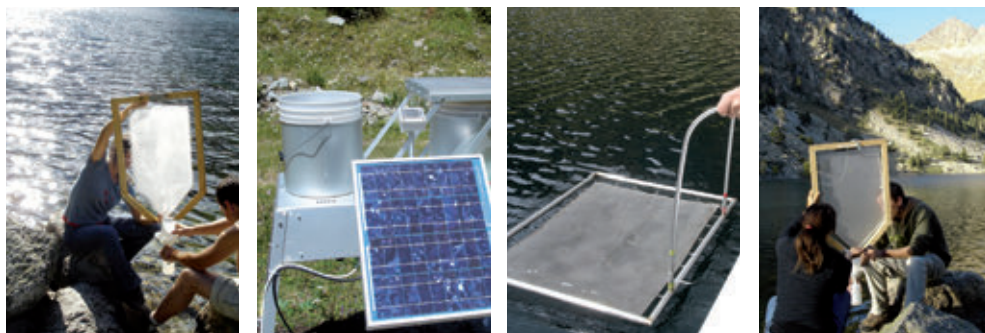


La investigació al Parc Nacional d'Aigüestortes i Estany de Sant Maurici



IX Jornades sobre Recerca al Parc Nacional
d'Aigüestortes i Estany de Sant Maurici

Boí (Alta Ribagorça), 17, 18 i 19 d'octubre de 2012



Biblioteca de Catalunya - Dades CIP

Jornades sobre Recerca al Parc Nacional d'Aigüestortes i Estany de Sant Maurici (9es : 2012 : Boí, Catalunya)

La investigació al Parc Nacional d'Aigüestortes i Estany de Sant Maurici : IX Jornades sobre Recerca al Parc Nacional d'Aigüestortes i Estany de Sant Maurici : Boí (Alta Ribagorça), 17, 18 i 19 d'octubre de 2012
Bibliografia. – Textos en català i castellà, resums en anglès, català i castellà
ISBN 9788439390596

I. Catalunya. Departament d'Agricultura, Ramaderia, Pesca, Alimentació i Medi Natural II. Parc Nacional d'Aigüestortes i Estany de Sant Maurici III. Títol

1. Parc Nacional d'Aigüestortes i Estany de Sant Maurici (Catalunya) – Congressos
502.4(467.1:23Pirineus)(061.3)

Generalitat de Catalunya

Departament d'Agricultura, Ramaderia, Pesca, Alimentació i Medi Natural

Foto portada: Montserrat Bacardit (Plataforma de mostratge de sediments en el treball del projecte OCUPA)

Fotos interiors: Emilio O. Casamayor (Projecte AERBAC)

Tiratge: 650 exemplars

Disseny: Aran Disseny

Dipòsit Legal: DL B-21618-2013

ISBN 9788439390596



Caracterització de la morfologia funcional i l'estructura d'edats de *Vaccinium myrtillus* a l'ecotò d'un bosc subalpí

Alba Anadon Rosell¹; Sara Palacio²; Josep M. Ninot¹

1. Departament de Biologia Vegetal. Universitat de Barcelona. Av. Diagonal, 643. 08028 Barcelona

2. Instituto Pirenaico de Ecología (CSIC). Avda. Nuestra Señora de la Victoria, s/n. 22700 Jaca, Huesca

Abstract

In the subalpine belt of the peripheral protection area of the Aigüestortes and Estany de Sant Maurici National Park, *Vaccinium myrtillus* is an encroaching species, together with *Vaccinium uliginosum* and *Rhododendron ferrugineum*. We studied bilberry ramets in pure populations and in populations growing with the other two species by means of functional and structural traits and age. We did not find evidence that competition and facilitation play an important role, although *R. ferrugineum* seemed to exert some protection on *V. myrtillus*. The populations studied were very young, which may indicate a recent encroachment and a possible expansion in the near future.

Keywords: ramet, treeline, encroachment, biomass partitioning, growth rings

Resum

A l'estatge subalpí de la zona perifèrica del Parc Nacional d'Aigüestortes i Estany de Sant Maurici *Vaccinium myrtillus* sovint envaeix pastures, junt amb *Vaccinium uliginosum* i *Rhododendron ferrugineum*. Vam estudiar ramets de la nabinera en poblacions pures i en poblacions amb cadascuna de les altres dues espècies, tot mesurant-ne trets funcionals i estructurals, així com l'edat. No vam trobar evidències que les relacions de competència i facilitació tinguessin un paper important, tot i que *R. ferrugineum* semblava exercir certa protecció sobre *V. myrtillus*. Les poblacions estudiades eren molt joves, cosa que pot indicar un emmatament recent que podria expandir-se en un futur pròxim.

