

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

CONCEPCIÓN L. ALADOS¹, PALOMA NUCHE¹, MAITE GARTZIA², HUGO SÁIZ¹,
JUAN ESCÓS³, FEDERICO FILLAT², SONIA KÉFI⁴, YOLANDA PUEYO¹

RESUMEN

El ecotono situado en el límite superior del bosque constituye uno de los ecosistemas más afectados por el cambio global (climático y de uso); en él se localizan los pastos alpinos, muy sensibles al cambio climático, debido al avance altitudinal de las especies leñosas, que altera las comunidades de plantas. El objetivo general de este estudio es analizar el efecto potencial del cambio global en la dinámica de las comunidades vegetales alpinas y desarrollar herramientas de monitorización. Hemos estudiado el avance de la matorralización de los pastos alpinos mediante la comparación de los cambios en coberturas de vegetación con imágenes de satélite y de analizar a lo largo de un gradiente altitudinal, la dinámica de la interacción pasto-arbusto, la diversidad ecológica y funcional de las especies asociadas y los procesos de ensamblaje de las especies.

A partir de imágenes de satélite y análisis espectral hemos desarrollando una metodología para evaluar la dinámica de los pastos. Con dichas metodologías hemos podido detectar los cambios que están ocurriendo en las características fisonómicas y fisiológicas de dichas comunidades. Estos cambios han sido relacionados con los factores antrópicos y biofísicos que han afectado en las últimas décadas a la zona de estudio. Se ha visto cómo los pastos cercanos a comunidades leñosas son matorralizados con alta probabilidad, las zonas que mantienen altas cargas ganaderas se relacionan con la degradación y pérdida de biomasa y verdor de los pastos y el cambio climático puede estar afectando sobre todo en las zonas altas y poco accesibles de las montañas detectando aquí un incremento de la biomasa y verdor.

El análisis de la interacción pasto-arbusto a lo largo de un gradiente climático reveló la importancia de las relaciones de facilitación y competencia entre el erizón (*Echinopartum horridum*) y el boj (*Buxus sempervirens*) y como ésta relación se vio afectada por el clima. Durante los estadios tempranos de desarrollo del boj, éste se ve favorecido bajo la copa de erizón a lo largo del gradiente altitudinal. Cuando el boj se hace adulto, ejerce un efecto negativo sobre el erizón en el que se desarrolló, desplazando al mismo.

¹ Instituto Pirenaico de Ecología (CSIC). Avda. Montañana 1005. P. O. Box 13034. 50059 Zaragoza, España.

² Instituto Pirenaico de Ecología (CSIC). Avda. Nuestra Señora de la Victoria 16. 22700 Jaca, Huesca España.

³ Departamento de Producción Animal y Tecnología de los Alimentos. Universidad Politécnica de Huesca, Zaragoza, E-22071, España.

⁴ Institute for Evolutionary Sciences, CNRS UMR 5554. University of Montpellier II, Bat 22, second Floor, CC 065, 34095 Montpellier Cedex 05, France.

El proceso de reorganización de la vegetación se ha analizado tras la quema prescrita en las localidades de Torla y Tella. Los resultados observados en Torla tras seis años de seguimiento y en Tella tras cuatro años, son un progresivo avance del erizón, y una disminución de la diversidad con el incremento de la cobertura de erizón. Además la vegetación se va estructurando con el tiempo, aumentando la complejidad de las redes de co-ocurrencia, y en particular las relaciones de facilitación entre las especies que componen la comunidad.

Palabras Clave: pastos alpinos, matorralización, cambio climático, análisis espectral, interacciones entre plantas, facilitación, redes de co-ocurrencia, autorganización, *Echinopartum horridum*, *Buxus sempervirens*.

SUMMARY

The ecotone at the upper forest limit is one of the ecosystems most affected by global change (climate and use). The alpine grasslands are located within, are very sensitive to climate change because of the elevational advance of woody species, which alters the plant communities. The overall objective of this study was to assess the potential effects of global change on the dynamics of alpine plant communities and to develop monitoring procedures. We studied the advancement of shrubland encroachment based on vegetation cover change indicated in satellite images, the dynamics of grass-shrub interactions along an elevational gradient, the ecological and functional diversity of associated species, and the assembly processes of the species.

We have developed a procedure for assessing pasture dynamics based on satellite imagery and spectral analysis. Those methods can detect changes in the physiognomic and physiological characteristics of those communities. Those changes have been associated with biophysical and anthropogenic factors that have affected the study area in recent decades. Our research has shown that proximity to woody communities increases the probability that a grassland will be encroached, areas that maintain high livestock stocking rates are associated with the degradation and loss of biomass and greenness, and climate change might have its greatest effect in the highlands and inaccessible mountains, which is reflected by an increase in biomass and greenery.

The analysis of grass-shrub interactions along an elevational gradient revealed the importance of facilitation and competition between erizón (*Echinopartum horridum*) and boxwood (*Buxus sempervirens*), and the effects of weather on these relationships. In the early stages of growth, boxwood benefited from the canopy of erizón throughout the elevational gradient. Once the boxwood reaches adulthood, it has a negative effect on the erizón within which it developed and displaces it.

The study of the reorganization of the grassland vegetation followed prescribed burning in Torla and Tella, Spain. In the six and four years that followed, in Torla and Tella, respectively, was the progressive advance of erizón, and diversity and coverage of erizón were inversely correlated. In addition, in those years, the vegetation is reorganizing, increasing complexity of co-occurrence networks, particularly the facilitative relationships among the species in the community.

Key words: alpine pastures, shrub encroachment, climate change, spectral analysis, plant interactions, facilitation, co-occurrence networks, self-organization, *Echinopartum horridum*, *Buxus sempervirens*.

INTRODUCCIÓN

El ecotono situado en el límite superior del bosque constituye uno de los ecosistemas más afectados por el cambio global (climático y de uso) (CHAPIN III *et al.* 2004; HARSCH *et al.* 2009). En él se localizan los pastos alpinos (en sentido general siguiendo a KÖRNER (1999), muy sensibles al cambio climático, debido al avance altitudinal de las especies leñosas (HALLINGER *et al.* 2010). Los pastos alpinos también se ven muy afectados por los cambios de uso (cambio en la gestión y composición del ganado) (ROSE *et al.* 2013). Estos cambios tienen una fuerte influencia en los servicios ecosistémicos (LAMARQUE *et al.* 2011) los cuales van a afectar a la conservación de la biodiversidad asociada a los pastos (TASSER & TAPPEINER 2002) y a alterar los ciclos biogeoquímicos (HILTBRUNNER *et al.* 2013) e hidrológicos (LÓPEZ-MORENO *et al.* 2006). Además, los pastos alpinos del Pirineo son un recurso económico importante para la zona (FILLAT *et al.* 2008).

La conservación de los pastos alpinos está unida a la actividad ganadera. La transición de pastos a comunidad leñosa se ha observado en la mayoría de las montañas europeas como por ejemplo los Alpes (ZIMMERMANN *et al.* 2010), Pirineos (LASANTA *et al.* 2006; MOTTET *et al.* 2006), en respuesta al abandono de la agricultura y ganadería extensiva y asociados a la industrialización de las ciudades del entorno (ALADOS *et al.* 2014). La importancia del ganado, particularmente caprino y ovino, en el control de la matorralización se ha puesto de manifiesto recientemente (WEHN *et al.* 2011).

Por otra parte el cambio climático puede también afectar directamente a cada especie por separado, e indirectamente a través de las relaciones de interacción entre especies. Por ejemplo, si una especie está adaptada a temperaturas cálidas, un aumento de temperatura podría serle beneficioso, pero, el beneficio a una especie puede hacer que su efecto sobre las demás especies de la comunidad se magnifique, influyendo no sólo en la intensidad sino incluso en el signo de la interacción (facilitadora o competitiva) (CALLAWAY & WALKER 1997; FEY & HERREN 2014; SOLIVERES *et al.* 2015).

La interacción entre el proceso de abandono de tierras y el cambio climático a largo plazo como motores de evolución de los ecosistemas pastorales no es bien conocido (BARRIO *et al.* 2013). El objetivo general de este estudio es analizar el efecto potencial del cambio climático y cambio de uso en la dinámica de las comunidades vegetales alpinas para desarrollar herramientas de monitorización que permitan controlar los efectos negativos del cambio global. En primer lugar hemos estudiado el avance de la matorralización de los pastos alpinos por medio de una metodología que permite identificar los cambios fisiológicos y fisiológicos ocurridos en los pastos entre la décadas de 1980 y 2000, a partir de imágenes de satélite. El análisis espectral de las imágenes de satélite nos permite evaluar la dinámica de la matorralización y los cambios en la biomasa y verdor de los pastos.

Nuestra hipótesis de partida se basa en la reducida habilidad de la vegetación leñosa para invadir pastos por encima de la línea del límite del bosque, que tienen lugar alrededor de los 2100 m (CAMARERO & GUTIÉRREZ 2004), mientras que por debajo de esta línea, el bosque es su vegetación potencial, solo restringida por la activa utilización de estos terrenos por el hombre. Es de esperar que por debajo del límite del bosque, donde se localizan los pastos densos, la colonización por las especies leñosas se vea favorecida por el abandono de esas tierras, mientras que en los pastos alpinos, por encima del límite del bosque, sean las condiciones físicas, como temperatura y topografía las que permitan la colonización de los pastos por vegetación leñosa.

Debido a que las interacciones entre arbustos son el mecanismo principal en el proceso de matorralización, y que el cambio climático podría afectar a la dinámica de las interacciones, comparamos a lo largo de un gradiente altitudinal la dinámica de la interacción pasto-arbusto. El abandono de prácticas agrarias tradicionales en los pastos alpinos del Pirineo está favoreciendo el establecimiento y la expansión de matorrales, principalmente *Echinopartum horridum*, erizón, y *Buxus sempervirens*, boj (KOMAC 2010; KOMAC *et al.* 2011b). Las interacciones entre estas dos espe-

cies (competencia o facilitación) tienen un papel determinante en el proceso de matorralización, que además, también puede verse afectado por un cambio en las condiciones climáticas (THEURILLAT & GUISSAN 2001). Para saber cómo varía la interacción entre erizón-boj con un cambio en las condiciones climáticas se realizó un experimento en tres zonas a lo largo de un gradiente altitudinal donde las condiciones climáticas varían con la altitud. Nuestra hipótesis de partida establece que la intensidad de las interacciones entre el boj y el erizón varía en función de las relaciones climáticas.

Finalmente se analiza la eficacia del fuego y el desbroce sobre la dinámica vegetal, la conservación del suelo y la estructura de la comunidad vegetal a partir de los datos obtenidos de las quemaduras contraladas realizadas por el Equipo de Prevención Integral de Incendios Forestales (Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente) en el entorno del Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido. Habitualmente, la sucesión ecológica (proceso de evolución que se produce de manera natural en un ecosistema) en las comunidades vegetales está mediada por las interacciones bióticas que establecen las diferentes especies entre sí. Por ejemplo, tras una quema el suelo desnudo es colonizado por especies herbáceas dispersadas por el viento que al morir van desarrollando el suelo y permiten el establecimiento de nuevas especies, las cuales modificarán el ambiente y permitirán el establecimiento de otras especies. De este modo, conocer qué especies van cambiando en la sucesión vegetal desde pasto hasta matorral y los mecanismos de interacción implicados en esta dinámica sucesional es determinante para evaluar las estrategias de control de expansión de matorral y conservación de pastos. Además, los arbustos que invaden los pastos, tendrán una respuesta al clima que dependerá de las interacciones bióticas entre plantas en la comunidad vegetal. Con los datos obtenidos se simula por medio de modelos de autómatas celulares la dinámica y expansión de la matorralización, su relación con las condiciones ambientales y el papel de las interacciones entre plantas como reguladoras de la dinámica vegetal.

Este proyecto es una aproximación novedosa para reducir la incertidumbre en cómo los cambios actuales en los pastos, causados por cambios de uso y el calentamiento climático, interactúan en los ecosistemas de montaña, y proporciona una herramienta de coste efectiva para monitorizar las transiciones del ecosistema.

MATERIAL Y MÉTODOS

Zona de estudio

El Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido localizado en 42°36' latitud norte y 0°00' E tiene una extensión de 15.608 ha y 19.679 ha de Zona Periférica de Protección. Su rango altitudinal oscila entre 700 m y los 3.355 m de la cima de Monte Perdido, el pico calcáreo más alto de Europa. La precipitación media anual es de 1688 mm. El valor de las medias de las temperaturas máximas y mínimas es 8.7° y 1.5° (datos climáticos del refugio de Góriz a 2200 m entre los años 1992 y 2012, ambos incluidos). La zona se caracteriza por tener una vegetación autóctona que difiere con la elevación y la topografía. En el fondo de los valles domina bosque de coníferas y caducifolias (*Pinus sylvestris*, *Abies alba*, *Fagus sylvatica*) y diversas especies de quercíneas (*Quercus* sp.). A altitudes superiores, estos bosques son reemplazados por arbustos; principalmente encontramos boj (*Buxus sempervirens*), erizón (*Echinopartum horridum*), y enebros (*Juniperus communis*), seguidos por los pastos en las zonas alpinas. Por debajo de los 2100 m, cota potencial del bosque, los pastos que existen se formaron hace cientos de años por la acción del hombre con el objetivo de crear pastos de verano para el ganado en régimen extensivo (MONTERRAT & FILLAT 1990).

Monitorización de los cambios en los pastos a través de imágenes de satélite: décadas de 1980-2000

Los cambios espacio-temporales en los pastos de montaña se han detectado a través de imágenes de satélite Landsat-5 Thematic Mapper (TM). Las imágenes de la década de 1980 se han comparado con imágenes de la década del 2000. Por un lado

se ha realizado la clasificación supervisada de 5 comunidades vegetales: bosques, matorrales, pasto denso y pasto ralo y cultivos o prados para cada década. Con esta base cartográfica, y mediante matrices de transición, se han detectado los cambios ocurridos en dichas comunidades vegetales entre las dos décadas. Se ha puesto un especial interés en la pérdida de la extensión de los pastos por matorralización (GARTZIA *et al.* 2013; GARTZIA *et al.* 2014).

Por otro lado hemos estudiado los cambios en las características fisonómicas y fisiológicas de los pastos detectados a través de los índices NDVI (*Normalized Difference Vegetation Index*) y NDII (*Normalized Difference Infrared Index*) extraídos de las imágenes Landsat-5 TM para las décadas de 1980 y 2000. Estos índices, relacionados con la biomasa y el verdor de los pastos, nos indican cambios en la estructura del pasto. Cuando hay una bajada del NDVI y NDII, esto nos indica que tenemos una pérdida de la biomasa o verdor de los pastos. Un aumento en estos índices se relaciona con un aumento de biomasa verde (NUMATA *et al.* 2007). Dichos índices se han combinado para crear vectores de cambios para los diferentes pastos del Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido (PÉREZ-CABELLO 2011; GARTZIA *et al.* 2016).

