

LOS ARBUSTOS DE ALTA MONTAÑA Y LOS CAMBIOS DE PAISAJE EN EL PARQUE NACIONAL DE AIGÜESTORTES I ESTANY DE SANT MAURICI

JOSEP M. NINOT¹, ALBA ANADON-ROSELL², MOISÈS CAMINAL³, EMPAR CARRILLO⁴, ORIOL GRAU⁵, ESTELA ILLA⁶, FRANCISCO LLORET⁷, SALVADOR NOGUÉS⁸, MARC TALAVERA⁹

RESUMEN

Reunimos en este trabajo los principales resultados de un estudio centrado en los subarbustos de alta montaña y en el fenómeno de colonización, o matorralización que algunas especies muestran en el Parque Nacional. Hemos analizado la distribución ecológica y los rasgos funcionales de ocho especies más o menos colonizadoras, y de otras cuatro raras y poco expansivas. De las especies más relevantes hemos estudiado la estructura de raíces y rizomas y su relación con las comunidades micorrícicas y con la fertilidad del suelo; y también hemos analizado el potencial inhibitorio que tiene su hojarasca hacia las fases juveniles de *Pinus uncinata*. En relación con el cambio climático, hemos analizado la respuesta de *Vaccinium myrtillus* al calentamiento en una experiencia realizada en poblaciones naturales con «open-top chambers».

El protagonismo diferencial que muestran las especies subarbutivas se explica sólo parcialmente a través de sus rasgos funcionales y de otros aspectos de la estrategia vital. Dadas las limitaciones impuestas por la alta montaña, la función ecológica desarrollada por las distintas especies se basa en diferencias aparentemente menores entre ellas. La respuesta de *Pinus uncinata* a los efectos de distintos subarbustos mostró diferencias notables entre especies, al menos en las fases de germinación y plántula. *Vaccinium myrtillus* respondió al calentamiento con pequeñas diferencias positivas de creci-

¹ Institut de Recerca de Biodiversitat (IRBio) & Departament de Biologia Evolutiva, Ecologia i Ciències Ambientals, Universitat de Barcelona. Av. Diagonal 643, 08028 Barcelona. jninot@ub.edu

² Institut de Recerca de Biodiversitat (IRBio) & Departament de Biologia Evolutiva, Ecologia i Ciències Ambientals, Universitat de Barcelona. Av. Diagonal 643, 08028 Barcelona. jninot@ub.edu

³ Institut de Recerca de Biodiversitat (IRBio) & Departament de Biologia Evolutiva, Ecologia i Ciències Ambientals, Universitat de Barcelona. Av. Diagonal 643, 08028 Barcelona. jninot@ub.edu

⁴ Institut de Recerca de Biodiversitat (IRBio) & Departament de Biologia Evolutiva, Ecologia i Ciències Ambientals, Universitat de Barcelona. Av. Diagonal 643, 08028 Barcelona. jninot@ub.edu

⁵ CREA, Universitat Autònoma de Barcelona, Edifici C, 08193 Cerdanyola del Vallès, Barcelona.

⁶ Institut de Recerca de Biodiversitat (IRBio) & Departament de Biologia Evolutiva, Ecologia i Ciències Ambientals, Universitat de Barcelona. Av. Diagonal 643, 08028 Barcelona. jninot@ub.edu

⁷ CREA & Departament de Biologia Animal, Biologia Vegetal i Ecologia, Universitat Autònoma de Barcelona, Edifici C, 08193 Cerdanyola del Vallès, Barcelona.

⁸ Institut de Recerca de Biodiversitat (IRBio) & Departament de Biologia Evolutiva, Ecologia i Ciències Ambientals, Universitat de Barcelona. Av. Diagonal 643, 08028 Barcelona. jninot@ub.edu

⁹ Institut de Recerca de Biodiversitat (IRBio) & Departament de Biologia Evolutiva, Ecologia i Ciències Ambientals, Universitat de Barcelona. Av. Diagonal 643, 08028 Barcelona. jninot@ub.edu

miento, pero sin modificar las interacciones con otros subarbustos. Así, las diferencias estructurales y funcionales entre especies y entre condiciones ecológicas han resultado en general pequeñas o no apreciables. Sin embargo, dado que la estructura de las comunidades vegetales y la funcionalidad de los ecosistemas se basan en cambios acumulativos, incluso pequeños efectos pueden dar lugar a cambios notables a escala de paisaje, y a menudo son sinérgicos a medio plazo.

Palabras clave: cambio global, caméfitos, distribución ecológica, interacciones entre plantas, matorralización, rasgos funcionales de plantas, suelo.

HIGH MOUNTAIN SHRUBS AND LANDSCAPE SHIFTS IN THE AIGÜESTORTES I ESTANY DE SANT MAURICI NATIONAL PARK

ABSTRACT

Here, we summarize the results of a study focused on the knowledge of the high mountain shrubs and their encroaching role in the National Park. We analyzed the ecological distribution and the functional traits of eight species behaving as more or less invasive, and four species locally rare and not invasive. In the most relevant species, we studied the structure of the rooting system and the associated mycorrhizal community and soil fertility; and the inhibitory effects exerted by their litter on *Pinus uncinata* seeds and seedlings. Looking at the changing climate, we analyzed the response of natural populations of *Vaccinium myrtillus* to passive warming produced by means of *open-top chambers*.

The role played by different shrub species is only partially the result of their functional traits and life strategy. Since the high mountain involves noticeable environmental constrictions, the specific differences in the encroaching role respond to small functional advantages. The response of *Pinus uncinata* to distinct shrub neighbours gave substantial differences between species, at least at the emergence and establishment stages. *Vaccinium myrtillus* responded to warming with slight increasing growth, although the interaction with its shrub neighbours did not change. Therefore, differences in plant structure and functioning between species and between ecological conditions have proved to be from small to hardly noticeable. However, since plant communities' structure and ecosystem functioning are based on cumulative changes, even smaller effects may result into noticeable changes at landscape level and may be synergic at medium term.

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

INTRODUCCIÓN

Durante las últimas décadas, los paisajes praterenses de las zonas boreal y subártica, y de la alta montaña de latitudes inferiores, han mostrado

una clara tendencia a la matorralización, como parte del cambio global (DULLINGER *et al.*, 2003, ALADOS *et al.*, 2016). En el piso subalpino de los Pirineos, el notable abandono de la explotación pascícola y forestal favorece la reforesta-

ción espontánea y la expansión de comunidades arbustivas. Éstas, incluso en los paisajes donde ocupan superficies moderadas, protagonizan las zonas donde avanza la reforestación. Juegan un importante papel en la transición que va de los pastos con matorral disperso, al matorral denso con pinos juveniles o con rodales de pinar, y a los pinares densos (NINOT *et al.*, 2011).

Las especies que protagonizan esta transición son propiamente subarbustos, en general de pocos decímetros de altura (como *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*, *Calluna vulgaris* o *Rhododendron ferrugineum*) y más raramente de alrededor de un metro o poco más (como *Juniperus communis*). Son plantas con buena capacidad de expansión lateral por rizomas o tallos reptantes, pudiendo formar rodales relativamente extensos que biológicamente constituyen clones. En estos rodales, cada unidad que emerge del suelo se denomina rameto, lo que en general no coincide con un individuo sino con una ramificación del sistema de rizomas. También es común en estos subarbustos una elevada capacidad para captar nutrientes minerales a través de micorrizas. La mayoría de especies pertenecen a la familia ericáceas, que se caracterizan por una tipología de micorrizas (ericoides o arbutoides) particularmente eficaces en suelos pobres en nutrientes, como son los de la alta montaña (HASSELWANDTER 2007).

En este proyecto abordamos profundizar en el conocimiento de los subarbustos que muestran capacidad colonizadora en el Parque Nacional de Aigüestortes i Estany de Sant Maurici, con el objetivo genérico de comprender y prever el fenómeno de matorralización de hábitats pratenses. A continuación presentamos los resultados más relevantes agrupados en cinco bloques, que se refieren a (1) la caracterización ecológica de las especies, centrada en su distribución topográfica, dominancia potencial en comunidades vegetales, y protagonismo a escala de paisaje; (2) un análisis comparativo de estas especies a partir de sus rasgos funcionales y estrategias

de vida; (3) el estudio de su sistema radical, en relación con las comunidades micorrícicas y la fertilidad edáfica; (4) el análisis de interacciones de los subarbustos con las fases juveniles de *Pinus uncinata*, a través de los efectos de su hojarasca sobre la germinación y el establecimiento de dicho pino; y (5) el análisis de la respuesta de una especie muy significativa, *Vaccinium myrtillus*, al incremento experimental de la temperatura provocado en comunidades naturales.

