

ESTUDIO DE LA MATORRALIZACIÓN DE PASTOS EN EL PARQUE NACIONAL DE ORDESA-MONTE PERDIDO (PNOMP)

GABRIEL MONTSERRAT MARTÍ¹, TERESA NAVARRO DEL ÁGUILA²,
DANIEL GÓMEZ GARCÍA³, MELCHOR MAESTRO MARTÍNEZ⁴,
BLANCA SANTAMARÍA PÉREZ⁵, JUAN JOSÉ JIMÉNEZ JAÉN⁶,
SARA PALACIO BLASCO⁷

RESUMEN

El abandono del uso tradicional que ocurrió en el siglo XX está determinando la progresiva ocupación de muchos pastos por árboles y arbustos (matorralización). Las tres especies matorralizadoras más importantes del PNOMP son el boj (*Buxus sempervirens*), el erizón (*Echinopartum horridum*) y el enebro (*Juniperus communis*). Sobre estas especies hemos abordado los siguientes objetivos: 1. Estudio del hábitat y las comunidades vegetales donde viven, 2. caracterización funcional, 3. estudio feno-morfológico y 4. dinámica del carbono y los nutrientes. Además, hemos realizado los objetivos 2 y 3 en *Arctostaphylos uva-ursi*, *Calluna vulgaris*, *Vaccinium myrtillus* y *V. uliginosum*.

Los resultados han mostrado que la extensión de las especies matorralizadoras tiene mucha relación con el uso del territorio que ha ocurrido en el pasado reciente. El análisis de las características funcionales y feno-morfológicas de estas especies no ha permitido determinar un «síndrome de especie matorralizadora» ya que prácticamente todos los atributos analizados han variado ampliamente. Solo tienen en común unas pocas características: ser plantas leñosas de crecimiento lento, disponer de mecanismos disuasorios de los grandes herbívoros (espinas o sustancias tóxicas) y tener adaptaciones para la extensión clonal.

En cuanto al análisis de los efectos de las principales especies matorralizadoras sobre la composición química del suelo y el dinamismo de sus comunidades microbianas, el estudio ha permitido determinar cómo las especies matorralizadoras producen hojarasca de baja calidad nutricional que, junto a los posibles exudados radicales, tiene importantes efectos sobre las propiedades de los suelos colonizados, favoreciendo su transformación en suelos de características más similares a las de los suelos forestales.

¹ Instituto Pirenaico de Ecología, Av. Montañana 1005, Apdo. 13034, 50080, Zaragoza. Email: gmmarti@ipe.csic.es

² Departamento de Biología Vegetal, Universidad de Málaga, Campus de Teatinos s/n, 29071, Málaga. Email: tnavarro@uma.es

³ Instituto Pirenaico de Ecología, Av. Nuestra Sra. de la Victoria, 16, Apdo. 64, 22700, Jaca (Huesca). Email: dgomez@ipe.csic.es

⁴ Instituto Pirenaico de Ecología, Av. Montañana 1005, Apdo. 13034, 50080, Zaragoza. Email: maestro@ipe.csic.es

⁵ Instituto Pirenaico de Ecología, Av. Nuestra Sra. de la Victoria, 16, Apdo. 64, 22700, Jaca (Huesca). Email: blanca_sp_@hotmail.com

⁶ Instituto Pirenaico de Ecología, Av. Nuestra Sra. de la Victoria, 16, Apdo. 64, 22700, Jaca (Huesca). Email: jjimenez@ipe.csic.es

⁷ Instituto Pirenaico de Ecología, Av. Nuestra Sra. de la Victoria, 16, Apdo. 64, 22700, Jaca (Huesca). Email: s.palacio@ipe.csic.es

Las características del proceso matorralizador y sus efectos sobre el suelo pueden ser muy diferentes según las características funcionales de la especie matorralizadora. Esta última parece que depende mucho más de la disponibilidad de plantas leñosas propicias en la flora del territorio que de su adecuación funcional para la matorralización.

Palabras clave: Estrategias de vida de las plantas, atributos funcionales, feno-morfología, fertilidad del suelo, pastoreo.