Factores biofísicos y antrópicos que afectan a la calidad de los pastos del Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido

Se han analizado qué factores biofísicos y antrópicos pueden estar relacionados con los cambios en los pastos, tanto en la matorralización como en el cambio de biomasa y verdor de los mismos (GARTZIA *et al.* 2014; GARTZIA *et al.* 2016).

Los factores biofísicos incluyen: factores topográficos derivados del modelo digital de terreno (MDT), como son la elevación, pendiente y orientación; factores geológicos, como la litología diferenciando entre zonas básicas, ácidas y material cuaternario; factores bióticos que incluyen la distancia a las comunidades leñosas; y finalmente factores climáticos como precipitación, temperatura y continentalidad.

Los factores antrópicos incluyen distancias a infraestructuras (carreteras y edificios); cambios en la población y cargas ganaderas de los municipios, en relación al abandono rural y aumento de hozaduras de jabalí en los pastos; factores asociados a la gestión de los pastos: tipo de propietario de la tierra, privadas o de uso público.

Se utilizaron modelos aditivos generalizados (GAM-GAMM) simples y mixtos para identificar los factores que se correlacionaron significativamente con los cambios fisonómicos y fisiológicos en los pastos (GARTZIA *et al.* 2014, GARTZIA *et al.* 2016.). Para seleccionar el modelo óptimo, elegimos el que tuvo el menor valor en el Criterio de Información de Akaike. Sólo los factores que tuvieron baja colinealidad (Pearson $r < 0,7$ (SCHULZ *et al.* 2011)) se incluyeron en los modelos. Todos los análisis se realizaron utilizando el software R (R CORE TEAM 2014).

Interacciones de competencia o facilitación entre dos especies arbustivas colonizadoras de pastos alpinos en el Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido

Se ha llevado a cabo un experimento en el valle del Lomar (zona periférica del Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido) (Figura 1 y 2) para evaluar la interacción entre boj y erizón, dos de las especies más abundantes de arbustos que colonizan los pastos abandonados del Pirineo.

Se seleccionaron varios estadios vitales del boj: plántulas, juveniles y adultos, que interactúan con adultos de erizón. Para simular el efecto del clima en la interacción entre ambas especies, el experimento se realizó a tres altitudes de ladera, que difieren en sus condiciones ambientales (temperatura y humedad del aire, y radiación solar). El experimento consistió en la eliminación de una de las dos especies que coexisten, boj o erizón, y monitorización de la respuesta de la otra (Figura 3). Se utilizó el crecimiento y la supervivencia, así como un índice holístico de estrés, la inestabilidad en el desarrollo (POLAK 2003), como indicadores del tipo de interacción (facilitación/competencia). Se instalaron sensores de temperatura y humedad del aire para monitorizar las condiciones climáticas de las zonas de estudio y bajo la copa de erizón.

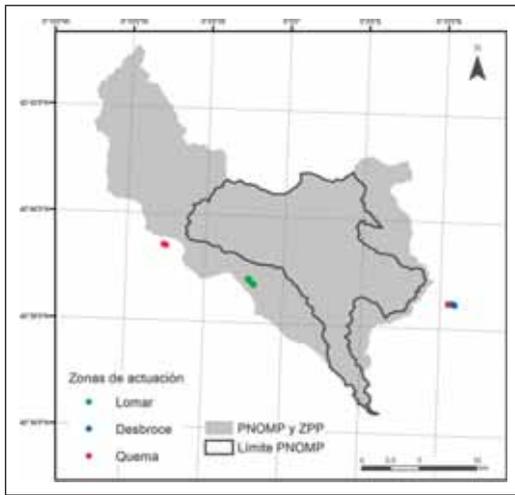


Figura 1. Mapa de localización de la parcela del Lomar y zonas tratadas con quema y desbroce en el entorno del Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido (PNOMP) y zona periférica de protección (ZPP).

Figure 1. Location map of Lomar study area and areas treated with burning and clearing in the surroundings of the National Park Ordesa and Monte Perdido (PNOMP) and peripheral protection area (ZPP).

Además, a los individuos control a los que no se les aplicó el tratamiento (unidad boj-erizón coexistiendo, Figura 3a) se les pudo monitorizar durante dos años que difieren en las condiciones

climáticas: 2010 y 2011. Esto permitió evaluar la respuesta conjunta de ambas especies y pronosticar la dinámica del sistema en un contexto de cambio climático. Además, se realizó un seguimiento del crecimiento anual de adultos de boj desde 2007 hasta 2014 (7 años de crecimiento) lo que nos permitió saber qué características climáticas benefician al boj y, junto con la información de cómo el clima afectó a su interacción con el erizón, pudimos pronosticar la dinámica del sistema en un contexto de cambio climático.

Modelización de la dinámica erizón (*E. horridum*) - boj (*B. sempervirens*)

Hemos desarrollado un modelo espacialmente explícito (autómata celular) en el que se simula la dinámica de la interacción erizón-boj. Estos modelos tienen en cuenta la disposición espacial de los individuos, pues muchos procesos dependen de la disposición espacial de los componentes del sistema. En nuestro caso, el erizón y el boj tienen una influencia mutua cuando están físicamente próximos.

El modelo consiste en una matriz de celdas (250 x 250), donde cada celda representa 1 m² en la realidad. Cada celda puede tener uno de 5 estados posibles: celda ocupada por erizón (E), celda ocu-



Figura 2. Sistema erizón-boj en la zona de estudio en el Lomar (zona periférica del PNOMP). El erizón forma una mancha continua con individuos de boj dispersos.

Figure 2. System erizón-box in the study area in the Lomar (peripheral area PNOMP). The Erizón form a continuous spot with scattered boxwood individuals.

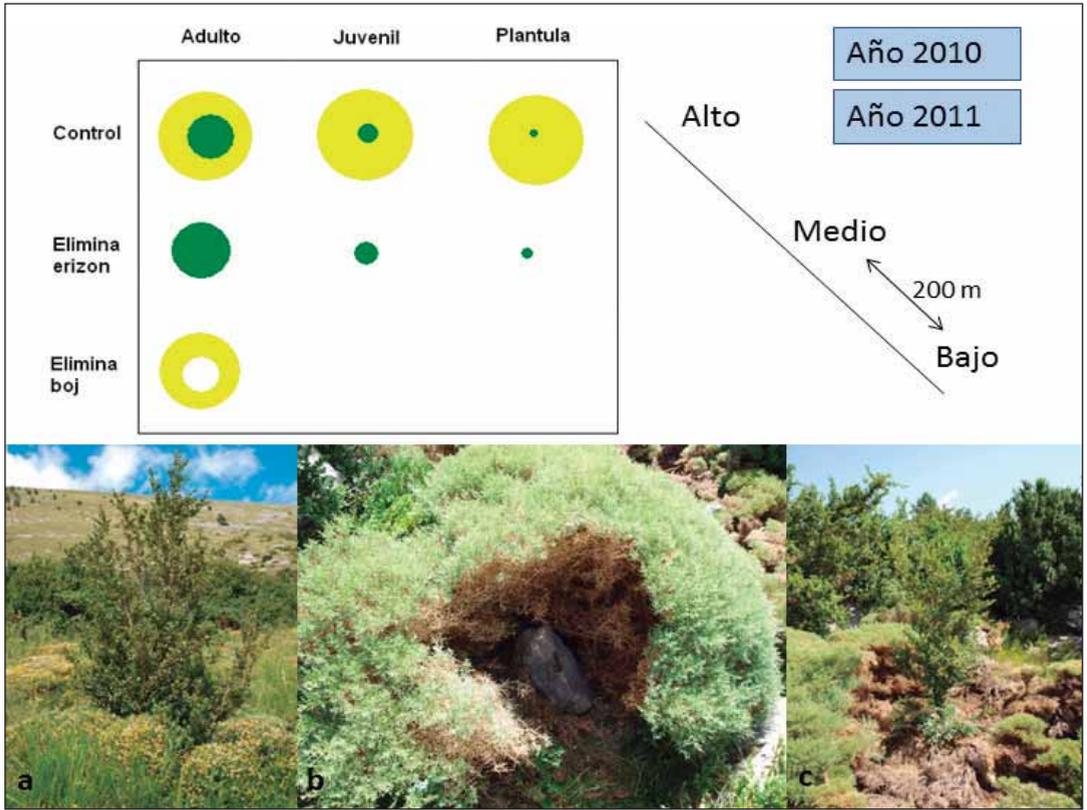
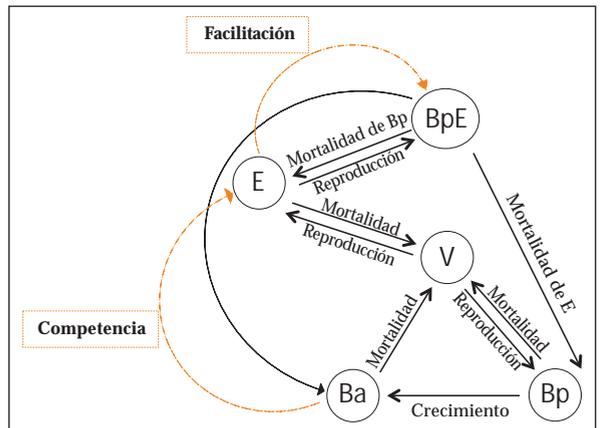


Figura 3. Diseño experimental de la interacción boj-erizón a lo largo de un gradiente climático en dos años sucesivos, 2010 y 2011. **a)** Unidad de erizón-boj coexistiendo, **b)** Unidad de erizón-boj a la que se le ha eliminado el boj. **c)** Unidad de erizón-boj a la que se le ha eliminado el erizón.

Figure 3. Experimental design of erizon-boxwood interaction along a climatic gradient in two successive years, 2010 and 2011. **a)** Unit coexisting erizon-boxwood, **b)** erizon-boxwood unit to which it has been removed boxwood. **c)** Unit erizon-boxwood which has been removed the erizon.

Figura 4. Modelo conceptual del autómatas celular con los estados posibles de las celdas: celda ocupada por erizón (E), celda ocupada por adultos de boj (Ba), celda ocupada por plántulas de boj (Bp), celda ocupada por un erizón que tiene una plántula de boj bajo su copa (BpE), o celdas vacías (V). Las flechas continuas indican las posibilidades de transición de un estado a otro. Las flechas discontinuas muestran las interacciones entre especies que afectan a la dinámica de la matorralización y que han sido tenidas en cuenta en el modelo.

Figure 4. Conceptual model of cellular automata with the possible states of the cells: cell occupied by erizon (E), cell occupied by adults boxwood (Ba), cell occupied by seedling boxwood (Bp), cell occupied by an erizon that has a seedling boxwood under the cup (BpE), or empty cells (V). Solid arrows indicate the possibilities of transition from one state to another. The dashed arrows show the interactions between species that affect the dynamics of shrub encroachment and have been taken into account in the model.



pada por adultos de boj (Ba), celda ocupada por plántulas de boj (Bp), celda ocupada por un erizón que tiene una plántula de boj bajo su copa (BpE), o celdas vacías (V) (Figura 4). Su estado puede cambiar en cada iteración del modelo, en parte, en función de las características de las celdas vecinas (Figura 4). Las transiciones posibles son definidas en función del conocimiento previo del sistema basado en el experimento de campo anteriormente descrito.

Este modelo incluye información demográfica (tasa reproductiva y tasa de supervivencia) obtenida en campo para ambas especies, tipo de reproducción y dispersión, y también incluye el grado de facilitación o competencia entre ambas especies en función del estadio vital del boj (adulto o plántula). Así por ejemplo, la supervivencia de una plántula de boj será mayor si se encuentra en una celda ocupada por erizón, y también, la mortalidad del erizón será mayor si sus celdas vecinas están ocupadas por bojes adultos. Es decir, las interacciones entre especies se incluyen en el modelo mediante las probabilidades de transición de un estado a otro.

Las transiciones más importantes son: 1) La colonización de una celda vacía por erizón, tiene en cuenta la reproducción sexual (número de semillas producidas por individuo) y su reproducción vegetativa. 2) El boj sólo se reproduce por semillas, sin embargo tiene una dispersión muy local, por ello se tiene en cuenta el porcentaje de semillas que se quedan en la proximidad del adulto que las produce, y el porcentaje de semillas que se dispersarían globalmente por toda la matriz. 3) Una plántula de boj puede colonizar una celda vacía, sin embargo su supervivencia será mayor si se establece en una celda ocupada por erizón debido a que se ha implementado el efecto facilitador del erizón a la plántula de boj. 4) La mortalidad de ambas especies se ha calculado como la inversa de su esperanza de vida, lo que se ha estimado mediante métodos dendrocronológicos (número de anillos anuales de los 10 individuos más viejos). 5) La mortalidad del erizón se ve aumentada si las celdas vecinas están ocupadas por bojes adultos.

El efecto del clima en la dinámica del sistema se incluye en el modelo mediante interacciones entre especies, es decir, la intensidad de las interacciones varía en función de las condiciones climáticas. Por ejemplo, si las condiciones climáticas son más adversas para el boj, el efecto facilitador del erizón hacia las plántulas de boj será mayor, si por el contrario, las condiciones climáticas son más benignas para el boj, el efecto de competencia hacia el erizón será mayor.

Respuesta de la comunidad vegetal a los tratamientos de control del erizón por medio de quemas o desbroces

Se han monitorizado varios tratamientos de control de la expansión del erizón en el entorno del Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido. En la localidad de Torla se realizó una quema controlada y un tratamiento de desbroce en Noviembre de 2008, y en Tella la quema se realizó noviembre de 2010 y el desbroce en abril de 2012. En ambas zonas se ha monitorizado anualmente la demografía de erizón, la recuperación de la vegetación tras el tratamiento, las características físico-químicas del suelo, y en Torla también se ha analizado el banco de semillas del suelo (Figura 5).

El estudio de la demografía de erizón permite conocer su capacidad colonizadora. Se cuantifica anualmente la tasa de germinación y tasa de supervivencia de las plántulas de erizón en cuadros 1 x 1 m, con una malla menor de 10 x 10 cm. Específicamente, se han seguido 10 cuadros (réplicas), 1 x 1 m, en cada tratamiento de cada zona, en los que se hacía recuento anual del número de plántulas de erizón germinadas en ese año, y el número de plántulas que sobrevivían y morían del año anterior. Se ha hecho el seguimiento tantos años como ha sido posible diferenciar plántulas individuales; en la localidad de Torla, cuatro años después de la quema era imposible diferenciar las plántulas - pues la cobertura de erizón era aproximadamente del 90%.