MATERIAL Y MÉTODOS

Área y especies en estudio

Dado el carácter de alta montaña del Parque Nacional de Aigüestortes i Estany de Sant Maurici, la matorralización se restringe al piso subalpino y a las pequeñas áreas altimontanas incluidas. Por ello, nuestro estudio corresponde muy mayoritariamente al dominio potencial del pino negro (*Pinus uncinata* Ram. ex DC.), y muy secundariamente a la parte superior de los del abeto, el pino albar y el haya (*Abies alba* Mill., *Pinus sylvestris* L. y *Fagus sylvatica* L.). Dentro de este marco altitudinal, el proyecto se refiere al Parque Nacional, incluyendo su área estricta y la zona periférica. Pero algún aspecto experimental se ha llevado a cabo en áreas vecinas, y para el análisis cartográfico y de sociabilidad vegetal hemos considerado el conjunto de los Pirineos centrales catalanes.

Las comunidades arbustivas ocupan una superficie relativamente pequeña (7, 8%) en el piso subalpino del Parque (CARRILLO *et al.*, 2010), a pesar de que localmente puedan dominar en localidades como las solanas de Espot o de Taüll, o la umbría de la Bonaigua (Fig. 1). Pero más allá del área que ocupan, estas comunidades juegan un papel relevante en la reforestación espontánea, ya que pueden facilitar la implantación del pino negro en hábitats abiertos (BATLLO-RI *et al.*, 2009, GRAU *et al.*, 2013). Por ello, la importancia de las especies subarbustivas en

la dinámica del paisaje subalpino es mayor de lo que sugiere su ocupación del espacio en un momento dado. Al contrario, algunos matorrales parecen ralentizar el avance forestal, inhibiendo la emergencia y el desarrollo de pinos juveniles. En otro sentido, también hay que considerar que en la alta montaña la vegetación arbustiva incluye menos diversidad vegetal que la de pastizales (ILLA et al., 2006), y que conlleva biota asociada y procesos ecológicos igualmente diferenciados.



Fig. 1. Paisaje subalpino en la umbría de la Bonaigua, con rodales subarborescentes en expansión. Destacan *Genista balansae* (en flor), *Rhododendron ferrugineum* y *Juniperus communis*, formando clones de tamaño diverso, al lado de grupos de *Pinus uncinata* juveniles (foto: F. Lloret).

Los procesos de matorralización y de reforestación espontánea son muy variables, dependiendo de las especies que los protagonizan y de su comportamiento en distintas situaciones ecológicas. Por ello, la evaluación y la previsión de dichos procesos y de sus resultados requieren un buen conocimiento de la distribución y de la función ecológica de las especies protagonistas, detallado a escala local.

Este estudio se centra en las ocho especies subarborescentes que consideramos más relevantes en el contexto de la matorralización en el entorno del Parque Nacional (NINOT et al., 2011). Incluye desde algunas más generalistas y potencialmente dominantes (como *Rhododendron ferrugineum*) a las

que solo dominan en algún ámbito concreto (como *Genista balansae*) o a las que son generalistas pero poco expansivas (como *Vaccinium uliginosum*). Con el fin de mejorar el análisis comparativo, consideramos también una especie (*Loiseleuria procumbens*) más bien escasa y poco dominante, y tres especies raras o muy raras en el Parque (*Arctostaphylos alpina*, *Juniperus sabina* y *Vaccinium vitis-idaea*) por el hecho de que son congénéricas de sendas especies claramente colonizadoras (tabla 1).

Distribución y ecología comparativa

Para un primer nivel de análisis comparativo (distribución y papel ecológico, y rasgos funcionales) hemos tratado las 12 especies mencionadas más arriba, mientras que el resto de estudios, más específicos, se refieren solo a las más relevantes para cada caso de estudio, e incorporan alguna otra especie por algún interés particular.

Hemos reunido la copiosa información relativa a la distribución ecológica local de las especies objetivo, disponible en publicaciones, herbarios y bases de datos, y la sintetizamos en la tabla 1. El núcleo de esta información proviene del catálogo florístico de los valles de Espot y de Boí (CARRILLO & NINOT 1992), y casi toda está recopilada en el Banc de Dades de Biodiversitat de Catalunya (BDBC, FONT 2015). La distribución altitudinal de cada especie se da para el ámbito del Parque Nacional, y también para el conjunto de los Pirineos (sin tener en cuenta altitudes excepcionales) a partir del Atlas de la Flora de los Pirineos (DIVERSOS AUTORES 2015). Hemos complementado esta caracterización ecológica con una evaluación de la extensión de los matorrales dominados por alguna de las ocho especies más relevantes, relativa a los Pirineos centrales catalanes (Pallars, Aran y Alta Ribagorça). A partir de la Cartografía de los Hàbitats de Catalunya (GEOVEG 2015) se ha calculado la superficie ocupada por estos subarborescentes en el paisaje a través de ArcMap.

Tabla 1. Caracterización ecológica de las especies subarbutivas en estudio en el entorno del Parque Nacional de Aigüestortes i Estany de Sant Maurici (y para la altitud, también en el conjunto de los Pirineos).

	Altitud (m) en los Pirineos	Altitud (m) en el Parque Nacional	Abundancia	Substrato	Orientación	Ubicuidad ecológica	Dominancia en su hábitat	Capacidad invasiva de pastos
<i>Arctostaphylos alpinus</i> (L.) Spreng.	1200-2600	2200-2400	muy rara	calizo	umbria	baja	media	poca
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i> (L.) Spreng.	400-2800	1200-2450	muy abundante	cualquiera	solana	media	alta	media
<i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hull	0-2800	1100-2670	muy abundante	silíceo	cualquiera	media	media	mucha
<i>Dryas octopetala</i> L.	1200-2800	2100-2600	rara	calizo	umbria	baja	media	poca
<i>Genista balansae</i> (Boiss.) Rouy <i>subsp. europaea</i> (G. López et C.E. Jarvis) O. Bolós et Vigo	800-2600	1150-2100	rara	silíceo	solana	media	alta	mucha
<i>Juniperus communis</i> L., incluidas <i>la var. intermedia</i> (Schur) Sanio <i>i la subsp. alpina</i> (Suter) Celak	1200-2800	1450-2750	abundante	cualquiera	solana	alta	media	mucha
<i>Juniperus sabina</i> L.	800-2400	900-2400	rara	cualquiera	solana	baja	baja	poca
<i>Loiseleuria procumbens</i> (L.) Desv.	1800-3000	2150-2550	rara	silíceo	umbria	baja	media	poca
<i>Rhododendron ferrugineum</i> L.	1000-2800	1400-2780	muy abundante	silíceo	umbria	media	alta	media
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	400-2800	1200-2780	muy abundante	silíceo	umbria	alta	alta	mucha
<i>Vaccinium uliginosum</i> L. <i>subsp.</i> <i>microphyllum</i> (Lange) Tolm.	1200-2800	1800-2720	abundante	silíceo	umbria	media	media	media
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.	1800-2400	1800-2025	muy rara	silíceo	umbria	baja	media	poca

Para evaluar más finamente el carácter matorralizador, hicimos un análisis específico de los tamaños alcanzados por los rodales de matorral que colonizan pastos. Se trata de manchas de características bastante diferentes entre especies, y también entre distintos estadios de colonización, que parecen corresponder a clones formados por expansión radial. Este análisis se realizó en la cabecera de la Bonaigua, donde cinco de las especies en estudio muestran un buen desarrollo (Fig. 1). Para contrastar los resultados, añadimos dos más, *Daphne cneorum* y *Thymus nervosus*, de tamaño bastante menor y aparentemente poco expansivos. Para cada especie se midió la altura y dos diámetros perpendiculares de todos los clones presentes en diez parcelas de muestreo, y se evaluó la densidad interna.

De las mismas especies, hemos estimado el carácter dominante a partir de todos los inventarios fitosociológicos de pastos y matorrales procedentes de los Pirineos centrales catalanes. Seleccionamos los que contenían alguna de estas especies (a partir del BDBC, FONT 2015), más de 800 en total y más de 60 para cualquiera de las especies en estudio, y calculamos el porcentaje de inventarios en que cada especie aparecía en las diferentes clases de abundancia-dominancia (+, 1, 2, 3, 4, 5).

