no palatable *F. eskia*, l'establiment de bàlec estaria limitat per la disponibilitat de tipus de coberta adients, i la resistència associacional podria actuar a un segon nivell, incrementant la supervivència i la proliferació d'arbustos no adults en pastures. En canvi, tot i que les pastures dominades per *F. nigrescens* podrien ser més susceptibles a la invasió per bàlec, la pressió de pasturatge podria reduir considerablement la probabilitat d'èxit de la proliferació del bàlec en pastures palatables. Així, malgrat el caràcter preliminar dels nostres resultats, es suggereix que canvis en el sentit de disminuir o aturar la pastura podrien augmentar la proliferació de bàlec, sobretot en pastures dominades per *F. nigrescens*.

El foc com a determinant de la invasibilitat de pastures per bàlec

El foc i el pasturatge mostren certs paral·lelismes en els seus efectes sobre els ecosistemes, ja que ambdós pertorbacions alteren de forma significativa la biomassa, la proporció de plantes amb diferents trets funcionals i la composició d'espècies (Bond i Keeley 2005). Malgrat tot, també existeixen importants diferències entre el foc i el pasturatge. Així, el foc, a diferència del pasturatge, consumeix material independentment de que sigui viu o mort, i a més sense restriccions referents a la palatabilitat de les diferents espècies (Bond i Keeley 2005).

El foc és clau per entendre la invasió de pastures mèsiques per arbustos (Briggs *et al.* 2005) i, en aquest sentit, el bàlec disposa de diversos trets funcionals que el fan particularment ben adaptat al foc. Així, el bàlec mostra capacitat de rebrot després de pertorbacions (Debussche *et al.* 1980) i, a més, les altes temperatures que s'assoleixen amb els focs podrien estimular la germinació de les seves llavors, com succeeix de forma general en les lleguminoses (Bond i Keeley 2005). Malgrat aquestes adaptacions, diferents pertorbacions amb foc en una mateixa comunitat de pastura poden tenir efectes molt diferents sobre el recobriment de bàlec uns anys després de la pertorbació (Art. III).

La severitat del foc sobre un determinat ecosistema ve determinada per la freqüència de la pertorbació, la intensitat i el període de l'any en què té lloc. La freqüència dels focs s'ha relacionat de forma molt directa amb el procés d'invasió de pastures per arbustos, ja que, per exemple, en pastures mèsiques nord-americanes s'ha constatat que la invasió per arbustos només s'evitaria a partir de focs freqüents (Briggs *et al.* 2005). La intensitat, la qual depèn de la càrrega de combustible i està determinada principalment pel pic de temperatura que s'assoleix i la seva durada, és un dels factors utilitzats més freqüentment per descriure els règims de pertorbacions (Sousa 1984). La intensitat del foc pot determinar multitud de processos després de la pertorbació, com l'establiment d'espècies, la germinació del banc de llavors i també la competència entre plantes (Knox i Clarke 2006). El període de l'any en què té lloc el foc també podria afectar l'establiment d'espècies després de la pertorbació, i això degut a factors climàtics com

la temperatura o la precipitació (Knox i Clarke 2006). Cal tenir en compte a més, que la capacitat de rebrot de les espècies després del foc no depèn només de les característiques dels focs sinó també d'altres factors com l'estat fisiològic de les plantes (edat, substàncies de reserva) i de les condicions ambientals després dels focs (Canadell *et al.* 1991). Tots aquests factors mostren interaccions complexes que fan que sovint sigui molt difícil poder-los considerar de forma individual (Kayll i Gimingham 1965).

Els nostres resultats posen de manifest que la freqüència dels focs i l'edat del bàlec abans de la pertorbació podrien ser els principals determinants de la invasió de pastures per bàlec després del foc. En altres estudis ja s'ha evidenciat que la freqüència dels focs pot condicionar l'expansió dels arbustos en pastures (Heisler *et al.* 2003; Roques *et al.* 2001). En el nostre cas, en unes pastures de la serra de Madres, el recobriment de bàlec 4 anys després d'un foc controlat repetit va ser un 10% més baix que el de després d'un foc controlat previ en els mateixos transectes (Art. III). Per tant, realitzar focs controlats freqüents podria reduir la proliferació d'arbustos en pastures, tal i com succeeix a les pastures nord-americanes (Briggs *et al.* 2005).

A més de la gestió amb focs controlats i focs controlats repetits, la zona va ser afectada per un incendi cremant àrees on el bàlec tenia diferents edats (20 o 5 anys) abans del foc. Tot i que es desconeix el comportament real del foc, la intensitat del foc va ser presumiblement més alta en zones on el bàlec tenia més edat, bàsicament per una major càrrega de combustible. Tot i que la intensitat del foc disminueix la capacitat de rebrot d'algunes espècies (Moreno i Oechel 1993), el recobriment de bàlec 4 anys després de l'incendi va ser gairebé un 15% major en les zones on el bàlec tenia més edat abans de la pertorbació (Art. III). Així, els nostres resultats suggereixen la importància de l'edat dels arbustos abans del foc, o de variables estretament relacionades amb l'edat com poden ser la mida o la biomassa (González *et al.* 2007; Lloret i López-Soria 1993; Moreno i Oechel 1993; Quevedo *et al.* 2007), com a possibles determinants tant de la capacitat de rebrot com de la supervivència després del foc. Assumint una major intensitat de foc en els incendis (que van tenir lloc a l'estiu) que en els focs controlats (que van tenir lloc a l'hivern), les poques diferències en el recobriment de bàlec també semblen suggerir que la intensitat del foc o el període de l'any quan té lloc la

pertorbació podrien jugar un paper més secundari en determinar la proliferació de bàlec en pastures que no pas el que tenen la freqüència del foc i l'edat dels arbustos.

