

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

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

Esport (Pallars Sobirà), 14, 15 i 16 d'octubre de 2015



Col·labora:



1916 100 años de
2016 Parques
Nacionales

ISBN 978-84-393-9451-8



La investigació al Parc Nacional d'Aigüestortes i Estany de Sant Maurici · X Jornades sobre Recerca al Parc Nacional d'Aigüestortes i Estany de Sant Maurici · Esport (Pallars Sobirà), 14, 15 i 16 d'octubre de 2015



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



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

Esport (Pallars Sobirà), 14, 15 i 16 d'octubre de 2015



investigac
Parc Nacio
igüestort
stany de
nt Maurici



Foto: Ermengol Gassiot
(Grup d'Arqueologia de l'Alta Muntanya)



Foto: Juan Fernández



Foto: Isabel Munuera Bassols



Foto: Martí Boada

Generalitat de Catalunya. Departament de Territori i Sostenibilitat

Foto portada i contraportada: Marc Ventura

Tiratge: 650 exemplars

Disseny: Aran Disseny

Dipòsit Legal: DL L-1106-2016

ISBN 9788439394518



Foto: Mercè Monzonis

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

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

Espot (Pallars Sobirà), 14, 15 i 16 d'octubre de 2015



Generalitat de Catalunya
Departament de Territori
i Sostenibilitat



Parc Nacional
d'Aigüestortes
i Estany de Sant Maurici

Sumari

Presentació	7
Maria Merced Aniz Montes	
Utilització d'isòtops estables per estudiar i monitoritzar el funcionament dels ecosistemes aquàtics del Parc	9
Lluís Camarero	
Biodiversidad microbiana y riqueza genética de los lagos pirenaicos	17
Rüdiger Ortiz-Álvarez i Emilio O. Casamayor	
Seguimiento a largo plazo de la deposición microbiana e identificación de patógenos potenciales en el Parque Nacional d'Aigüestortes i Estany de Sant Maurici	25
Joan Cáliz, Xavier Triadó-Margarit i Emilio O. Casamayor	
Canvis limnològics i paisatgístics durant el darrer mil·lenni a l'Estany de Sant Maurici: estudi <i>Multiproxy</i>	33
Sandra Garcés-Pastor, Teresa Vegas-Vilarrúbia, Núria Cañellas-Boltà, Valentí Rull, Miguel Angel Calero, Santi Giralt, Blas Valero-Garcés, Emilia Gutiérrez i Jesús J. Camarero	
Aigüestortes, un santuari per a la recerca limnològica (història i perspectives)	43
Jordi Catalan	

Sumari

- 55 Evolució deposicional de l'estany de Sant Maurici durant l'Holocè tardà i les seves implicacions paleoclimàtiques**
Miguel Ángel Calero, Blas L. Valero-Garcés, Valentí Rull,
Teresa Vegas-Vilarrúbia, Sandra Garcés-Pastor i Jesús J. Camarero
- 61 Efectes de l'activitat ramadera als estanys del Parc Nacional d'Aigüestortes i Estany de Sant Maurici: aportacions de nitrogen i risc d'eutrofització**
Marisol Felip, Joan Lluís Riera, Lluís Camarero, Daniel Díaz de Quijano i Pau Giménez
- 75 Dinàmica de la vegetació, contaminació ambiental i incendis durant els últims 10.000 anys a la Bassa Nera (Vall d'Aràn)**
Albert Pèlach, Ramon Pérez-Obiol, Joan M. Soriano i Aaron Pérez-Haase
- 89 El Parque Nacional de Aigüestortes i Estany de Sant Maurici como santuario de bosques y árboles viejos de pino negro**
J. Julio Camarero Martínez, Emilia Gutiérrez Merino, Gabriel Sangüesa Barreda i Juan Diego Galván
- 97 Caracterización de la estructura forestal con ForeStereo**
Mariola Sánchez-González i Fernando Montes
- 107 Pasado, presente y futuro de los bosques de montaña: seguimiento y modelización de los efectos del cambio climático y la gestión sobre la dinámica forestal**
Fernando Montes, Cristina Gómez, Jesús Julio Camarero, Lluís Coll i Mariola Sánchez-González
- 115 Els arbusts d'alta muntanya en el context dels canvis de vegetació**
Josep M. Ninot, Alba Anadon-Rosell, Empar Carrillo, Oriol Grau, Estela Illa, Francisco Lloret i Marc Talavera
- 131 Estudi ecològic i florístic de les Molleres de Trescurro (Espot)**
Joana Colomer, Aaron Pérez-Haase, Josep M. Ninot i Empar Carrillo
- 139 Efecte del dèficit hídric en la fotosíntesi, relacions hídriques i contingut nutricional en tres espècies subalpines amb diferents morfologies foliars**
Jordi Fernàndez-Martínez, Maria Alba Fransi i Isabel Fleck
- 149 Ecologia i conservació dels amfibis als estanys i basses del Parc Nacional d'Aigüestortes i Estany de Sant Maurici**
Alexandre Miró i Marc Ventura
- 161 Alteracions en les comunitats epilítiques associades a les introduccions de peixos en estanys d'alta muntanya**
Marc Ventura, Teresa Buchaca, Sergi Pla, Danilo Buñay, Maria Vila-Costa, Thomas Larsen, Ibor Sabas i Alexandre Miró

Sumari

Efectes de la presència de diverses espècies de peixos invasors en els estanys d'alta muntanya	171
Teresa Buchaca, Enric Ballesteros, Eglantine Chappuis, Esperança Gacia, Anna Gallés, Berta Grau, Alexandre Miró, Víctor Osorio, Berta Pérez, Quim Pou-Rovira, Maria Àngels Puig, Ibor Sabás i Marc Ventura	
Seguimiento y caracterización de los rebaños en los últimos 10 años en el Parque Nacional de Aigüestortes i Estany de Sant Maurici	185
Maria Merced Aniz Montes, Jesús Llorente, María Jesús González i Fernando Javier Merelo Rueda	
El Parc Nacional d'Aigüestortes i Estany de Sant Maurici, estació pirinenca de seguiment de poblacions de muixirecs	195
Jordi Serra-Cobo, Marc López-Roig, Meriadeg Le Goui, Helène Norder i Hervé Bourhy	
Principals resultats del projecte "Impactboar" de seguiment de l'activitat del senglar al Parc Nacional d'Aigüestortes i Estany de Sant Maurici	209
Carme Rosell, Alberto Muñoz, Ferran Navàs, Marc Fernández-Bou, Pau Sunyer, Raúl Bonal i Josep Maria Espelta	
Un parc també cultural? La base de dades arqueològica del Parc Nacional	219
Ermengol Gassiot Ballbé, David Garcia Casas i Joan Nunes Alonso	
ANNEX. Recull de pòsters	231
Impacte dels peixos introduïts sobre les comunitats de macròfits de 8 estanys del pirineu català: estudi preliminar	233
Berta Grau, Eglantine Chappuis, Enric Ballesteros, Teresa Buchaca, Ibor Sabás, Alexandre Miró, Quim Pou-Rovira, Marc Ventura i Esperança Gacia	
Efectes de l'increment de temperatura en el creixement de <i>Vaccinium myrtillus</i> en diferents règims de coexistència a la Treeline	243
Alba Anadon Rosell, Clara Borrull, Noèlia Seguer, Sara Palacio, Empar Carrillo i Josep M. Ninot	
Aproximació al mapa de distribució de la sargantana pirinenca (<i>Iberolacerta bonnali</i>) al Parc Nacional d'Aigüestortes i Estany de Sant Maurici	247
Elisenda Montserrat, Juan Fernández, Miguel de Gabriel, Nacho Rodríguez, David Miguélez i Benito Fuertes	
Epíleg	250
Maria Merced Aniz Montes	251

Els arbusts d'alta muntanya en el context del canvis de vegetació

Josep M. Ninot¹, Alba Anadon-Rosell ¹, Empar Carrillo¹, Oriol Grau², Estela Illa¹, Francisco Lloret³ & Marc Talavera¹

1. Institut de Recerca de Biodiversitat (IRBio) i Departament de Biologia Vegetal, Universitat de Barcelona. Av. Diagonal 643, 08028 Barcelona.