La evaluación de rasgos funcionales o adaptativos es muy útil como herramienta para el análisis ecológico comparativo entre especies. Son características biológicas de las plantas relativamente fáciles de medir o evaluar, y que explican sus principales funciones biológicas, principalmente su capacidad de competencia (evaluable por el tamaño de la copa, o por la capacidad expansiva), la eficiencia en la captación de carbono (expresada por algunos parámetros foliares), y la capacidad reproductiva y de diseminación. Con esta intención, y siguiendo protocolos estandarizados (PÉREZ-HARQUINDEGUY et al., 2013), analizamos dos

poblaciones diferentes de cada especie, o una población de las especies menos relevantes. De cada especie y población medimos los rasgos vegetativos en 20 individuos o rametos (en algún caso sólo en 10), y colectamos semillas de 10 individuos diferentes. Para las características foliares usamos al menos cinco hojas por individuo, y en el peso de la semilla pesamos lotes de 25 a 100 por individuo (más, cuanto más pequeñas son las semillas). Los rasgos medidos son: altura de la copa (hasta las hojas superiores); densidad de la madera (peso de la madera fresca dividido por su volumen); área foliar (área proyectada por una hoja); área específica foliar (o SLA, superficie foliar dividida por el peso seco correspondiente); densidad foliar (o LDMC, peso seco de la hoja dividido por su peso fresco, multiplicado por 1000); contenido de nitrógeno foliar (en porcentaje sobre el peso seco); y peso de la semilla. En el caso de *Genista balansae* hemos asimilado a una «hoja» cada ramita de último orden, del año en curso; y en el de *Juniperus sabina*, el conjunto de ramita de último orden y las hojas que la recubren. En ambos casos, el área foliar se ha calculado como el doble de la proyección lateral de estas ramitas.

Además, para analizar conjuntamente y de manera comparativa las especies, utilizamos los valores medios obtenidos para cada rasgo funcional para ordenarlas por medio de un análisis de componentes principales ejecutado con el software Ginkgo (DE CÁCERES 2012).

Sistema radical y comunidades fúngicas

En comparación con el conocimiento adquirido sobre la estructura aérea de las poblaciones vegetales, se sabe muy poco sobre su aparato radical. La estructura de raíces y rizomas, la capacidad de formación de nuevas raíces finas, el estatus nutricional del suelo o la composición de las comunidades micorrícicas

son sin duda factores clave en los procesos de sucesión ecológica, y pueden explicar las diferencias de comportamiento entre especies matorralizadores.

En el contexto de este estudio, prevemos que las especies muestren estructura radical y crecimiento de raíces diferenciadas, acordes con su capacidad invasiva, y que en la secuencia que va de pastos a matorrales se den cambios relevantes en la comunidad de hongos micorrícicos y en los principales parámetros edáficos relativos a la fertilidad.

Para abordar estos aspectos, nos centramos en seis especies subarbusivas, tres de ambientes relativamente secos (*Arctostaphylos uva-ursi*, *Juniperus communis* var. *intermedia* y *J. sabina*), muestreadas en la solana de Espot, bajo Fogueruix (2.040 m), y tres de ambientes méxicos y frescos, muestreadas en el puerto de la Bonaigua (a 2.095 m, *Rhododendron ferrugineum*) y en el valle de Escunhau (a 1.840 m, *Vaccinium myrtillus* y *Calluna vulgaris*). De cada una, a principios de verano de 2013 obtuvimos cuatro muestras (réplicas) de suelo con un cilindro metálico de 12 cm de largo por 4 cm de diámetro, debajo de plantas bien establecidas. Al mismo tiempo, enterramos bajo cada arbusto un cilindro similar de malla de plástico de 1 mm de paso, relleno con tierra local libre de raíces, para recuperarlo en otoño de 2013. Así, el primer muestreo corresponde a la estructura radical de plantas bien establecidas, y el segundo al crecimiento de raíces finas colonizando suelo libre durante un período vegetativo.

Las muestras de suelo se dejaron secar, y se obtuvieron las raíces y rizomas combinando el uso de cribas, flotación en agua, y separación manual. En las muestras de verano de 2013 pudimos separar los rizomas y raíces de diámetro superior a 2 mm de las raíces finas, mientras que las de otoño sólo contenían raíces finas. Después obtuvimos el peso de todas las fracciones separadas, una vez secadas 48 horas a 70 °C.

En las localidades de Fogueruix y de Escunhau obtuvimos otras muestras de suelo para analizar su contenido fúngico y la fertilidad edáfica. Para cada especie colectamos cuatro muestras de poblaciones maduras, y cuatro de clones juveniles en fase de expansión sobre pastos. También obtuvimos muestras de pastos en las mismas localidades en dos situaciones ecológicas diferentes: sin matorrales y con poblaciones jóvenes de matorrales.

Se utilizó una parte de la fracción fina de las muestras de suelo para determinar las principales variables relativas a la fertilidad edáfica, y otra para explorar la comunidad de hongos micorrícicos. Para ello, se usó la secuenciación de la región ITS2 del rADN identificativa de hongos para clasificar las diferentes secuencias detectadas en UTOs (Unidades Taxonómicas Operativas). Siendo estas unidades una buena aproximación a las especies existentes, permitieron caracterizar las muestras de suelo en base a su contenido fúngico. A través de un análisis multivariante (Non-Metric Multidimensional Scaling, NMDS) evaluamos la similitud entre muestras, y también su relación con las variables edáficas, ajustadas al mismo análisis.

Efectos de la hojarasca en la germinación de *Pinus uncinata*

En el piso subalpino pirenaico es común el avance del bosque de pino negro sobre pastos progresivamente abandonados (AMEZTEGUI et al., 2010). Esta reforestación espontánea a menudo tiene lugar a través de vegetación transicional, principalmente pastos matorralizados o matorrales ya consolidados. Se asume que *Pinus uncinata* progresa mejor en estos ambientes, ya que sus plántulas encontrarían pequeños claros favorables a la germinación, y más adelante protección por parte de los arbustos frente a perturbaciones (BATLLORI et al., 2009).

Sin embargo, en determinados casos se ha observado que no hay colonización aunque *a priori* las condiciones sean favorables, lo que podría atribuirse a un efecto alelopático de los arbustos a través de su hojarasca. Esto significaría que los arbustos juegan un doble papel en la dinámica forestal, inhibiendo la germinación y el establecimiento temprano, pero facilitando el establecimiento de los individuos en fases posteriores. Quisimos evaluar esta hipótesis determinando los efectos de la hojarasca de distintas especies relevantes en los límites y en los claros del pinar, en un experimento de germinación y establecimiento de plántulas de *Pinus uncinata* en condiciones controladas.

Llevamos a cabo dos experimentos paralelos, empleando en ambos casos hojarasca reciente del propio *Pinus uncinata*, de tres subarbustos perennifolios (*Arctostaphylos uva-ursi*, *Juniperus communis*, *Rhododendron ferrugineum*), de dos subarbustos caducifolios (*Dryas octopetala*, *Vaccinium myrtillus*), de un árbol caducifolio (*Betula pendula*) y de una gramínea pratense (*Festuca gautieri*). En el primer experimento colocamos una capa de hojarasca de cada especie sobre sustrato estéril, en pequeños contenedores donde habíamos sembrado lotes de 50 semillas, que se regaban periódicamente con agua desionizada. En el segundo, en lugar de aplicar directamente la hojarasca regábamos el sustrato con lixiviado de los diferentes tipos de hojarasca (Fig. 2). Así, en esta segunda experiencia queríamos evaluar separadamente los efectos químicos, en forma de aleopatía, de los efectos combinados (químicos y estructurales) evaluados en la primera. Ambas experiencias se mantuvieron en cultivo durante tres meses en una cámara programada en condiciones similares al verano subalpino (con 16 horas diarias de luz a 20 °C y 8 horas de oscuridad a 15 °C). La evaluación de los efectos de la hojarasca se basó en el recuento periódico de plántulas emergidas y, para la segunda experiencia, también en el tamaño alcanzado por las plántulas.



Fig. 2. Experiencias de germinación de *Pinus uncinata* bajo condiciones controladas; arriba, con aplicación directa hojarasca de las especies testadas, y abajo con lixiviados.

Efectos del incremento de temperatura en *Vaccinium myrtillus*

La hipótesis del gradiente de estrés (SGH; BERTNESS & CALLAWAY 1994) postula que en ambientes favorables la competencia es el tipo de interacción dominante entre especies, mientras que en ambientes menos favorables la facilitación gana importancia. El objetivo de este experimento era determinar los efectos del incremento de la temperatura del aire en la interacción entre una especie subarborescente ubicua, *Vaccinium myrtillus*, y otros subarbustos vecinos. Nuestra hipótesis de partida era que el incremento de temperatura favorecería el crecimiento de *Vaccinium myrtillus*, como se ha visto en numerosos estudios (TAULAVUORI et al., 2013; ANADON-ROSELL et al., 2014) pero que en las situaciones en que coexiste con los arbustos *V. uliginosum* y *Rhododendron ferrugineum* esta mejora sería significativamente menor, o incluso inexistente, debido al incremento de la competencia entre vecinos.