Com que el foc, a més, disposa de capacitat per canviar la composició de la vegetació (Bond *et al.* 2005), les pertorbacions amb foc podrien afectar indirectament la proliferació del bàlec en pastures mitjançant canvis en la composició florística (Art. I i II). Per tant, en el futur, caldria avaluar si després de diferents pertorbacions amb foc tenen lloc canvis importants en la composició florística de les pastures i, en cas que així sigui, avaluar si aquests canvis presenten potencial per incrementar o disminuir la invasibilitat de les pastures cremades per bàlec.

Els patrons espacials del bàlec van mostrar ser dependents de la pertorbació amb foc (Art. III), però el recobriment de bàlec sempre va presentar estructures espacials formant taques. Les escales de patró van ser molt estables (0.8-0.9 m) en aquestes comunitats de pastures dominades per *Festuca ovina*, però en canvi, les mides de les taques de bàlec van demostrar ser més sensibles a les diferents pertorbacions amb foc. Així, la mida de les taques de bàlec després d'incendis i focs controlats repetits es va reduir a la meitat respecte a la de després d'un foc controlat (0.5 m i 1 m, respectivament). Aquests resultats podrien tenir implicacions en la disminució de superfícies de pastures emmatades per bàlec, la reducció del risc de propagació d'incendis, l'afavoriment de l'ocupació d'hàbitats per ocells (Pons *et al.* 2003) i als augments en la productivitat de pastures o la biodiversitat vegetal (Rigolot *et al.* 2002). Tot i això, cal tenir en compte que dur a terme focs repetits, de retruc, podria també tenir efectes negatius sobre altres processos claus de l'ecosistema, com poden ser l'emmagatzematge de carboni al sòl o la disponibilitat de nitrogen, i que caldria, per tant, tenir en compte.

La invasió de pastures de muntanya per arbustos i els seus efectes sobre el segrest de C

Contingut de C

El contingut de C de pastures mèsiques supraforestals emmatades amb diferents tipus funcionals d'arbustos, conífera (ginebró) o lleguminosa (bàlec), va ser de l'ordre d'uns 4 a 5 kg m⁻² superior al de les pastures sense matolls, principalment degut a que els arbustos van mostrar una major biomassa aèria, subterrània i fullaraca que la pastura (Figura 18).

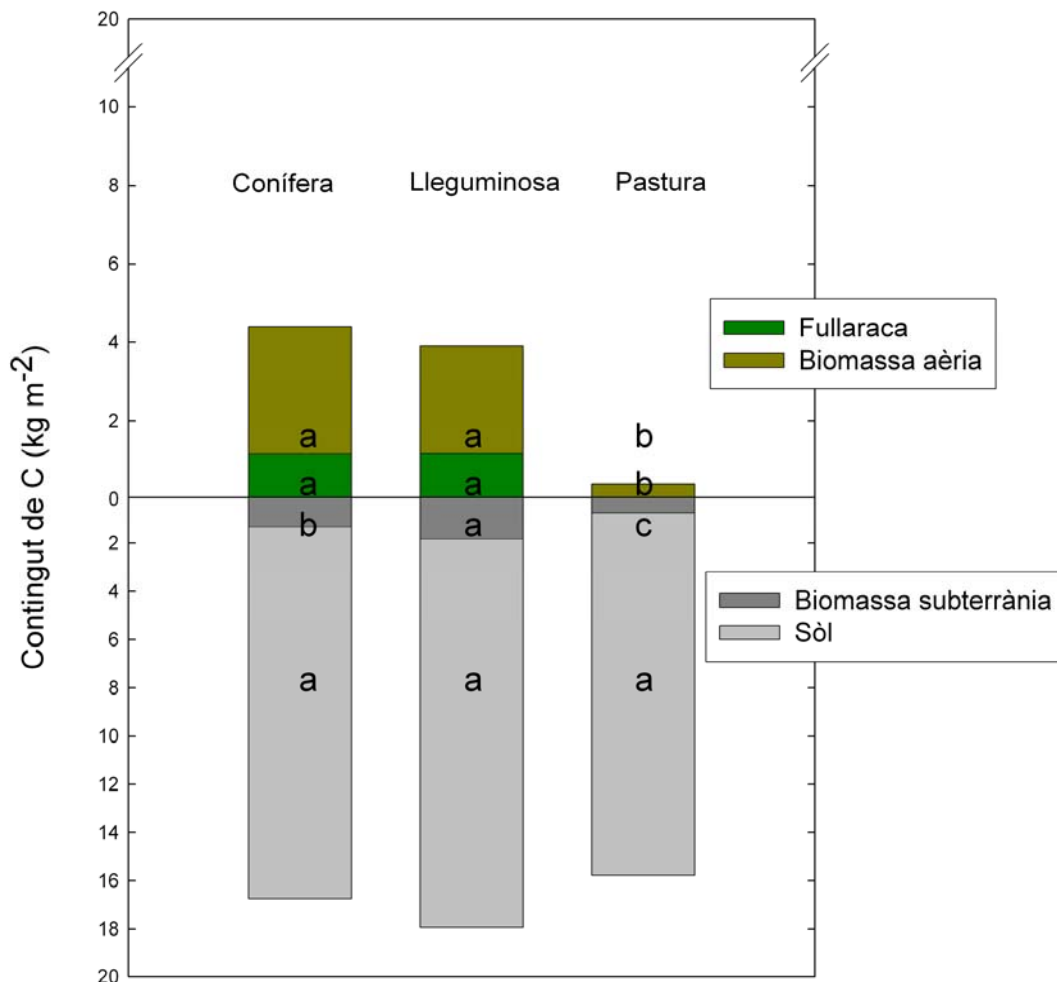


Figura 18. Contingut de C emmagatzemat en diferents compartiments (biomassa aèria i subterrània, fullaraca i sòl) pels diferents tipus funcionals de plantes (conífera, lleguminosa i pastura). Figura elaborada a partir dels resultats de l'Article IV.