STUDY OF THE MATORRALIZATION OF PASTOS IN THE NATIONAL PARK OF ORDESA-MONTE PERDIDO (PNOMP)

ABSTRACT

The abandonment of traditional land-use practices during the xx century is leading to a progressive colonization of grasslands by shrubs and trees (shrub encroachment). The three most relevant encroaching shrubs in PNOMP are: *Buxus sempervirens*, *Echinopartum horridum* and *Juniperus communis*. On these species, we have developed the following objectives: 1. Study of the habitat and the plant communities where they grow, 2. Functional characterization, 3. Pheno-morphological study and 4. Carbon and nutrient dynamics. We have also analyzed the functional characters and the pheno-morphological patterns of *Arctostaphylos uva-ursi*, *Calluna vulgaris*, *Vaccinium myrtillus* and *V. uliginosum*.

Our results show that the extent of the shrub encroaching species is highly related to the land-use developed in the recent past. The analysis of the functional and pheno-morphological characteristics of these species has not enabled the identification of any «syndrome» of shrub encroaching species, since almost all the traits analyzed varied broadly among species. The shrub encroaching species analyzed only share a few traits: be woody, slow-growing plants, show anti-herbivore mechanisms (thorns and/or toxic compounds) and show adaptations for clonal growth.

In relation to the analysis of the effects of the main encroaching species on the chemical composition of the soil and the dynamism of soil microbial communities, this project has shown how encroaching species produce nutrient poor leaf-litter that, together with potential root exudates, has an important effect on the chemical composition of the soil, favoring its transformation into a soil more typical of forest communities.

The shrub-encroaching process may be very different depending on the functional traits of the encroaching species. However, the identity of the ultimate encroaching species seems to be more related to the availability of woody species in the local flora than to its functional specialization to encroach.

Keywords: Plant life history strategies, functional traits, pheno-morphology, soil fertility, grazing

INTRODUCCIÓN

Los paisajes naturales de nuestros montes se forjaron por el uso tradicional, esencialmente ganadero, que se mantuvo durante siglos (ZORITA 2001). En el siglo xx se produjo un importante abandono del uso tradicional del suelo en las montañas de Europa, que en el Pirineo supuso el abandono o la reducción del pastoreo en extensos territorios (GARCÍA RUIZ *et al.*, 1996). Este fenómeno ha tenido importantes consecuencias ecológicas, como son, entre otras, la extensión de arbustos y árboles en las zonas de pasto (matorralización), la pérdida de biodiversidad, el aumento del riesgo de incendio, la disminución de acuíferos y los cambios en la calidad del suelo (MOLINILLO *et al.*, 1997; GARCÍA RUIZ *et al.*, 1996; MONTANÉ *et al.*, 2007; KOCH *et al.*, 2015).

La «matorralización» o «shrub encroachment» es el incremento en cobertura, densidad y biomasa de las plantas leñosas autóctonas en los pastos. Se han propuesto varias explicaciones para la matorralización, aunque este fenómeno se ha estudiado principalmente en los pastos de clima árido o semi-árido (VAN AUKEN, 2009). La mayoría de autores considera que el sobre-pastoreo es la causa más importante de matorralización y degradación de los pastos, mientras que el fuego elimina a las plantas leñosas, favoreciendo a las gramíneas (ARCHER *et al.*, 1995; VAN AUKEN, 2009).

Se suele considerar que la matorralización es un proceso global (LIU *et al.*, 2013), aunque recientemente han surgido dudas de que este proceso sea regular en los distintos biomas, que implique siempre degradación y que las especies matorralizadoras sean equivalentes (ELDRIDGE *et al.*, 2011). Parece claro que el pastoreo intenso no es la causa de la matorralización en los pastos de montaña de Eurasia (BREDENKAMP *et al.*, 2002), donde el consumo por herbívoros domésticos y sil-

vestres mejora la habilidad competitiva de las herbáceas del pasto y evita el establecimiento de las plántulas de árboles y arbustos (BREDENKAMP *et al.*, 2002). El abandono del pastoreo en estos pastos propicia el crecimiento desmedido de las gramíneas hasta agotar los recursos disponibles en el horizonte superficial del suelo, la sofocación de las leguminosas de corta talla y la correspondiente disminución de la fijación de nitrógeno y de la producción de la comunidad (MONTSERRAT 1961, 1964). Estas condiciones, junto al reducido consumo por herbívoros, permiten el desarrollo de las plántulas de especies leñosas. Estas plantas poseen raíces más profundas que las herbáceas del pasto y pueden acceder a la fertilidad lavada a los horizontes profundos del suelo (MONTSERRAT 1964).