En julio del 2010 establecimos 30 parcelas en el Corrau des Machos (2.250 m, valle de Arán), en la zona periférica del Parque Nacional. El experimento combinaba dos tratamientos: calentamiento del aire y coexistencia con otras especies arbustivas. En 15 parcelas instalamos *open-top chambers* (OTC, Fig. 3) del tipo usado en el *International Tundra Experiment* (ITEX; HENRY & MOLAU 1997), que incrementaron la temperatura del aire aproximadamente 1, 1 °C (medido con i-buttons), mientras el resto de parcelas sirvieron como control. Para el tratamiento de coexistencia, seleccionamos 10 rodales de *V. myrtillus puros* (M), 10 con mezcla de *V. myrtillus* y *V. uliginosum* (U) y 10 con *V. myrtillus* y *Rhododendron ferrugineum* (R). En cada situación de coexistencia, 5 parcelas correspondían al control para la temperatura y 5 tenían OTC.



Fig. 3. Open-top chamber (OTC) en un rodal de *V. myrtillus*.

Pasados cuatro veranos, en agosto de 2013 recolectamos 5 rametos de *V. myrtillus* en cada parcela para analizar su biomasa aérea. Para cuantificar la biomasa subterránea extrajimos muestras de suelo con un cilindro metálico de 12 x 4 cm (dos cilindros por parcela). También extrajimos otros dos cilindros de suelo en cada parcela para analizar el nitrógeno inorgánico (nitrato y amonio). En el laboratorio calculamos la edad de cada rameto mediante el conteo de cicatrices, parámetro que incorporamos como covariable en los análisis estadísticos. También medimos la altura de los rametos y separamos, secamos y pesamos todas las

hojas y tallos nuevos (formados el mismo 2013). Separamos el material vegetal extraído de los cilindros de suelo para las medidas de biomasa subterránea en tres fracciones: rizomas, raíces gruesas (≥ 1 mm) y raíces finas (< 1 mm), que también secamos y pesamos.

Utilizamos modelos lineales mixtos para evaluar los efectos del calentamiento y la coexistencia en la altura y la biomasa aérea de los rametos, la biomasa subterránea de la parcela y la concentración de nitrato y amonio del suelo. Hicimos todos los análisis con el programa R 3.1.2 (R CORE TEAM 2015).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Los subarbustos muestran distribución y papel ecológico muy contrastados

Las especies raras o muy raras en el Parque suelen presentar valores bajos de ubicuidad ecológica, dominancia y capacidad invasiva (tabla 1). Es una excepción *Genista balansae* ya que, siendo una especie potencialmente muy dominante, en el área en estudio se encuentra casi restringida a las escasas áreas de esquistos ácidos. En cambio, los valores elevados que alcanzan *Arctostaphylos uva-ursi*, *Calluna vulgaris*, *Juniperus communis* y, particularmente, *Vaccinium myrtillus*, son congruentes con su abundancia en el Parque.

La extensión de los matorrales más relevantes en el conjunto de los Pirineos centrales catalanes se ha sintetizado a lo largo del gradiente de altitud (Fig. 4). Se observa que los ocho tipos de matorral se desarrollan principalmente en el piso subalpino (entre unos 1700 y 2200-2300 m de altitud), aunque algunos (el de *Rhododendron* y el de *Dryas*) penetran notablemente en el alpino. Los matorrales de *Rhododendron* y de *Genista* son claramente los más extensos (aunque el segundo tipo abunda principalmente fuera del Parque). Les sigue a notable distancia la landa de *Calluna*, que además se centra en los pisos altimontano y subalpino inferior:

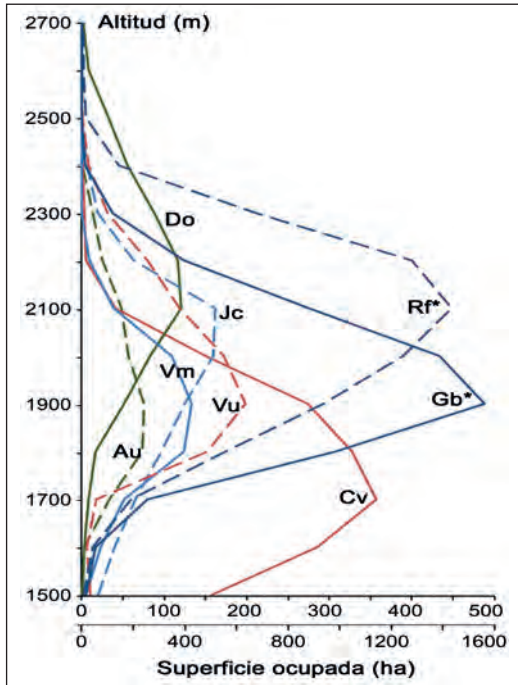


Fig. 4. Área ocupada por matorrales de alta montaña en los Pirineos centrales catalanes, en base al área ocupada dentro de cada intervalo de 100 m de altitud por las ocho especies que protagonizan hábitats o formaciones vegetales: Au, *Arcostaphylos uva-ursi*; Cv, *Calluna vulgaris*; Do, *Dryas octopetala*; Gb, *Genista balansae*; Jc, *Juniperus communis*; Rf, *Rhododendron ferrugineum*; Vm, *Vaccinium myrtillus*; Vu, *Vaccinium uliginosum*. Entre éstas, las dos más extendidas (*) se miden por la escala inferior del eje de las abscisas, y el resto por la escala superior.

El comportamiento sociológico de las distintas especies estudiadas en la cabecera de la Bonaigua muestra también notables contrastes (Fig. 5). Las dos especies añadidas como particularidades locales (*Thymus nervosus* y *Daphne cneorum*) muestran un comportamiento muy poco dominante a escala de comunidad, ya que siempre aparecen con valores muy bajos (+ o 1, raramente 2). En el lado opuesto, *Rhododendron ferrugineum* y *Genista balansae*, muy dominantes en la Bonaigua, pueden alcanzar valores elevados. Pero un aspecto que sobresale es que tanto estas especies potencialmente más dominantes como las de carácter intermedio aparecen frecuentemente con valores muy bajos (+), y más raramente en las otras clases de abundancia-dominancia. Esto indica que pueden medrar en una amplia gama de comunidades vegetales en forma de individuos dispersos o pequeños, y que es su capacidad de expansión y competencia la que explicaría que puedan alcanzar valores elevados en algunos casos, en detrimento de otros tipos biológicos.

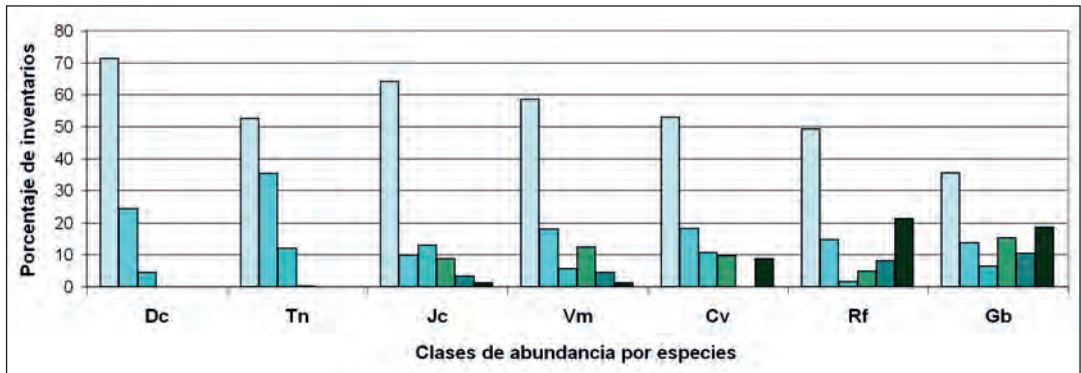


Fig. 5. Dominancia en pastos y matorrales de los Pirineos centrales catalanes de las especies analizadas en la Bonaigua (Dc, *Daphne cneorum*; Tn, *Thymus nervosus*; y el resto como en la Figura 3). Para cada una, las barras de tonalidad creciente muestran el porcentaje en que aparecen en los inventarios en las distintas clases de abundancia-dominancia, desde + hasta 5, correlativamente.

Las medidas tomadas en las plantas de la Bonaigua reflejan que las especies más dominantes según el análisis de los inventarios corresponden sobre todo a las de porte más elevado, y también a las que forman clones más grandes y más densos (*Genista* y *Rhododendron*; Fig. 6). En cambio, *Juniperus communis*, a pesar del porte y la densidad notables de sus clones, raramente es dominante en los inventarios disponibles. La heterogeneidad en el área que ocupan los clones también muestra cierta correlación positiva con el carácter dominante, ya que *Rhododendron* y *Genista* destacan en la Bonaigua por el tamaño muy grande de algunos clones, que conviven con otros más moderados o pequeños.