2. CREAM, Universitat Autònoma de Barcelona, Edifici C, 08193 Cerdanyola del Vallès, Barcelona.

3. CREAM i Departament de Biologia Animal, Biologia Vegetal i Ecologia, Universitat Autònoma de Barcelona, Edifici C, 08193 Cerdanyola del Vallès, Barcelona.

Abstract

In this paper, we summarize the results of a study on high-mountain shrubs and their encroaching role in the National Park. We analysed the ecological distribution and functional traits of eight species behaving more or less as invasive species and four locally rare and non-invasive species. We studied the structure of the rooting system and its relationship with the associated mycorrhizal community and soil fertility in the most relevant species in the first group. We also analysed the inhibitory effects of their litter on *Pinus uncinata* seeds and seedlings.

The role played by different shrub species is only partially the result of their functional traits and life strategy. Because high-mountain ecosystems involve noticeable environmental constrictions, the specific differences in the encroaching role respond to small functional advantages. However, since plant populations and communities are based on cumulative changes, their effects at landscape level are often quite noticeable and different.

Keywords: chamaephytes, plant functional traits, ecological distribution, soil, plant interactions, encroachment, global change

Resum

Reunim en aquest treball els resultats d'un estudi centrat en els subarbusts d'alta muntanya i en el fenomen de colonització, o emmatament, que algunes espècies mostren al Parc Nacional. Hem analitzat la distribució ecològica i els trets funcionals de vuit espècies més o menys invasives, i de quatre de rares i poc expansives. De les espècies més rellevants del primer grup hem estudiat l'estructura d'arrels i rizomes i la relació que tenen amb el poblament micorríic i amb la fertilitat del sòl; i també hem analitzat el potencial inhibidor que té la seva fullaraca vers les fases juvenils de *Pinus uncinata*.

El protagonisme que mostren les espècies subarbustives s'explica només parcialment a través dels seus trets funcionals i d'altres aspectes de l'estratègia vital. Ateses les limitacions imposades per l'alta muntanya, el seu comportament divers es basa en diferències aparentment menors entre elles. Tot i això, com que la resposta a escala de poblacions i de comunitats és acumulativa, sovint acaba produint efectes prou notables i diferenciats a escala de paisatge.

Paraules clau: camèfits, trets funcionals de plantes, distribució ecològica, sòl, interaccions entre plantes, emmatament, canvi global

Introducció

En el context del canvi global, s'ha observat durant les darreres dècades una clara tendència a l'emmatament en paisatges pradencs boreals i subàrtics, així com també en els de l'alta muntanya (Dullinger et al. 2003). A l'estatge subalpí dels Pirineus, la minva en l'activitat de pastura i d'explotació forestal propicia la reforestació espontània i l'expansió de les comunitats arbustives. Aquestes comunitats, encara que a molts paisatges només siguin moderadament extenses, solen trobar-se a les àrees en procés de reforestació. Hi fan claps irregulars pel que fa a la seva mida i densitat, però dibuixant una transició des dels prats amb matolls dispersos, als matollars més tancats i amb pinetons de diferent mida, als claps forestals sobre matriu de matollar, i fins a les pinedes tancades (Ninot et al. 2011).

Les espècies protagonistes són pròpiament subarbusts més que no pas arbusts típics, ja que solen ser de port relativament baix, generalment de pocs decímetres com en el cas dels nabius (*Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*) o la bruguerola (*Calluna vulgaris*), fins al voltant d'un metre o més, com en el neret (*Rhododendron ferrugineum*) o el ginebre (*Juniperus communis*). Són plantes capaces d'expandir-se lateralment gràcies als seus rizomes o a tiges reptants fins a formar claps relativament extensos i densos, que des del punt de vista biològic són clons. En aquest context, cada peu se sol anomenar ramet, ja que no correspon a un individu, sinó a una ramificació del rizoma. També mostren una elevada capacitat per captar nutrients minerals a través de micorrizes; la majoria de les espècies són de la família de les ericàcies, que es caracteritzen per uns tipus de micorrizes (ericoides o arbutoides) particularment eficaços en sòls pobres en nutrients, com són els de l'alta muntanya (Haselwandter 2007).

Aquest treball resumeix els resultats d'un projecte específic orientat a aprofundir en el coneixement dels principals subarbusts que mostren capacitat invasiva al Parc Nacional d'Aigüestortes i Estany de Sant Maurici, per tal de comprendre i preveure el fenomen de l'emmatament d'hàbitats pradencs. Presentem aquests resultats agrupats en quatre blocs, relatius a (1) la caracterització ecològica de les espècies, en termes de distribució, capacitat de dominar comunitats vegetals, i protagonisme a escala de paisatge; (2) l'anàlisi comparativa d'aquestes espècies en termes de trets funcionals i d'estratègies de vida; (3) l'estudi

del seu aparell radical, centrat en l'estructura i el creixement d'arrels i rizomes, i en les comunitats micorríziques i la fertilitat; i (4) l'anàlisi d'interaccions dels subarbusts amb les fases juvenils de *Pinus uncinata*, a través dels efectes que la seva fullaraca exerceix en la germinació i en l'establiment d'aquest pi.

Àrea i espècies en estudi

Atès el caràcter d'alta muntanya del Parc Nacional d'Aigüestortes i Estany de Sant Maurici, els fenòmens d'emmatament que s'hi observen es limiten principalment a l'estatge subalpí, i afecten molt secundàriament la part alta de l'estatge montà, molt poc representat al Parc. Així, l'estudi se centra en aquell estatge, que correspon molt majoritàriament al domini potencial del pi negre, i en petita mesura a les parts superiors dels dominis de l'avet, del pi roig i del faig. Dins d'aquest marc altitudinal, el projecte es refereix al Parc Nacional, incloent l'àrea estricta de Parc i la zona perifèrica. Però algun aspecte experimental l'hem dut a terme en àrees veïnes, mentre que l'anàlisi cartogràfica i de sociabilitat vegetal l'hem estès al conjunt dels Pirineus centrals catalans.

Les comunitats arbustives ocupen una superfície relativament petita (7,8%) a l'estatge subalpí del Parc (Carrillo et al. 2010), tot i que fan un paper prou important en alguns paisatges, com ara als solells d'Espot o de Taüll, o a l'obaga de la Bonaigua (fig. 1). Però més enllà de l'àrea que cobreixen, les comunitats arbustives són agents importants en la reforestació espontània, ja que en certs aspectes faciliten la implantació del pi negre en espais oberts, el qual a la llarga acabarà desplaçant-les (Batllori et al. 2009, Grau et al. 2013). Per això, el paper de les espècies subarbustives en la dinàmica del paisatge subalpí va més enllà del que suggereix l'extensió que mostren en un moment donat. D'altra banda, alguns matollars sembla que inhibeixen l'avenç forestal, i també cal tenir en compte que la vegetació arbustiva en general inclou menys diversitat vegetal que no pas la pradencia.

Els processos d'emmatament i reforestació espontanis són molt variables depenent de les espècies que esdevenen protagonistes i del seu comportament en les diverses situacions ecològiques. Per això, l'avaluació i la previsió d'aquests processos i del seu resultat passa per un bon coneixement de la distribució i de la funció ecològica de les espècies protagonistes, detallat a escala local.

Aquest estudi inclou 12 espècies objectiu (taula 1), si bé se centra en les vuit espècies que considerem més rellevants en el context de l'emmatament a l'entorn del Parc Nacional (Ninot et al. 2011). Hi hem inclòs des de les que són força generalistes i potencialment dominants (com *Rhododendron ferrugineum*) a les que només dominen en certs àmbits concrets (com *Genista balansae*) o les que són generalistes però menys emmatadores (com *Vaccinium uliginosum*). També, per millorar l'anàlisi comparativa, hi hem afegit una espècie (*Loiseleuria procumbens*) no gaire abundant i poc dominant, i tres espècies rares o molt rares a l'àrea d'estudi (*Arctostaphylos alpina*, *Juniperus sabina* i *Vaccinium vitis-idaea*), però que són congenèriques de sengles espècies clarament emmatadores. En conjunt, hi destaca la notable agregació taxonòmica, ja que de les 12 espècies, vuit són ericàcies. En els dos apartats següents les tractem totes, mentre que els apartats tercer i quart, més específics, es refereixen només a les més rellevants en cada cas d'estudi, i en canvi n'incorporen alguna altra per interès particular.