Los pastos dominados por gramíneas posiblemente sean casi tan antiguos como las mismas gramíneas de espacios abiertos. Estas plantas iniciaron su diferenciación en la transición Eoceno-Oligoceno, hace unos 34 Ma (STRÖMBERG 2011), aunque su extensión masiva se produjo en el Mioceno-Plioceno, hace 8-4 Ma (EDWARDS *et al.*, 2010). El enfriamiento del clima en Europa durante el Plioceno redujo los bosques en favor de las estepas de gramíneas, que lograron una gran extensión e importancia durante todo el Pleistoceno. Estos pastos seguramente fueron muy importantes para el sustento de una extraordinaria fauna de grandes herbívoros, ahora en gran parte desaparecida (AGUSTÍ & ANTÓN 2002). La extensión secundaria de pastos tras el Neolítico en Europa se debió producir a partir de los restos persistentes de las estepas pleistocénicas (POTT 1995). Es importante señalar que los pastos se han producido por coevolución de un grupo de herbívoros y las plantas del pasto a lo largo de varios millones de años, de modo que ambos grupos de organismos se necesitan para vivir en condiciones óptimas. El pasto se modela según el uso que hacen de él los herbívoros y en virtud de las condiciones ambientales (MCNAUGHTON 1979; MONTSERRAT 1964).

Presentamos una parte de los resultados del proyecto 786S/2012 con información del PNOMP. El objetivo del estudio ha sido analizar los siguientes aspectos:

1. Distribución y comportamiento sociológico en el territorio de estudio de las tres principales especies matorralizadoras: *Buxus sempervirens*, *Echinopartum horridum* y *Juniperus communis*.
2. Características funcionales, feno-morfológicas y patrones estacionales de organogénesis de las tres especies matorralizadoras principales y otras cuatro especies que son potencialmente matorralizadoras en otros territorios: *Calluna vulgaris*, *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium uliginosum* y *Arctostaphylos uva-ursi*.
3. Análisis del efecto de la matorralización por *Buxus sempervirens*, *Echinopartum horridum* y *Juniperus communis* sobre la composición del suelo.

Área y especies de estudio

Las parcelas de estudio se establecieron en pastos afectados por matorralización de *Juniperus communis* y *Buxus sempervirens* en la zona del pre-parque en Fanlo, (Uso UTM 30, X= 743018.47, Y= 4.723.142.00, 1680 m) y por *Echinopartum horridum* en Nerín (Uso UTM 31, X= 254.54567, Y= 4.720.959,15, 1770 m). En estas localidades se realizaron los análisis de suelos y se obtuvo material para los atributos funcionales de las tres especies que se completó con material recolectado en áreas del Pirineo y Prepirineo próximas al PNOMP.

Los estudios de feno-morfología y organogénesis de las especies de estudio se realizaron en localidades del Pirineo y Prepirineo aragonés entre 1996 y 2015. Para cada especie, como

mínimo, se estudió una localidad y se realizó un año completo de muestreo (Tabla 1).

Las especies consideradas son las tres especies matorralizadoras más importantes en el territorio (*Buxus sempervirens*, *Echinopartum horridum* y *Juniperus communis*), una típica de sustratos ácidos (*Calluna vulgaris*) y tres ericáceas sólo matorralizadoras en lugares muy determinados (*Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium uliginosum* y *Arctostaphylos uva-ursi*).

MATERIAL Y MÉTODOS

Distribución y comportamiento sociológico de las especies de estudio

Se han seleccionado y clasificado más de 300 inventarios y listados de vegetación realizados en el PNOMP durante los últimos 30 años. A partir de esta información se han analizado las comunidades vegetales en las que se encuentran las especies de estudio para conocer su frecuencia y abundancia junto a algunos de los factores bióticos y abióticos que pueden resultar más trascendentes para conocer su biología (estratos, cobertura y altura de la vegetación, tipo e intensidad de pastoreo, uso histórico del fuego, etc.).

Caracteres funcionales, feno-morfología y patrones de organogénesis

Los atributos funcionales analizados fueron: altura máxima fotosintética; clonalidad; densidad de la madera; área foliar (LA), área específica foliar (SLA), contenido en materia seca foliar (LDMC), contenido en nitrógeno foliar (LNC) y longevidad foliar; tipo de diáspora, peso de diáspora (fruto y/o semilla).