Los rasgos funcionales traducen estrategias de vida

La tabla 2 muestra los valores medios de los rasgos funcionales analizados por especie, en una o dos poblaciones para cada una. La ordenación de estas especies según su similitud en dichos rasgos se muestra sintéticamente en el espacio bidimensional de la Figura 7, donde los dos primeros ejes del análisis explican un 68,9% de la varianza entre especies (36,3% la horizontal y 32,6% el vertical). En este espacio, las especies (y los rasgos analizados) muestran una buena dispersión, lo que significa que la alta montaña acoge tipologías bastante diferentes de subarbustos, atendiendo a su hábito general y foliar, y a su semilla.

Entre las especies estudiadas, y en base a los datos de la tabla 2, no se puede definir un grupo más invasivo, ni menos colonizador, mientras que aquellas tienden a separarse en extremos contrastados atendiendo al ambiente donde se encuentran, sobre todo entre las solanas (en la mitad inferior e izquierda de la Figura 7) y umbrías (hacia el cuadrante superior derecho). A escala más detallada sí se puede interpretar la posición de algunas especies o grupos. Por ejemplo, *Genista balansae* destaca como especie

competitiva al tener valores altos de altura de la planta y N foliar. Entre los caducifolios, *Vaccinium myrtillus* muestra la mayor eficiencia fotosintética (SLA, área foliar y N foliar). La posición extrema de *Loiseleuria procumbens* indica que es la especie objetivamente menos competitiva, que se encuentra relegada a situaciones desfavorables. *Juniperus sabina* también muestra en parte ese carácter, a pesar de su tamaño muy superior, y se diferencia bastante de *J. communis*, que en efecto es una colonizadora más activa.

El análisis del sistema radical en seis especies principales mostró que los rizomas (y raíces gruesas) tienen una importancia muy variable entre especies (Fig. 8). Sobresalen en la parte alta del rango *Arctostaphylos* y *Vaccinium*, lo que indica la importancia de dichos órganos subterráneos en la persistencia y la expansión lateral de estas especies. Destaca en todas las especies la elevada densidad de raíces finas, que ocupan totalmente los horizontes superficiales del suelo, así como una notable capacidad para formar nuevas raíces en suelo no colonizado. Sin embargo, teniendo en cuenta su porte aéreo, sobresalen como más activas *Vaccinium* y *Calluna*, por encima de *Juniperus sabina* y de *Rhododendron*, y muy por encima de *Arctostaphylos* y de *Juniperus communis*. En general, pues, ni el patrón de estructura de rizomas y raíces, ni el de formación de nuevas raíces finas muestran una relación clara y generalizada con la capacidad invasiva de las especies, si bien ayudan a interpretar su estrategia de vida.

En resumen, las características funcionales no discriminan claramente el carácter colonizador o matorralizador de las especies, si bien permiten definir su estrategia de vida. También, dentro de grupos funcionalmente similares (como son los perennifolios de solanas, o los caducifolios) sirven para evaluar aspectos que sí se relacionan con el carácter colonizador, y por tanto ayudan a comprender las diferencias de comportamiento entre especies similares.

Tabla 2. Caracterización funcional de las especies subarbutivas en estudio, en base a los rasgos funcionales más relevantes. Los valores corresponden a medias obtenidas de entre 10 y 20 rametos, en una o dos poblaciones (indicado dentro de paréntesis).

Hábito foliar ^a	Altura de la planta (mm)	Densidad de la madera (mg/cm ³)	Área foliar (mm ²)	SLA (área específica foliar, mm ² /mg)	LDMC (densidad foliar, mg/g)	N foliar (%)	Peso de la semilla (mg)
<i>Arctostaphylos</i>							
alpinus (1)	cad	581	133,6	15,4	342	1,21	3,190
<i>Arctostaphylos</i>							
uva-ursi (2)	per	552	140,9	5,1	437	0,80	9,800
<i>Calluna vulgaris</i> (2)	per	541	1,2	15,8	411	1,70	0,035
<i>Dryas</i>							
octopetala (2)	cad ^b	400	168,0	10,8	367	1,42	0,284
<i>Genista</i>							
balansae (1)	per ^c	683	190,3	6,7	277	3,38	9,784
<i>Juniperus</i>							
communis (2)	per	602	11,0	7,0	416	1,37	9,595
<i>Juniperus</i>							
sabina (2)	per	627	28,1	5,4	474	1,04	17,652
<i>Loiseleuria</i>							
procumbens (1)	per	479	11,5	4,4	507	0,94	0,018
<i>Rhododendron</i>							
ferrugineum (2)	per	458	177,0	7,5	417	1,27	0,029
<i>Vaccinium</i>							
myrtillus (2)	cad	625	86,8	21,2	337	1,88	0,241
<i>Vaccinium</i>							
uliginosum (2)	cad	439	69,6	17,7	349	1,84	0,202
<i>Vaccinium</i>							
vitis-idaea (1)	per	670	144,6	8,4	392	1,39	0,224

^a. Las abreviaturas que siguen se refieren a caducifolio o perennifolio

^b. Las hojas de *Dryas* en los Pirineos son marcescentes, aparentemente de renovación anual

^c. En *Genista* el carácter perennifolio se refiere a las ramillas fotosintéticas

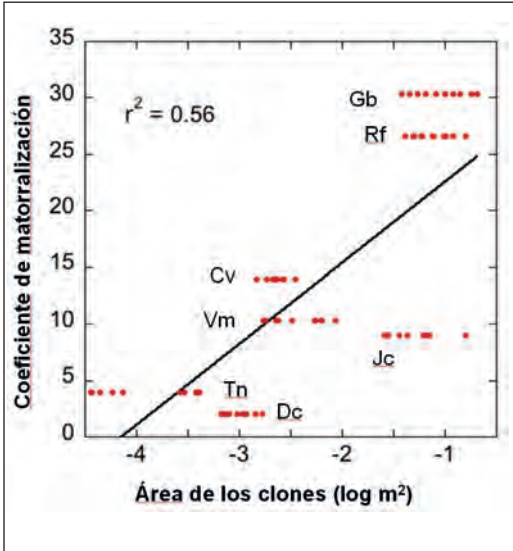


Fig. 6. Relación entre las dimensiones alcanzadas por los clones de siete especies subarbustivas (abreviadas como en las Figuras anteriores) en la Bonaigua, y su capacidad de matorralización evaluada a partir de los porcentajes de la Figura 3. En cada especie, cada punto corresponde a la media de los clones de una de las diez parcelas de estudio.

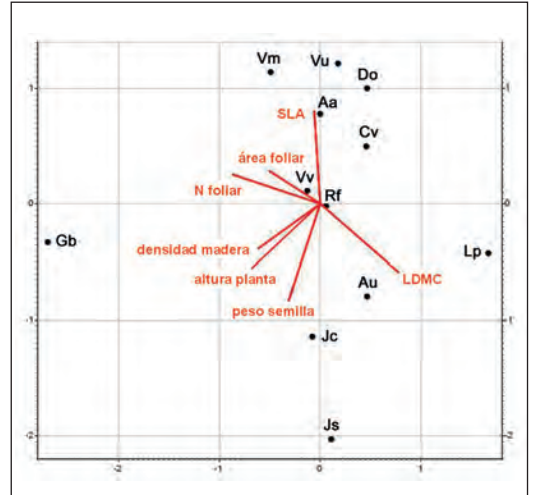


Fig. 7. Ordenación sobre los dos primeros ejes de un análisis de componentes principales de las especies subarbustivas estudiadas en base a sus rasgos funcionales: Aa, *Arctostaphylos alpinus*; Au, *Arctostaphylos uva-ursi*; Cv, *Calluna vulgaris*; Do, *Dryas octopetala*; Gb, *Genista balansae*; Jc, *Juniperus communis*; Js, *Juniperus sabina*; Lp, *Loiseleuria procumbens*; Rf, *Rhododendron ferrugineum*; Vm, *Vaccinium myrtillus*; Vu, *Vaccinium uliginosum*; Vv, *Vaccinium vitis-idaea*.

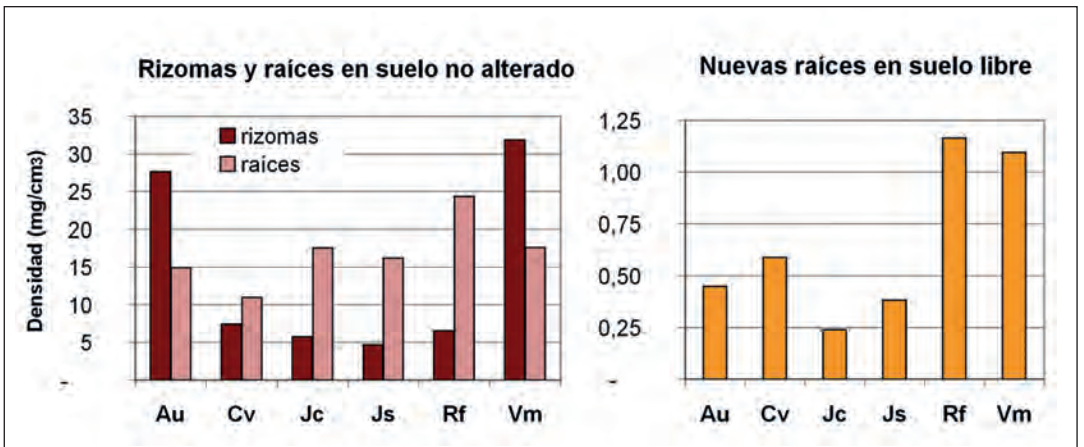


Fig. 8. Densidad del sistema radical en seis especies (abreviadas como en la Figura 5), evaluado en mg de peso seco por cm³ de suelo. El gráfico de la izquierda corresponde a la estructura en condiciones naturales, y el de la derecha al crecimiento de raíces finas durante un periodo vegetativo.