Paraules clau: ramet, *treeline*, emmatament, partició de la biomassa, anells de creixement

Introducció

Als Pirineus, l'àrea transicional entre els estatges alpí i subalpí, denominada *treeline* (Körner, 2003), comprèn el límit altitudinal del bosc de pi negre (*Pinus uncinata*), on aquest comença a ésser substituït per prats alpins. Tanmateix, segles de desforestació natural i antropogènica, i més recentment el progressiu abandonament de pastures, han donat lloc al desenvolupament d'un mosaic de comunitats format per matollars, comunitats d'arbusts nans i petites clapes forestals (Ninot *et al.*, 2008). A l'estatge subalpí de la Val d'Aran, la nabinera (*Vaccinium myrtillus*) pren gran rellevància en l'ecotò transicional entre bosc i prats alpins. Hi apareix en poblacions monoespecífiques o en coexistència amb el neret (*Rhododendron ferrugineum*) o el nabiu uliginós (*Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*). Pel fet de trobar-se en el límit altitudinal de la seva distribució presenta un port més petit que quan creix en altituds més baixes o en zones boscoses.

Amb l'increment de la temperatura en les últimes dècades i previst per al futur en ecosistemes d'alta muntanya (IPCC, 2007) i el progressiu abandonament de pastures en aquestes zones (Tappeiner & Cernusca, 1993; Gellrich *et al.*, 2008) s'ha observat una densificació de la *treeline* (Stöcklin & Körner, 1999; Camarero & Gutiérrez, 2004; Kullman, 2005; Batllori & Gutiérrez, 2008), així com una recolonització de les zones on la pastura s'ha abandonat (Didier, 2001; Albert *et al.*, 2008) i. En els primers estadis d'aquest procés de recolonització les comunitats arbustives hi tenen un paper principal (Tasser & Tappeiner, 2002; Targetti *et al.*, 2010; Ninot *et al.*, 2011), raó per la qual els estudis d'aquestes comunitats poden aportar informació de gran importància per entendre la dinàmica de la *treeline* (Smith *et al.*, 2003; Batllori *et al.*, 2009). En concret, cal una caracterització de l'estructura poblacional de les espècies dominants, així com estudis ecofisiològics i fenomorfològics, que en conjunt permeten entendre el funcionalisme d'aquestes comunitats (Motta & Nola, 2001), així com inferir tendències en el seu comportament futur.

En aquest context, el nostre treball pretén caracteritzar en termes de morfologia funcional i estructura d'edats diferents poblacions de *Vaccinium myrtillus* creixent monoespecíficament o coexistent amb alguna de les altres dues ericàcies esmentades. L'objectiu de l'estudi se centra a descobrir possibles efectes de competència o facilitació per part de les espècies veïnes en l'activitat funcional, el creixement i l'establiment i supervivència de la

nabinera en el límit natural del bosc. Les nostres hipòtesis de partida són: (i) la coexistència amb *R. ferrugineum* implicarà més competència per la llum i, per tant, els ramets de *V. myrtillus* presentaran alçades superiors; (ii) *R. ferrugineum*, de port més gran, conferirà protecció a *V. myrtillus* davant constriccions ambientals com forts vents o baixes temperatures després de la fosa de la neu, per la qual cosa els ramets seran més vigorosos; (iii) la possible protecció per part de *R. ferrugineum* implicarà una facilitació en l'establiment i persistència de *V. myrtillus*, que presentarà ramets d'edats més avançades que en les altres dues situacions de coexistència; (iv) *Vaccinium uliginosum* exercirà un comportament neutre sobre *V. myrtillus*, ja que no s'espera competència per la llum ni l'espai.

Materials i mètodes

La zona d'estudi es troba a Eth Corrau des Machos, a la zona perifèrica de protecció del Parc Nacional d'Aigüestortes i Estany de Sant Maurici (31N 329, 472). Les parcel·les són a la zona del límit natural del bosc, en un vessant encarat al nord amb un pendent de 10-25°, a 2250 m d'altitud. La vegetació està dominada per prats de *Festuca eskia* i *Nardus stricta* amb clapes de matollar dominades per *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium uliginosum* i *Rhododendron ferrugineum*.

Durant el mes de setembre de 2010 vam recol·lectar, tallant-lo a nivell de terra, tot el *Vaccinium myrtillus* present en 15 superfícies de 20 x 20 cm, cinc per cada situació de coexistència de la nabinera: *V. myrtillus* amb *V. uliginosum*, *V. myrtillus* amb *R. ferrugineum* i *V. myrtillus* sol. Les branques recol·lectades les vam tractar individualment, tant si corresponien a la mateixa planta (o sigui, si estaven unides per un mateix rizoma) com si eren independents; aquestes unitats s'anomenen "ramets". De tots els ramets recol·lectats en vam mesurar l'alçada i en vam calcular l'amplada de la capçada com la mitjana entre el diàmetre major i menor d'aquesta. També en vam mesurar el volum total assumint la forma dels ramets com un cilindre de capçada el·líptica, emprant la fórmula $V = \pi r^2 h$ (Johnson *et al.*, 1988). Vam calcular el radi com la mitjana entre els radis màxim i mínim de la capçada del ramet. Vam definir quatre classes volumètriques (<150 cm³, 150-599 cm³, 600-999 cm³, ≥100 cm³) i vam calcular el percentatge de ramets de cada parcel·la inclòs en cadascuna de les classes. Per tal de mesurar la partició de la biomassa i l'estructura funcional dels ramets vam seleccionar 12 ramets per parcel·la, sempre que fos possible,