Los atributos feno-morfológicos fueron: disposición de la yema apical; tipo de yema de renovación. Los atributos relativos a los patrones de organogénesis fueron; duración del ciclo de mor-

fogénesis de las ramas de la copa (iniciación y maduración de las estructuras vegetativas y re-

productivas, LEMS 1962, MONTSERRAT-MARTÍ et al., 2011).

Tabla 1. Especies y localidades de estudio feno-morfológico y de organogénesis, con indicación de cuadrículas UTM de 1 Km de lado, altitudes y periodos de estudio. En negrita se indican las colecciones utilizadas para los análisis de organogénesis.

Especie	Localidad	U. T. M.	Altitud (M)	Inicio	Finalización
<i>Buxus sempervirens</i>	Jaca, Boalar	30TXN9414	720	May 1996	Dic 1997
	Jaca, Boalar	30TXN9414	720	Mar 2001	Ago 2002
	Jaca, Boalar	30TXN9414	720	Ene 2011	Dic 2012
	Arascués, Encinar	30TYM1079	630	Nov 2013	Dic 2015
<i>Echinopartum horridum</i>	San Juan Peña, El Mon	30TXN8908	1380	Oct 2002	Oct 2003
<i>Juniperus communis</i>	Aísa, Puerto de Aísa	30TXN9734	1600	Jun 2013	Jun 2015
<i>Calluna vulgaris</i>	Capella, Monte Calvera	31TBG9171	1150	Dic 2010	Dic 2011
	Capella, Monte Calvera	31TBG9171	1150	Dic 2010	Dic 2011
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>	Sena, Monte Sigena	30TYM4516	515	Abr 2011	Jun 2011
	Sena, Monte Sigena	30TYM4516	515	Ene 2013	Dic 2013
<i>Vaccinium myrtillus</i>	Plan, Abetal De Pientes	31TBH8515	1720	May 2011	Nov 2013
<i>Vaccinium uliginosum</i>	San Juan Plan, La Turmosa	31TBH8616	2080	May 2011	Nov 2013

Las medidas de atributos funcionales vegetativos, foliares y reproductivos se realizaron siguiendo el protocolo de CORNELISSEN et al., (2003) y PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., (2013). Para la longevidad foliar se siguió a ORSHAN (1989). El tipo de yema de renuevo se determinó siguiendo a NITTA & OHSAWA (1998). La densidad de la madera se midió cuantificando el volumen de trozos de tallo de 5-10 años por desplazamiento de agua en una probeta ajustada y obteniendo el peso fresco y seco. Para los estudios de feno-morfología se ha seguido la metodología descrita en MONTSERRAT et al., (2008). Para los análisis de organogénesis se diseccionaron yemas rehidratadas a partir de material de herbario, desde el elemento proximal hasta el meristema apical en un binocular (MZ125 Leica Microsystems, Heerbrugg, Switzerland) equipado con un ocular micrométrico y una cámara digital (Leica DFC295). La duración del ciclo de morfogénesis de las ramas se obtuvo determinando el periodo de inicio de las yemas axilares vegetativas que pueden

dar lugar a ramas laterales que se desarrollan hasta florecer, fructificar y dispersar los frutos/semillas, lo que finaliza el ciclo (LEMS 1962).

Mineralización de la hojarasca y transferencias planta-suelo

Para analizar la mineralización de la hojarasca de las tres especies matorralizadoras (*Buxus sempervirens*, *Echinopartum horridum* y *Juniperus communis*) se dispusieron bolsas de hojarasca bajo el pasto y bajo individuos adultos de la propia especie. Estas bolsas se recolectaron tras 1, 8, 12 y 24 meses de incubación en el campo. De estas muestras se ha analizado la pérdida de peso seco (para calcular la tasa de descomposición), y, en el caso de las muestras incubadas 12 meses, también las concentraciones de N y C total, así como de carbohidratos no estructurales para poder evaluar los cambios en la mineralización.

Para analizar las transferencias planta-suelo en las tres especies clave y poder evaluar el efecto de la colonización por el matorral sobre la fertilidad del suelo y su actividad microbiana se han analizado las concentraciones de N y C total, amonio, nitrato, K y P asimilable, el pH, el contenido en materia orgánica y la conductividad de muestras de suelo recolectadas a 0-10 cm de profundidad en el pasto abierto y bajo individuos viejos (más de 40 años) y jóvenes (menos de 20 años). También se ha medido la biomasa microbiana de estas muestras y el N ciclado por dicha biomasa.