Suelos y comunidades fúngicas responden a gradientes ambientales

La Figura 9 resume en una ordenación espacial el grado de similitud entre comunidades fúngicas del suelo ligadas a matorrales y a pastos vecinos, así como su correlación con variables edáficas y de vegetación. En ella, se distinguen claramente las muestras de solana de las de umbría, ya que, tanto si se trata de matorrales como de pastos, quedan bien separadas en los sectores negativo y positivo del primer eje, respectivamente. También las variables edáficas definen un medio más ácido y más rico en materia orgánica y en nutrientes minerales en la umbría, y uno más rico en bases en la solana. Sólo la relación C/N crece en una dirección independiente de este gradiente, hacia la parte negativa del segundo eje, indicando una secuencia que va desde los suelos de pastos puros, a los de matorrales con materia orgánica más recalcitrante.

Tanto en la solana como la umbría, también quedan bastante segregadas las comunidades fúngicas ligadas a las diferentes especies de matorral y a los pastos y, dentro de cada una de estas unidades, se da una ordenación indicadora de madurez en sentido decreciente del eje vertical (de pasto puro a pasto matorralizado, a matorral joven y a matorral maduro).

En resumen, la orientación general de la ladera condiciona a un primer nivel tanto la dinámica de la materia orgánica y la fertilidad del suelo como las comunidades micorrícicas. Las diferentes comunidades de matorral o de pasto, y su grado de madurez, acaban de definir la comunidad de hongos y aspectos de fertilidad edáfica, en una secuencia que va de los suelos de pasto a los de matorrales maduros de *Arctostaphylos* y de *Rhododendron*, que muestran ya un carácter forestal.

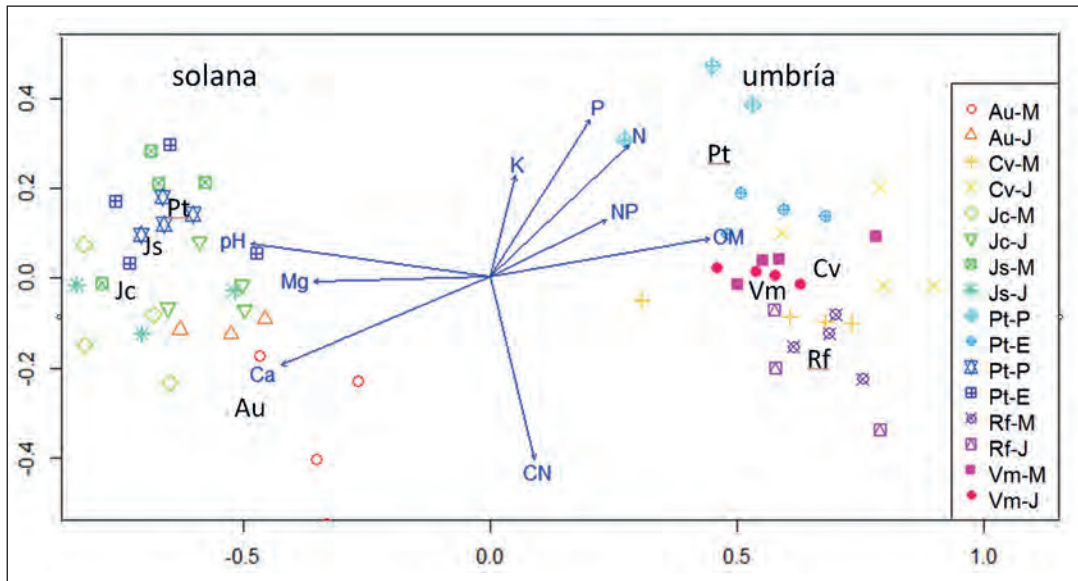


Fig. 9. Ordenación multivariante (NMDS) de muestras de suelo sobre los dos primeros ejes, en base a la presencia/ausencia de Unidades Taxonómicas Operativas (OTUs) de hongos. Las muestras fueron extraídas bajo distintas especies subarbusculares (abreviadas como en la Figura 5) y de áreas de pasto (Pt); se muestrearon pastos puros (P) y con inicio de matorralización (E), y poblaciones arbustivas jóvenes (J) y maduras (M). En el mismo gráfico, se incluyen el sentido y la magnitud de algunas variables edáficas relevantes: contenido de Ca, K, Mg, N, P y materia orgánica (OM), relaciones C/N i N/P, y pH.

La hojarasca de especies no forestales modula el establecimiento de plántulas de *Pinus uncinata*

El porcentaje total de germinación de plántulas en los distintos casos analizados experimentalmente resume bastante bien el conjunto de resultados obtenidos (Fig. 10). De entrada, destaca que todas las especies testadas reducen la capacidad germinativa del pino, en diferente medida y al menos en una de las experiencias. La inhibición debida principalmente a aspectos estructurales se observó por parte de especies que

forman capas gruesas de hojarasca, constituidas por elementos groseros; *Dryas* y *Festuca* redujeron la germinación entre un 60% y un 80%, y *Rhododendron*, *Vaccinium* y *Betula* también tuvieron un efecto notable, del 20-40% de reducción. La inhibición química destacó en *Arctostaphylos* y *Vaccinium* (reducción de un 40-60%) y también en *Pinus* y *Betula* (20-40%). Otras especies causaron niveles de inhibición muy elevados por el efecto combinado de estructura y lixiviados de la hojarasca, que no se explican por separado: *Vaccinium* (reducciones del 60-80%), *Rhododendron* y *Betula* (40-60%), y *Juniperus* (0-20%).

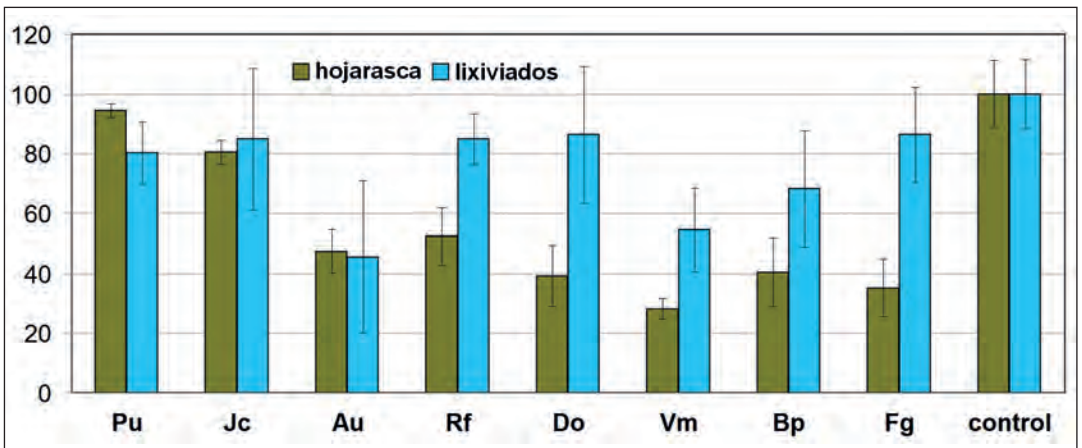


Fig. 10. Porcentajes de germinación de *Pinus uncinata* (media y desviación estándar) bajo condiciones control (columna derecha) y bajo los efectos directos de la hojarasca de distintas especies o de sus lixiviados. Éstas se identifican como en la Figura 5, menos *Pinus uncinata* (Pu), *Betula pendula* (Bp) i *Festuca gautieri* (Fg).

En la experiencia de germinación sometida a lixiviados de hojarasca, evaluamos el desarrollo de las plántulas midiendo la longitud de la raíz principal y del tallo, y su peso seco, justo cuando mostraban los cotiledones completamente abiertos. En la mayoría de casos no se dieron diferencias claras en estos parámetros, salvo el efecto negativo (20-40% de reducción de biomasa aérea) por los efectos directos de la hojarasca de *Festuca* y *Betula*, y el efecto también negativo en la longitud de la raíz de los lixiviados de *Betula* y *Arctostaphylos* (reducciones del 20-40%) y de *Festuca* (< 20%).