Distribució i paper ecològic

De les 12 espècies objectiu hem recopilat els aspectes més rellevants de la seva distribució ecològica local, a partir de nombrosa informació que es troba en publicacions, herbaris i bases de dades, la qual es presenta sintetitzada a la taula 1. La major part d'aquesta informació es basa en el catàleg florístic de les valls d'Espot i de Boí (Carrillo & Ninot 1992), i en aportacions al coneixement florístic i fitosociològic posteriors (com ara Guardiola et al. 2009), tot plegat recopilat al Banc de Dades de Biodiversitat de Catalunya (Font 2015). En el cas de la distribució altitudinal de cada espècie, a més de donar amb certa precisió l'interval en què es troba al Parc Nacional i àrees properes, hem afegit l'interval en què es troba en l'àmbit pirinenc (deixant de banda les altituds excepcionals), a partir de l'Atlas de la Flora dels Pirineus (Diversos autors 2015).

Tal com s'observa a la taula 1, les espècies rares o molt rares al Parc solen reunir valors baixos d'ubiquïtat ecològica (i a més es restringeixen a un tipus de substrat i d'orientació), dominància i capacitat invasiva. S'escapa d'aquesta generalització *Genista balansae* ja que, malgrat ser una espècie molt colonitzadora, a l'àrea d'estudi té una presència puntual, quasi restringida a les escasses àrees de roques àcides esquistoses. A

l'extrem oposat destaquen *Arctostaphylos uva-ursi*, *Calluna vulgaris*, *Juniperus communis* i, sobretot, *Vaccinium myrtillus*, perquè acumulen valors elevats, en congruència amb la seva abundància al Parc.

Per tal de complementar aquesta caracterització ecològica, hem avaluat l'extensió dels matollars dominats per alguna de les vuit espècies més emmatadores als Pirineus centrals catalans (d'Andorra a ponent), un àmbit notablement més gran que el del Parc. Hem emprat la Cartografia dels Hàbitats de Catalunya (GEOVEG 2015) analitzant-la a través d'ArcMap. Això permet visualitzar el paper real d'aquests subarbusts en el paisatge, i sintetitzar-lo al llarg del gradient d'altitud (fig. 2). Així, s'observa que tots vuit matollars es desenvolupen principalment a l'estatge subalpí (entre uns 1700 i 2200-2300 m d'altitud), si bé alguns (com el de *Rhododendron* i encara més el de *Dryas*) s'estenen cap a l'estatge alpí en una proporció notable. Els matollars de *Rhododendron* i de *Genista* són els més extensos amb diferència (si bé el segon tipus abunda sobretot fora del Parc), i els segueixen a bona distància les landes de *Calluna*, que d'altra banda són més aviat altimontanes i de la part baixa de l'estatge subalpí. Per avaluar més finament el caràcter emmatador dels subarbusts en estudi, varem fer una anàlisi específica de les mides assolides pels claps que formen quan colonitzen paisatges pradencs. Es tracta de claps de característiques prou diferents entre espècies, i també entre diferents estadis de colonització. En molts casos sembla que corresponen a un sol episodi de colonització, a partir del qual la planta establerta s'ha anat estenent radialment gràcies al creixement dels rizomes, de manera que es tractaria de poblacions clonals o clons.

Aquesta anàlisi es va realitzar en un mateix lloc, per evitar que les variacions inherents a cada localitat afectessin els resultats. Varem triar la part sud-occidental de la capçalera de la Bonaigua, on cinc de les espècies en estudi mostren un bon desenvolupament (fig. 1). Per tal de contrastar els resultats, n'hi varem afegir dues més, *Daphne cneorum* i *Thymus nervosus*, de mida força més petita i aparentment molt poc emmatadores, però freqüents a l'indret d'estudi. Per a cadascuna de les set espècies es varen mesurar l'alçada i dos diàmetres perpendiculars de tots els clons presents en deu parcel·les de mostreig, i se'n va avaluar la densitat interna.

En paral·lel, hem avaluat el caràcter emmador de les set espècies a partir de tots els inventaris fitosociològics de prats i de matollars procedents dels Pirineus centrals catalans. A partir del Banc de Dades de Biodiversitat de Catalunya (Font, 2015a), hem seleccionat els que contenen alguna de les espècies en estudi, més de 800 en total i més de 60 per qualsevol de les espècies en estudi. De cadascuna, hem calculat el percentatge d'inventaris en què apareixia en les diferents classes fitosociològiques d'abundància-dominància (+, 1, 2, 3, 4, 5). Tal com mostra la figura 3, les dues espècies no emmadores que havíem afegit mostren realment aquest caràcter a escala de comunitat, ja que sempre es troben als inventaris amb valors molt baixos (+ o 1, rarament 2). Al costat oposat hi ha *Rhododendron ferrugineum* i *Genista balansae*, que poden dominar comunitats (valors de 5 en alguns inventaris) i que també es mostren molt dominants a la Bonaigua. Però un aspecte que sobresurt és que fins i tot aquestes espècies més emmadores (i també les de caràcter intermedi) es troben majoritàriament amb valors molt baixos (+), i força menys sovint en qualsevol de les altres classes d'abundància-dominància. Això indica que poden fer-se en una àmplia gamma de comunitats vegetals (són presents en molts inventaris) en forma d'individus esparsos o amb poc recobriment. Seria la seva capacitat de creixement i competència la que explicaria que puguin assolir valors elevats en alguns casos, en detriment d'altres tipus de vegetació.

Pel que fa a les mesures preses en les plantes de la Bonaigua, es pot veure com les espècies més emmadores segons l'anàlisi dels inventaris comentada corresponen sobretot a les de port més elevat, i també a les que formen clons més grans i més densos (*Genista* i *Rhododendron*; fig. 4). *Juniperus communis* desdibuixa aquesta correlació, ja que, malgrat el port i la densitat notables dels seus clons, segons els inventaris disponibles rarament és dominant. L'heterogeneïtat en l'àrea que ocupen els clons, avaluada segons el coeficient de Gini, també mostra certa correlació positiva amb el caràcter emmador, ja que les espècies més dominants (*Rhododendron* i *Genista*) destaquen a la Bonaigua per la mida molt gran d'alguns clons, que conviuen amb d'altres de més moderats o petits.

Trets biològics i estratègies de vida

A l'hora de fer anàlisis ecològiques comparatives d'espècies és particularment útil emprar una avaluació estandarditzada dels seus trets funcionals o adaptatius. Aquests trets són característiques biològiques de les plantes relativament fàcils de mesurar o d'avaluar, i que són rellevants en el seu funcionalisme (Grime et al. 1988). Perquè aquestes anàlisis expliquin les principals funcions biològiques de les plantes, convé que tinguin en compte la capacitat de competència (que es pot avaluar per la mida de la capçada, o per la capacitat expansiva), l'eficiència en la captació de carboni (avaluable amb diferents paràmetres foliars), i la capacitat reproductiva.