La recuperación de la vegetación tras el tratamiento de quema y desbroce se estudia anualmente mediante transectos de puntos de intercepción, donde se anotan cada 10 cm las es-

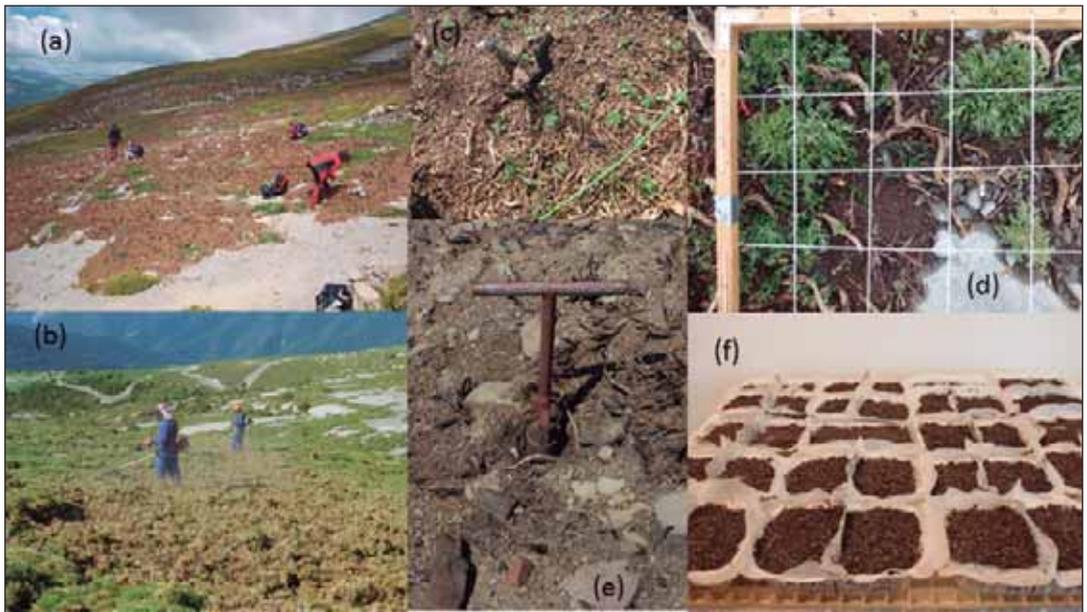


Figura 5. Tratamiento de quema controlada y monitorización de la recuperación de la vegetación mediante transectos (a). Tratamiento de desbroce (b). Plántulas de erizón recién germinadas en zona quemada (c). Cuadros de monitorización de la demografía de erizón en zona quemada (d). Recolección de muestras de suelo (e). Experimento de banco de semillas mediante método de germinación de semillas (f).

Figure 5. Treatment of controlled burning and monitoring revegetation transect (a). Stripping treatment (b). Erizón newly germinated seedlings in burned area (c). Monitoring demographics erizón plots in burned area (d). Collecting soil samples (e). Experiment of seed bank by seed germination method (f).

pecies que contactan con una aguja localizada verticalmente en cada intersección (“point-intercept”) (GOODALL 1952). Este método permite realizar diversos análisis sobre la estructura y composición de la vegetación, conocer la diversidad y la riqueza de especies, así como el patrón de distribución espacial y las características de las redes de asociación espacial planta-planta.

El estudio del banco de semillas del suelo permite saber la capacidad de establecimiento del erizón a partir del mismo; también la presencia de especies de pastos en el banco es un buen indicador de la capacidad del suelo de recuperar el pasto. El método empleado para conocer la identidad de las semillas presentes fue por germinación e identificación de las plántulas (Figura 5). El análisis de muestras de suelo permite conocer el efecto de los tratamientos de quema y desbroce en sus propiedades físico-químicas. La estructura (textura y

porosidad) y la cantidad de nutrientes son buenos indicadores de la calidad de los suelos (MATAIX-SOLERA *et al.* 2011).

Cambios en las propiedades de la red de asociación de especies a lo largo de un gradiente de recuperación tras el fuego

La teoría de redes nos proporciona un método de análisis para estudiar la organización de las interacciones que se establecen entre las diferentes especies presentes en un ecosistema. Aunque normalmente es complejo determinar todas las interacciones presentes en una comunidad, en el caso de las plantas es posible derivarlas a partir del patrón espacial que muestran las especies vegetales entre sí. Analizando la estructura de la red de asociación espacial entre plantas es posible inferir la organización espacial de las especies e identificar las especies o

caracteres que más contribuyen a la estructura de la comunidad. El objetivo es comparar la recuperación de la vegetación tras el fuego. Para ello se analizaron las redes de asociación espacial elaboradas a partir de los transectos de vegetación realizados anualmente en las parcelas experimentales. La vegetación se muestreó en los meses de verano desde 2009 en Torla y 2011 en Tella, realizando 3 transectos de 210 m en cada uno de los sitios más 3 transectos en zona control en cada sitio.

En estas redes se representan las especies de plantas de la comunidad y la asociación espacial que se establece entre cada par de especies: positiva cuando aparecen asociadas en el espacio más de lo que cabría esperar por azar, y negativa cuando aparecen segregadas en el espacio.

Para cada una de las zonas se calcularon diferentes índices de redes: tamaño de la red (Sk , número de especies con al menos 1 asociación espacial significativa), densidad de asociaciones espaciales ($D = L/S$, número de asociaciones espaciales significativas por especie) y balance de asociaciones espaciales ($\text{Ratio} = (L^+ - L^-) / (L^+ + L^-)$, donde L^+ es el número de asociaciones espaciales positivas y L^- el de negativas). Además se calculó la riqueza y diversidad de especies a lo largo del transecto.

RESULTADOS Y DISCUSION

Cambios en los pastos y los factores que influyen en estos cambios

Detección de cambios de las principales coberturas vegetales a escala de paisaje a través de imágenes de satélite entre las décadas de 1980-2000.

A través de la clasificación supervisada de las imágenes de satélite Landsat-5 TM tomadas en la década de 1980 y década de 2000, hemos podido clasificar a escala de paisaje las principales coberturas vegetales para cada periodo: pastos ralos, pastos densos, matorrales, bosques y zonas de cultivo y prados (GARTZIA *et al.* 2014).

En la zona de estudio el gradiente altitudinal de la vegetación es notable entre las grandes formaciones. En las zonas más bajas, fondos de valle y barrancos predominan los bosques de pinares, abetales y hayedos, principalmente (Figura 6 d). En los fondos de valle, donde hace centenares de años se eliminaron los bosques, encontramos los cultivos y prados, en zonas accesibles junto a bordas y pueblos, muchas de ellas abandonadas en las últimas décadas. Con la altitud predominan los matorrales (Figura 6 c) de boj, erizón y enebro, en muchos casos formando un mosaico de matorral. En cotas más altas se localizan los pastos densos supraforestales (Figura 6 b), sobre todo, cuando la pendiente es poco acusada y en zonas de suelos profundos. En las cotas más altas y con pendientes acusadas, la vegetación deja paso a pedregales con pasto ralo y rocas casi desnudas (Figura 6 a).

En el conjunto del Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido y su zona periférica de protección, los pastos ralos de alta montaña en donde se incluyen también los pedregales son los que más abundan, ocupando algo más de un tercio del territorio (Figura 7). Otro tercio escaso ocupan los pastos densos (Figura 7), mientras que el tercer tercio se distribuyen entre el matorral y el bosque (Figura 7). En la década de los 80, un 12% es bosque y 21% matorrales, aumentando a 18% el bosque para la década de 2000 y reduciéndose a 19% el matorral. En las dos décadas casi son inapreciables las zonas de cultivo o prados en la zona estudiada (<1%).

Seriación de la vegetación: matorralización de los pastos y transición hacia el bosque

Como se observa en la Figura 8 los cambios más acusados han ocurrido por debajo de los 2100 m de altitud. Aquí la comunidad menos estable es el matorral, donde alrededor de un 30% se ha convertido en bosque, tanto en el Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido como en su zona periférica. Asimismo pastos densos y ralos, y cultivos o prados se han matorralizado; el 12% del pasto ralo en el Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido, mientras que en la zona periférica este porcentaje se ha doblado. En el caso de los

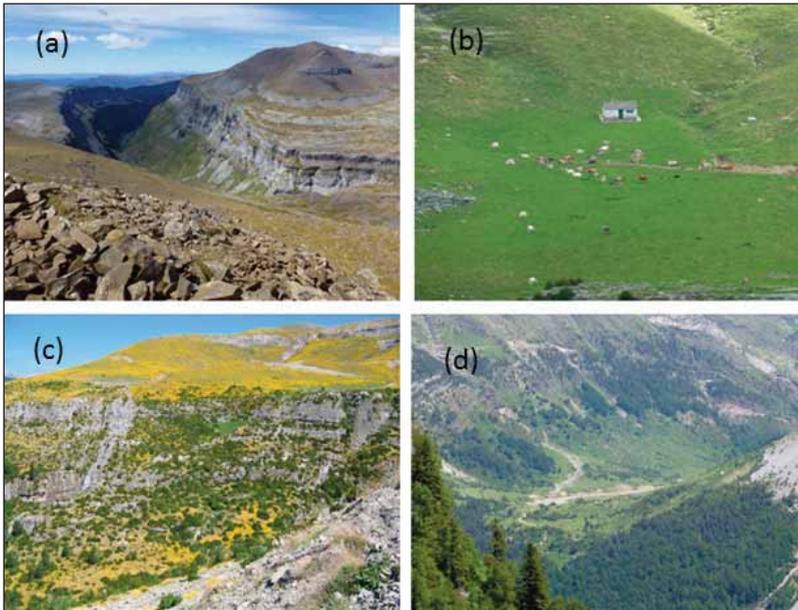


Figura 6. (a) Pasto ralo, vistas de Tobacor y Valle de Ordesa desde Sierra Custodia. (b) Pastos densos de San Vicenda. (c) Matorral de erizón en flor amarillo y bujedo en la subida desde Nerín a Cuello Arenas. (d) Manchas de bosque en Pineta.

Figure 6. (a) Sparse grass, Tobacor and Ordesa Valley views from Sierra Custody. (b) San Vicenda dense grasses. (c) Erizon scrub with yellow flower and Bujedo from Nerín to Cuello Arenas. (d) Forest patches in Pineta.

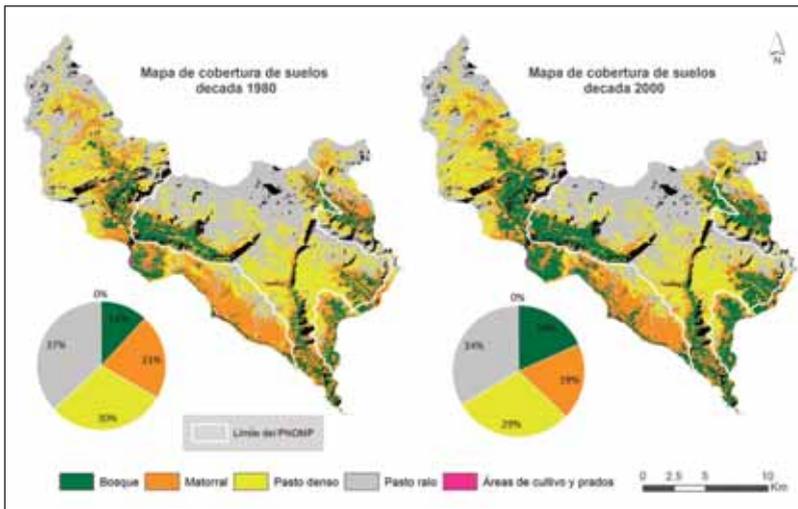


Figura 7. Clasificación supervisada de las imágenes Landsat-5 TM para la década de 1980 y 2000 en el PNOMP y su zona periférica de protección. Para cada década se muestra el porcentaje que ocupa cada cobertura. Las zonas negras, se refieren a zonas que no han sido clasificadas (por ser sombras en las imágenes o por ser coberturas de agua).

Figure 7. Supervised classification of Landsat-5 TM images for the 1980 and 2000 in the PNOMP and its peripheral protection area. For each decade, the percentages occupied by each coverage are shown. Black areas refer to areas that have not been classified (to be shadows in the pictures or because coverage of water).

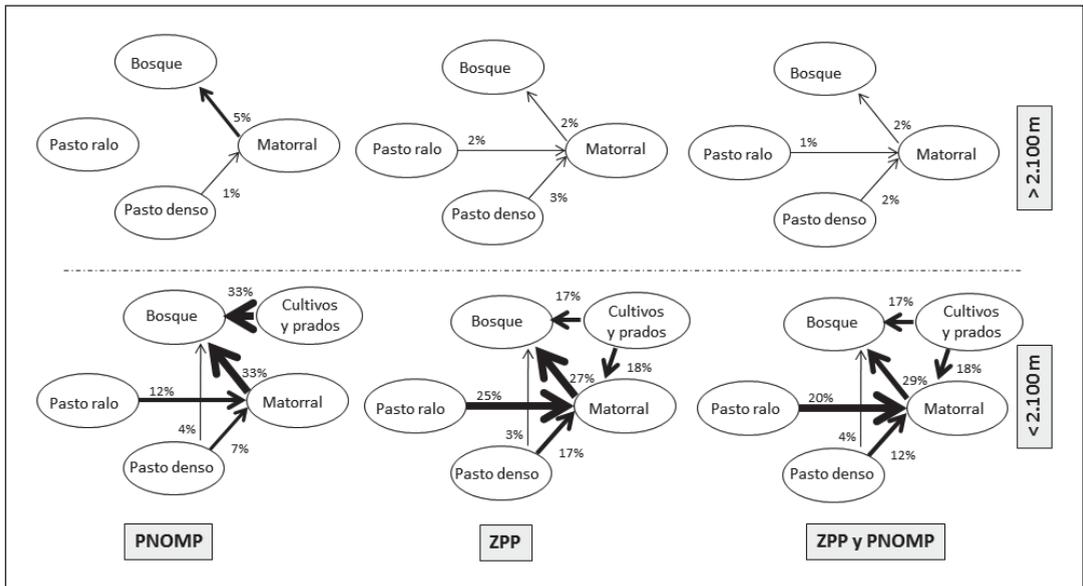


Figura 8. Probabilidad de la seriación de la vegetación en el Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido (PNOMP) y su zona periférica de protección (ZPP) en cotas inferiores a 2100 m y superiores.

Figure 8. Probability of serialization of vegetation in the National Park of Ordesa and Monte Perdido (PNOMP) and its peripheral protection area (ZPP) in less than 2100 m and upper bounds.

pastos densos, también en la zona periférica el porcentaje que se ha convertido en una comunidad leñosa (bosque o matorral) ha sido considerablemente superior a la del parque; 11% en el Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido y 20% en la zona periférica. En su conjunto, más del 35% de los cultivos y prados se han transformado en matorrales y bosques.

Hemos puesto especial atención en la pérdida de los pastos densos y ralos por la matorralización, ya que es un problema generalizado en las montañas de todo el mundo (LASANTA-MARTÍNEZ *et al.* 2005; FERNÁNDEZ-GIMÉNEZ & FILLAT 2012; RATAJCZAK *et al.* 2012; BRANDT *et al.* 2013; GARTZIA *et al.* 2014). Los prados, cultivos y pastos de montaña, por debajo de la línea potencial del bosque, fueron creados por la eliminación de árboles y arbustos, y su persistencia depende en gran medida de las prácticas tradicionales, tales como el pastoreo de ganado y la eliminación de especies leñosas por medio de fuegos o mecánicamente (DIDIER 2001; WEHN *et al.* 2011). En ausencia y reducción

de estas actividades en el Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido y zona periférica, así como zonas más amplias del Pirineo y especialmente por debajo de la zona potencial del bosque, los pastos creados y manejados por la acción humana han experimentado una sucesión ecológica hacia la vegetación arbustiva o arbórea (GARTZIA *et al.* 2014).