Segons Jackson *et al.* (2002), l'emmatament de pastures mèsiques a les praderies americanes podria comportar una pèrdua neta de C edàfic tant remarcable que, fins i tot, podria superar els guanys de C derivats de la biomassa dels arbustos. En canvi, a la península Ibèrica, el contingut de C al sòl mineral (SOC) sota arbustos (bàlec i ginebró) no va ser inferior al SOC sota pastures mèsiques pròximes, i fins i tot va augmentar en els primers centímetres de sòl (Art. IV). Així, considerant un augment lineal amb el temps d'emmatament, es va estimar que l'augment de C en els primers 15 cm de sòl va ser de l'ordre de 28-42 g m⁻² any⁻¹, del mateix ordre als trobats per Jackson *et al.* (2002) després de l'emmatament de pastures àrides. En zones temperades, Schlesinger (1997) cita una acumulació de SOC d'entre 21-55 g C m⁻² any⁻¹, per a zones agrícoles abandonades o per zones que recuperarien la vegetació original després d'una pertorbació. En zones amb clima subtropical, amb precipitació anual de 715 mm i temperatura anual de 22° C, s'han obtingut taxes d'acumulació de 12-43 g C m⁻² any⁻¹ (Liao 2004).

Mecanismes en els processos d'acumulació de C al sòl

Com a conseqüència de la major biomassa d'arrels dels arbustos en fondària, l'emmatament de pastures presenta potencial per emmagatzemar C en profunditat al sòl (Jobbágy i Jackson 2000; Jackson *et al.* 2002). Malgrat això, sovint, el C orgànic després de l'emmatament es concentra en els horitzons més superficials del sòl (Art. IV; Hibbard *et al.* 2001; Smith i Johnson 2003). L'augment de SOC en les capes superficials del sòl podria ser degut a canvis en algun, o bé a una combinació, dels següents processos: (1) més entrades de C a partir de la fullaraca o d'arrels dels arbustos; (2) una reducció de la qualitat de la matèria orgànica després de l'emmatament o (3) un microclima menys favorable per la descomposició sota els arbustos.

Tot i que sovint l'emmatament comporta un augment de la producció de fullaraca (Van Auken 2008), en el nostre estudi la producció de fullaraca anual dels arbustos i de la pastura de *Festuca eskia* va ser similar (Art. V). Ademés, la producció d'arrels estimada pel mètode *ingrowth*, en els primers 15 cm de sòl va ser molt superior sota pastura que sota arbustos (Art. V). *Juniperus communis*, va mostrar la menor producció d'arrels i major SOC (Art. IV i V). Aquests resultats apunten que el major contingut de C en els

15 cm superficials de sòl sota els arbustos no sembla poder-se explicar només per una major producció de fullaraca o d'arrels.

La composició química (qualitat) de la fullaraca i les arrels dels diferents tipus funcionals de plantes determina la taxa de la seva descomposició (Prescott 2005; Silver i Miya 2001). Les diferències en la composició química de fullaraca i d'arrels entre pastura i arbustos van ser importants (Art. V). Tot i això, mentre que van existir diferències molt clares en la lignina entre la fullaraca de pastures i arbustos, amb un major contingut de lignina als arbustos, aquestes diferències no van ser tant evidents en el cas de les arrels (Art. V). Les arrels de gramínies (*Festuca eskia*) van tenir una descomposició molt inferior a la de les arrels de lleguminosa i semblant a les de la conífera (Art. V). Algunes raons que poden explicar la baixa descomposició de les arrels de les gramínies podrien ser: (i) un valor similar de lignina entre arbustos i pastura i (ii) uns valors molt baixos de C extractable amb aigua en les de gramínia. Encara més sorprenent, però, va ser la descomposició lleugerament superior de les arrels de conífera que la de les de gramínia, tot i tenir les relacions C:N i lignina:N més altes i mostrar immobilització de N. Segons Silver i Miya (2001), el contingut de Ca tan alt en les arrels de conífera (Art. V) pot afavorir la seva descomposició. En canvi, la major descomposició de les arrels de lleguminosa pot ser deguda a la seva elevada concentració de N (Vivanco i Austin 2006).

Les diferències en el microclima entre pastura i arbustos, menys favorable per la descomposició sota els arbustos, podrien ser un factor que expliqués el major contingut de SOC després de l'emmatament. De fet, la temperatura acumulada del sòl va ser considerablement major sota pastura que sota els dos tipus d'arbustos (Art. V), tal i com s'ha constatat en altres localitats després de la invasió de pastures per plantes llenyoses (McKinley *et al.* 2008; McCarron *et al.* 2003; Smith i Johnson 2004). Malgrat les diferències en la temperatura del sòl entre pastura i arbustos, però, la descomposició d'arrels sota lleguminosa o sota pastura va ser semblant (Art. V), evidenciant que el microclima juga un paper secundari en la descomposició d'arrels respecte a la qualitat d'aquestes (Silver i Miya 2001).

Pel que fa a la descomposició de fullaraca, es va comprovar que les fulles seques de gramínies es van descomposar molt més ràpid que les d'arbustos (conífera i

lleguminosa), amb diferències detectades a partir del primer mes i fins al final de l'experiment (Figura 19; Art. V). A més de possibles diferències en trets funcionals com la resistència de les fulles (Gallardo i Merino 1993; Cornelissen *et al.* 2003), la composició química de la fullaraca pot explicar les diferències observades en la descomposició. Com que només es va detectar acumulació neta de N en la descomposició de fullaraca de conífera i a més aquesta fullaraca va mostrar una relació N:P molt baixa, la descomposició de la fullaraca de conífera pot estar limitada pel N. En canvi, la fullaraca de lleguminosa (de fet en ser un arbust afil·le, branques d'un diàmetre inferior a 10 mm) va mostrar una relació N:P molt alta, que va superar el límit (N:P > 15) proposat per Prescott (2005) com a indicador de la limitació per P de la descomposició. A més, la fullaraca de lleguminosa va mostrar acumulació neta de P en la seva descomposició. En general, doncs, els arbustos produeixen fullaraca de poca qualitat, amb altes concentracions de lignina i baixes concentracions de N (a la conífera) o P (a la lleguminosa). Aquests resultats reflecteixen la importància dels trets de les plantes com a determinants de la qualitat de la fullaraca i de la seva posterior descomposició (Cornwell *et al.* 2008).