Amb aquesta intenció, i seguint protocols estandarditzats (Pérez-Harguindeguy et al. 2013), vàrem analitzar subarbusts en dues poblacions diferents de cada espècie, o en una població de les espècies menys rellevants. De cada espècie i població vàrem mesurar els trets de l'aparell vegetatiu en 20 individus o ramets (en algun cas només en 10), i vàrem recol·lectar llavors de 10 individus diferents. Per a les característiques foliars vàrem emprar almenys cinc fulles per individu, i en el pes de la llavor en vàrem pesar lots d'entre 25 i 100 per individu (més, com més petites són les llavors). De tots els valors obtinguts n'hem calculat la mitjana per població. Els trets mesurats són: alçada de la capçada (des del terra fins a les fulles superiors); densitat de la fusta (pes de la fusta fresca dividit pel seu volum); superfície foliar (l'àrea projectada per una fulla); superfície específica foliar (o SLA, superfície foliar dividida pel pes sec corresponent); densitat foliar (o LDMC, pes sec de la fulla dividit pel seu pes fresc, multiplicat per 1000); contingut de nitrogen foliar (en percentatge sobre el pes sec, mesurat als Serveis Científico-Tècnics de la Universitat de Barcelona); i pes de la llavor. En el cas de *Genista balansae* hem assimilat a una 'fulla' cada branquilló de darrer ordre, format l'any en curs, i en el de *Juniperus sabina*, el conjunt de branquilló de darrer ordre i les fulletes que el recobreixen; a tots dos casos, la superfície foliar s'ha calculat com el doble de la projecció lateral d'aquests branquillons.

La taula 2 mostra els valors mitjans d'aquests trets. A més, per tal d'analitzar-los conjuntament i de manera comparativa entre espècies, hem

utilitzat aquests valors per ordenar les espècies en una anàlisi de components principals executada amb el programari Ginkgo (de Càceres 2012). A la figura 5 es pot veure l'ordenació d'espècies i variables sobre els dos primers eixos de l'anàlisi (que expliquen plegats un 68,9% de la variància (36,3% l'horitzontal i 32,6% el vertical). En aquest espai, les espècies mostren una bona dispersió (com també els trets que les defineixen), cosa que significa que l'alta muntanya acull tipologies prou diferents de subarbusts, atenent al seu hàbit general i foliar, i a la seva llavor.

Entre les espècies, i tal com també es pot comprovar comparant les dades de la taula 2, no es pot definir un grup de més invasives, ni un de menys colonitzadores. Més aviat se separen en extrems contrastats atenent a l'ambient on es troben, sobretot entre vessants solells (a la meitat inferior i esquerra de la figura 5) i obacs (cap al quadrant superior dret). A escala més detallada sí que es pot interpretar la posició d'algunes espècies o grups. Per exemple, *Genista balansae* destaca molt com a espècie competitiva en tenir valors alts d'alçada de la planta i N foliar. Entre les espècies caducifòlies, *Vaccinium myrtillus*, i en segon lloc *V. uliginosum*, mostren més eficiència fotosintètica (SLA, mida de les fulles, N foliar). La posició extrema de *Loiseleuria procumbens* la situa com l'espècie objectivament menys competitiva, que es troba relegada a situacions desfavorables. *Juniperus sabina* també comparteix en part aquest caràcter, tot i la seva mida molt superior, i es diferencia prou de *J. communis*, que en efecte és una colonitzadora més activa.

En resum, doncs, els trets funcionals no discriminen clarament el caràcter invasiu o emmatador de les espècies, si bé poden definir la seva estratègia de vida. També, dins de grups funcionalment similars (com són els perennifolis de solells, o els caducifolis) serveixen per avaluar aspectes que sí que es relacionen amb el caràcter invasiu, i per tant ajuden a comprendre les diferències de comportament entre espècies similars.

Sistema radical i comunitats fúngiques

En comparació amb el coneixement adquirit relatiu a l'estructura aèria de les poblacions vegetals, se sap ben poc sobre el seu aparell radical. L'estructura d'arrels i rizomes, la capacitat de formació de noves arrels fines, l'estatus nutricional del sòl o la composició del poblament micorrízc són sens dubte factors clau en els processos de successió ecològica, i poden explicar les

diferències de comportament entre diferents espècies emmatadores.

En el context del nostre estudi, prevèiem que les espècies mostrarien estructura radical i capacitat de creixement d'arrels diferenciades, que ajudarien a entendre la seva capacitat invasiva (en el sentit de la darrera columna de la taula 1). També partiem de la hipòtesi que en la seqüència que va dels prats als matollars es donarien canvis rellevants en la comunitat de fongs micorrízics i en els principals paràmetres edàfics relatius a la fertilitat.

Per tal d'abordar aquest aspecte, ens vàrem centrar en sis espècies subarborescives, tres pròpies d'ambients relativament secs (*Arctostaphylos uva-ursi*, *Juniperus communis* var. *intermedia* i *J. sabina*), mostrejades al solell d'Espot, sota de Fogueruix (2.040 m), i tres d'ambients mésics i frescos, mostrejades al port de la Bonaigua (a 2.095 m, *Rhododendron ferrugineum*) i a la vall d'Escunhau (a 1.840 m, *Vaccinium myrtillus* i *Calluna vulgaris*). De cadascuna, a principi d'estiu de 2013 vàrem obtenir quatre mostres (rèpliques) de sòl amb un cilindre metàl·lic de 12 cm de llarg per 4 cm de diàmetre, sota de plantes ben establertes. Al mateix temps, vàrem enterrar sota cada arbust un cilindre fet de malla de plàstic de 2 mm de pas, reomplert amb terra local lliure d'arrels, i el vàrem recuperar la tardor de 2013. Llavors vàrem tornar a enterrar cilindres de terra nova, per recuperar-los la tardor de 2014. Així, el primer mostreig ens havia d'informar de l'estructura de l'aparell radical ben establert, i el segon i el tercer valorarien el creixement d'arrels fines colonitzant sòl lliure durant un període vegetatiu i durant un any respectivament.

En tots els casos, les mostres de sòl es van deixar assecar, i se'n van obtenir les arrels i rizomes combinant l'ús de sedassos, flotació en aigua, i separació manual. En les mostres d'estiu de 2013 vàrem poder separar els rizomes i arrels de diàmetre superior a 2 mm de les arrels fines, mentre que les altres mostres només contenien arrels fines. Després vàrem obtenir el pes de totes les fraccions separades, un cop assecades 48 hores a 70 °C.

Com es pot observar a la figura 6, els rizomes (i arrels gruixudes) tenen una importància molt variable entre espècies; destaquen sobretot en *Arctostaphylos* i *Vaccinium*, cosa que indica la seva importància en la persistència i l'expansió lateral d'aquestes espècies clonals. També destaca l'elevada densitat d'arrels fines, amb

menys diferència entre espècies, que ocupen totalment els horitzons superficials del sòl. Totes les espècies mostren també una notable capacitat de formar noves arrels en sòl no colonitzat, si bé tenint en compte el seu port aeri, destaquen com a més actives *Vaccinium* i *Calluna*, per sobre de *Juniperus sabina* i de *Rhododendron*, i molt per sobre d'*Arctostaphylos* i de *Juniperus communis*. En general, doncs, ni el patró d'estructura de rizomes i arrels, ni el de formació de noves arrels fines mostren una relació clara i generalitzada amb la capacitat invasiva de les espècies, si bé ajuden a interpretar la seva estratègia de vida.

A les localitats de Fogueruix i d'Escunhau vàrem recol·lectar més mostres de sòl per analitzar-ne el contingut fúngic i la fertilitat edàfica. En aquest cas vàrem obtenir per a cada espècie quatre mostres de poblacions ben establertes o madures, i quatre de clons juvenils, en fase d'expansió sobre prats. També vàrem obtenir mostres de prats a les mateixes localitats en dues situacions ecològiques diferents: sense matolls i amb poblacions joves de matolls.

Es va utilitzar una part de la fracció fina de les mostres de sòl per determinar les principals variables químiques relatives a la fertilitat edàfica, i una altra per explorar la comunitat de fongs micorrízics. Per fer-ho, es va usar la seqüenciació de la regió ITS2 de l'rADN identificativa dels fongs per classificar les diferents seqüències d'ADN detectades a les mostres de sòl en UTOs (Unitats Taxonòmiques Operacionals). Com que aquestes unitats són una bona aproximació a les espècies existents, van permetre caracteritzar les mostres sobre la base del seu contingut fúngic. A través d'una anàlisi multivariant (Non-metric multidimensional scaling, NMDS) hem avaluat la similitud entre mostres, i també com s'hi relacionen les variables edàfiques a base d'ajustar-les en la mateixa anàlisi.