Teniendo en cuenta en conjunto la intensidad de los efectos estructural y alelopático de las hojarasca en la germinación y en el desarrollo precoz de *Pinus uncinata*, las gimnospermas (*Juniperus* y *Pinus*) presentan un potencial inhibitor muy bajo; *Betula*, *Festuca* y *Arctostaphylos* inhiben notablemente tanto la germinación como el establecimiento de la plántula; y *Vaccinium*, *Dryas* y *Rhododendron* inhiben sólo la germinación, pero notablemente.

Los resultados indican que la invasión de espacios abiertos por parte de *Pinus uncinata* se modula a través del tipo de unidad de vegetación inva-

da. Esta actuaría como filtro diferencial, causando limitaciones claras en la germinación y el establecimiento temprano a través de la hojarasca producida por las especies dominantes; aunque en fases posteriores la estructura arbustiva pudiera ejercer un efecto facilitador sobre las plántulas. El efecto inhibitor de especies que suelen acompañar a *Pinus uncinata*, combinado con otros factores limitantes como la disponibilidad de piñones o las interacciones planta-planta, condicionarían el avance y la densificación de los pinares subalpinos.

El incremento de temperatura no cambia las interacciones entre *Vaccinium myrtillus* y otros subarbustos vecinos

Después de cuatro veranos bajo un incremento experimental de temperatura veraniega, los rametos de *V. myrtillus* en parcelas calentadas presentaban una altura, biomasa de tallos nuevos y biomasa total aérea mayores que en los controles (Fig. 11). No encontramos diferencias entre situaciones de coexistencia, ni ninguna interacción entre calentamiento y coexistencia. El incremento de temperatura, pues, tuvo un efecto positivo en la biomasa aérea de *V. myrtillus* en todas las situaciones de coexistencia, pero éste no se tradujo en un incremento de la biomasa subterránea (Fig. 12). El calentamiento mediante OTC se da a nivel de la superficie del suelo, cosa que explicaría la respuesta diferencial entre las distintas fracciones. Pero estos resultados también indican que no hubo mayor asignación de biomasa hacia las partes subterráneas a pesar de producirse un mayor crecimiento en las partes aéreas.

La coexistencia con las otras especies arbustivas sí tuvo un efecto claro en la biomasa subterránea de *V. myrtillus*: los rametos de parcelas con *Rhododendron* presentaron menor biomasa rizomatosa que los de las otras situaciones de coexistencia (Fig. 12a) y la biomasa de las raíces gruesas fue li-

geramente mayor (diferencias marginalmente significativas) en las parcelas con *V. uliginosum* que en las parcelas puras (Fig. 12b). La densidad de rametos de *V. myrtillus* en los rodales con *Rhododendron* era menor que en las otras parcelas, lo que explicaría que la biomasa rizomatosa por volumen de suelo fuese también menor. En el caso de las parcelas con *V. uliginosum*, las diferencias podrían ser resultado de un incremento de las raíces como respuesta a la competencia interespecífica por los nutrientes. Aunque el pool de N inorgánico del suelo no difería significativamente entre parcelas (ver debajo), hemos encontrado evidencias de competencia por N en los tejidos fotosintéticos de estas plantas (ANADON-ROSELL et al., 2017). No encontramos ningún efecto significativo de la interacción temperatura x situación de coexistencia en la biomasa subterránea.

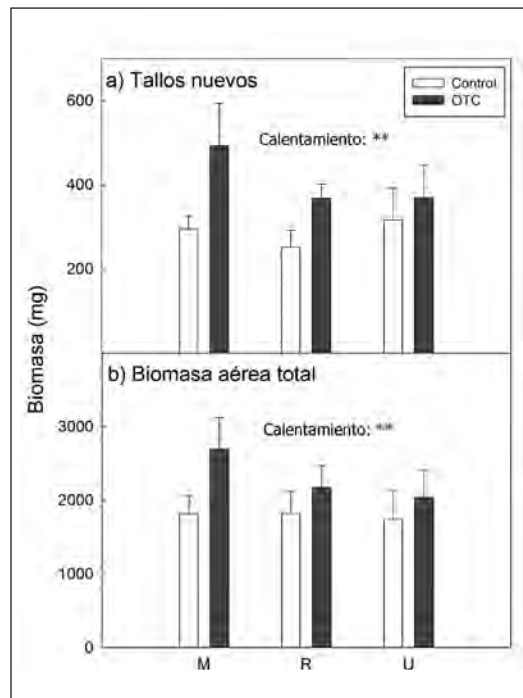


Fig. 11. Biomasa aérea (a, tallos nuevos; b, biomasa aérea total; promedio + 1 SE) de *V. myrtillus* para los tratamientos de calentamiento y coexistencia: M, poblaciones puras; R, conviviendo con *R. ferrugineum*; U, conviviendo con *V. uliginosum*. Diferencias significativas ($P < 0,05$) indicadas con asteriscos (**).

En cuanto al N inorgánico del suelo, las parcelas calentadas presentaron una concentración de nitrato significativamente menor que las parcelas control, mientras que las concentraciones de amonio no difirieron significativamente. Esperábamos encontrar más concentración de N inorgánico en el suelo en las parcelas calentadas, ya que la temperatura favorece los procesos de descomposición y nitrificación. Pero los resultados parecen indicar que el incremento de la temperatura del aire favorece más el uso del nitrato por parte de las plantas en estudio que su liberación. No encontramos diferencias significativas entre situaciones de coexistencia ni en la interacción calentamiento x situación de coexistencia.

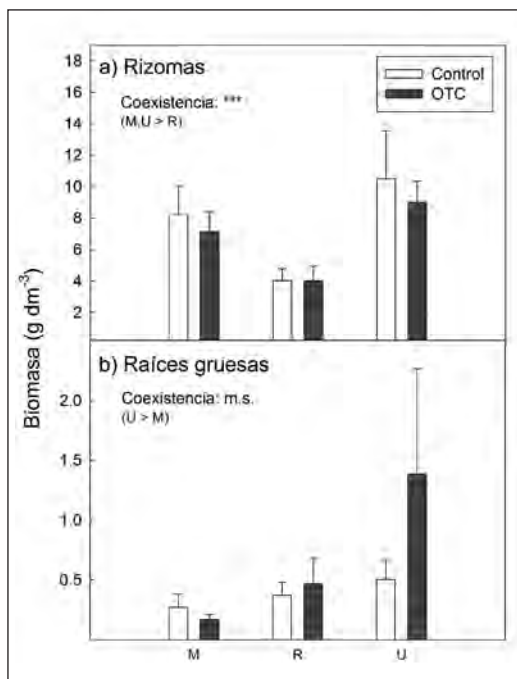


Fig. 12. Biomasa subterránea (a, rizomas; b, raíces gruesas; promedio + 1 SE) para los tratamientos de temperatura y coexistencia (indicados como en la Fig. 10). Diferencias significativas ($P < 0,01$) indicadas con asteriscos (***) y marginalmente significativas ($0,05 \leq P < 0,10$) con m.s.

En un estudio previo en la misma zona y con las mismas especies observamos que la coexistencia

con los otros dos arbustos no tenía efectos significativos en el crecimiento de *V. myrtillus* (ANADON-ROSELL *et al.*, 2016). Ahora confirmamos que un incremento de la temperatura no implica cambios evidentes en la interacción entre estas especies (no encontramos ningún efecto significativo de la interacción calentamiento x situación de coexistencia en ninguno de los parámetros estudiados), al contrario de lo observado en numerosos estudios en los que alteraciones en las condiciones ambientales implicaron importantes cambios en la interacción entre plantas (KLANDERUD & TOTLAND 2005, OLSEN *et al.*, 2016).

CONCLUSIONES

Las especies de subarbustos que se encuentran en el Parque Nacional muestran poco protagonismo en el paisaje subalpino (los matorrales ocupan sólo un 7, 8%) pero a menudo son el inicio de la reforestación espontánea. Ocho especies forman comunidades definidas, algunas de distribución bastante puntual (como *Genista balansae*) y otras bastante extendidas (como *Rhododendron ferrugineum* o *Arctostaphylos uva-ursi*). El protagonismo de cada especie responde al conjunto de sus particularidades ecológicas, como la preferencia por el sustrato, la orientación topográfica o el estado sucesional.