Las concentraciones de C y N de las muestras de hojarasca se determinaron mediante un analizador elemental (Elementar VarioMAX N/CM, Elementar Analysensysteme GmbH), mientras que las concentraciones de carbohidratos no estructurales se analizaron según el método de PALACIO *et al.*, (2007). El C y N totales se analizaron con un analizador elemental (Elementar VarioMAX N/CM, Elementar Analysensysteme GmbH). Las concentraciones de amonio y nitrato edáfico se determinaron mediante el método de KEMPERS & KOX (1989) y el método UV de KANEKO *et al.*, (2010), respectivamente. El P asimilable se extrajo con fluoridio de amonio (BRAY & KURTZ 1945) y se midió colorimétricamente a 430 nm, mientras que el K asimilable se extrajo con acetato amónico y su concentración se determinó por fotometría de llama (PAGE 1982). La biomasa microbiana del suelo y el N contenido en ella se analizaron siguiendo el método de la fumigación por cloroformo (BROOKES 1985; VANCE 1987), tras el cual se obtuvo la concentración de C y N orgánico disuelto con un analizador LECO.

Las diferencias entre momentos de muestreo (en el caso de la descomposición de la hojarasca) y entre distintas situaciones a lo largo de las cronosecuencias de estudio (pasto-matorral joven-matorral viejo), se analizaron mediante modelos lineales generalizados (GLMMs) usando el software R.

RESULTADOS

Distribución y comportamiento sociológico de las especies de estudio

Buxus sempervirens está presente en aproximadamente el 45% de las cuadrículas de 1 km² del conjunto del territorio (n = 190) y *Echinopartum horridum* en el 34%. Si consideramos únicamente la superficie del ámbito altitudinal donde se encuentran estos arbustos (600-2100 m) el porcentaje de ocupación superficial se duplica. *Buxus sempervirens* vive en todas las orientaciones y en pendientes entre 0 y 40°, mientras que *Echinopartum horridum* queda restringido a las orientaciones Sur, en pendientes de hasta 50°. Por su parte, *Juniperus communis* se encuentra en el 29% del total del PNOMP, entre (600) 1100 y 2400 m, sobre todo en orientaciones N, E y W y en pendientes entre 5 y 50°.

Buxus sempervirens es la especie más ubicua del PNOMP y presenta una gran amplitud ecológica que abarca desde los ambientes nemorales más sombríos y frescos en los hayedos, hasta los pastos oromediterráneos más secos y soleados. Sólo falta en los suelos con humedad permanente, los derrubios de ladera y el interior de los abetales y hayedos más sombríos. *Buxus sempervirens* se encuentra presente en 8 de las 18 alianzas fitosociológicas que se reconocen en la vegetación serial del PNOMP.

Echinopartum horridum tiene distribución centropirenaica con unas pocas localidades en la vertiente francesa y en el Macizo central. En el PNOMP se encuentra muy extendida pero limitada a las vertientes meridionales, sobre todo en la mitad Sur del parque. Se extiende entre los 700 m en la entrada del Cañón de Añisclo y los 2100 en Mondicieto, donde alcanza uno de los puntos más altos de su distribución. Su «hábitat primario» queda restringido a los crestones y laderas muy pedregosas y pendientes,

donde *Buxus sempervirens*, *Amelanchier ovalis* y *Rosa* spp. requieren más tiempo para colonizar. Además, desde las crestas actúa como pionera en las pendientes pronunciadas con suelos inestables. Por sucesión secundaria, *Echinopartum horridum* se expande a los pastos circundantes y antiguos cultivos de cebada o patata («panares») del piso montano. La sucesión en estos espinares permite en unas décadas la entrada de *Buxus sempervirens*, *Juniperus communis* y *Amelanchier ovalis*, que lentamente suceden a *Echinopartum horridum* y lo relegan a sus enclaves originales. El incendio ocasional revierte el proceso de sucesión a sus orígenes.