La figura 7 permet distingir primerament les mostres de la localitat solella de les de l'obaga, les quals, tant si es tracta de matollars com de prats, queden ben separades en dos grups al sectors negatiu i positiu del primer eix, respectivament. També les variables edàfiques defineixen un medi més àcid, amb més matèria orgànica i més ric en nutrients minerals a l'obaga, i un de més ric en bases al solell. Només la relació C/N creix en una direcció independent d'aquest gradient, cap a la part negativa del segon eix, indicant una seqüència que va des dels sòls dels prats purs, als de matollars amb matèria orgànica més recalçant.

Tant al solell com a l'obaga, també queden força segregades les comunitats fúngiques lligades a les diferents espècies de matoll i als prats. Dins de cadascuna d'aquestes unitats, també s'observa una bona segregació indicadora de maduresa (matollar jove respecte de madur, i prat pur respecte de prat emmatat), en la major part de casos en el sentit decreixent de l'eix vertical.

En resum doncs, l'orientació general del vessant governa en primer lloc tant la dinàmica de la matèria orgànica i la fertilitat del sòl com la composició del poblament micorrízic, independentment del tipus de vegetació que hi hagi. Les diferents comunitats de matollar o de prat, i el seu grau de maduresa, acaben de definir la comunitat de fongs i aspectes de fertilitat, en una transició que va dels sòls pradencs a sòls de caire més forestal, sobretot en els matollars madurs d'*Arctostaphylos* i de *Rhododendron*.

Efectes de la fullaraca en la germinació del pi negre

A moltes àrees subalpines, és un fet l'avenç del bosc de pi negre vers prats que progressivament s'han anat deixant de pasturar (Ameztegui et al. 2010). Aquesta reforestació espontània sol tenir lloc principalment a través de vegetació transicional, principalment prats emmatats o matollars ja consolidats. Actualment s'assumeix que *Pinus uncinata* progressa millor en aquests ambients, ja que les seves plàntules hi trobarien microambients favorables per germinar, com ara petites clarianes i, més endavant, protecció per part dels arbusts en front de perturbacions (Batllori et al. 2009).

Tanmateix, no s'ha estudiat quin és el paper d'aquests arbusts en la germinació i primeres fases de l'establiment del pi. En determinats casos s'ha observat que no hi ha colonització malgrat que a priori les condicions són favorables, cosa que es podria atribuir a un efecte al·lelopàtic de la fullaraca. Això significaria que els arbusts juguen un doble paper en la dinàmica forestal, inhibint la germinació i l'establiment primerenc, però facilitant l'establiment dels individus en fases posteriors. Per avaluar aquesta hipòtesi, vàrem voler determinar els efectes de la fullaraca de diferents espècies rellevants en els límits i en les clarianes de la pineda en un experiment de germinació i establiment de plàntules de *Pinus uncinata* en condicions controlades.

Vàrem dur a terme dues experiències paral·leles, emprant fullaraca recent del propi *Pinus uncinata*, de tres subarbusts perennifolis (*Arctostaphylos*

uva-ursi, *Juniperus communis*, *Rhododendron ferrugineum*), de dos subarbusts caducifolis (*Dryas octopetala*, *Vaccinium myrtillus*), d'un arbre caducifoli (*Betula pendula*) i d'una graminia pradenca (*Festuca gautieri*). En la primera experiència vàrem col·locar una capa de fullaraca de cadascuna de les espècies sobre substrat estèril, en petits contenidors on havíem sembrat lots de 50 llavors. Es va mantenir aquest cultiu durant tres mesos en una cambra programada en condicions similars a l'estiu subalpí (amb 16 hores diàries de llum a 20 °C i 8 hores de foscor a 15 °C), regant amb aigua desionitzada. En la segona experiència vàrem repetir els mateixos paràmetres, però en lloc d'aplicar-hi directament fullaraca, vàrem fer els regs amb lixiviat dels diferents tipus de fullaraca. Així, en aquesta segona volíem avaluar separatament els efectes químics, en forma d'al·lelopatia, dels efectes combinats (químics i estructurals) avaluats en la primera.

El percentatge total de germinació de plàntules en cada cas resumeix prou bé els resultats obtinguts (fig. 8). D'entrada, destaca el fet que totes les espècies testades redueixen la capacitat germinativa del pi, en diferent mesura i sigui només en una de les experiències o en totes dues. La inhibició deguda sobretot a aspectes estructurals es va observar per part d'espècies que formen capes gruixudes de fullaraca, constituïdes per elements grollers; *Dryas* i *Festuca* varen reduir la germinació entre un 60-80%, i *Rhododendron*, *Vaccinium* i *Betula* també van tenir un efecte notable, del 20-40% de reducció. La inhibició química va destacar en *Arctostaphylos* i *Vaccinium* (reducció d'un 40-60%) i també en *Pinus* i *Betula* (20-40%). Altres espècies varen causar nivells d'inhibició molt elevats per l'efecte combinat d'estructura i lixiviat de la fullaraca, que no s'expliquen considerant-los per separat: *Vaccinium* (reduccions del 60-80%), *Rhododendron* i *Betula* (40-60%), i *Juniperus* (0-20%).

Pel que fa al desenvolupament de les plàntules, el vàrem avaluar en la segona experiència mesurant la longitud de la rel principal i de la tija, i el seu pes sec, just quan tenien els cotilèdons completament oberts. En la majoria de casos no hi va haver diferències clares en aquests paràmetres, llevat de l'efecte negatiu (20-40% de reducció de biomassa aèria) pels efectes directes de la

fullaraca de *Festuca* i *Betula*, i de l'efecte també negatiu en la longitud de l'arrel dels lixiviat de *Betula* i *Arctostaphylos* (reduccions del 20-40%) i de *Festuca* (reduccions inferiors al 20%).

Tenint en compte alhora les diferents intensitats dels efectes estructural i al·lelopàtic de les fullaraques en la germinació i en el desenvolupament precoç de *Pinus uncinata*, en resulta que les gimnospermes (*Juniperus* i *Pinus*) presenten un potencial inhibidor molt baix. *Betula*, *Festuca* i *Arctostaphylos* inhibeixen notablement tant la germinació com l'establiment de la plàntula. Finalment, *Vaccinium*, *Dryas* i *Rhododendron* inhibeixen només la germinació, però de manera notable.

Els resultats indiquen que la invasió d'espais oberts per part de *Pinus uncinata* es modula a través del tipus d'unitat de vegetació envaïda. Aquesta actuaria com a filtre diferencial, causant limitacions clares en la germinació i l'establiment primerenc de resultes de la fullaraca produïda per les espècies dominants; encara que en fases posteriors l'estructura arbustiva pogués exercir un efecte facilitador sobre les plàntules.

Aquest efecte inhibidor, combinat amb altres factors limitants com ara la disponibilitat de pinyons o les interaccions planta-planta, condicionaran l'avenç i la densificació dels boscos subalpins de *Pinus uncinata*.

Síntesi

Les espècies de subarbusts que es troben al Parc Nacional mostren poc protagonisme al paisatge subalpí, ja que els matollars n'ocupen només un 7,8%, però sovint són l'inici de la reforestació espontània. Hi ha vuit espècies que formen comunitats prou definides, algunes de distribució bastant puntual (com *Genista balansae* subsp. *europaea*) i d'altres força esteses (com *Rhododendron ferrugineum* o *Arctostaphylos uva-ursi*). El protagonisme de cadascuna va força lligat al conjunt de les seves particularitats ecològiques, com són la preferència per un tipus de substrat o d'orientació topogràfica o l'amplitud ecològica en general.