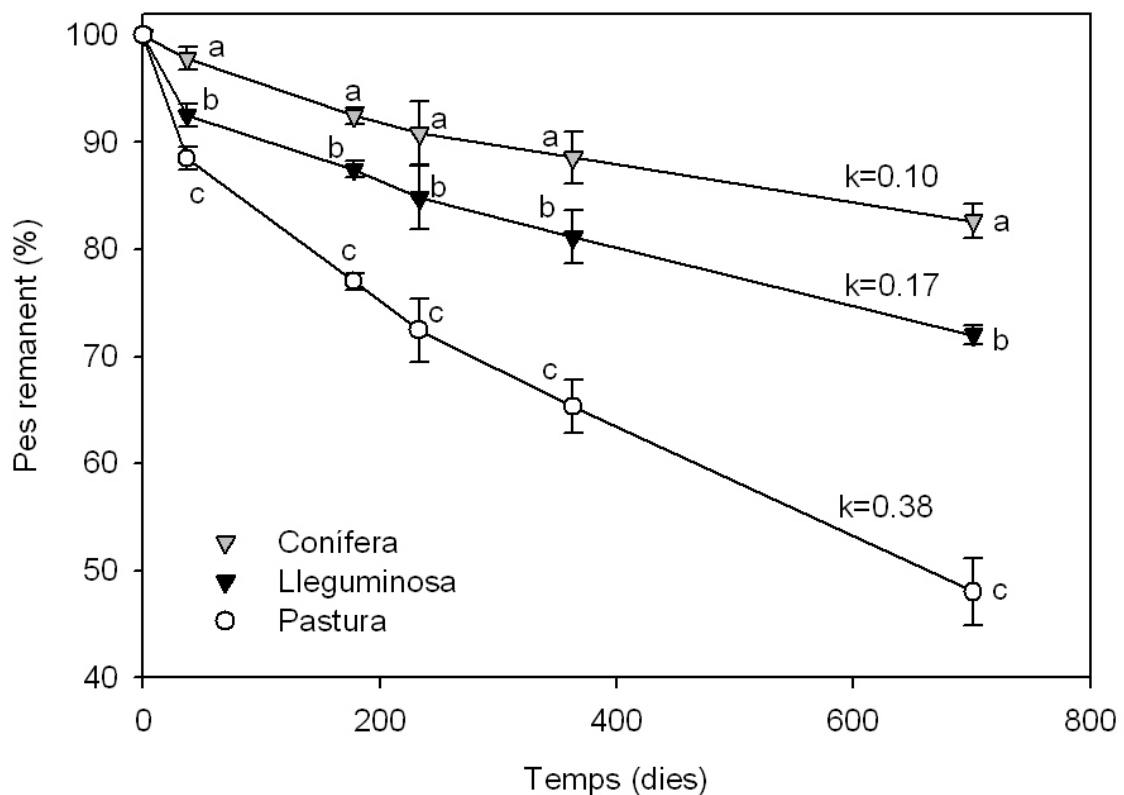


Figura 19. Pes de fullaraca remanent (%) segons el temps d'incubació per fullaraca de conífera, lleguminosa i pastura descomposant sense barreges d'altres fullaragues. Figura elaborada a partir dels resultats de l'Article V.

A partir d'estudis experimentals s'ha comprovat que les taxes de descomposició d'una determinada fullaraca es poden modificar quan es troba en barreja amb altres tipus de fullaraca (Gartner i Cardon 2004). Com després de l'emmatament i per un període més o menys llarg les espècies de gramínia coexisteixen amb el matoll, es va avaluar la descomposició de fullaraca de pastura i arbustos (bàlec i ginebró) en barreges de totes les possibles combinacions de dos tipus de fullaraca (Art. V). Després de cada mostreig es separaven les restes de cada espècie i es pesaven. La descomposició de la fullaraca d'ambdós arbustos es va incrementar de forma destacable quan es va barrejar amb la fullaraca de pastura (Figura 20). En canvi, la descomposició de la fullaraca de gramínies no es va veure afectada per les barreges. Les diferències en la qualitat de la fullaraca entre tipus funcionals de plantes podrien explicar aquests efectes de les barreges en la descomposició.

Sembla, doncs, que d'entre tots els possibles canvis en els processos d'acumulació de C després de la invasió de pastures per arbustos (quantitat, qualitat i microclima), els canvis en la qualitat de la fullaraca serien els principals reguladors dels increments de SOC sota arbustos. El major SOC sota conífera que sota lleguminosa també podria ser degut, en part, a l'efecte del microclima en les barreges de fullaraca. Així, a mesura que els arbustos creixen, la pastura esdevé comparativament més abundant sota lleguminosa que sota conífera, ja que el creixement prostrat d'aquesta darrera cobreix més el sòl i impedeix l'entrada de llum. Aquest fet podria afectar el segrest de C, bàsicament de dues formes: (i) després de la invasió de pastures per conífera, l'absència de pastura sota conífera no permet la barreja d'aquestes fullarques i no possibilita l'efecte estimulador de la pastura en la descomposició de la fullaraca de conífera. En canvi, la pastura, més abundant sota lleguminosa, podria estimular la descomposició de la fullaraca de lleguminosa; (ii) la menor cobertura de pastura sota conífera que sota lleguminosa permetria el contacte i la barreja entre el sòl i la fullaraca (Throop i Archer 2007), i per tant, podria accelerar la incorporació de la fullaraca al sòl mineral de sota la conífera. L'efecte combinat dels factors (i) i (ii) resultaria en un increment del SOC sota la conífera respecte a la lleguminosa. Cal considerar, a més, que en les localitats estudiades la conífera tenia més edat que la lleguminosa (Art. IV i V). Aquest fet podria ser degut a les diferents estratègies de colonització entre els arbustos: la conífera es dispersa a partir d'ocells (Jordano 1993; García *et al.* 2001), mentre que la lleguminosa

depèn del seu creixement clonal o la dehiscència explosiva de les seves llegums (Debussche *et al.* 1980).