Echinopartum horridum se encuentra en dos alianzas fitosociológicas y parece ser colonizador en una tercera: la de los pastos mesófilos (Al. *Mesobromion erecti* Br.-Bl. & Moor 1938). *Buxus sempervirens* y *Echinopartum horridum* forman comunidades mixtas (Al. *Echinopartition horridi* Rivas Martínez et al., 1991) en amplias extensiones entre los 800 y 1800 m en las solanas de La Sierra de Las Cutas, La Estiva, Mondoto y Cañón de Ordesa bajo el Tobacor, con predominio variable de una u otra especie según varía la topografía y la antigüedad del abandono. *Echinopartum horridum* está mucho más localizado en los Valles de Pineta, Bujaruelo y Añisclo. Estos matorrales pueden considerarse comunidades «permanentes» en gran parte de su extensión por desarrollarse en sustratos muy pedregosos con suelos someros que dificultan el arraigo de árboles en el piso montano y subalpino.

Juniperus communis se encuentra mucho menos extendido y es más escaso en el PNOMP que las dos especies anteriores, ya que falta en zonas amplias donde cabría esperar su presencia. Esta reducida representación y la escasez de poblaciones extensas llama la atención cuando se observa su abundancia en muchos valles pirenaicos próximos. La escasez de *Juniperus communis* en el territorio parece estar relacionada con la prolongada e in-

tensa explotación forestal y ganadera, incluido el fuego pastoral que este arbusto es incapaz de resistir. *Juniperus communis* se encuentra presente en 3 de las 18 alianzas fitosociológicas del PNOMP.

Vaccinium myrtillus muestra una reducida representación en la zona de estudio (15% de las cuadrículas del PNOMP) a causa de su comportamiento calcífugo. Se encuentra casi siempre en bosques de haya o de pino negro con *Rhododendron ferrugineum* o bien, ya mucho más localizada, en matorrales subalpinos, principalmente en los hayedos de la Al. *Fagion sylvaticae* Luquet 1926 y en los pinares acidófilos de pino albar y de pino negro de la Al. *Deschampsio-Pinion uncinatae* Br.-Bl. 1961.

Calluna vulgaris en el PNOMP se encuentra en el 20% de las cuadrículas e indica suelos moderadamente ácidos, pobres en nutrientes que se sitúan entre 700 y 2380 m. Suele compartir los mismos tipos de vegetación que *Vaccinium myrtillus*.

Vaccinium uliginosum es más raro que su congénera (7% de las cuadrículas del PNOMP) y forma poblaciones más reducidas entre 1700 y 2600 m. Soporta suelos más ácidos y ambientes más fríos y algo más húmedos. En la zona de estudio las dos especies de *Vaccinium* comparten hábitat con frecuencia.

Arctostaphylos uva-ursi coloniza suelos pedregosos en crestones y claros forestales tanto en ambientes de media sombra como con fuerte insolación y entre los pisos montano y subalpino (900-2000 m). Forma parte de matorrales derivados del quejigal, pinar de pino albar y pino negro y enebrales.

Atributos funcionales

Los atributos funcionales vegetativos, foliares y de dispersión (Tabla 2) muestran una elevada variación entre las especies estudiadas. Si se comparan sólo las cuatro especies matorralizadoras más efectivas (*Buxus sempervirens*, *Echinopartum horridum*, *Junipe-*

rus communis y *Calluna vulgaris*) también existe una gran variación para cada atributo. Esta variación se debe a: 1) las diferencias en la forma de crecimiento y la talla, relacionadas con distintas estrategias de crecimiento, 2) la variación en las estrategias de captación de recursos, reproducción (diferente unidad de dispersión, frutos y semillas) y persistencia.

En general, las especies matorralizadoras siguen los patrones de correlación intra-individual descritos para los atributos analizados, esencialmente para los atributos foliares.

La velocidad de extensión lateral es un carácter variable (no se ha medido cuantitativamente). Por ejemplo, *Buxus sempervirens*, *Juniperus communis* y *Echinopartum horridum* requieren muchos años para alcanzar una pequeña extensión lateral. Sin embargo, *Calluna vulgaris*, *Vaccinium myrtillus*, *Arctostaphylos uva-ursi* y *Vaccinium uliginosum*, que corresponden a especies poco o nada matorralizadoras en el PNOMP, pueden ocupar la misma extensión en mucho menos tiempo ya que presentan tasas de extensión clonal bastante altas (KLIMEŠOVÁ & KLIMEŠ 2013).