representatius de la diversitat de mides dels ramets de la parcel·la. De cadascun en vam separar i comptar les fraccions següents: fulles, branques noves de l'any (2010), branques de l'any anterior (2009), branques de dos anys d'edat (2008; respectivament, Br-1, Br-2 i Br-3) i tija principal. De la base de cada tija principal en vam mesurar el diàmetre i en vam extreure un segment inferior de 0,5 cm de llarg per a anàlisis dendrocronològiques. Vam establir quatre classes diamètriques (0-1,49; 1,5-2,49; 2,5-3,49; 3,5-4,05 mm) i vam calcular el percentatge de ramets en cadascuna. Vam posar a assecat totes les fraccions a 70 °C durant 72 h i les vam pesar amb una balança de precisió de 0,001 g. A les tiges principals hi vam sumar la fracció extreta estimant-ne el pes amb una fracció similar de la tija assecada. Així, vam poder establir quatre classes de biomassa total (<300 mg, 300-699 mg, 700-999 mg, ≥1000 mg) i vam calcular el percentatge de ramets de cada parcel·la inclosos en cadascuna. Alhora, vam calcular el pes sec per unitat de les branques de tots tres anys i de les tiges principals, així com la producció relativa de l'últim any (pes sec Br-1/pes sec total).

Vam escollir a l'atzar un ramet de tres parcel·les per cada situació de coexistència (en total 9 ramets) per mesurar el perímetre i la llargada de les seves branques fotosintètiques amb l'objectiu de calcular-ne l'àrea fotosintètica. Vam assumir la forma de les branques com un prisma rectangular i vam emprar només les branques de tres anys d'edat en avall, ja que a mesura que es fan velles perden la verdor i, per tant, la capacitat fotosintètica. Vam prendre les mesures per cada cohort de branques per separat i vam estudiar les correlacions entre àrea fotosintètica i el pes sec de les branques. Com que vam obtenir unes correlacions amb una significació elevada (R2: Br-1 0,96; Br-2 0,91 i Br-3 0,85) vam emprar el pes sec per estimar l'àrea fotosintètica de la resta de branques de tots els ramets. No hem considerat les fulles en aquest estudi perquè en el moment de la recol·lecció algunes ja havien començat a prendre coloració vermella i van caure prematurament després de la recol·lecta.

Finalment, vam emprar les bases de les tiges reservades per fer el comptatge dels anells de creixement. Després d'obtenir-ne un tall transversal pla i llis amb una fulla d'afaitar, vam tenyir la superfície amb safranina per tal de fer ressaltar els anells de creixement (Rixen *et al.*, 2010). Amb la mateixa fulla d'afaitar vam tallar i rebutjar una secció d'1 mm per tal d'evitar un excés de tinció que pogués

complicar el comptatge. Finalment, amb una lupa binocular vam comptar els nombre d'anells de cada tija. Vam agrupar els ramets en tres categories d'edat (1-3 anys, 4-6 anys, 7-10 anys) per fer les posteriors anàlisis estadístiques de distribució d'edats per situació de competència, i vam estudiar les relacions entre l'edat i el pes sec i el diàmetre.

Les diferències entre les situacions de competència en la distribució de ramets per classes volumètriques i de biomassa, així com les diferències en l'alçada dels ramets, el diàmetre de la capçada i la partició de la biomassa van ser analitzades mitjançant l'anàlisi de la variància (ANOVA d'un factor). Vam transformar les variables de resposta quan era necessari per tal d'assolir normalitat i homogeneïtat de variàncies. Les correlacions entre àrea fotosintètica i pes sec van ser testades mitjançant anàlisis de regressió lineal i les diferències entre situacions de competència quant a àrea fotosintètica van ser analitzades també amb l'ANOVA.

Vam analitzar les diferències en la distribució d'edats dels ramets entre situacions de competència mitjançant el test d'associació khi-quadrat.

Vam realitzar les anàlisis mitjançant Minitab 16 Statistical Software (2010) i SPSS 17.0 (SPSS 2008).

Resultats

La distribució dels ramets de *Vaccinium myrtillus* en les classes volumètriques establertes es mostra en la figura 1. En totes tres situacions de competència, la classe volumètrica més petita (<150 cm³) era la més freqüent. Mentre que els ramets de poblacions pures i els ramets coexistint amb *V. uliginosum* presentaven una distribució similar, amb nombres més elevats en les classes més baixes, els ramets que creixien amb *R. ferrugineum* eren més freqüents en la classe volumètrica més elevada (p-valor 0.033). A més, la variabilitat en la distribució volumètrica dels ramets coexistint amb *R. ferrugineum* era molt més elevada que en les altres dues situacions. D'altra banda, cap ramet de les poblacions amb *V. uliginosum* es trobava a la classe volumètrica més elevada.

Tot i que l'alçada i l'amplada de la capçada era lleugerament superior en els ramets que coexistien amb *R. ferrugineum*, les diferències no eren significatives. La variabilitat en l'amplada de la capçada dels ramets creixent amb *R. ferrugineum* era superior.