En cuanto a su caracterización biológica y funcional, la mayoría comparten algunos caracteres básicos (porte difuso o postrado, expansión lateral, formación de poblaciones clonales), pero se diferencian por rasgos funcionales más concretos, como la estructura foliar, el potencial expansivo o el tipo de semilla y de diseminación. En la diferenciación adaptativa entre especies, no hay un síndrome claro de especie invasora, más allá de poder distinguir grupos de especies con estrategias más competitivas o más conservativas. Dentro de estos grupos, las ventajas que muestran unas frente a las otras dependen de pequeñas diferencias de magnitud (capacidad de

crecimiento o de formación de nuevas raíces, fenología y funcionalismo foliar), que constituyen combinaciones propias de cada especie. También deben intervenir otros aspectos no analizados específicamente, como la espinescencia o la toxicidad del follaje. Por otro lado, el éxito de estas especies depende del contexto concreto en que se encuentren, relativo a condiciones abióticas y a tipos de vegetación. La caracterización de su hábitat y el análisis de su papel sociológico muestran que las especies más invasivas se encuentran en un amplio espectro ecológico, pero sólo se muestran exitosas en una parte de este espectro.

Los subarbustos tienen importantes efectos a nivel de ecosistema, más allá de competir eficazmente con la vegetación herbácea. De un lado, condicionan el componente fúngico del suelo a través de las asociaciones micorrízicas, y de otro promueven cambios muy sustanciales en variables edáficas clave, como son los contenidos de nitrógeno y fósforo o la resiliencia de la hojarasca. En general, cada especie subarbutiva conlleva comunidades fúngicas y estatus nutricionales diferenciales. Dentro de cada tipo de matorral, también se dan diferencias graduales desde los pastos puros a los matorrales densos, que se asocian a suelos de tipo forestal.

Los subarbustos también condicionan la sucesión secundaria de reforestación, ya que su hojarasca inhibe más o menos la germinación y el desarrollo de las plántulas, mientras que más tarde pueden ejercer facilitación hacia los pinos juveniles. A través de estos efectos, la vegetación

que bordea los bosques en expansión (diferentes subarbustos, prado, bosque inicial) modularía los primeros estadios de colonización forestal.

El principal componente del cambio climático, el incremento de temperatura, provoca un incremento leve pero consolidado en el crecimiento aéreo de *Vaccinium myrtillus*, pero no parece afectar a su crecimiento subterráneo, ni al balance de interacciones que mantiene con otros subarbustos coexistentes.

Así pues, aunque los subarbustos sean sólo moderadamente activos en el entorno limitante de la alta montaña, producen cambios ambientales potencialmente importantes. Las diferencias entre especies, aunque aparentemente sean de orden menor, a medio plazo dan respuestas a escala de comunidad y de paisaje bastante notables y diferenciadas. Al mismo tiempo, los cambios ambientales (climáticos y de usos del suelo) incentivan cambios lentos en su funcionalismo, pero las respuestas son acumulativas y menudo sinérgicas.

AGRADECIMIENTOS

Al Organismo Autónomo Parques Nacionales, por haber financiado este proyecto (634S/2012); al equipo gestor del propio Parque Nacional, por las facilidades logísticas y por el interés hacia nuestra investigación; a varios colegas y alumnos (Albert Ferré, Clara Borrull, Violeta Martínez, Noelia Seguer) por su ayuda en el muestreo o en el laboratorio.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALADOS, C. L.; NUCHE, P.; GARTZIA, M.; SÁIZ, H.; ESCÓS, J.; FILLAT, F.; KÉFI, S. y PUEYO, Y. (2016): Dinámica de la interacción pasto-arbusto y su efecto en la conservación de las comunidades vegetales alpinas del Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido. En: AMENGUAL, J. (ed.): Proyectos de investigación en parques nacionales: 2011-2014. pp. 77-105. Organismo Autónomo Parques Nacionales, Madrid.

- AMEZTEGUI, A.; BROTONS, L. y 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.
- ANADON-ROSELL, A.; NINOT, J. M.; PALACIO, S.; GRAU, O.; NOGUÉS, S.; NAVARRO, E.; SANCHO, M. C. y CARRILLO, E. (2017): Four years of experimental warming do not modify the interaction between subalpine shrub species. *Oecologia*, 183: 1167-1181.
- ANADON-ROSELL, A.; PALACIO, S.; NOGUÉS, S. y NINOT, J. M. (2016): *Vaccinium myrtillus* stands show similar structure and functioning under different scenarios of coexistence at the Pyrenean treeline. *Plant Ecology* 217 (9): 1115-1128.
- ANADON-ROSELL, A.; RIXEN, C.; CHERUBINI, P.; WIPF, S.; HAGEDORN, F. y DAWES, M.A. (2014): Growth and phenology of three dwarf shrub species in a six-year soil warming experiment at the alpine treeline. *PLoS ONE* 9(6): e100577.
- BATLLORI, E.; CAMARERO, J. J.; NINOT, J. M. y 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.
- BERTNESS, M. D. y CALLAWAY, R. (1994): Positive interactions in communities. *Trends Ecol. Evol.* 9: 187-191.
- CARRILLO, E.; CASAS, C.; MARMÍ, J.; BAGARIA, G.; PUENTE, A.; CARRERAS, J. y NINOT, J. M. (2010): Reforestació de l'estatge subalpí per boscos de *Pinus uncinata*: diversitat i estructura. En: VIII Jornades sobre Recerca al Parc Nacional d'Aigüestortes i Estany de Sant Maurici. Pp. 67-76. Generalitat de Catalunya, Lleida.
- CARRILLO, E. y NINOT, J. M. (1992): Flora i vegetació de les valls d'Espot i de Boí. *Arxius de la secció de Ciències de l'Institut d'Estudis Catalans* 99 (1-2). pp. 474 + 350 Institut d'Estudis Catalans, Barcelona.
- COLLINS, M.; KNUTTI, R.; ARBLASTER, J. et al., (2013): Long-term Climate Change: Projections, Commitments and Irreversibility. En: STOCKER, T. F.; QIN, D.; PLATTNER, G.-K.; TIGNOR, M.; ALLEN, S.K.; BOSCHUNG, J.; NAUELS, A.; XIA, Y.; BEX, V. y MIDGLEY, P. M. (eds.): *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.* Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- DE CÁCERES, M. (2012): Ginkgo user's manual. Version 1.4. <http://biodiver.bio.ub.es/veganaweb/resources/manual-ginkgo/manual.pdf>
- DIVERSOS AUTORES (2015): Atlas de la Flora de los Pirineos. <http://atlasflorapyrenaea.org/florapyrenaea/index.jsp>
- DULLINGER, S.; DIRNBÖCK, T.; GREIMLER, J. y GRABHERR, G. (2003): A resampling approach for evaluating effects of pasture abandonment on subalpine plant species Diversity. *J. Veg. Sci.* 14(2): 243-252.
- 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>
- GEOVEG (2015): Cartografia dels hàbitats de Catalunya 1:50.000. Generalitat de Catalunya. <http://www.ub.edu/geoveg/cat/mapes.php#hab>
- GRAU, O.; NINOT, J. M.; CORNELISSEN, J. H. C. y 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.
- HASELWANDTER, K. (2007): Mycorrhiza in the Alpine timberline ecotone: Nutritional implications. En: WIESER, G. y TAUSZ, M. (eds.), *Trees at their upper limit.* pp. 57-66. Springer.
- HENRY, G. H. R. y MOLAU, U. (1997): Tundra plants and climate change: the International Tundra Experiment (ITEX). *Glob. Change Biol.* 3: 1-9.
- ILLA, E.; CARRILLO, E. y NINOT, J. M. (2006): Patterns of plant traits in Pyrenean alpine vegetation. *Flora* 201: 528-546.
- KLANDERUD, K. y TOTLAND, Ø. (2005): The relative importance of neighbours and abiotic environmental conditions for population dynamic parameters of two alpine plant species. *J. Ecol.* 93: 493-501.
- NINOT, J. M.; BATLLORI, E.; CARRERAS, J.; CARRILLO, E. et al., (2011): Reforestació natural en el domini de *Pinus uncinata* del Parque Nacional de Aigüestortes i Estany de Sant Maurici. En: RAMÍREZ, L. y ASENSIO, B. (eds.): *Proyectos de investigación en parques nacionales: 2007-2010.* pp. 139-158. Organismo Autónomo Parques Nacionales, Madrid.
- OLSEN, S. L.; TÖPPER, J. P.; SKARPAAS, O.; VANDVIK, V. y KLANDERUD, K. (2016): From facilitation to competition: temperature-driven shift in dominant plant interactions affects population dynamics in seminatural grasslands. *Glob. Change Biol.* 22: 1915-1926.

- 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.
- R CORE TEAM (2015): R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- ROPARS, P. y BORDREAU, S. (2012): Shrub expansion at the forest-tundra ecotone: spatial heterogeneity linked to local topography. *Environmental Res. Letters* 7: 015501.
- TAULAVUORI, K.; LAINE, K. y TAULAVUORI, E. (2013): Experimental studies on *Vaccinium myrtillus* and *Vaccinium vitis-idaea* in relation to air pollution and global change at northern high latitudes: A review. *Environ. Exp. Bot.* 87: 191-196.