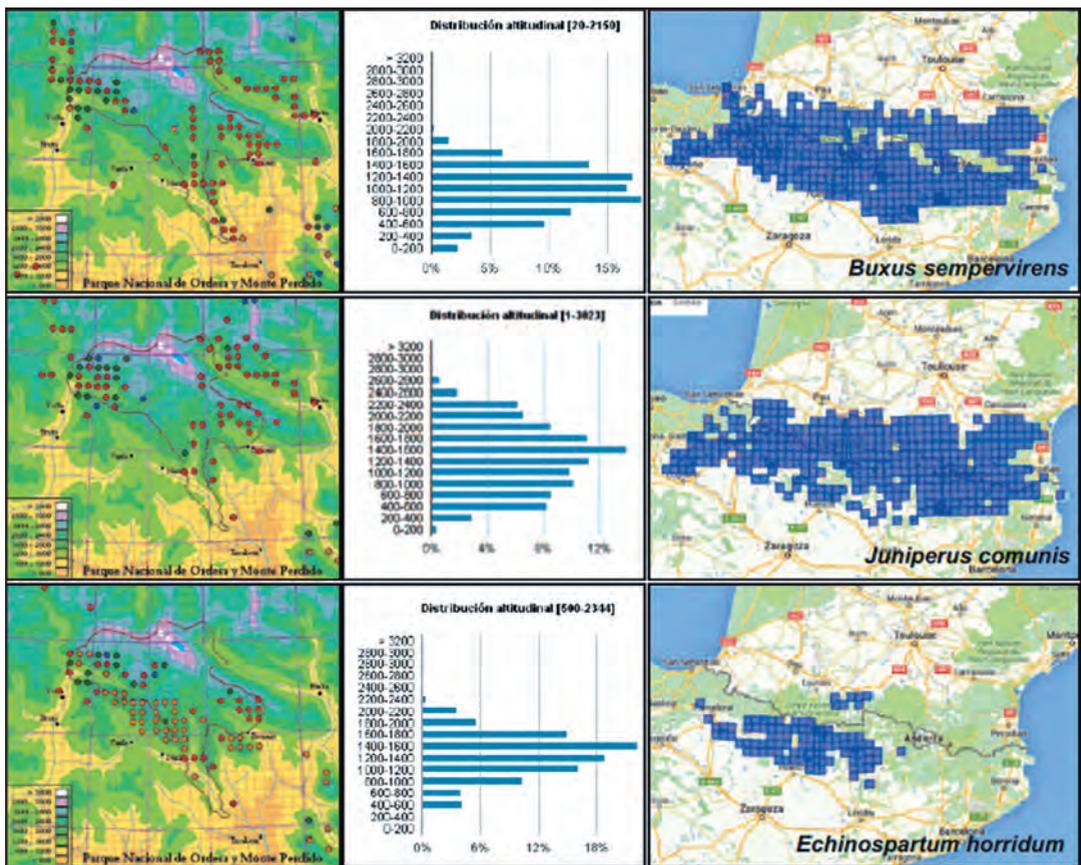


Fig. 1. Mapas de distribución en el PNOMP y en los Pirineos de las especies estudiadas junto a su distribución altitudinal.

Tabla 2. Atributos funcionales de las especies de estudio del PNOMP obtenidos de una base general de datos de un área amplia del Norte de Aragón. Clonalidad, ET = enraza de tallos; Altura máxima observada, m; LA = área foliar, mm²; SLM = masa específica foliar, mg/cm²; SLA = área específica foliar, mm²/mg; LTh = espesor foliar, mm; LDMC = contenido en materia seca de las hojas, (Peso seco *Peso a saturación)/100; WVD = densidad de la madera, g/cm³; N = concentración foliar de nitrógeno, mg/g; Longex foliar = duración media de las hojas, meses; Fruto = peso seco medio de 1 fruto, mg; Semilla = peso seco medio de 1 semilla, mg; Tipo de yema de renuevo: D = desnuda, H = hipsoflaria, P = cubierta por profilos, E = con escamas; Duración del ciclo de morfogénesis de las ramas, meses.