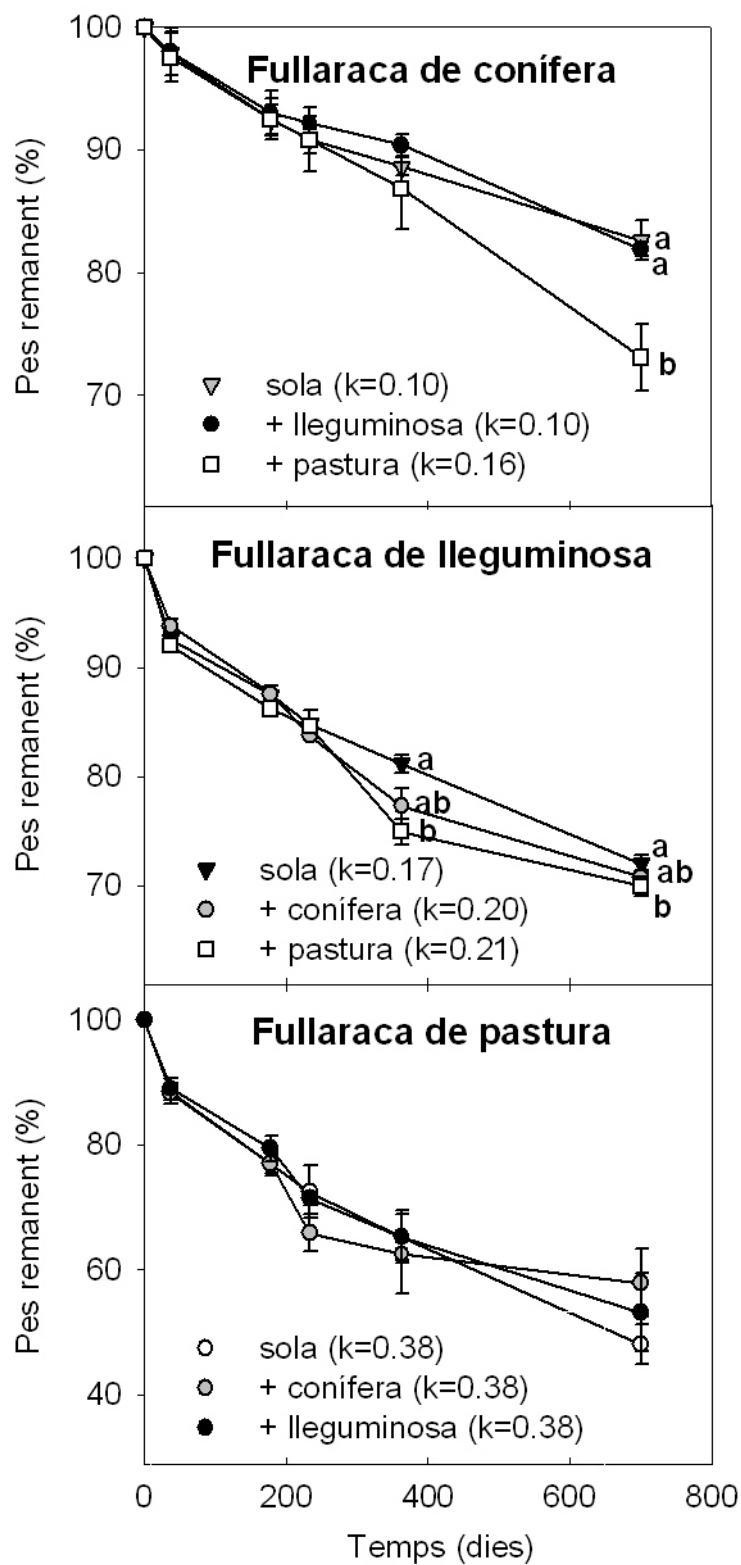


Figura 20. Pes de fullaraca remanent (%) segons el temps d'incubació per a cada tipus de fullaraca (conífera, lleguminosa i pastura) descomposant sola o amb barreges amb els altres tipus de fullaraca. Article V.

Efectes del tipus funcional de planta sobre la recalctrància del C del sòl

El C orgànic en fondària va ser similar entre pastura i arbustos (Figura 21). El tipus funcional de planta va influenciar la qualitat de la matèria orgànica del sòl dels primers centímetres de sòl: així, la relació C:N, un indicador de la qualitat de la matèria orgànica (Prescott 2005), va ser menor en els primers 15 cm de sòl sota la lleguminosa (Figura 21).

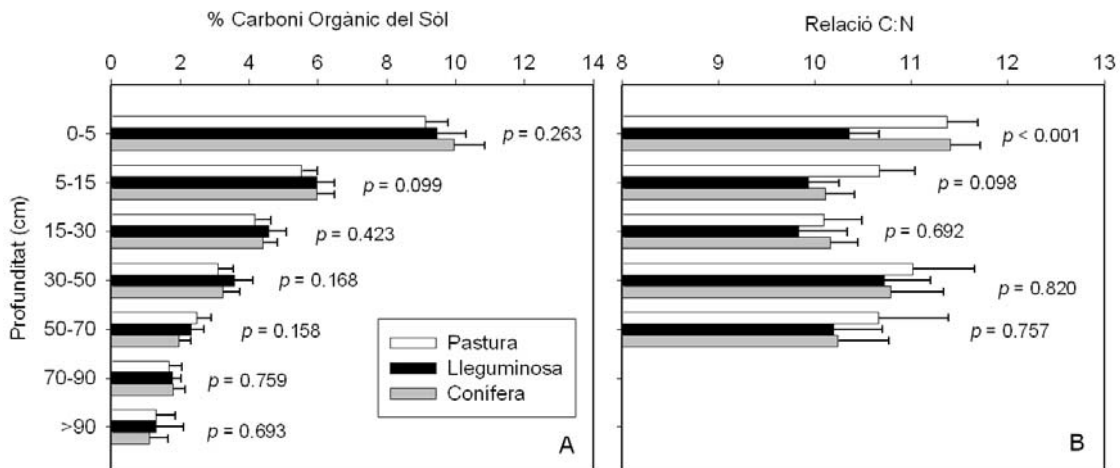


Figura 21. Distribució en fondària del C orgànic del sòl (a) i de la relació C:N (b) pels diferents tipus funcionals de plantes. Article IV.