Cambios en los índices NDVI/NDII de los pastos densos

Entre la década de 1980 y 2000, sólo un 3% de los pastos han sufrido un descenso de los índices de NDVI/NDII, tanto en el Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido como en la zona periférica; mientras que un 50% en el Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido y 65% en zona periférica de los pastos han incrementado el valor los índices de vegetación (Figura 9). Aunque el porcentaje de descenso sea muy inferior al de aumento, los primeros han ocurrido en zonas localizadas, y muchas veces asociadas a

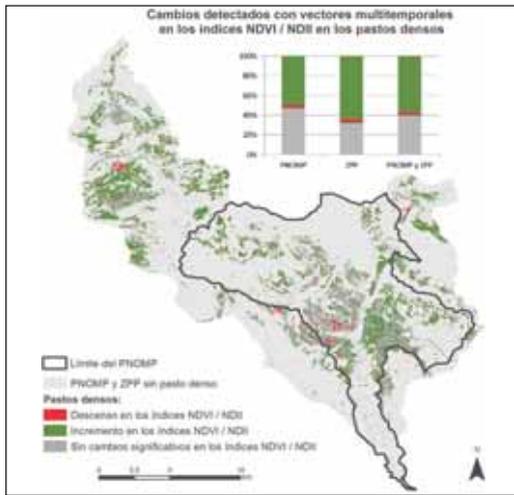


Figura 9. Cambios en las últimas décadas en los índices NDVI/NDII relacionados con la biomasa y verdor de los pastos densos del PNOMP y ZPP.

Figure 9. Changes in recent decades in NDVI/NDII indices related to biomass and greenness of dense grasslands in PNOMP and ZPP.

aquellas zonas más frecuentadas por el ganado vacuno (Figura 10) (GARTZIA *et al.* 2016). Los cambios positivos en los índices son más generalizados y continuos en la zona de estudio, respondiendo a una tendencia en el incremento del verdor y biomasa que se está observando a escala más global (VICENTE-SERRANO *et al.* 2005; GARTZIA *et al.* 2016)

Factores biofísicos y antrópicos en relación a cambios en los pastos

Una combinación de los procesos sociales, económicos y naturales, que operan desde escala local a escala global, ha alterado los entornos de las regiones montañosas (GERARD *et al.* 2010). En este estudio se ha puesto especial interés en detectar los factores biofísicos y antrópicos que han afectado a los pastos; tanto en cuanto a su matorralización, como a los cambios en los índices de vegetación estudiados (Tabla 1).

	AUMENTO EN BIOMASA Y VERDOR DEL PASTO	PÉRDIDA DE PASTO EN SU EXTENSIÓN O BAJADA DE BIOMASA O VERDOR	
Detección del cambio	Incremento en los índices NDVI/NDII	Matorralización	Descenso en los índices NDVI/NDII
Factores biofísicos			
<i>Elevación</i>	En elevaciones altas	En elevaciones bajas	En elevaciones bajas
<i>Pendiente</i>	En pendientes altas	En medias pendientes	En pendientes bajas
<i>Orientación</i>	Caras norte y oeste	Cara oeste	
<i>Litología</i>	Zonas acidas		Zonas básicas
<i>Distancia a leñosas</i>		A corta distancia	
<i>Calentamiento global</i>	Efecto positivo	Efecto positivo	
Factores antrópicos			
<i>Distancia a edificios</i>		A corta distancia	A corta distancia
<i>Distancia a carreteras</i>		A corta distancia	A corta distancia
<i>Despoblación</i>		Alta despoblación	
<i>Propietario de las tierras</i>		Terrenos privados	Terrenos públicos
<i>Carga ganadera</i>	Zonas poco pastadas	Zonas poco pastadas	Muy pastadas
<i>Perturbación de los jabalíes</i>		Si, en zonas de vacuno	

Tabla 1. Factores biofísicos y antrópicos que afectan significativamente a las características fisonómicas y fisiológicas de los pastos de montaña (modificado de Gartzia *et al.* 2014, Gartzia *et al.* 2016)

Table 1. Biophysical and anthropogenic factors that significantly affect the physiognomy and physiological characteristics of mountain grasslands (modified from Gartzia *et al.* 2014, Gartzia *et al.* 2016)



Figura 10. Cuello Arenas: Arriba se indica en rayado rojo zonas donde los índices NDVI y NDII han descendido en las últimas décadas. Abajo se muestran fotografías de esas zonas, muy frecuentadas por el ganado vacuno.

Figure 10. Cuello Arenas views: Top indicated in red striped areas where NDVI and NDII rates have fallen in recent decades. Below photographs of these areas highly frequented by cattle.

Estos cambios los podemos agrupar en dos:

- Cambios en relación con el aumento de la biomasa y el verdor de los pastos y que no suponen una pérdida de su extensión.
- Cambios en relación con la pérdida de la extensión de los pastos, relacionado con la pérdida de biomasa y el verdor del pasto o por la matorralización de los mismos.

En el Pirineo central de Aragón, como en la mayoría de las montañas europeas, la razón principal de la reducción en la extensión de los pastos de montaña en las últimas décadas es la matorralización de los mismos, principalmente debido al abandono rural. La disminución del ganado en régimen extensivo en período de verano y la gestión de los pastos han dado lugar a la sucesión de la vegetación hacia matorral y bosque. Esto ocurre sobre todo en los pastos por debajo de la cota potencial del bosque, en donde los pastos son resultado de la presión ganadera y antrópica. Los

pastos cerca de hábitats leñosos de bajas altitudes, de pendientes intermedias y laderas al oeste son los pastos con más probabilidades de matorralizarse (GARTZIA *et al.* 2014). También los pastos cerca de los edificios y las carreteras transitables, así como en las tierras privadas y municipios despoblados son más propensos a matorralizarse (GARTZIA *et al.* 2014).

Por otro lado también puede haber una disminución de la extensión de los pastos por los cambios en la gestión de los mismos asociados a la carga ganadera (HILKER *et al.* 2014). En las últimas décadas ha habido una reducción de la carga ganadera y esa carga ha pasado de ser carga de ovejas a vacas. Además esta carga se ha centralizado en los pastos con buen acceso en cotas y pendientes bajas de los puertos y pastos de alta productividad. Estas zonas están siendo sobrepastoreadas y se están detectando zonas de degradación (GARTZIA *et al.* 2016). Aquí, la extensión y calidad de dichos pastos con un valor pastoral alto se está perdiendo. Además zonas pastadas por el ganado vacuno parecen ser particularmente atractivas para el jabalí (BUENO *et al.* 2010). Los jabalíes hozan en busca de comida bajo el suelo, lo que provoca extensas alteraciones que reducen la cantidad de los pastos a corta escala temporal (BUENO *et al.* 2009).

El aumento de la biomasa y el verdor de los pastos pueden estar relacionados con el calentamiento climático ya que puede afectar al período vegetativo de los pastos de montaña (ZHAO *et al.* 2014). Este período es de esperar que sea más largo, ya que la nieve se derrite antes en primavera y como consecuencia habrá una mayor producción de biomasa de los pastos (WIPF & RIXEN 2010; GARTZIA *et al.* 2016). Este efecto agravado por la disminución del pastoreo de ganado doméstico en los pastos de altura, especialmente el descenso de las ovejas, puede ser la causa de que en zonas altas se detecten frecuentemente el incremento de la productividad del pasto (GARTZIA *et al.* 2016). El aumento de la biomasa de los pastos y la falta de ganado para pastarlo, trae como consecuencia la pérdida del valor pastoral de dichos pastos, ya que cambia su composición florística, aumentando las especies menos palata-

les como *Nardus stricta*, perdiendo el pasto de esta forma sus propiedades nutricionales (FERNÁNDEZ-GIMÉNEZ & FILLAT 2012).

Interacción boj (*B. sempervirens*) y erizón (*E. horridum*)

Respuesta diferencial de los parámetros demográficos y de estrés bajo diferentes condiciones ambientales

El experimento de eliminación del vecino demostró que el erizón favorece la sucesión secundaria del ecosistema ayudando a la entrada y establecimiento del boj (NUCHE & ALADOS in rev). Específicamente, el erizón aumenta la supervivencia de plántulas de boj bajo su copa (Figura 11a) debido a que el microclima es más benigno pues las oscilaciones térmicas son menores, la humedad es mayor en verano y la radiación solar no penetra (CAVIERES *et al.* 2007; NUCHE & ALADOS in rev). Sin embargo, a medida que el boj se hace adulto impide el crecimiento de erizón y entra en competencia con él (Figura 11b).

El efecto del erizón hacia los juveniles de boj varía con las condiciones climáticas asociadas a la altitud (Figura 12). La zona más alta del gradiente, que es el límite altitudinal actual superior del boj, supone una zona más estresante para éste cuando no está protegido del erizón debido a una combinación de factores abióticos negativos: temperaturas extremadamente bajas de invierno junto con elevada radiación solar. El boj es una especie perenne que mantiene las hojas durante el invierno, las bajas temperaturas ralentizan los procesos fotosintéticos y no puede usar toda la energía recibida del sol, lo que conlleva fallos en los aparatos fotosintéticos y disminución de la fijación de carbono, por tanto, disminución del crecimiento (GARCÍA-PLAZAOLA *et al.* 2000; GARCÍA-PLAZAOLA *et al.* 2008). Por ello los bojes juveniles crecen más cuando coexisten con erizón en la zona alta del gradiente (Figura 12), los juveniles de boj llegan incluso a decrecer cuando no está el erizón a su alrededor. El erizón tiene por tanto un efecto facilitador sobre boj más intenso en zonas altas climáticamente adversas.

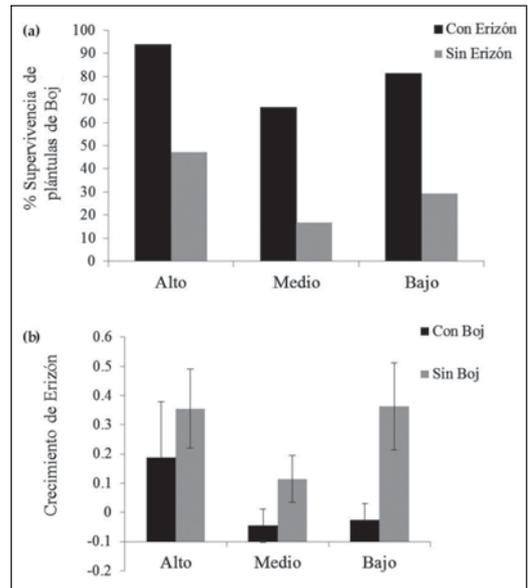


Figura 11. Porcentaje de supervivencia de plántulas de boj bajo la copa de erizón y fuera de la copa (a), y crecimiento de la copa de erizón (cm^2) coexistiendo con boj y cuando el boj ha sido eliminado de su alrededor (b), en cada zona de estudio en un gradiente altitudinal (Alto, Medio, Bajo) en el valle del Lomar (zona periférica del PNOMP). ** $p < 0.01$

Figure 11. Percentage of survival of boxwood seedlings under the ericoid canopy and out of the canopy (a), and ericoid canopy growth (cm^2) coexisting with boxwood and, when the boxwood has been removed from (b). Data are collected at the altitudinal gradient (High, Medium, Low) in Lomar valley (peripheral area PNOMP). ** $P < 0.01$

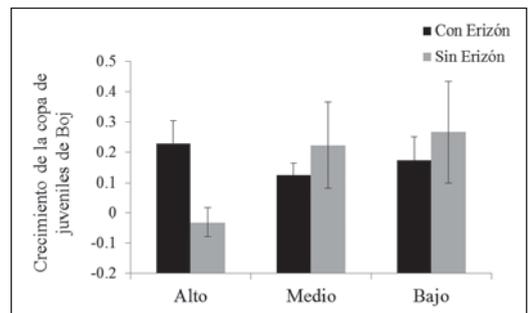


Figura 12. Crecimiento anual de la copa de los juveniles de boj: (tamaño 2011 – tamaño 2010) / tamaño 2010 coexistiendo con erizón (negro) y cuando el erizón ha sido eliminado de su alrededor (blanco), en cada zona de estudio a lo largo de un gradiente altitudinal (Alto, Medio, Bajo) en el valle del Lomar (zona periférica del PNOMP).

Figure 12. Canopy growth of juvenile boxwood: (size 2011 – size 2010) / size 2010 coexisting with ericoid (black) and when the ericoid has been removed (white), along the altitudinal gradient (High, Medium, Low) in the Lomar valley (peripheral area PNOMP).

El efecto competitivo de los boj es más marcado en la zona media y baja del gradiente donde incluso los erizones llegan a decrecer cuando coexisten con el boj (Figura 11b). La zona más baja del gradiente al ser una zona más benigna para el boj le permite ejercer un efecto más competitivo sobre el erizón.

La monitorización del crecimiento anual de individuos de boj adultos del Valle del Lomar (Fanlo) durante 7 años permitió conocer las características climáticas que le benefician. Una primavera cálida favorece su crecimiento (Figura 13b) y un invierno muy frío lo limita (Figura 13a).

En la zona alta del gradiente el tamaño de los adultos de boj se correlaciona positivamente con el tamaño de los erizones con los que coexisten (Figura 14a), lo que indicaría una relación de facilitación entre ambas especies. Este patrón sin embargo no se da en la zona media y baja que al presentar un clima más benigno para el boj no requiere del efecto facilitador del erizón. La cantidad de nutrientes en el suelo fue evaluado como un posible mecanismo de facilitación, sin em-

bargo el efecto no fue significativo lo que demuestra que aunque el erizón sea una leguminosa con nódulos de micorrizas que fijan el nitrógeno no los deja accesibles al boj. Por tanto el efecto facilitador del erizón puede ser debido a que el microclima creado por éste favorezca el crecimiento de los boj es aislándolos del frío del invierno.