V. myrtillus presentava patrons d'assignació de biomassa en les diferents fraccions força similars entre les tres situacions de competència (Fig. 2). Els percentatges de biomassa més elevats es

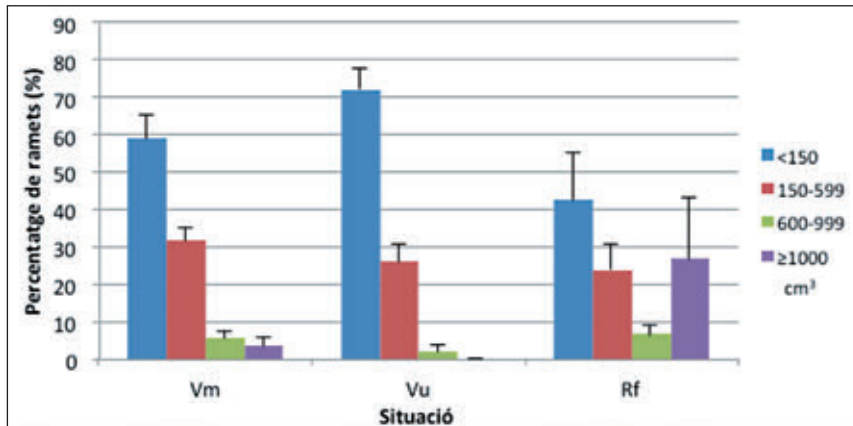


Figura 1. Percentatge de ramets a cada classe volumètrica (cm³) per cada situació de coexistència (mitjana ± 1ES). Vm = poblacions pures de *V. myrtillus*; Vu = poblacions de *V. myrtillus* convivint amb *V. uliginosum*; Rf = poblacions de *V. myrtillus* convivint amb *R. ferrugineum*.

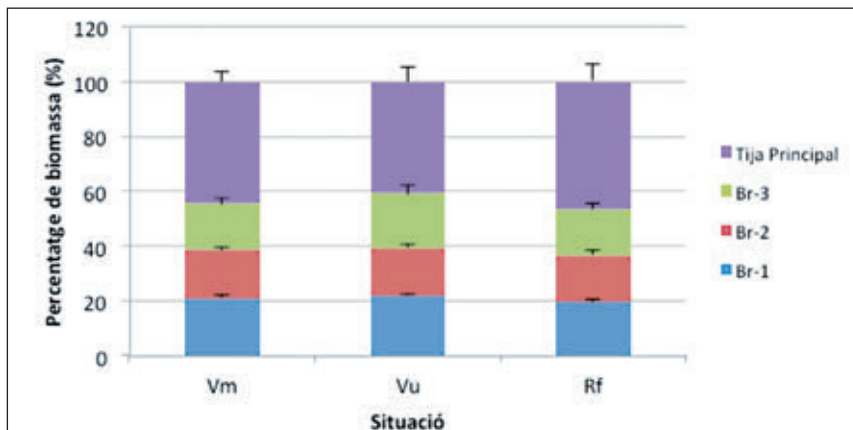


Figura 2. Percentatge de l'assignació de biomassa de *Vaccinium myrtillus* a cada fracció en les tres situacions de coexistència (mitjana ± 1ES). Vm = poblacions pures de *V. myrtillus*; Vu = poblacions de *V. myrtillus* convivint amb *V. uliginosum*; Rf = poblacions de *V. myrtillus* convivint amb *R. ferrugineum*.

trobaven en les tiges principals, seguides per les branques noves de l'any (2010), cosa que indica un esforç de producció de l'últim any elevat.

Les mesures de l'assignació de biomassa per unitat de fracció van mostrar que el pes per unitat de branca nova era menor que el pes per unitat de la resta de fraccions en totes tres situacions estudiades. Per tant, és un nombre elevat de branques de l'últim any el que explica que en conjunt tinguin una assignació de la biomassa més elevada.

No vam trobar diferències significatives entre les tres situacions de coexistència quant al pes per unitat però, altra vegada, els ramets coexistint amb *R. ferrugineum* presentaven més variabilitat en el pes sec per unitat de Br-2 i en el pes sec per tija principal. La producció relativa de l'últim any

tampoc no diferia entre les tres situacions de competència.

La distribució de *V. myrtillus* en les diferents classes de biomassa no presentava diferències significatives entre les tres situacions de coexistència, tot i que els ramets de poblacions amb *V. uliginosum* eren menys freqüents en les dues classes més elevades que els ramets de les altres dues situacions.