La matèria orgànica no hidrolitzable amb àcid ha estat considerada com una estima de la fracció recalctrant (Rovira i Vallejo 2002; Tan *et al.* 2004) i la seva quantitat ha estat utilitzada com a una mesura del reservori no actiu de la matèria orgànica (Six *et al.* 2002; Paul *et al.* 2006). Així, l'Índex de Recalctrància del C (RIC) del sòl es va calcular com el quocient entre la fracció recalctrant del C (obtinguda mitjançant una hidròlisi àcida) i la fracció del C total. El RIC dona una idea del percentatge de C que és més difícilment descomposable (més recalctrant), respecte del C total. Anàlogament, pel N es va calcular l'Índex de Recalctrància del N (RIN) del sòl. En conjunt, malgrat les diferències en la composició química de la fullaraca i de les arrels entre diferents tipus funcionals de plantes (Art. V), els resultats obtinguts en l'anàlisi de la recalctrància suggereixen que l'emmatament no comporta grans canvis en la qualitat bioquímica de la matèria orgànica del sòl, ja que els valors de RIC i RIN eren força similars entre pastura i arbustos (Figura 22). El fet que el RIC sigui força constant en fondària suggereix que la qualitat de les entrades de C orgànic és homogènia en els primers 50 cm del sòl. En canvi, els augments del RIN en fondària podrien explicar que

la mineralització de C del sòl en fondària en les pastures de muntanya està limitada pel N disponible, tal i com troba Garcia-Pausas *et al.* (2008) en incubacions de laboratori de mostres de sòl d'horitzons superficials i profunds.

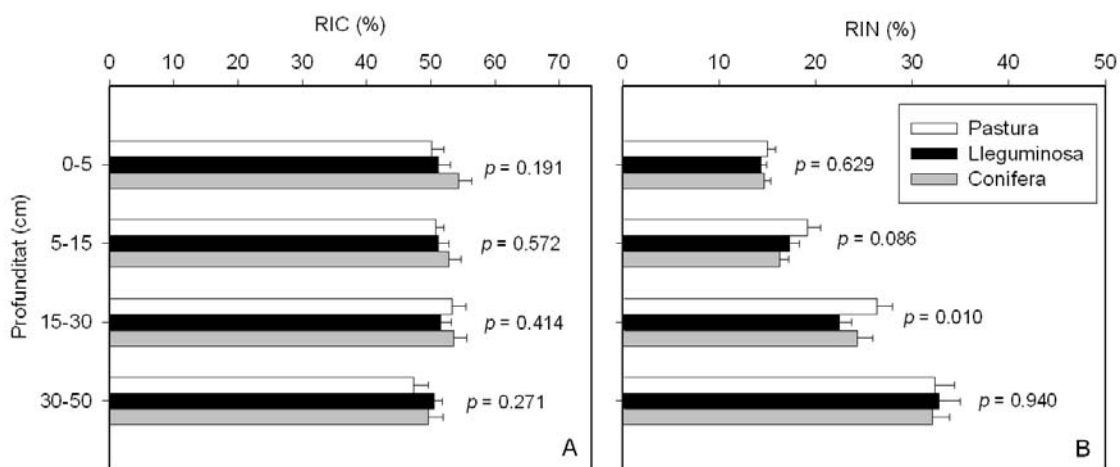


Figura 22. Distribució en fondària de l'Índex de Recalcitrància del C (RIC) (a) i de l'Índex de Recalcitrància del N (RIN) (b) pels diferents tipus funcionals de plantes. Article IV.

Efectes del canvi climàtic sobre el seqrest de C

A escala regional, la resposta positiva del C del sòl a la precipitació s'ha relacionat amb un increment de la producció de la biomassa aèria o subterrània (Paruelo *et al.* 1998); i la resposta negativa a la temperatura, a l'efecte d'aquesta variable climàtica sobre la descomposició (McDaniel i Munn 1985; Paruelo *et al.* 1998). En regions sense dèficit hídric i un rang de temperatures situat en la banda baixa de l'òptim pel creixement vegetal, tant la producció com la descomposició augmenten amb la temperatura, però els increments relatius en la descomposició són més alts (Schlesinger 1997; Kirschbaum 2000). Així, una relació inversa entre el SOC i la temperatura mitjana del lloc s'ha constatat repetidament en estudis en pastures a escala regional (Burke *et al.* 1989; Paruelo *et al.* 1998). A les zones de muntanya, com els Pirineus, aquesta relació està matisada per l'efecte combinat de l'orientació i l'altitud (Garcia-Pausas *et al.* 2007), de manera que en exposició nord l'augment de SOC en altitud podria estar regulat per l'efecte de la temperatura en la producció, mentre que en posicions solana, el SOC no variaria en altitud per un efecte semblant de la temperatura en la producció i la descomposició (Garcia-Pausas *et al.* 2007). Els nostres resultats, a una escala regional més àmplia, mostren una tendència inversa entre el contingut de C orgànic o de N dels

primers horitzons i la temperatura mitjana del lloc (Figura 23, Art. IV). El C o el N recalitrant també mostra un patró semblant (dades no mostrades).