La monitorización de individuos de erizón y boj que coexisten, en tres zonas a lo largo de un gradiente altitudinal (Alto, Medio y Bajo), y durante dos años, 2010 y 2011, permitió saber que el clima asociado a la altitud en cada zona determina el grado de interacción de boj y erizón. La inestabilidad en el desarrollo, índice de estrés ambiental (POLAK 2003), muestra que ambas especies tienen un patrón similar a lo largo del gradiente en el año 2010, y el mismo patrón pero inverso en el año 2011 (Figura 15). Esto demuestra que la condición de cada especie depende en parte de las condiciones climáticas debido a la altitud y al año, pero también de la presencia e interacción con la otra especie. El año 2010, fue desfavorable para las plantas pues los periodos más críticos del año fueron extremos, presentó un invierno

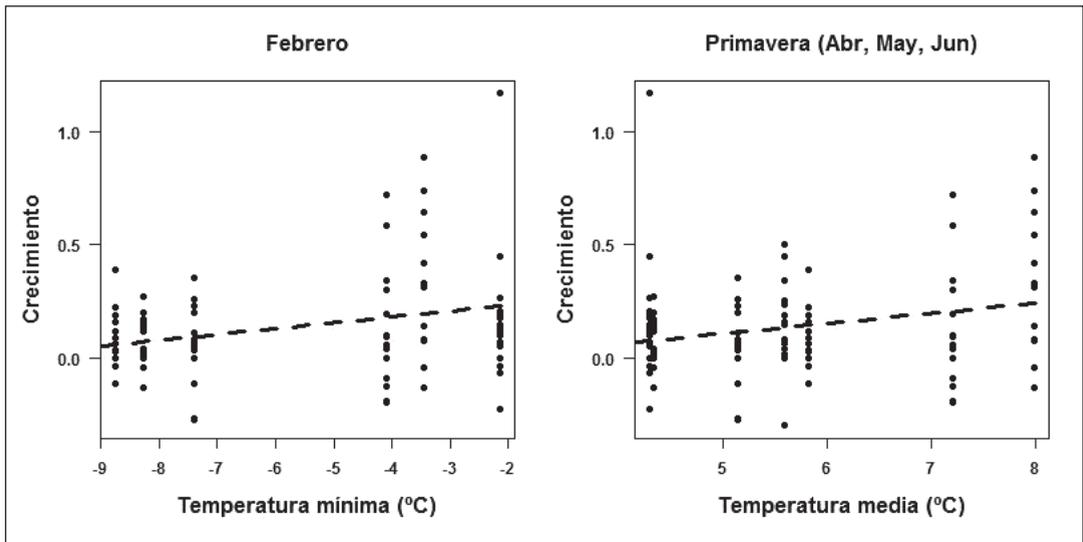
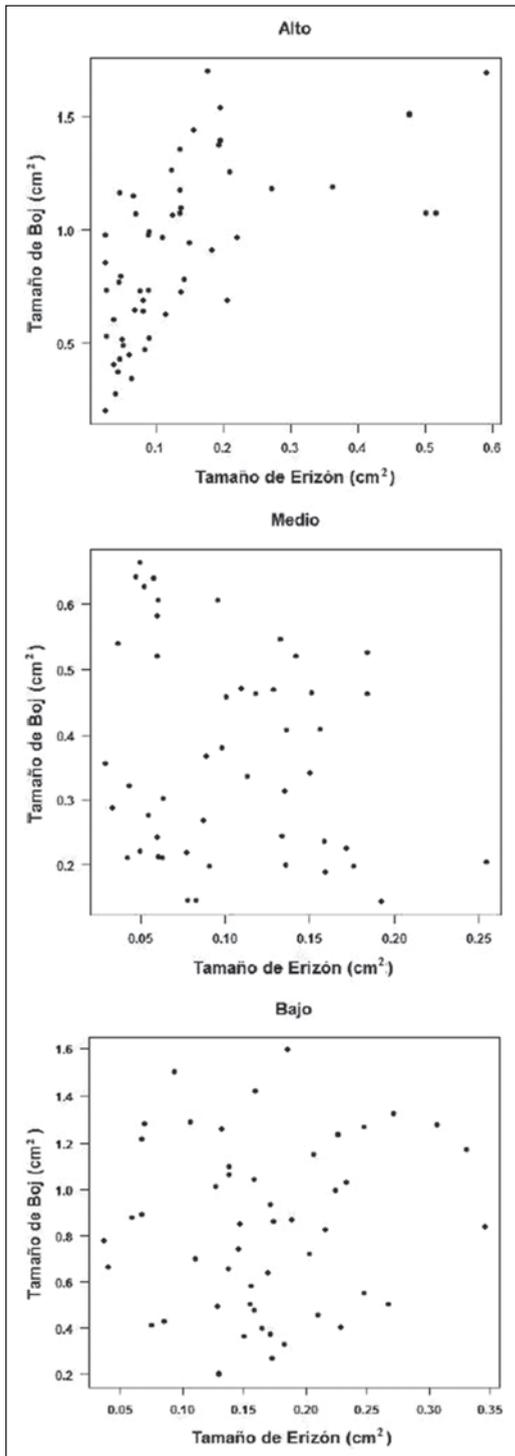


Figura 13. Crecimiento anual de la copa de boj es: (tamaño 2011 - tamaño 2010) / tamaño 2010, monitorizados durante 7 años en relación a la temperatura media de primavera y a la temperatura mínima del mes más frío, Febrero, en el valle del Lomar.

Figure 13. Annual growth of the boxwood canopy: (size 2011 - size 2010) / size 2010 monitored for 7 years in relation to the average spring temperature and the minimum temperature of the coldest month, February, in the Lomar valley.



← **Figura 14.** Tamaño de boj (área de la copa en cm²) en relación a tamaño de erizón de individuos que coexisten en campo, a lo largo de un gradiente altitudinal (Alto, Medio y Bajo).

Figure 14. Boxwood size (crown area in cm²) in relation with erizón size of individuals that coexist in the field, along an altitudinal gradient (High, Medium and Low).

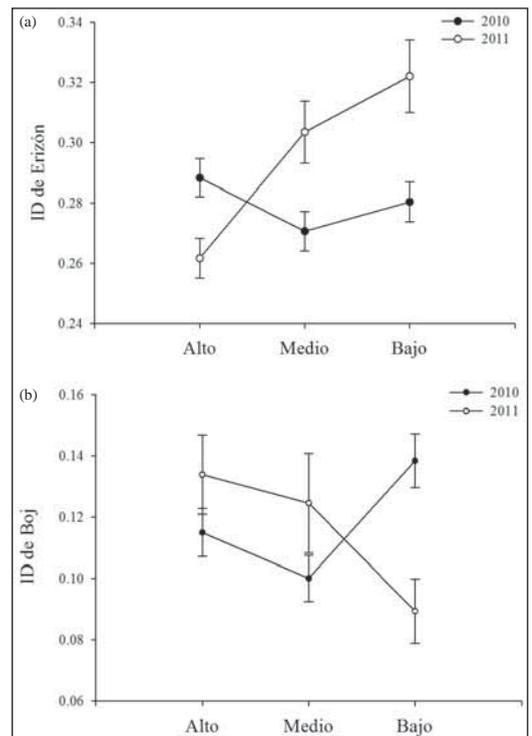


Figura 15. Inestabilidad en el desarrollo (ID) de individuos de erizón y boj que coexisten en campo a lo largo del gradiente altitudinal (Alto, Medio, Bajo) y en los dos años de estudio (2010 y 2011), en el valle del Lomar (zona periférica del PNOMP).

Figure 15. Development instability (ID) of boxwood and erizón coexisting in the field along an altitudinal gradient (High, Medium, Low) and in two years (2010 and 2011), in Lomar valley (PNOMP peripheral area).

más frío y un verano más cálido con respecto a la media para esa zona (estación meteorológica de Refugio de Góriz). El año 2011, sin embargo, fue un año favorable para las plantas pues en los periodos críticos de verano e invierno y en el conjunto del año fue similar a la media de la zona. En el año 2011, ambas especies presentan más inestabilidad en el desarrollo en su límite actual de distribución altitudinal. El erizón es una especie de cierta altitud y la parte baja del gradiente altitudinal puede suponer una zona más estresante, por ello tiene mayor inestabilidad en su desarrollo. Este mayor estrés ambiental para el erizón en la zona baja del gradiente puede ser debido en parte al clima, aunque es posible que haya un efecto negativo de otras especies, como el pino o el boj que a baja altitud son más competitivas. El boj, sin embargo, se distribuye a menor altitud y la zona alta supone su límite superior actual dónde sufre más estrés climático y presenta mayor inestabilidad en el desarrollo. En el límite climático de distribución las plantas no son capaces de adaptarse debido a restricciones fisiológicas y morfológicas y los errores en su desarrollo aumentan. Las condiciones climáticas más extremas y desfavorables de 2010 homogeneizan el patrón de inestabilidad en el desarrollo observado en 2011.

Modelización de la interacción erizón-boj bajo diferentes escenarios de gestión y cambio climático

De los resultados anteriores se deduce que la modelización de la dinámica de sucesión de la vegetación debe incluir tanto las condiciones climáticas como la interacción entre las especies, en particular las dos especies arbustivas dominantes, erizón y boj. Por ello desarrollamos un modelo de autómata celular espacialmente explícito, que simule la variación climática a través de las interacciones entre especies, además de los parámetros demográficos de las especies en cuestión.

En primer lugar se construyó una matriz inicial con una cobertura de erizón cuantificada en campo y una organización espacial en manchas de vegetación (Figura 16a). La cobertura inicial de boj se fijó baja para que éste se auto-organice en

el espacio y se genere una matriz con una estructura espacial similar a la observada en el campo y una cobertura de boj similar a la observada en la zona de estudio (20%) (Figura 16b). Esta *Matriz Real Actual* (Figura 16c) representaría por tanto el sistema en el tiempo presente y desde ésta se han simulado 50 años de evolución del sistema en el futuro (50 iteraciones) (Figura 16d y e).

De los resultados del experimento de eliminación del vecino anterior sabemos que el boj compete con el erizón en las tres zonas del gradiente altitudinal estudiado. Los resultados de la simulación muestran que el boj no conseguiría desplazar totalmente al erizón a corto-medio plazo (50 años) (Figura 16c y d). Aunque no se descarta que puedan entrar otras especies en el ecosistema y afectar a la dinámica del mismo, como por ejemplo el pino. Simulaciones de 50 años tras la invasión por erizón y boj predicen que el erizón se seguirá expandiendo hasta desplazar casi por completo a las especies presentes en el espacio susceptible de ser colonizado (celdas vacías), principalmente especies de pasto. Cuando no se incluyen en el modelo las interacciones entre boj y erizón: la interacción de facilitación del erizón a las plántulas de boj ni tampoco la competencia de los adultos de boj hacia el erizón, se observa como la expansión del boj en el modelo es más lenta que cuando sí se incluyen estas interacciones entre las especies de estudio (Figura 16 f y g). Esto sugiere que las interacciones entre plantas son un mecanismo importante en la dinámica de sucesión de la vegetación y que un cambio en las condiciones climáticas que afecte a la intensidad de la interacción (competencia/facilitación) podría tener un efecto en la velocidad de expansión del boj en el erizón.

Efecto de los tratamientos de gestión del erizón.

Efecto de los tratamientos de gestión del erizón en el suelo

El análisis de muestras de suelo de las zonas de Torla y Tella revelan que la estructura física de éste puede verse afectada por la quema del erizón. En ambas localidades, se observó una disminución de materiales gruesos, como arenas, y un

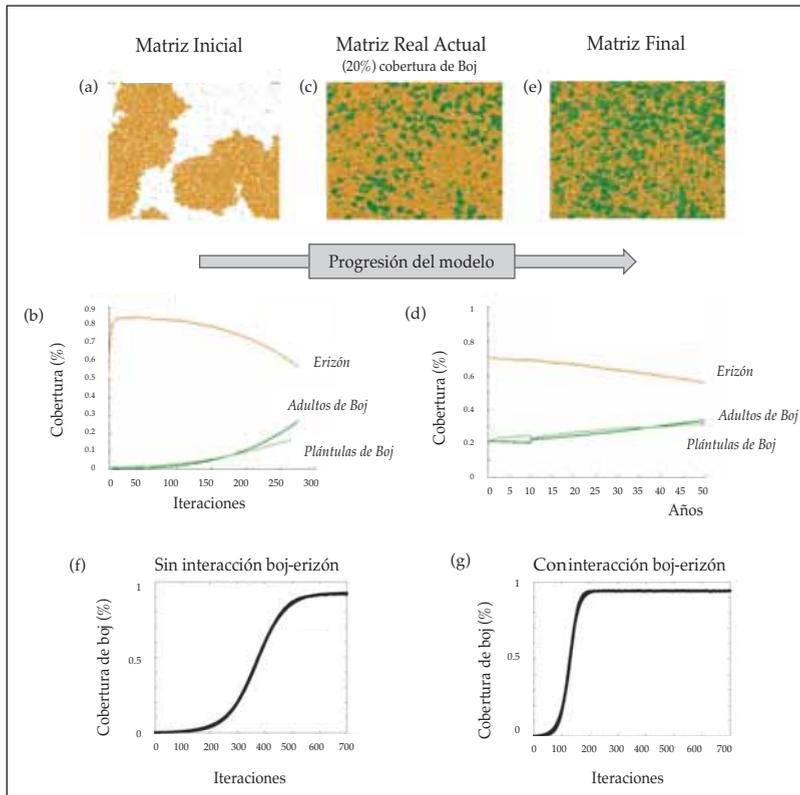


Figura 16. Matrices 250*250 celdas del modelo autómatas celular: (a) Matriz inicial, condiciones de partida del modelo. (b) Cobertura (% de celdas ocupadas por cada estado) de erizón, plántulas de boj y adultos de boj en cada iteración en la progresión desde la matriz a hasta la matriz c. (c) Matriz con 20% de cobertura de boj tras 270 iteraciones. (d) Cobertura (% de celdas ocupadas por cada estado) de erizón, plántulas de boj y adultos de boj en cada iteración en la progresión desde la matriz c hasta la matriz e. (e) Matriz final tras 50 iteraciones. (f) Cobertura de adultos de boj cuando los parámetros de competencia y facilitación son 0 y (g) cuando tienen un valor máximo. Celdas verdes oscuro representan a adultos boj (Ba), celdas verde claro representan plántulas de boj (Bp), celdas naranjas representan al erizón (E) y las celdas blancas representan espacio vacío susceptible de ser colonizado (V).

Figure 16. Cellular automata model with 250 * 250 cells: (a) Initial matrix, model starting conditions. (b) Coverage (% of cells occupied by each state) erizón, seedling boxwood and adults boxwood, at each iteration in the progression from the matrix (a) to the matrix (c). (c) Matrix with 20% coverage of boxwood after 270 iterations. (d) Coverage (% of cells occupied by each state) erizón, seedlings and adult boxwood at each iteration in the progression from the matrix (a) to the matrix and (c). (e) Ultimate matrix after 50 iterations. (f) Coverage of adults boxwood when parameters for plant interactions, competition and facilitation, are set to 0, and (g) when the value is maximum. Dark green cells represent adult boxwood (Ba), light green cells represent seedling boxwood (Bp), orange cells represent erizón (E) and white cells represent empty space capable of being colonized (V).

aumento de materiales finos, como arcillas y limos (Figura 17). El tratamiento de desbroce toma valores intermedios entre la quema y control. Los continuos cambios naturales de humedad y temperatura del suelo determinan su estructura (HORN & SMUCKER 2005). La quema, al modificar drásticamente estas dos variables, puede modificar la estructura física del suelo. Además, la combustión parcial de la materia or-

gánica del suelo tras la quema puede conllevar la desagregación de las partículas del mismo (GIOVANNINI & LUCHESSI 1997; MATAIX-SOLERA *et al.* 2011) haciendo así que sean más abundantes los materiales finos.