Pel que fa a la seva caracterització biològica i funcional, la majoria comparteixen alguns caràcters bàsics (port difús o prostrat, expansió lateral per rizomes o tiges radicants, formació de poblacions clonals), però es diferencien pels seus trets funcionals més concrets, com

ara les característiques foliars, el potencial expansiu dels seus clons o el tipus de llavor i de disseminació. Tot i que hi hagi una certa dispersió adaptativa entre espècies, no hi ha una síndrome clara que defineixi quines són més proclius a l'emmatament, més enllà de poder distingir grups d'espècies amb estratègies més competitives o més conservatives. Dins d'aquests grups, els avantatges que mostren unes davant de les altres en la dinàmica de la vegetació poden dependre de petites diferències de magnitud (capacitat de creixement o de formació de noves arrels, fenologia i funcionalisme foliar), que constitueixen combinacions idiosincràtiques de cada espècie. També hi deuen intervenir altres aspectes no analitzats específicament, com ara l'espinescència o la toxicitat del fullatge. D'altra banda, cal tenir en compte que l'èxit d'aquestes espècies depèn del context concret on es trobin, relatiu a condicions abiòtiques i també a tipus de vegetació. Tal com mostren la caracterització del seu hàbitat i l'anàlisi del seu paper sociològic, les espècies més invasives es troben en un ampli espectre ecològic, però només es mostren exitoses en una part d'aquest espectre.

Els subarbusts tenen també importants efectes en els altres components de l'ecosistema, més enllà de competir eficaçment amb la vegetació herbàcia. D'una banda, condicionen fortament el component fúngic del sòl a través de les associacions micorríziques, i de l'altra van associats a la fertilitat edàfica, propiciant canvis molt substancials en algunes variables com són els continguts de nitrogen o fòsfor, o la resiliència de la fullaraca. En general, les espècies de

subarbusts duen associats poblaments fúngics i estatus nutricionals diferents entre elles, i també entre els prats purs, els prats emmatats i els matollars densos, que propicien sòls de tipus forestal.

En un altre sentit, els subarbusts també condicionen la successió secundària de reforestació ja que, malgrat els efectes de facilitació observats vers els pins juvenils, la seva fullaraca inhibeix més o menys la germinació i el desenvolupament de les plàntules. A través d'aquests efectes, la vegetació que voreja els boscos en expansió (diferents subarbusts, prat, bosc inicial) modularia els primers estadis de colonització forestal.

Així doncs, tot i que els subarbusts siguin només moderadament actius en l'entorn limitant de l'alta muntanya, produeixen canvis ambientals potencialment importants. Les diferències entre espècies, encara que aparentment siguin d'ordre menor, després d'alguns anys donen respostes a escala de comunitat i de paisatge prou notables i diferenciades. En paral·lel, els canvis ambientals (climàtics i d'usos del sòl) incentiven canvis lents en el seu funcionalisme, però les respostes són acumulatives i sovint sinèrgiques.

Agraïments

A l'Organismo Autónomo Parques Nacionales, pel finançament del projecte 634S/2012; a l'equip gestor del propi Parc Nacional, per les facilitats logístiques i per l'interès mostrat vers la nostra recerca; a diferents col·legues i alumnes (sobretot al Moisès Caminal, a la Noèlia Segué i a la Irene Febrer) per l'ajut en el mostreig i en tasques de laboratori.



Figura 1. Paisatge subalpí cap a l'obaga de la Bonaigua, vers la Muntanya de Vaqueira, on es poden apreciar els claps subarbustius en expansió sobre dels pastius. Hi destaquen *Genista balansae* (florida), *Rhododendron ferrugineum* i *Juniperus communis*, formant poblacions clonals de mida diversa, al costat de grups de *Pinus uncinata* juvenils (foto: F. Lloret).

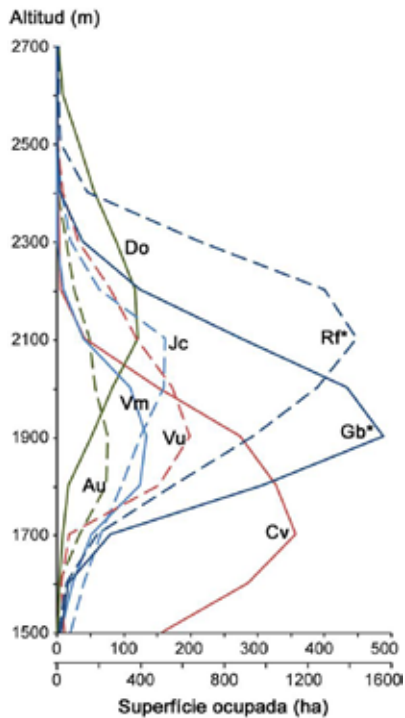


Figura 2. Superfície ocupada per matollars d'alta muntanya als Pirineus centrals catalans (d'Andorra a ponent). El gràfic indica l'àrea ocupada a cada interval de 100 m d'altitud per les vuit espècies que protagonitzen hàbitats o formacions vegetals: Au, *Arctostaphylos uva-ursi*; Cv, *Calluna vulgaris*; Do, *Dryas octopetala*; Gb, *Genista balansae*; Jc, *Juniperus communis*; Rf, *Rhododendron ferrugineum*; Vm, *Vaccinium myrtillus*; Vu, *Vaccinium uliginosum*. D'aquestes, les dues més esteses (assenyalades amb *) s'avaluen per l'escala inferior de l'eix de les abscisses, i la resta per l'escala superior.

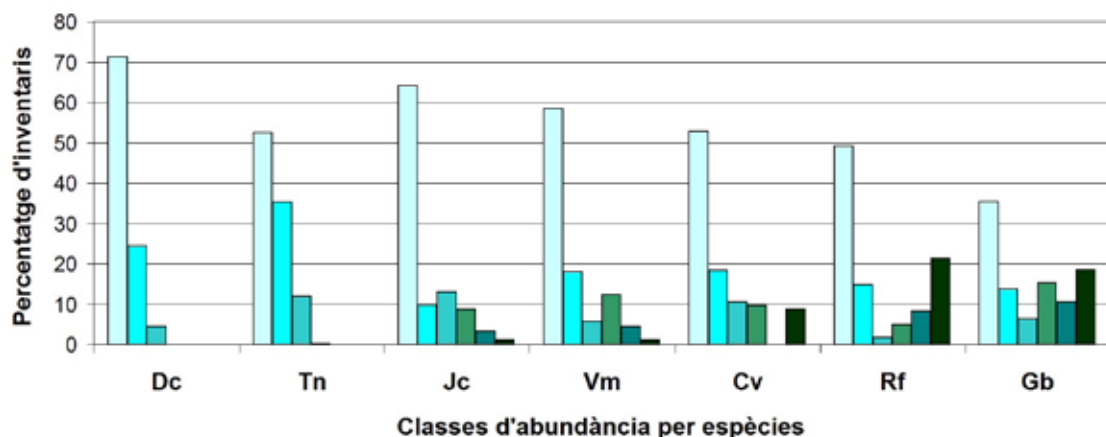
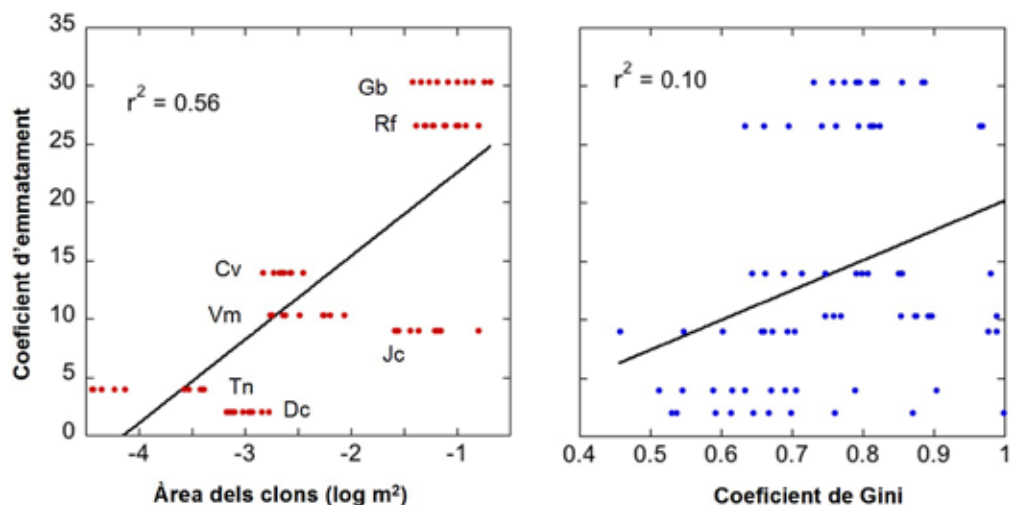


Figura 3. Dominància mostrada en els inventaris de prats i matollars dels Pirineus centrals catalans per les espècies analitzades a l'obaga de la Bonaigua. Les abreviatures corresponen a les espècies (Dc, *Daphne cneorum*; Tn, *Thymus nervosus*; i la resta com a la figura 3) i, en cadascuna, les barres de tonalitat creixent mostren el percentatge en què es troba en les diferents classes d'abundància-dominància, des de + fins a 5, correlativament.