L'àrea fotosintètica del total de branques per ramet era més elevada en els ramets de poblacions pures i més baixa en ramets de poblacions amb *V. uliginosum*, però les diferències entre les mitjanes no eren significatives. *Vaccinium myrtillus* coexistint amb *R. ferrugineum* presentava una variabilitat més elevada. Quant a la distribució en classes diamètriques, aquesta era similar entre les tres situacions de

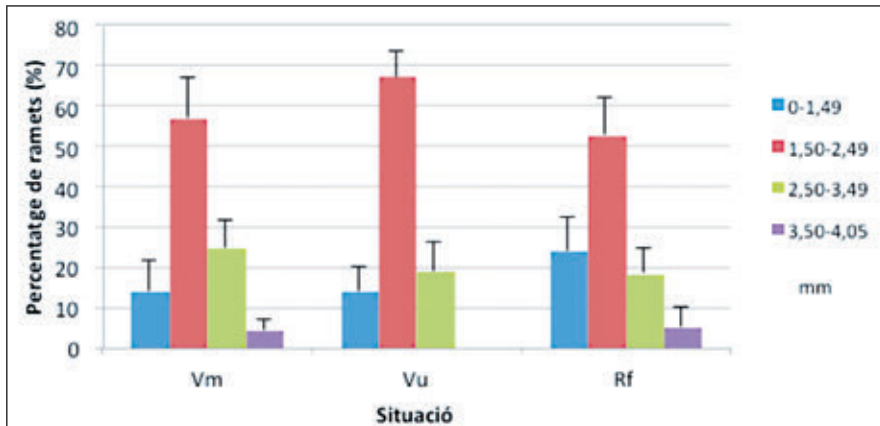


Figura 3. Distribució del nombre de ramets en cada classe diamètrica (0-1,49; 1,5-2,49; 2,5-3,49; 3,5-4,05 mm) per cada situació de competència (mitjanes \pm 1SE). Vm = poblacions pures de *V. myrtillus*; Vu = poblacions de *V. myrtillus* convivint amb *V. uliginosum*; Rf = poblacions de *V. myrtillus* convivint amb *R. ferrugineum*.

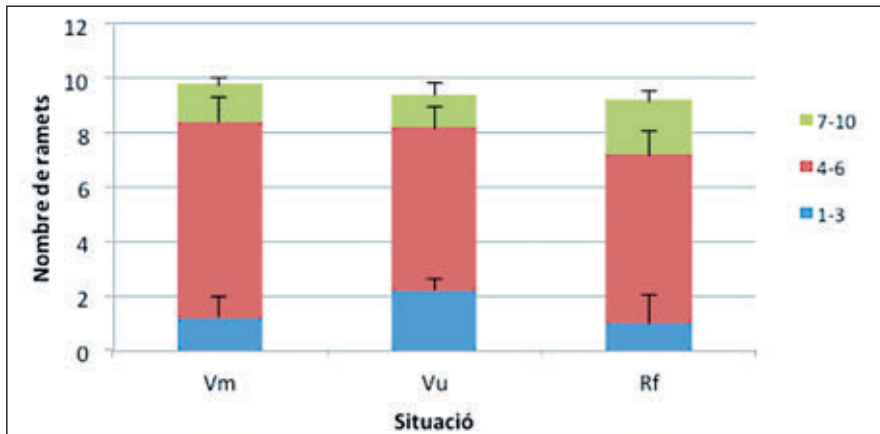


Figura 4. Distribució del nombre de ramets en cada classe d'edat (1-3, 4-6 i 7-10 anys) per cada situació de competència (mitjanes \pm 1SE). Vm = poblacions pures de *V. myrtillus*; Vu = poblacions de *V. myrtillus* convivint amb *V. uliginosum*; Rf = poblacions de *V. myrtillus* convivint amb *R. ferrugineum*.

coexistència (Fig. 3). La majoria de ramets presentaven diàmetres entre 1,5 i 2,5 mm. Els ramets de poblacions amb *V. uliginosum* no es trobaven en la classe diamètrica superior, cosa que fa pensar que o bé creixen menys o bé es tracta de poblacions més joves.

La distribució en classes d'edat també era similar per a les tres situacions (Fig. 4). Tot i que un nombre més elevat de ramets de les poblacions amb *R. ferrugineum* es trobava en la classe d'edat més elevada (7-10 anys), i un nombre més elevat de ramets amb *V. uliginosum* tenia entre 1 i 3 anys, el test khi-quadrat no va donar resultats significatius. L'edat de la majoria dels ramets estava compresa entre 4 i 6 anys i els dos ramets més vells van assolir els 10 anys d'edat, l'un en poblacions pures i

l'altre amb *R. ferrugineum*.

En totes tres situacions, la biomassa dels ramets incrementava amb la classe d'edat (Fig. 5), però només els ramets de la classe d'edat més avançada tenien una biomassa significativament més gran que la resta (p -valor $<0,001$). Mentre que aquest increment era de tipus exponencial en ramets de poblacions pures i de poblacions amb *R. ferrugineum*, l'increment en els ramets de poblacions amb *V. uliginosum* era més baix. Això indicaria que l'acumulació de biomassa amb l'edat és més petita en aquests ramets. Els ramets que creixien en parcel·les pures assolien pesos més elevats en les dues classes d'edat més avançades. Tanmateix, la variabilitat de les dades és molt gran, raó per la qual no vam trobar cap significació estadística.