Los nutrientes del suelo, como nitrógeno y carbono, y la materia orgánica disminuyen ligeramente en los suelos sometidos a la quema sobre

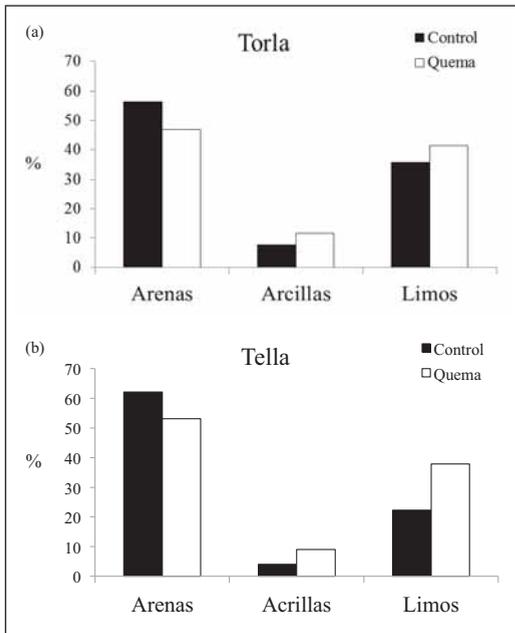


Figura 17. Abundancia (%) de arenas, arcillas y limos presentes en el suelo en zona de erizón (Control), y en zona quemada (Quema) en dos localidades, Torla a) y Tella b).

Figure 17. Abundance (%) of sand, clay and silt in the soil in ericoid area (Control) and burned area (Burn) at two locations, Torla a) and Tella b).

todo a medio-largo plazo (cuatro años después de la quema) (Figura 18). Es posible que este lavado de nutrientes ocurra por medio del agua de escorrentía, por infiltración o incluso por volatilización (GIMENO-GARCÍA *et al.* 2000). La magnitud del efecto de la quema en el suelo puede variar en función de otros factores como la meteorología, el tipo de vegetación y las características propias del suelo, por ello es posible que el efecto de las quemaduras de erizón no sea el mismo en otras localidades. Además, otros estudios han demostrado que esta pérdida de nutrientes y de materia orgánica depende en parte de la intensidad del fuego: fuegos más intensos conllevan mayor pérdida de fertilidad del suelo, y fuegos moderados podrían incluso suponer un aumento de los mismos (GIMENO-GARCÍA *et al.* 2000). Por ello es necesario estudiar el efecto de la quema a largo plazo para la gestión del erizón sin comprometer una pérdida de los recursos que ofrece un suelo en buen estado.

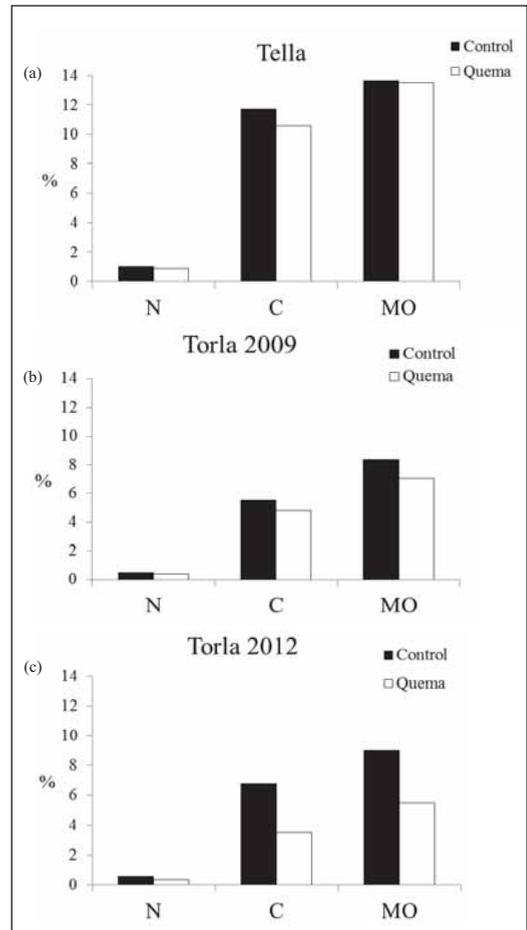


Figura 18. Abundancia (%) de los nutrientes: nitrógeno (N) carbono (C) y materia orgánica (MO), en el suelo en una zona de erizón (Control) y en una zona quemada (Quema) un año después de quemar en las localidades, Torla y Tella.

Figure 18. Abundance (%) of the nutrients nitrogen (N), carbon (C) and organic matter (OM) on the floor in ericoid cover site (Control) and in a burned area (Burn) one year after burning in Torla and Tella study areas.

Banco semillas de la comunidad de erizón y efecto de los tratamientos de gestión

El objetivo de las quemaduras controladas de erizón no es únicamente frenar la expansión del erizón, sino también recuperar las comunidades de pasto. El banco de semillas tiene un papel fundamental en la evolución de la vege-

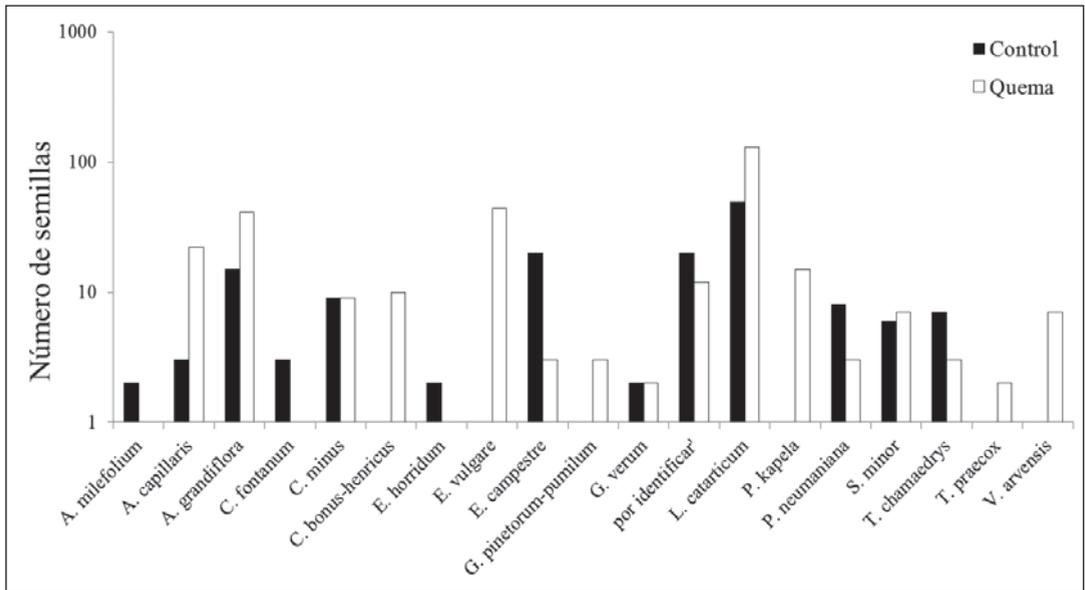


Figura 19. Número de semillas (escala logarítmica) de las especies que forman banco de semillas en la comunidad de erizón y en una zona de erizón que ha sido quemada (Quema), en la localidad de Torla. Especies: *Achillea millefolium*, *Agrostis capillaris*, *Arenaria grandiflora*, *Cerastium fontanum*, *Chaenorhinum minus*, *Chenopodium bonus-henricus*, *Echinopartum horridum*, *Echium vulgare*, *Galium pinetorum-pumilum*, *Galium verum*, *Linum catharticum*, *Paronychia kapela*, *Potentilla neumanniana*, *Sanguisorba minor*, *Teucrium chamaedrys*, *Thymus praecox* y *Veronica arvensis*.

Figure 19. Number of seeds (logarithmic scale) of species forming seed bank in the erizón community and in an area that has been burned (Burns), Torla study site. Species: *Achillea millefolium*, *Agrostis capillaris*, *Arenaria grandiflora*, *Cerastium fontanum*, *Chaenorhinum minus*, *Chenopodium bonus-henricus*, *Echinopartum horridum*, *Echium vulgare*, *Galium pinetorum-pumilum*, *Galium verum*, *Linum catharticum*, *Paronychia kapela*, *Potentilla neumanniana*, *Sanguisorba minor*, *Teucrium chamaedrys*, and *Veronica arvensis*.

tación, especialmente tras perturbaciones de la misma (ROBERTS 1981; NAVARRA 2011). La recuperación de la vegetación de una zona que ha tenido una perturbación tan importante como la quema ha de ser por el establecimiento de plantas cuyas semillas provengan de otras zonas aledañas por dispersión, o por la germinación de semillas presentes en el banco de semillas de la propia zona. Tras la quema, la colonización del espacio vacío por especies del banco de semillas podría llevar a la recuperación de la misma comunidad anterior, incluido el erizón, aunque es posible que hubiera semillas de especies de mayor calidad pastoral presentes en el banco desde antes de que el erizón lo invadiera. Por ello es primordial conocer las posibilidades de recuperación de la vegetación a partir del banco de semillas del suelo y las especies que lo componen.

Se han registrado un total de 30 especies que forman banco de semillas en las comunidades de erizón (Figura 19). En la quema había 24 especies que formaban banco de semillas mientras que en el erizón sin quemar (Control) había solo 17 especies presentes. La quema favorece la formación de un banco de semillas en el suelo más rico en especies. Además la diversidad del banco de semillas de las comunidades de erizón aumentó al aplicar un tratamiento de quema, y también aumentó la diversidad del banco con el tiempo transcurrido tras la quema (Figura 20a) (NAVARRA 2011). En el tratamiento de quema en 2011 la diversidad de semillas es mayor que en 2009 (Figura 20). Esto indica que tras una perturbación como es la quema el suelo está disponible para ser colonizado por semillas que llegan por dispersión y formar un banco de semillas. Por el contrario, la diversidad del banco de semillas en zonas de erizón sin que-

mar no varió significativamente de un año a otro (Figura 20b), indicando que la presencia de erizón impide la entrada y enterramiento de semillas de otras especies en el suelo. Entre las especies que forman el banco de semillas hay especies típicas de pastos bien conservados, como *Galium verum*, *Thymus praecox* o *Plantago lanceolata* y también especies pioneras como *Echium vulgare*. Que se establezcan definitivamente estas especies herbáceas va a depender de la capacidad germinativa y de supervivencia de las plántulas de erizón.

Seguimiento demográfico de erizón (*E. horridum*)

Los resultados del seguimiento anual de la demografía de erizón muestran que en la localidad de Torla el número de plántulas que germinan en la

zona quemada disminuye con el tiempo. Esto se explica porque el banco de semillas transitorio que forma el erizón se va agotando progresivamente. En la zona control no existen grandes diferencias entre años, siendo la media de plántulas que germinan anualmente bajo erizones adultos de alrededor de una plántula por m² (Figura 21). En la zona de Tella el número total de semillas germinadas después de la quema es similar al de la zona de Torla, sin embargo el patrón temporal es ligeramente diferente. En Tella el número de plántulas germinadas es máximo a los tres años de la quema, y posteriormente decae como ocurre en Torla (Figura 21). Estas diferencias pueden explicarse porque la localidad de Torla tiene más pendiente (30°) que la de Tella (15°) y es posible que se haya producido un lavado de suelo por escorrentía que arrastre a parte de las semillas que están en los cen-

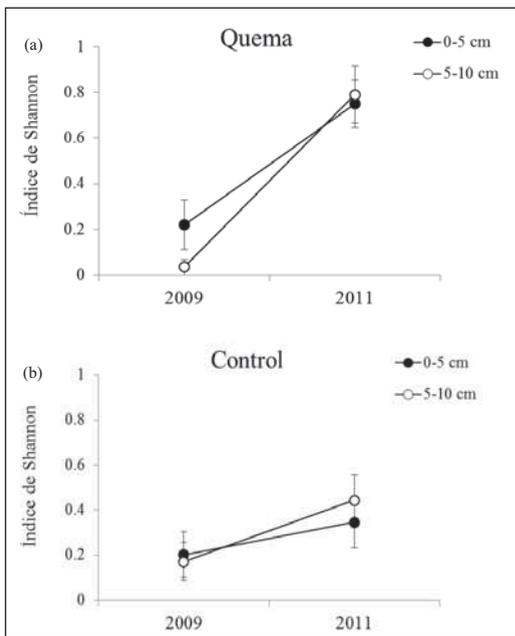


Figura 20. Diversidad del banco de semillas (Índice de Shannon) en zona quemada **a)** y control **b)** a dos profundidades: 0-5 cm, banco de semillas temporal, y 5-10 cm, banco permanente, en 2009, año tras la quema, y en 2011, tres años después de la quema, en la zona de estudio de Torla.

Figure 20. Seed bank diversity (Shannon index) in burned area **a)** and control **b)** at two depths: 0-5 cm, temporary seed bank, and 5-10 cm, permanent bank in 2009, after burning, and in 2011, three years after the fire, in Torla study site.

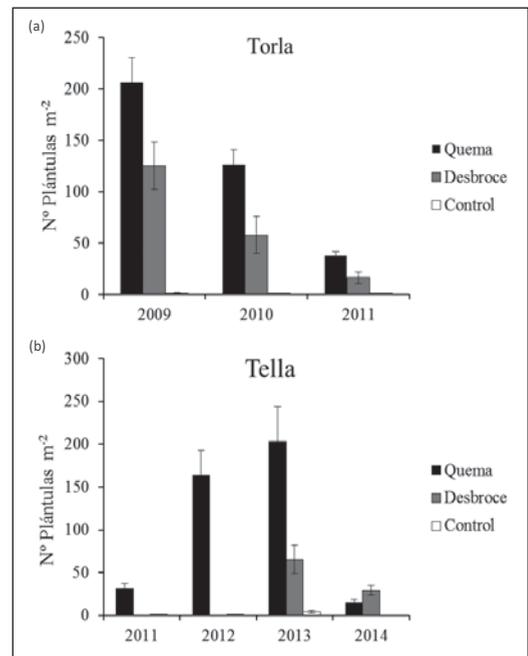


Figura 21. Número de plántulas de erizón que germinan cada año por m² en zona quemada, desbrozada y control de las parcelas tratadas de Torla **(a)** y de Tella **(b)**. No hay datos de desbroce en Tella en 2011 y 2012.

Figure 21. Number of erizón seedlings that germinate annually each year in the burned, cleared and control areas of Torla **(a)** and Tella **(b)**. No clearing treatment were available in Tella in 2011 and 2012.