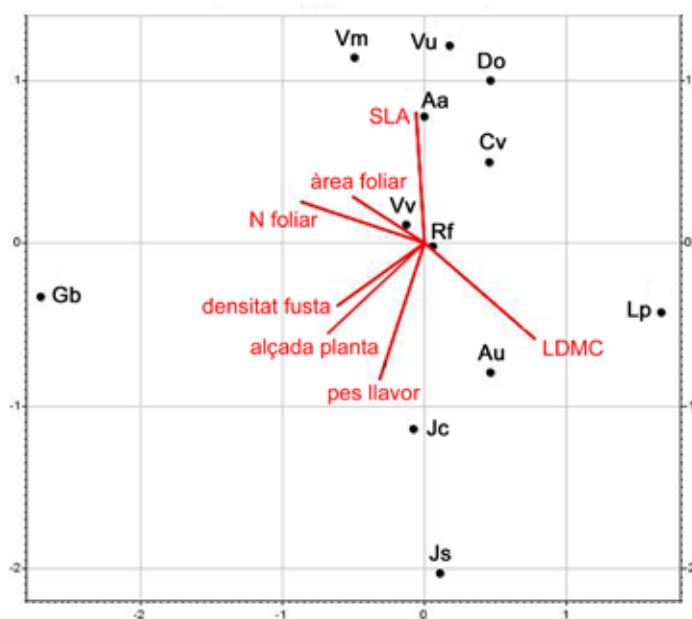


Figura 5. Representació sobre els dos primers eixos d'una anàlisi de components principals de les espècies subarbuscives estudiades, en base als seus trets funcionals. Aa, *Arctostaphylos alpinus*; Au, *Arctostaphylos uva-ursi*; Cv, *Calluna vulgaris*; Do, *Dryas octopetala*; Gb, *Genista balansae*; Jc, *Juniperus communis*; Js, *Juniperus sabina*; Lp, *Loiseleuria procumbens*; Rf, *Rhododendron ferrugineum*; Vm, *Vaccinium myrtillus*; Vu, *Vaccinium uliginosum*; Vv, *Vaccinium vitis-idaea*.

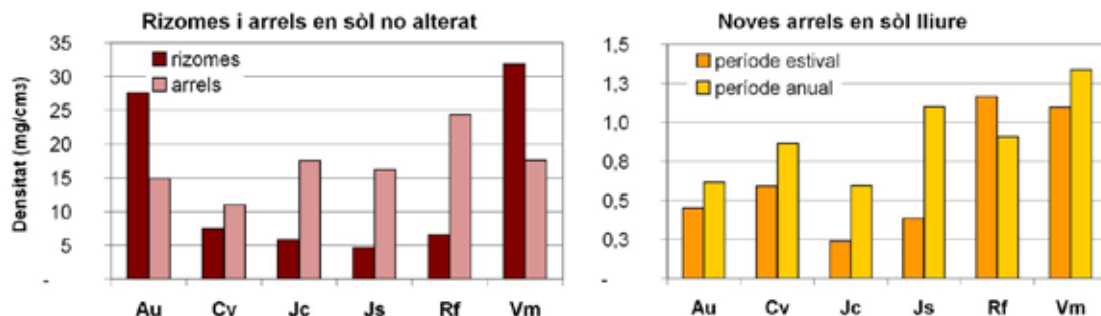


Figura 6. Densitat de l'aparell radical en les sis espècies analitzades (abreviades com a la figura 5), avaluat en mg de pes sec per cm³ de sol. Al gràfic de l'esquerra, es mostra la densitat de rizomes i d'arrels fines de cada espècie, i al de la dreta, el creixement d'arrels fines des de l'inici d'estiu fins a la tardor, i durant un any.

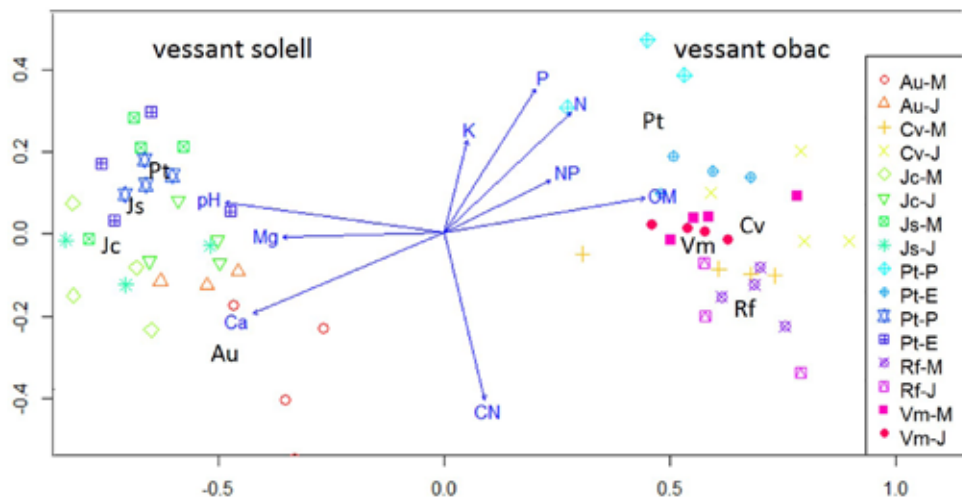


Figura 7. Ordenació de les mostres de sòl sobre els dos eixos principals de l'ordenació multivariant (NMDS), en base a la presència i absència d'Unitats Taxonòmiques Operatives (OTUs) de fongs. Les mostres provenen de sota de diferents subarbusculs (abreviats com a la figura 5) i d'àrees de pastura (Pt); es varen mostrejar pastures pures (P) i una mica emmatades (E), i poblacions arbustives joves (J) i madures (M). En el mateix gràfic s'ha projectat el sentit i la magnitud d'algunes variables edàfiques rellevants: contingut de Ca, K, Mg, N, P i matèria orgànica (OM), relacions C/N i N/P, i pH.

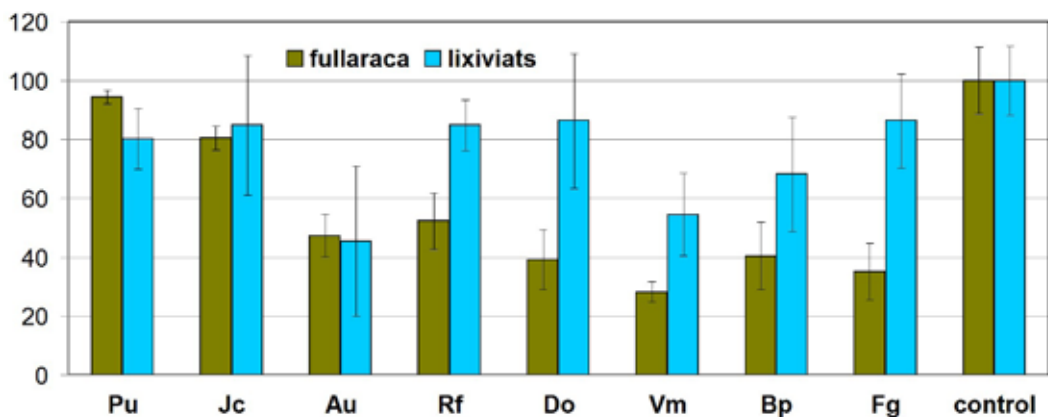


Figura 8. Percentatges de germinació de plàntules de *Pinus uncinata* (mitjana i desviació estàndard) relatives a la germinació en condicions control (a la dreta), sota els efectes directes de la fullaraca de diferents espècies i dels seus lixiviatos. Aquestes s'identifiquen com a la figura 5, menys *Pinus uncinata* (Pu), *Betula pendula* (Bp) i *Festuca gautieri* (Fg).