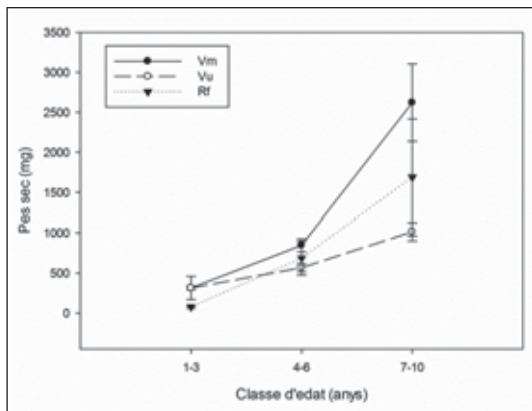


Figura 5. Pes sec mitjà dels ramets per classe d'edat per les tres situacions de coexistència (mitjanes \pm 1SE). Vm = poblacions pures de *V. myrtillus*; Vu = poblacions de *V. myrtillus* convivint amb *V. uliginosum*; Rf = poblacions de *V. myrtillus* convivint amb *R. ferrugineum*.

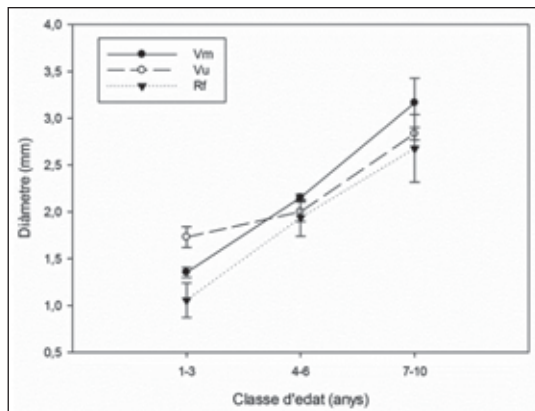


Figura 6. Diàmetre mitjà de la tija principal per classe d'edat per les tres situacions de coexistència (mitjanes \pm 1SE). Vm = poblacions pures de *V. myrtillus*; Vu = poblacions de *V. myrtillus* convivint amb *V. uliginosum*; Rf = poblacions de *V. myrtillus* convivint amb *R. ferrugineum*.

D'altra banda, el diàmetre basal de la tija també incrementava amb l'edat (Fig. 6). Exceptuant els ramets de poblacions amb *V. uliginosum*, la relació diàmetre-classe d'edat és lineal. Els diàmetres de cada classe eren significativament més grans que els de la classe anterior per a les tres situacions de coexistència (p -valor $<$ 0,001) i no vam trobar diferències estadístiques significatives entre situacions de coexistència. Els ramets joves de poblacions amb *V. uliginosum* presentaven diàmetres més elevats que els ramets de les altres dues poblacions, però aquesta tendència es perdia en els adults.

Discussió i conclusions

Amb aquest treball hem volgut caracteritzar la morfologia funcional i l'estructura d'edats d'una població de *Vaccinium myrtillus*, fent claps purs, o bé conjuntament amb *Vaccinium uliginosum* o amb *Rhododendron ferrugineum*. Les dades obtingudes ens permeten fer una avaluació de l'estat d'aquesta espècie a la zona d'estudi del límit natural del bosc, en la qual la comunitat arbustiva s'expandeix i creix en altitud (Pasche *et al.*, 2004). Tot i que la convivència amb un arbust de més port com *R. ferrugineum* no semblava afectar l'alçada dels ramets de *V. myrtillus*, aquests sí que assoleixen més envergadura en créixer amb el neret. Així, la coexistència amb un arbust més gran fa que *V. myrtillus* incrementi el seu volum per tal d'ocupar més espai, cosa que li pot conferir més capacitat

competitiva (King, 1991; Mourelle *et al.*, 2001) a l'hora de captar llum escapant de l'ombra provocada pel neret.

No vam trobar evidència d'un creixement diferencial en funció de la situació de competència, ni que ramets amb *R. ferrugineum* creïessin més vigorosos. Però el fet que més ramets d'aquestes poblacions assolissin edats més avançades indica que podria tenir lloc alguna mena de protecció d'aquest arbust sobre *V. myrtillus*, que tot i que no afectaria el seu creixement, incrementaria la seva supervivència. No tenim cap evidència, però, que faci pensar que aquesta facilitació també es dona en l'establiment dels ramets.

Per altra banda, els ramets que coexistien amb *R. ferrugineum* presentaven més variabilitat en un gran nombre dels trets estudiats: amplada de la capçada, pes sec per branca d'un any d'edat, pes sec per tija principal, àrea fotosintètica de les branques i distribució dels ramets en les diferents classes volumètriques i diamètriques. Aquests resultats posen de manifest la plasticitat fenotípica de la nabinera, que en créixer amb un arbust més gran troba condicions microclimàtiques més variables en termes d'incidència de la llum, força del vent, temperatura i retenció d'humitat, depenent de la situació exacta dels ramets al costat d'aquest arbust. Aquesta plasticitat li confereix una capacitat competitiva més gran i, per tant, més probabilitat de supervivència (Van Kleunen & Fisher, 2001; Callaway *et al.*, 2003; Lepik *et al.*, 2005).