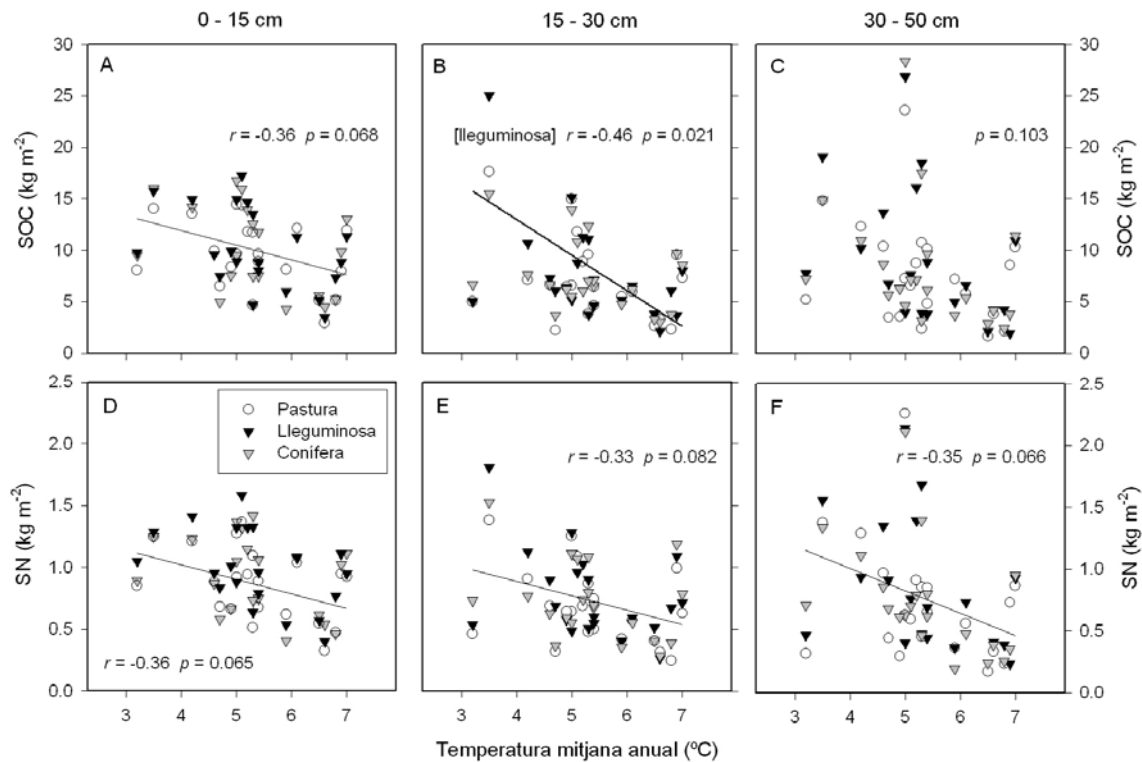


Figura 23. Relació entre el C (SOC) i el N (SN) del sòl i la temperatura pels diferents tipus funcionals de plantes, en diferents fondàries (de 0 a 15 cm, de 15 a 30 cm i de 30 a 50 cm). El text “[lleguminosa]” (Fig. 23-B) indica que la recta que es presenta correspon només a la lleguminosa. En la resta de casos, la recta correspon a tots els tipus funcionals de plantes. Article IV.

En la bibliografia existeix una certa controvèrsia sobre si la taxa de descomposició en relació a la temperatura és igual per la matèria orgànica total i la fracció recalitrant. Aquesta pregunta és rellevant en un context de canvi climàtic ja que segons el comportament de la fracció recalitrant, l’augment de CO₂ podria accentuar-se. Hi ha autors que defensen que un augment de temperatura afectaria per igual la descomposició de la fracció recalitrant i la total (Fang *et al.* 2005), mentre que altres apunten que la fracció recalitrant seria més sensible als augments de temperatura (Knorr *et al.* 2005; Bol *et al.* 2003). El nostre estudi, realitzat en un context clarament diferent de la modelització o d’experiments de laboratori, afegeix una variable més: la qualitat de la matèria orgànica. Així, pel que fa als sòls sota conífera o sota pastura, ambdues fraccions total i recalitrant, tant de C com de N, disminueixen de forma similar amb un augment de la temperatura (augment estimat a partir de les diferents localitats estudiades). En canvi, en els primers horitzons dels sòls sota lleguminosa, la fracció recalitrant, tant de C com de N, va disminuir amb més força que la total en relació a

l'augment de temperatura. Així, la relació entre ambdós fraccions, RIC o RIN, va mostrar una disminució amb la temperatura només en la lleguminosa, però no en la resta de tipus funcionals de planta (Figura 24; Art. IV).

Per tant, la qualitat de les entrades de la lleguminosa podria estimular la descomposició relativa dels estocs recalcitrants respecte als totals del sòl. Aquests resultats tenen, com a mínim, dues importants implicacions. Primer, fan palès que un hipotètic increment de temperatura com a conseqüència del canvi climàtic podria comportar una major pèrdua de C recalcitrant sota la lleguminosa. I segon, posen de manifest que el tipus funcional de planta podria interactuar amb factors del canvi climàtic i afectar de forma diferent el segrest de C.