	Altitud als Pirineus (m)	Altitud al Parc Nacional (m)	Abundància	Substrat	Orientació	Ubiquïtat ecològica	Dominància a l'hàbitat	Capacitat d'invasió d'espais oberts
<i>Arctostaphylos alpinus</i> (L.) Spreng.	1200-2600	2200-2400	molt rara	calcari	obaga	baixa	mitjana	poca
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i> (L.) Spreng.	400-2800	1200-2450	molt abundant	indiferent	solella	mitjana	alta	mitjana
<i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hull	0-2800	1100-2670	molt abundant	silici	indiferent	mitjana	mitjana	molta
<i>Dryas octopetala</i> L.	1200-2800	2100-2600	rara	calcari	obaga	baixa	mitjana	poca
<i>Genista balansaë</i> (Boiss.) Rouy subsp. <i>europaea</i> (G. López et C.E. Jarvis) O. Bolòs et Vigo	800-2600	1150-2100	rara	silici	solella	mitjana	alta	molta
<i>Juniperus communis</i> L., inclosos la var. <i>intermedia</i> (Schur) Sanio i la subsp. <i>alpina</i> (Suter) Celak	1200-2800	1450-2750	abundant	indiferent	solella	alta	mitjana	molta
<i>Juniperus sabina</i> L.	800-2400	900-2400	rara	indiferent	solella	baixa	baixa	poca
<i>Loiseleuria procumbens</i> (L.) Desv.	1800-3000	2150-2550	rara	silici	obaga	baixa	mitjana	poca
<i>Rhododendron ferrugineum</i> L.	1000-2800	1400-2780	molt abundant	silici	obaga	mitjana	alta	mitjana
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	400-2800	1200-2780	molt abundant	silici	obaga	alta	alta	molta
<i>Vaccinium uliginosum</i> L. subsp. <i>microphyllum</i> (Lange) Tolm.	1200-2800	1800-2720	abundant	silici	obaga	mitjana	mitjana	mitjana
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.	1800-2400	1800-2025	molt rara	silici	obaga	baixa	mitjana	poca

Taula 1. Caracterització de la distribució ecològica de les espècies subarabustives en estudi, a l'entorn del Parc Nacional i, pel que fa a l'altitud, també al conjunt dels Pirineus.

	Hàbit foliar	Alçada de la planta (mm)	Densitat de la fusta (mg/cm³)	Superfície foliar (mm²)	SLA (superfície específica foliar, mm²/mg)	LDMC (densitat foliar, mg/g)	N foliar (%)	Pes de la llavor (mg)
<i>Arctostaphylos alpinus</i> (1)	cad	40	581	133,6	15,4	342	1,21	3,190
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i> (2)	per	167	552	140,9	5,1	437	0,80	9,800
<i>Calluna vulgaris</i> (2)	per	166	541	1,2	15,8	411	1,70	0,035
<i>Dryas octopetala</i> (2)	cad ^a	40	400	168,0	10,8	367	1,42	0,284
<i>Genista balansae</i> (1)	per ^b	644	683	190,3	6,7	277	3,38	9,784
<i>Juniperus communis</i> (2)	per	460	602	11,0	7,0	416	1,37	9,595
<i>Juniperus sabina</i> (2)	per	454	627	28,1	5,4	474	1,04	17,652
<i>Loiseleuria procumbens</i> (1)	per	21	479	11,5	4,4	507	0,94	0,018
<i>Rhododendron ferrugineum</i> (2)	per	486	458	177,0	7,5	417	1,27	0,029
<i>Vaccinium myrtillus</i> (2)	cad	180	625	86,8	21,2	337	1,88	0,241
<i>Vaccinium uliginosum</i> (2)	cad	144	439	69,6	17,7	349	1,84	0,202
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> (1)	per	127	670	144,6	8,4	392	1,39	0,224

Taula 2. Caracterització funcional de les espècies subarbutives en estudi, en base als trets funcionals més rellevants. Els valors corresponen a mitjanes obtingudes d'una o de dues poblacions (indicat dins de parèntesis), i les abreviatures d'habit foliar es refereixen a caducifolia o perennifolia.

^a Les fulles de *Dryas* als Pirineus són marcescents, aparentment de renovació anual

^b A *Genista* el caràcter perennifoli es refereix als branquillons fotosintètics

Bibliografia

- AMEZTEGUI, A., BROTONS, L. & COLL, L. 2010. Land-use changes as major drivers of Mountain pine (*Pinus uncinata* Ram.) expansion in the Pyrenees. *Global Ecol. Biogeogr.* 19 (5): 632-641.
- BATLLORI, E.; CAMARERO, J.J., NINOT, J.M. & GUTIERREZ, E. 2009. Seedling recruitment, survival and facilitation in alpine *Pinus uncinata* treeline ecotones. Implications and potential responses to climate warming. *Global Ecol. Biogeogr.* 18: 460-472.
- CARRILLO, E., CASAS, C., MARMÍ, J., BAGARIA, G., PUENTE, A., CARRERAS, J. & NINOT, J.M. 2010. Reforestació de l'estatge subalpí per boscos de *Pinus uncinata*: diversitat i estructura. In: *VIII Jornades sobre Recerca al Parc Nacional d'Aigüestortes i Estany de Sant Maurici*: 67-76. Generalitat de Catalunya. Lleida.
- DE CÁCERES, M. 2012. Ginkgo user's manual. Version 1.4. <http://biodiver.bio.ub.es/veganaweb/resources/manual-ginkgo/manual.pdf>
- Diversos autors 2015. Atlas de la Flora dels Pirineus. <http://atlasflorapyrenaea.org/florapyrenaea/index.jsp>
- DULLINGER, S., DIRNBÖCK, T., GREIMLER, J. & GRABHERR, G. 2003. A resampling approach for evaluating effects of pasture abandonment on subalpine plant species diversity. *J. Veg. Sci.* 14(2): 243-252.
- GEOVEG 2015. Cartografia dels hàbitats de Catalunya 1:50.000. Generalitat de Catalunya. <http://www.ub.edu/geoveg/cat/mapes.php#hab>
- FONT, X. 2015. Mòdul Flora i Vegetació. Banc de Dades de Biodiversitat de Catalunya. Generalitat de Catalunya i Universitat de Barcelona. <http://biodiver.bio.ub.es/biocat/homepage.html>
- GRAU, O., NINOT, J.M., CORNELISSEN, J.H.C. & CALLAGHAN, T.V. 2013. Similar tree seedling responses to shrubs and to simulated environmental changes at Pyrenean and subarctic treelines. *Plant Ecol. Div.* 6(3-4): 329-342.
- GRIME, J.P., HODGSON, J.G. & HUNT, R. 1988. Comparative Plant Ecology. Unwin Hyman. Londres.
- GUARDIOLA, M., PETIT, A. & NINOT, J.M. 2009. Aportacions a la flora dels Pirineus centrals. *Butll. Inst. Cat. Hist.Nat.* 75: 31-40.
- HASELWANDTER, K. 2007. Mycorrhiza in the Alpine timberline ecotone: Nutritional implications. In: Wieser, G. & Tausz, M. (eds.), *Trees at their upper limit*: 57-66.
- NINOT, J.M., BATLLORI, E., CARRERAS, J., CARRILLO, E. ET AL. 2011. Reforestación natural en el dominio de *Pinus uncinata* del Parque Nacional de Aigüestortes i Estany de Sant Maurici. In: Ramírez, L. & Asensio, B. (eds.), *Proyectos de investigación en parques nacionales: 2007-2010*: 139-158. Organismo Autónomo Parques Nacionales. Madrid.
- PÉREZ-HARGUINDEGUY, N., DÍAZ, S., GARNIER, E., LAVOREL, S. ET AL. 2013. New Handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.* 61: 167-234.