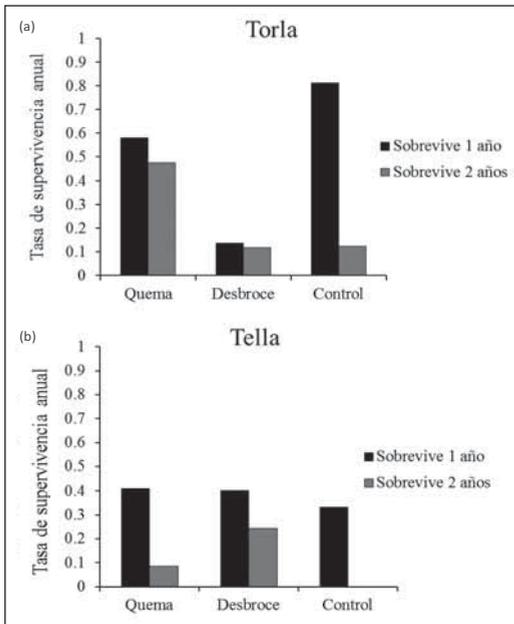


Figura 22. Porcentaje de supervivencia anual y bianual de plántulas de erizón en zona de quema, desbroce y control, en la localidad de Torla (a) y de Tella (b). No hay datos de supervivencia bianual en zona control en Tella.

Figure 22. Percentage of annual and biannual seedling survival of erizón in burned, cleared and control zones of Torla (a) and Tella (b). No biannual survival data for control in Tella area.

tímetros más superficiales del suelo en Torla. La zona quemada favorece la germinación de las semillas de erizón como se puede apreciar al compararla con la zona desbrozada y la zona control.

Si analizamos la supervivencia anual y bianual de las plántulas de erizón observamos que en ambas zonas, la supervivencia del segundo año disminuye, no obstante se mantienen tasas importantes de supervivencia tras dos años (Figura 22).

Recuperación de la estructura de la comunidad de erizón tras una quema controlada

El análisis de los cambios en la estructura y composición de la vegetación tras la quema se realizó en las dos zonas experimentales. En Torla se ha seguido anualmente desde el año 2009, mientras que en Tella el estudio se inicia en 2011. Los resultados muestran que tras la quema controlada, tanto Torla como Tella la cobertura de la vegetación y del erizón en particular se recupera rápidamente (Figura 23)

La expansión del erizón produce una pérdida de diversidad y de riqueza de especies, que se recupera tras la quema para, posteriormente volver a

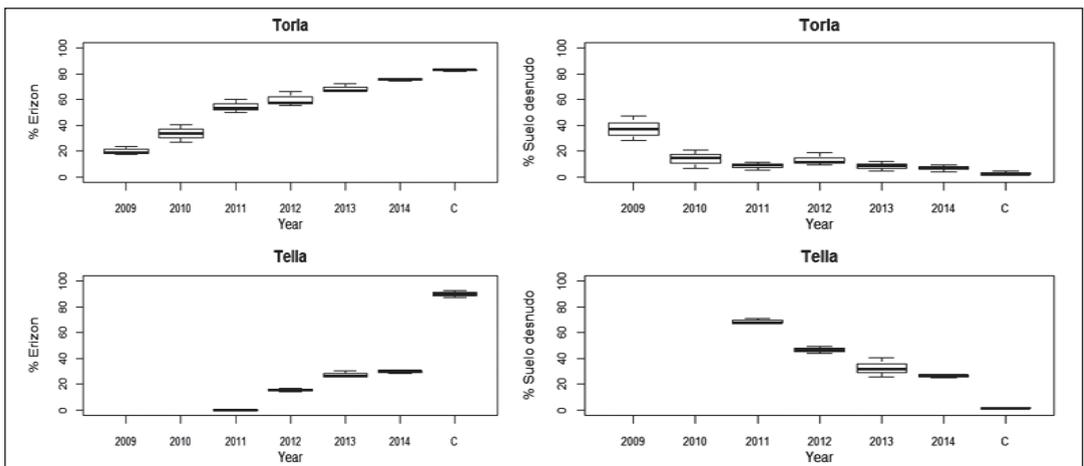


Figura 23. Evolución de la cobertura de erizón y suelo desnudo en la zona quemada de Torla. Los cálculos se realizan a partir del porcentaje de puntos de muestreo donde se registró erizón o suelo desnudo.

Figure 23. Evolution of the erizón coverage and bare soil in the burned area of Torla. Calculations are made based on the percentage of sampling points where erizón or bare soil were registered.

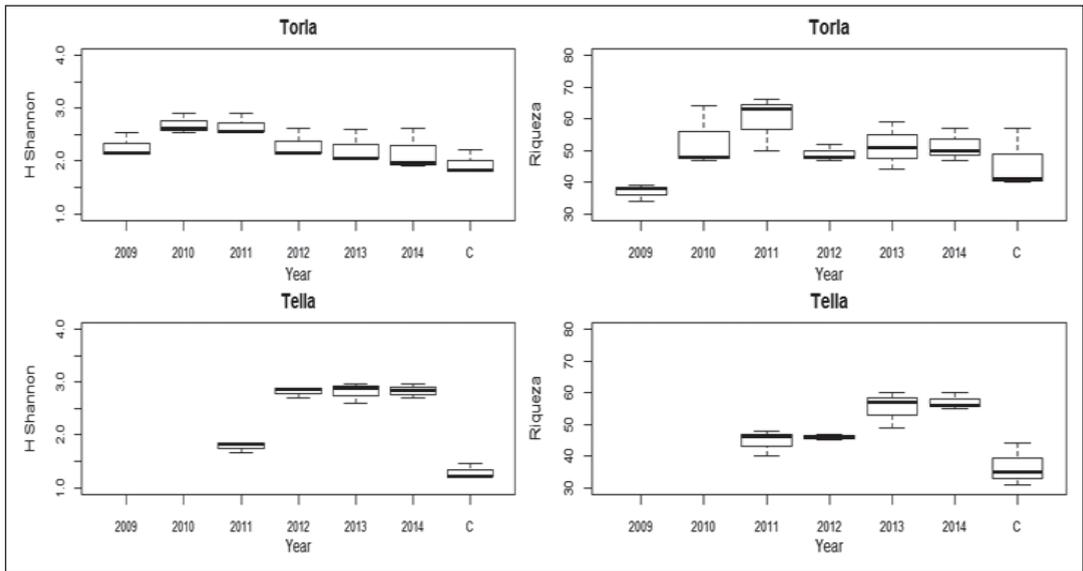


Figura 24. Evolución de la diversidad y riqueza de especies en la zona quemada de Torla. La diversidad se calculó mediante el índice H' de diversidad de Shannon-Wiener.

Figure 24. Evolution of the diversity and richness of species in the burned area of Torla. Diversity is calculated by the H' diversity index of Shannon-Wiener.

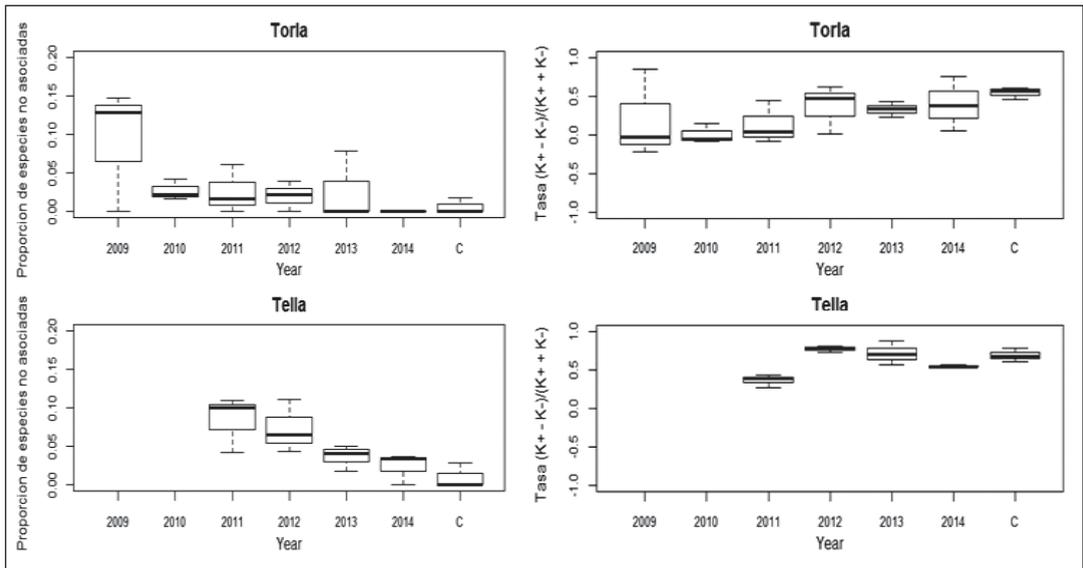


Figura 25. Evolución de la importancia relativa de las asociaciones positivas y negativas en la comunidad quemada de Torla y Tella.

Figure 25. Evolution of the relative importance of the positive and negative associations in the community burned of Torla and Tella.

perderse como lo revela la Figura 24. Los dos primeros años tras la quema la comunidad aumenta su diversidad (Figura 24) debido a la rápida colonización del suelo desnudo, junto con la germinación del banco de semillas presente en la zona quemada. El erizón fue aumentando anualmente su cobertura y a partir del tercer año comenzó a recuperar su dominancia dando lugar a la pérdida de diversidad de la comunidad vegetal (Figura 24).

En la Figura 25 se representa la evolución de la proporción de especies que no presentan asociación espacial después de la quema. Valores altos reflejan una comunidad donde las especies se distribuyen de manera aleatoria. Después de la quema, la comunidad sube su valor, lo que indica una aleatorización de la comunidad. Esto se debe a que las primeras especies en llegar a la comunidad se distribuyen de forma aleatoria. Esta tendencia disminuye rápidamente en Torla, y gradualmente en Tella, revelando la capacidad de la comunidad para reorganizarse tras la quema.

Diferentes estudios han mostrado el papel de las interacciones positivas en aumentar la riqueza de las comunidades (GROSS 2008). En general, la facilitación entre especies se ha estudiado asociada a condiciones áridas, donde las especies se pueden beneficiar de la sombra y humedad recogida por plantas nodrizas, frecuentemente de mayor envergadura que las facilitadas (PUGNAIRE *et al.* 1996; PUGNAIRE & LUQUE 2001). En sistemas alpinos las relaciones de facilitación juegan también un papel muy importante en el mantenimiento de la diversidad de estos ecosistemas (CAVIERES *et al.* 2014). En este estudio observamos el incremento de las asociaciones positivas con el tiempo tras la quema. Valores mayores de 0 indican mayor importancia de las asociaciones positivas, mientras que valores inferiores a 0 indican mayor importancia de asociaciones negativas. La figura 25 muestra la tendencia de la comunidad a incrementar el número de asociaciones positivas con el tiempo tras la quema, tanto en Torla como en Tella. Esto apoya el papel que la facilitación tiene en la estructuración de las comunidades (CALLAWAY 2007), siendo esta la forma más efectiva de conservar los hábitats naturales (PUEYO *et al.* 2009).

La quema de erizón como método de control de la matorralización tendría poca utilidad por sí misma y tendría que acompañarse por otras prácticas de gestión ya que en dos años el erizón recuperaría su dominancia en la comunidad. Resultados previos obtenidos indican que el pastoreo puede ser un buen complemento a las quemas para controlar al erizón, dado que las zonas con mayor presión ganadera controlan mejor la expansión del erizón (KOMAC *et al.* 2011a).

CONCLUSIONES

La matorralización de los pastos en el Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido y su zona de influencia, en los últimos 20 años, es particularmente relevante por debajo del límite del bosque, donde los factores antrópicos son determinantes. Por encima del límite del bosque, los factores físicos son más importantes en la matorralización de esos pastos ralos. En todos los casos, la distancia a los hábitats leñosos es la variable que tiene una mayor importancia, debido a que proporciona las semillas necesarias para la colonización de los árboles o matorrales. El aumento en la biomasa y verdor de los pastos en los últimos 20 años se distribuye ampliamente por todo el territorio, probablemente condicionada por la subida de las temperaturas, mientras que la pérdida de verdor y biomasa está localizada en manchas concretas y asociadas a factores antrópicos como las estaciones de esquí o proximidad a infraestructuras. El cambio en la carga ganadera tiene un doble efecto, por una parte el descenso en la carga ganadera favorece el incremento del verdor y biomasa de los pastos, mientras que por otro lado, una carga ganadera elevada, y en particular la baja movilidad del ganado, dan lugar a una importante reducción en el verdor y biomasa de los pastos.

La invasión de los pastos por el matorral de erizón y boj viene condicionada por las relaciones de facilitación /competencia entre estas dos especies, las cuales cambian según las condiciones ambientales y la ontogenia de las especies involucradas. Al principio del desarrollo, el erizón favorece la germinación del boj debajo de su copa,

protegiéndolo de las inclemencias del clima. Conforme el boj crece, este llega a interferir con el desarrollo del erizón, hasta eliminarlo. El calentamiento climático acelera el proceso sucesional de la colonización de plantas leñosas. El pastoreo puede reducir la velocidad de expansión, pero no llega a eliminarlo del todo sin la ayuda de quemaduras y/o desbroces controlados.

El efecto de la quema y el desbroce en el control de la matorralización es reducido. Después de seis años de la quema, la zona está completamente cubierta de nuevo por erizón. La estruc-

tura y diversidad de la comunidad se recupera a los estados iniciales antes de la quema. La recuperación de los pastos requiere la acción combinada de ganado y desbroce o quema, pero siguiendo un diseño no aleatorio, sino planificando la apertura de corredores entre pastos, la proximidad a bancos de semillas, y eligiendo adecuadamente el periodo más óptimo para frenar la germinación de plántulas de erizón. Sólo bajo la integración de la acción conjunta de ganaderos, científicos y gestores puede ser posible la recuperación de los pastos perdidos durante los años de abandono de las zonas de montaña.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALADOS, C. L., ERREA, P., GARTZIA, M., SAIZ, H. & ESCÓS, J. 2014. Positive and Negative Feedbacks and Free-Scale Pattern Distribution in Rural-Population Dynamics. *Plos One*, 9: e114561
- BARRIO, I. C., BUENO, C. G., NAGY, L., PALACIO, S., GRAU, O., MUNILLA, I., GARCÍA, M. B., GARCÍA-CERVIGÓN, A. I., GARTZÍA, M., GAZOL, A., LARA-ROMERO, C., ANADON-ROSELL, A., NINOT, J. M., CHOCARRO, C., ALADOS, C. L., FILLAT, F. & ZAMORA, R. 2013. Alpine Ecology in the Iberian Peninsula: What Do We Know, and What Do We Need to Learn? *Mountain Research and Development*, 33: 437-442.
- BRANDT, J. S., HAYNES, M. A., KUEMMERLE, T., WALLER, D. M. & RADELOFF, V. C. 2013. Regime Shift on the Roof of the World: Alpine Meadows Converting to Shrublands in the Southern Himalayas. *Biological Conservation*, 158: 116-127.
- BUENO, C. G., ALADOS, C. L., GÓMEZ-GARCÍA, D., BARRIO, I. C. & GARCÍA-GONZÁLEZ, R. 2009. Understanding the Main Factors in the Extent and Distribution of Wild Boar Rooting on Alpine Grasslands. *Journal of Zoology*, 279: 195-202.
- BUENO, C. G., BARRIO, I. C., GARCÍA-GONZÁLEZ, R., ALADOS, C. L. & GÓMEZ-GARCÍA, D. 2010. Does Wild Boar Rooting Affect Livestock Grazing Areas in Alpine Grasslands? *European Journal of Wildlife Research*, 56: 765-770.
- CALLAWAY, R. M. 2007. *Positive Interactions and Interdependence in Plant Communities*. Berlin: Springer.
- CALLAWAY, R. M. & WALKER, L. R. 1997. Competition and Facilitation: A Synthetic Approach to Interactions in Plant Communities. *Ecology*, 78: 1958-1965.
- CAMARERO, J. J. & GUTIÉRREZ, E. 2004. Pace and Pattern of Recent Treeline Dynamics: Response of Ecotones to Climatic Variability in the Spanish Pyrenees. *Climatic Change*, 63: 181-200.
- CAVIERES, L. A., BADANO, E. I., SIERRA-ALMEIDA, A. & MOLINA-MONTENEGRO, M. A. 2007. Microclimatic Modifications of Cushion Plants and Their Consequences for Seedling Survival of Native and Non-Native Herbaceous Species in the High Andes of Central Chile. *Arctic Antarctic and Alpine Research*, 39: 229-236.
- CAVIERES, L. A., BROOKER, R. W., BUTTERFIELD, B. J., COOK, B. J., KIKVIDZE, Z., LORTIE, C. J., MICHALET, R., PUGNAIRE, F. I., SCHÖB, C., XIAO, S., ANTHELME, F., BJÖRK, R. G., DICKINSON, K. J. M., CRANSTON, B. H., GAVILÁN, R., GUTIÉRREZ-GIRÓN, A., KANKA, R., MAALOUF, J.-P., MARK, A. F., NOROOZI, J., PARAJULI, R., PHOENIX, G. K., REID, A. M., RIDENOUR, W. M., RIXEN, C., WIPF, S., ZHAO, L., ESCUDERO, A., ZAITCHIK, B. F., LINGUA, E., ASCHEHOUG, E. T. & CALLAWAY, R. M. 2014. Facilitative Plant Interactions and Climate Simultaneously Drive Alpine Plant Diversity. *Ecology Letters*, 17: 193-202.