També es posa de manifest l'important paper que tenen en l'estructura de la nabinera els branquillons de l'últim any. Les noves branques suposaven la segona fracció més elevada de biomassa (després de les tiges principals), més que les branques dels anys anteriors. Els baixos valors en el pes per unitat d'aquestes branques evidencien el seu gran nombre. Les branques de *Vaccinium myrtillus* són, doncs, successivament més petites, però també més abundants. Tanmateix, un nombre considerable d'aquestes branques noves avortarà, i donarà espai a la cohort de branques següent; aquesta renovació serà una de les causes de la petita alçada d'aquests ramets.

La coexistència amb *V. uliginosum* no exerceix clares influències positives o negatives en la nabinera. De totes maneres, la tendència era una presència menor de ramets amb volums elevats i menor àrea fotosintètica. A més, els ramets d'aquestes poblacions eren més freqüents a la classe d'edats més baixa i no es trobaven en la classe diamètrica més elevada. Això, juntament amb la seva presència en la classe d'edats més avançada fa pensar que es tracta de poblacions juvenils, però també de poblacions on els ramets creixen menys. La figura 6 corrobora aquesta afirmació, ja que mostra com els ramets amb *V. uliginosum* acumulen menys biomassa amb l'edat que no pas els ramets de les altres dues situacions. Aquestes poblacions poden ser juvenils per una posterior colonització de la zona, o bé perquè es mantenen joves a causa d'una mort més prematura, possiblement per un estrès més alt o per perturbacions puntuals que afecten especialment les zones on creixen. Com que el creixement és força elevat en els ramets joves, podem pensar que els brots surten força vigorosos però que les condicions d'estrès fan que el creixement no incrementi tant com els altres. Tot això podria explicar-se perquè *V. myrtillus* es troba en llocs on a mica més exposats quan creix amb *V. uliginosum*: zones convexes amb petita elevació que podrien patir amb un grau més alt l'efecte de les ventades.

El fet que la majoria de ramets tinguessin entre 4 i 6 anys d'edat en el moment de la recol·lecció indica que les poblacions de *V. myrtillus* de la *treeline* són força dinàmiques; o bé es tracta de claps recents, joves, o bé la pastura extensiva o altres perturbacions les mantenen en un estat immadur.

La biomassa dels ramets és significativament superior en els més madurs, mentre que entre les classes d'edat més petites no hi ha grans diferències. En fer-se vells els ramets acumulen més part llenyosa, per la qual cosa s'entén que fins que, no assoleixen certa edat, les diferències en biomassa no siguin especialment importants. D'altra banda, els diàmetres basals sí que difereixen entre les diferents classes d'edats, de manera que poden ser una eina més útil que no pas la biomassa per inferir les edats de la població, en cas que l'ús d'eines dendrocronològiques no sigui possible.

En conclusió, les relacions de competència i facilitació no tenen un paper clau en el desenvolupament d'aquesta espècie a la zona d'estudi. El creixement de *V. myrtillus* no presenta grans diferències en termes de volum i biomassa entre les diferents situacions de coexistència estudiades, així com tampoc ho fa la superfície fotosintètica de les seves branques. L'espècie es troba en aquesta zona en el seu límit altitudinal, cosa que podria explicar per què presenta un comportament menys plàstic que l'esperable. D'altra banda, el fet que es tracti de poblacions joves indica un possible emmatament recent, que es podria expandir en els pròxims anys.

Agraïments

Volem agrair a l'Empar Carrillo i l'Oriol Grau la seva ajuda al camp i els seus consells. També volem agrair al Marc Talavera la seva ajuda en el processament de les mostres i al Jonathan Mitchley la seva opinió i les correccions sobre el treball de màster original. Gràcies a la Fundació Agustí Pedro i Pons per la seva ajuda econòmica per a la realització d'aquest treball de màster i al Conselh Generau d'Aran per subvencionar i facilitar les campanyes de mostreig.