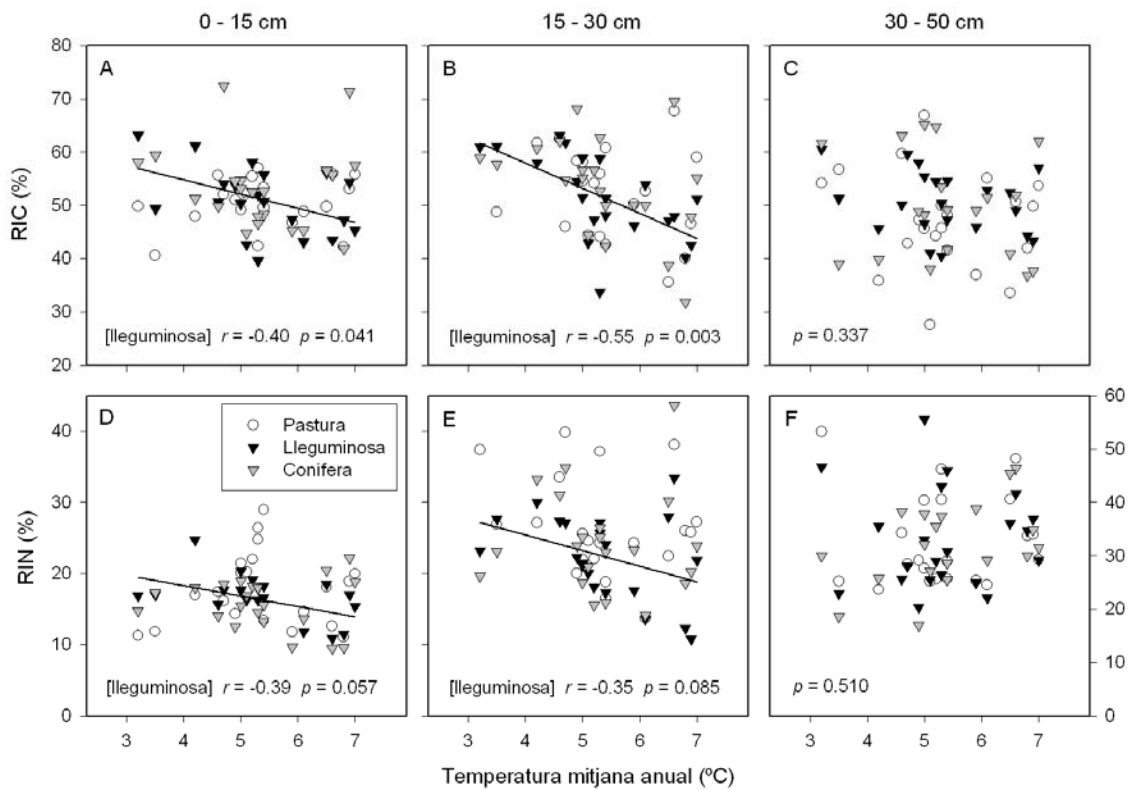


Figura 24. Relació entre l'Índex de Recalcitrància del C (RIC) i l'Índex de Recalcitrància del N (RIN) del sòl i la temperatura pels diferents tipus funcionals de plantes, en diferents fondàries (de 0 a 15 cm, de 15 a 30 cm i de 30 a 50 cm). El text "[lleguminosa]" (Figs. 24-A, B, D i E) indica que la recta que es presenta correspon només a la lleguminosa. Article IV.

Conclusions finals

- 1- L'anàlisi dels patrons espacials del bàlec i les pastures ha revelat que els processos a petita escala, com la competència i la facilitació, són crucials per entendre la dinàmica de la invasió de pastures de muntanya per bàlec.
- 2- La resistència associacional no sembla explicar l'establiment del bàlec en pastures, ja que aquest apareixia amb més freqüència allunyat de l'espècie de pastura no palatable *Festuca eskia*. Tot i això, la resistència associacional sí que podria contribuir a l'èxit de la proliferació del bàlec en pastures no palatables, tot reduint la seva mortalitat a través d'una menor pressió de pasturatge.
- 3- La major freqüència d'aparició del bàlec prop d'espècies palatables (*Festuca nigrescens* i, en menor grau, *Agrostis capillaris*) podria indicar l'existència de mecanismes indirectes de facilitació mediat pel pasturatge, amb una major freqüència d'interaccions positives entre plantes en zones amb una major pressió de pasturatge.
- 4- Malgrat la major susceptibilitat a la invasió per arbustos i el major nombre de grups d'individus no adults de mida petita establerts en pastures palatables de *F. nigrescens* respecte a les no palatables de *F. eskia*, el bàlec no adult podria presentar majors taxes de mortalitat en les pastures palatables dominades per *F. nigrescens* degut al pasturatge, en el règim actual de pastura.
- 5- La repetició de focs controlats cada quatre anys podria reduir la proliferació del bàlec en pastures de muntanya de manera similar a la d'un incendi.
- 6- La proliferació d'arbustos, específicament bàlec o ginebró, no disminueix el contingut de C del sòl mineral de les pastures de muntanya. De fet, s'estima una taxa d'augment de C als primers 15 cm de sòl com a conseqüència de l'emmatament de l'ordre de $28-42 \text{ g m}^{-2} \text{ any}^{-1}$.
- 7- Si es considera la biomassa aèria i subterrània i la fullaraca, el C segrestat en les pastures emmatades seria d'uns $4 \text{ a } 5 \text{ kg m}^{-2}$ superior al de les pastures. No obstant, aquest C és molt vulnerable a les pertorbacions.
- 8- La invasió de pastures per arbustos comporta un canvi tant de la quantitat i qualitat de la fullaraca i les arrels com del microclima. D'entre aquests factors, la major recalitrància de la fullaraca dels arbustos podria determinar els increments de C orgànic en els horitzons superficials del sòl després de l'emmatament. A més, com la descomposició de la fullaraca de la lleguminosa i

la conífera està limitada pel P i el N respectivament, quan la fullaraca d'arbustos es barreja amb la de pastura, augmenta de forma destacable la seva descomposició.

- 9- Un augment de la temperatura, com a conseqüència del canvi climàtic, podria comportar una disminució del C orgànic del sòl tant de la pastura com dels arbustos. No obstant, el tipus funcional de planta podria afectar de forma diferent el segrest de C, ja que la fracció recalcitrant de la matèria orgànica del sòl sembla més sensible que la total a increments de temperatura només en sòls sota lleguminosa, a diferència d'aquells sota conífera o pastura que van presentar un comportament similar en les dues fraccions.