- CHAPIN III, F. S., CALLAGHAN, T. V., BERGERON, Y., FUKUDA, M., JOHNSTONE, J. F., JUDAY, G. & ZIMOV, S. A. 2004. Global Change and the Boreal Forest: Thresholds, Shifting States or Gradual Change? *Ambio*, 33: 361-365.
- DIDIER, L. 2001. Invasion Patterns of European Larch and Swiss Stone Pine in Subalpine Pastures in the French Alps. *Forest Ecology and Management*, 145: 67-77.
- FERNÁNDEZ-GIMÉNEZ, M. & FILLAT, F. 2012. Pyrenean Pastoralists' Ecological Knowledge: Documentation and Application to Natural Resource Management and Adaptation. *Human Ecology*, 40: 287-300.
- FEY, S. B. & HERREN, C. M. 2014. Temperature-Mediated Biotic Interactions Influence Enemy Release of Nonnative Species in Warming Environments. *Ecology*, 95: 2246-2256.
- FILLAT, F., GARCÍA-GONZALEZ, R., GÓMEZ, D. & REINÉ, R. 2008. Pastos del Pirineo. Huesca, España: Diputación de Huesca.
- GARCÍA-PLAZAOLA, J. I., ESTEBAN, R., HORMAETXE, K. & BECERRIL, J. M. 2008. Seasonal Reversibility of Acclimation to Irradiance in Leaves of Common Box (*Buxus Sempervirens* L.) in a Deciduous Forest. *Flora*, 203: 254-260.
- GARCÍA-PLAZAOLA, J. I., HERNÁNDEZ, A. & BECERRIL, J. M. 2000. Photoprotective Responses to Winter Stress in Evergreen Mediterranean Ecosystems. *Plant Biology*, 2: 530-535.
- GARTZIA, M., ALADOS, C. L. & PÉREZ-CABELLO, F. 2014. Assessment of the Effects of Biophysical and Anthropogenic Factors on Woody Plant Encroachment in Dense and Sparse Mountain Grasslands Based on Remote Sensing Data. *Progress in Physical Geography*, 38: 201-217.
- GARTZIA, M., ALADOS, C. L., PÉREZ-CABELLO, F. & BUENO, C. G. 2013. Improving the Accuracy of Vegetation Classifications in Mountainous Areas: A Case Study in the Spanish Central Pyrenees. *Mountain Research and Development*, 33: 63-74.
- GARTZIA, M., PÉREZ-CABELLO, F., BUENO, C. G. & ALADOS, C. L. 2016. Physiognomic and Physiologic Changes in Mountain Grasslands in Response to Environmental and Anthropogenic Factors. *Applied Geography*, 66: 1-11.
- GERARD, F., PETIT, S., SMITH, G., THOMSON, A., BROWN, N., MANCHESTER, S., WADSWORTH, R., BUGAR, G., HALADA, L., BEZÁK, P., BOLTIZIAR, M., DE BADTS, E., HALABUK, A., MOJSES, M., PETROVIC, F., GREGOR, M., HAZEU, G., MÜCHER, C. A., WACHOWICZ, M., HUITU, H., TUOMINEN, S., KÖHLER, R., OLSCHOFKY, K., ZIESE, H., KOLAR, J., SUSTERA, J., LUQUE, S., PINO, J., PONS, X., RODA, F., ROSCHER, M. & FERANEC, J. 2010. Land Cover Change in Europe between 1950 and 2000 Determined Employing Aerial Photography. *Progress in Physical Geography*, 34: 183-205.
- GIMENO-GARCÍA, E., ANDREU, V. & RUBIO, J. L. 2000. Changes in Organic Matter, Nitrogen, Phosphorus, and Cations, in Soil as a Result of Fire and Water Erosion in a Mediterranean Climate. *European Journal of Soil Science*, 51: 201-210.
- GIOVANNINI, G. & LUCHESSI, S. 1997. Modifications Induced in Soil Physico-Chemicals Parameters by Experimental Fires at Different Intensities. *Soil Science and Plant Nutrition*, 162: 479-486.
- GOODALL, D. W. 1952. Some Considerations in the Use of Point Quadrats for the Analysis of Vegetation. *Australian Journal of Sciences Research Bulletin*, 5: 1-41.
- GROSS, K. 2008. Positive Interactions among Competitors Can Produce Species-Rich Communities. *Ecological Letters*, 11: 929-936.
- HALLINGER, M., MANTHEY, M. & WILMKING, M. 2010. Establishing a Missing Link: Warm Summers and Winter Snow Cover Promote Shrub Expansion into Alpine Tundra in Scandinavia. *New Phytologist*, 186: 890-899.
- HARSCH, M. A., HULME, P. E., MCGLONE, M. S. & DUNCAN, R. P. 2009. Are Treelines Advancing? A Global Meta-Analysis of Treeline Response to Climate Warming. *Ecology Letters*, 12: 1040-1049.
- HILKER, T., NATSAGDORJ, E., WARING, R. H., LYAPUSTIN, A. & WANG, Y. 2014. Satellite Observed Widespread Decline in Mongolian Grasslands Largely Due to Overgrazing. *Global Change Biology*, 20: 418-428.

- HILTBRUNNER, D., ZIMMERMANN, S. & HAGEDORN, F. 2013. Afforestation with Norway Spruce on a Subalpine Pasture Alters Carbon Dynamics but Only Moderately Affects Soil Carbon Storage. *Biogeochemistry* 155: 251-266.
- HORN, R. & SMUCKER, A. J. M. 2005. Structure Formation and Its Consequences for Gas and Water Transport in Unsaturated Arable and Forest Soils. *Soil and Tillage Research*, 82: 5-14.
- KOMAC, B. 2010. Effects Des Modifications De L'utilisation Des Terres Sur La Conservation Des Pâturages Subalpins Du Parc National De Ordesa Mont-Perdu. Université de Savoie.
- KOMAC, B., ALADOS, C. L., BUENO, G. & GÓMEZ, D. 2011a. Spatial Patterns of Species Distributions in Grazed Subalpine Grasslands. *Plant Ecology*, 212: 519-529.
- KOMAC, B., ALADOS, C. L. & CAMARERO, J. J. 2011b. Influence of Topography on the Colonization of Subalpine Grasslands by *Echinopartum Horridum*. *Arctic and Alpine Research*, 43: 601-611.
- KÖRNER, C. 1999. *Alpine Plant Life. Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*. Berlin.: Springer-Verlag.
- LAMARQUE, P., TAPPEINER, U., TURNER, C., STEINBACHER, M., BARDGETT, R. D., SZUKICS, U., SCHERMER, M. & LAVOREL, S. 2011. Stakeholder Perceptions of Grassland Ecosystem Services in Relation to Knowledge on Soil Fertility and Biodiversity. *Regional Environmental Change*, 11: 791-804.
- LASANTA-MARTÍNEZ, T., VICENTE-SERRANO, S. M. & CUADRAT-PRATS, J. M. 2005. Mountain Mediterranean Landscape Evolution Caused by the Abandonment of Traditional Primary Activities: A Study of the Spanish Central Pyrenees. *Applied Geography*, 25: 47-65.
- LASANTA, T., GONZÁLEZ-HIDALGO, J. C., VICENTE-SERRANO, S. M. & SFERI, E. 2006. Using Landscape Ecology to Evaluate an Alternative Management Scenario in Abandoned Mediterranean Mountain Areas. *Landscape and Urban Planning* 78: 101-114.
- LÓPEZ-MORENO, J. I., BEGUERÍA, S. & GARCÍA-RUIZ, J. M. 2006. Trends in High Flows in the Central Spanish Pyrenees: Response to Climatic Factors or to Land-Use Change? *Hydrological Sciences Journal*, 51: 1039-1050.
- MATAIX-SOLERA, J., CERDÀ, A., ARCENEGUI, V., A., J. & ZAVALA, L. M. 2011. Fire Effects on Soil Aggregation: A Review. *Earth Science Reviews*, 109: 44-60.
- MONTSERRAT, P. & FILLAT, F. 1990. The System of Grassland Management in Spain. In: A. I. Breymer (Ed). *Managed Grasslands Regional Studies*. Elsevier
- MOTTET, A., SYLVIE LADET, S., COQUÉ, N. & GIBON, A. 2006. Agricultural Land-Use Change and Its Drivers in Mountain Landscapes: A Case Study in the Pyrenees. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 114: 296-310.
- NAVARRA, J. 2011. Seed-Banck Changes with Time-since-Fire in Florida Rosemary Scrub. *Fire Ecology*, 7: 17-31.
- NUCHE, P. & ALADOS, C. L. in rev. Biotic Interactions Driving Plant Community Sucession Iof Subalpine Grasslands Along a Climatic Gradient. *Applied Vegetation Science*
- NUMATA, I., ROBERTS, D. A., CHADWICK, O. A., SCHIMEL, J., SAMPAIO, F. R., LEONIDAS, F. C. & SOARES, J. V. 2007. Characterization of Pasture Biophysical Properties and the Impact of Grazing Intensity Using Remotely Sensed Data. *Remote Sensing of Environment*, 109: 314-327.
- PÉREZ-CABELLO, F. 2011. Actividad Vegetal De Las Cuencas De Los Ríos Cidacos Y Alhama (La Rioja): Análisis Diacrónico Mediante Imágenes Landsat. *Zubía. Monografico*, 23: 79-102.
- POLAK, M. 2003. *Developmental Instability. Causes and Consequences*. New York, USA: Oxford University Press Inc. 459 pp.
- PUEYO, Y., ALADOS, C. L., GARCIA-AVILA, B., KEFI, S., MAESTRO, M. & RIETKERK, M. 2009. Comparing Direct Abiotic Amelioration and Facilitation as Tools for Restoration of Semiarid Grasslands. *Restoration Ecology*, 17: 908-916.
- PUGNAIRE, F. I., HAASE, P. & PUIGDEFÁBREGAS, J. 1996. Facilitation between Higher Plant Species in a Semi-Arid Environment. *Ecology*, 77: 1420-1426.

- PUGNAIRE, F. I. & LUQUE, M. T. 2001. Changes in Plant Interactions Along a Gradient of Environmental Stress. *Oikos*, 93: 42-49.
- R Core Team 2014. R: A Language and Environment for Statistical Computing.
- RATAJCZAK, Z., NIPPERT, J. B. & COLLINS, S. L. 2012. Woody Encroachment Decreases Diversity across North American Grasslands and Savannas. *Ecology*, 93(4): 697-703.
- ROBERTS, H. A. 1981. Seed Banks in Soils. *Advances in Applied Biology*, 6: 1-55.
- ROSE, L., HERTEL, D. & LEUSCHNER, C. 2013. Livestock-Type Effects on Biomass and Nitrogen Partitioning in Temperate Pastures with Different Functional-Group Abundance. *Grass and Forage Science*, 68: 386-394.
- SCHULZ, J. J., CAYUELA, L., REY-BENAYAS, J. M. & SCHRÖDER, B. 2011. Factors Influencing Vegetation Cover Change in Mediterranean Central Chile (1975-2008). *Applied Vegetation Science* :, 14: 571-582.
- SOLIVERES, S., CHRISTIAN, S. & MAESTRE, F. T. 2015. Moving Forward on Facilitation Research: Response to Changing Environments and Effects on the Diversity, Functioning and Evolution of Plant Communities. *Biological Reviews*, 90: 297-313.
- TASSER, E. & TAPPEINER, U. 2002. Impact of Land Use Changes on Mountain Vegetation. *Applied Vegetation Science*, 5: 173-184.
- THEURILLAT, J.-P. & GUIGAN, A. 2001. Potential Impact of Climate Change on Vegetation in the European Alps: A Review. *Climatic Change*, 50: 77-109.
- VICENTE-SERRANO, S. M., LASANTA, T. & ROMO, A. 2005. Analysis of Spatial and Temporal Evolution of Vegetation Cover in the Spanish Central Pyrenees: Role of Human Management. *Environmental Management*, 34: 802-818.
- WEHN, S., PEDERSEN, B. & HANSEN, S. K. 2011. A Comparison of Influences of Cattle, Goat, Sheep and Reindeer on Vegetation Changes in Mountain Cultural Landscapes in Norway. *Landscape and Urban Planning*, 102: 177- 187.
- WIPF, S. & RIXEN, C. 2010. A Review of Snow Manipulation Experiments in Arctic and Alpine Tundra Ecosystems. *Polar Research*, 29: 95-109.
- ZHAO, X., HU, H., SHEN, H., ZHOU, D., ZHOU, L., MYNENI, R. B. & FANG, J. 2014. Satellite-Indicated Long-Term Vegetation Changes and Their Drivers on the Mongolian Plateau. *Landscape Ecology*
- ZIMMERMANN, P., TASSER, E., LEITINGER, G. & TAPPEINER, U. 2010. Effects of Land-Use and Land-Cover Pattern on Landscape-Scale Biodiversity in the European Alps. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 139: 13-22.