Bibliografia

- ALBERT, C., THUILLER, W., LAVOREL, S., DAVIES, I.D. & GARBOLINO, E. 2008. Land use change and sub-alpine tree dynamics: colonisation of *Larix decidua* in French sub-alpine grasslands. *Journal of Applied Ecology*, **45**: 659–669.
- BATLLORI, E. & GUTIÉRREZ, E. 2008. Regional treeline dynamics in response to global change in the Pyrenees. *Journal of Ecology*, **96**: 1275–1288.
- BATLLORI, E., CAMARERO, J.J., NINOT, J.M. & GUTIÉRREZ, E. 2009. Seedling recruitment, survival and facilitation in alpine *Pinus uncinata* treelines. Implications and potential responses to climate warming. *Global Ecol. Biogeogr.*, **18**: 460–472.
- CALLAWAY, R.M., PENNINGS, S.C. & RICHARDS, C.L. 2003. Phenotypic Plasticity and Interactions among Plants. *Ecology*, **84**: 1115–1128.
- Camarero, J.J. & Gutierrez, E. 2004. Pace and pattern of recent treeline dynamics: response of ecotones to climatic variability in the Spanish Pyrenees. *Climatic Change*, **63**: 181–200.
- DIDIER, L. 2001. Invasion patterns of European larch and Swiss stone pine in subalpine pastures in the French Alps. *Forest Ecology and Management*, **145**: 67–77.
- DULLINGER, S., DIRNBÖCK, T. & GRABHERR, G. 2003. Patterns of shrub invasion into high mountain grasslands of the northern calcareous Alps, Austria. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, **35**: 434–441.
- GELLRICH, M., BAUR, P., ROBINSON B.H. & BEBI, P. 2008. Combining classification tree analyses with interviews to study why sub-alpine grasslands sometimes revert to forest: A case study from the Swiss Alps. *Agricultural Systems*, **96**: 124–138.
- IPCC, 2007. In: Solomon, S., Qin, D., Manning, M., Chen, Z., Marquis, M., Averyt, K.B., Tignor, M. & Miller, H.L. (Eds.), Summary for Policymakers. Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. *Cambridge University Press*, Cambridge/New York, pp. 1–18.
- JOHNSON, P.S., JOHNSON, C.L. & WEST, N.E. 1988. Estimation of Phytomass for Ungrazed Crested Wheatgrass Plants Using Allometric Equations. *Journal of Range Management*, **41**: 421–425.
- KING, D.A. 1991. Tree allometry, leaf size and adult tree size in old-growth forests of western Oregon. *Tree Physiology*, **9**: 369–381.
- KÖRNER, C. 2003. *Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems*, 2nd. edition. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- KULLMAN, L. 2005. Pine (*Pinus sylvestris*) treeline dynamics during the past millennium – a population study in west-central Sweden. *Annals of Botany Fennici*, **42**: 95–106.
- LEPIK, M., LIIRA, J. & ZOBEL, K. 2005. High Shoot Plasticity Favours Plant Coexistence in Herbaceous Vegetation. *Oecologia*, **145**: 465–474.
- Minitab 16 Statistical Software 2010. [Computer software]. State College, PA: Minitab, Inc.
- MOTTA, R. & NOLA, P. 2001. Growth Trends and Dynamics in Sub-Alpine Forest Stands in the Varaita Valley (Piedmont, Italy) and Their Relationships with Human Activities and Global Change. *Journal of Vegetation Science*, **12**: 219–230.
- MOURELLE, C., KELLMAN, M. & KWON, L. 2001. Light

- occlusion at forest edges: an analysis of tree architectural characteristics. *Forest Ecology and Management*, **154**: 179-192.
- NINOT, J.M., BATLLORI, E., CARRILLO, E., CARRERAS, J., FERRÉ, A. & GUTIÉRREZ, E. 2008. Timberline structure and limited tree recruitment in the Catalan Pyrenees. *Plant Ecology and Diversity*, **1**: 47-57.
- NINOT J.M., BATLLORI E., CARRILLO E., CARRERAS J., CASALS P., CASAS C., GRAU O., GUTIÉRREZ E., MONTANÉ, F. & PUENTE, A. 2011. Reforestación natural en el dominio de *Pinus uncinata*. In: Ramirez, L.; B. Asensio (eds.), *Proyectos de investigación en Parques Nacionales: 2007- 2010*: 139-158.
- PASCHE, F., ARMAND, M., GOUAUX, P., LAMAZE, T. & PORNON, A. 2004. Are meadows with high ecological and patrimonial value endangered by heathland invasion in the French central Pyrenees? *Biological Conservation*, **118**: 101-102.
- RIXEN, C., SCHWOERER, C. & WIPF, S. 2010. Winter climate change at different temporal scales in *Vaccinium myrtillus*, an Arctic and alpine dwarf shrub. *Polar Research*, **29**: 85-94.
- SMITH W.K., GERMINO M.J., HANCOCK T.E. & JOHNSON D.M. 2003. Another perspective on altitudinal limits of alpine timberlines. *Tree Physiology*, **23**:1101-1112.
- SPSS 2008. SPSS Statistics for Windows, Version 17.0. Chicago: SPSS Inc.
- STÖCKLIN, J. & KÖRNER, C. 1999. Recruitment and mortality of *Pinus sylvestris* near the arctic treeline: the role of climatic change and herbivory. *Ecological Bulletin*, **47**: 168-177.
- TAPPEINER, U. & CERNUSCA, A. 1993. Alpine meadows and pastures after abandonment. *Pirineos*, **141-142**: 97-118.
- TARGETTI, S., STAGLIANÒ, N., MESSERI, A., ARGENTI, G. 2010. A state-and-transition approach to alpine grasslands under abandonment. *iForest* 3: 44-51 [online: 2010-03-02] URL: <http://www.sisef.it/ifo-forest/doi.php?doi=10.3832/ifo0525-003>
- TASSER, E. & TAPPEINER, U. 2002. The impact of land-use changes in time and space on vegetation distribution in mountain areas. *Applied Vegetation Science*, **5**: 173-184.
- VAN KLEUNEN, M. & FISHER, M. 2001. Adaptive Evolution of Plastic Foraging Responses in a Clonal Plant. *Ecology*, **82**: 3309-3319.