	<i>B. sempervirens</i>		<i>E. horridum</i>		<i>J. communis</i>		<i>C. vulgaris</i>		<i>V. myrtillus</i>		<i>V. uliginosum</i>		<i>A. uva-ursi</i>	
	Arbusto	ET	Cojinete espinoso	ET	Arbusto	ET	Subarbusto	ET	Subarbusto rastrero	ET	Subarbusto rastrero	ET	Subarbusto rastrero	Arbusto rastrero
Clonalidad														
Altura Máxima	4,50		0,60		3,00		0,55		0,45		0,30		0,35	
Yema Apical	Si		No		Si		Si		No		No		Si	
Tipo de Yema	H		D		D		D		P		R		H/E	
LA	177,11		25,86		13,04		1,48		156,09		40,40		179,72	
SLM	19,34		9,51		25,59		12,86		5,23		7,39		16,23	
SLA	5,17		10,52		3,97		7,78		19,12		13,53		6,16	
LTh	0,611		0,309		0,429		0,706		0,180		0,220		0,450	
LDMC	0,480		0,650		0,545		0,424		0,275		0,499		0,373	
N	19,18		28,64		13,35		14,34		25,73		23,32		9,28	
Longevidad Foliar	>36		5		≤36		13		5,5		4,5		27-37	
Fruto	145,30		41,15		50,60		1,33		37,16		27,02		178,77	
Semilla	9,30		6,04		7,77		0,06		0,24		0,19		21,43	
Diáspora	Semilla		Semilla		Fruto		Fruto		Fruto		Fruto		Fruto	
WD	0,800		0,618		0,570		0,550		0,448		0,469		0,567	
Ciclo de Morfogénesis	30-32		16-17		50-52		20-23		27-28		29-37		41-43	

Considerando todas las características analizadas, parece que las plantas matorralizadoras más eficientes como *Buxus sempervirens* y *Juniperus communis* son dos arbustos no rastreros que comparten altura máxima entre 3-4 m, valores bajos de área específica foliar y máxima longevidad foliar (Tabla 2). Además de la disuasión del consumo por los herbívoros (sustancias tóxicas, espinas, impalatabilidad) y tener capacidad para la expansión clonal.

Feno-morfología y patrones de organogénesis

Se pueden distinguir dos grupos de especies bien diferenciados, los perennifolios y los caducifolios (Fig. 2). Las especies caducifolias son *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium uliginosum* y *Echinopartum horridum*, aunque *Vaccinium myrtillus* y *Echinopartum horridum* presentan tallos verdes fotosintéticos durante todo el año. Estas especies desarrollan los tallos normales de la copa en un corto periodo de tiempo (menos de 2 meses). Sin embargo, las dos especies de *Vaccinium* desarrollan tallos largos sobre la superficie del suelo que crecen durante mucho tiempo por neoformación y enraízan en los años siguientes. En *Echinopartum horridum* el crecimiento de ramas prácticamente queda confinado al cojine te espinoso. Los tres caducifolios presentan ciclos fenológicos breves, por lo que la superposición de las fenofases vegetativas y reproductivas suele ser más alta y el periodo de organogénesis más breve que en los perennifolios. *Echinopartum horridum*, a diferencia de las dos especies caducifolias de *Vaccinium*, no superpone el periodo de iniciación de las estructuras reproductivas con la floración/fructificación de los órganos de la cohorte anterior ya que produce las flores en el extremo distal de las ramas del año. En los perennifolios, el periodo de iniciación de los órganos reproductivos se superpone con la floración/fructificación de los órganos de la cohorte anterior; excepto en *Calluna vulgaris*. Esta especie desarrolla las inflorescencias en la parte superior de algunas ramas del año, por lo que secuencia en gran medida los crecimientos vegetativo y reproductivo.

En los cuatro perennifolios estudiados el periodo de organogénesis varía entre 4 meses en *Arctostaphylos uva-ursi* y todo el año en *Buxus sempervirens*. El periodo de desarrollo de las ramas también es largo y oscila entre más de 2,5 meses en *Buxus sempervirens* y más de 4 meses en *Arctostaphylos uva-ursi*.

Mineralización de la hojarasca y transferencias planta-suelo

Nuestros resultados muestran como la especie más pionera en el proceso de matorralización, la leguminosa *Echinopartum horridum*, es también la que produce la hojarasca de mejor calidad nutricional, seguida de *Buxus sempervirens* y *Juniperus communis*. La hojarasca de *Echinopartum horridum* presenta mayor contenido en N y cenizas totales y menor contenido en C (incluidos los carbohidratos no estructurales, NSC) que el resto de especies estudiadas (Fig. 3). La hojarasca de *Buxus sempervirens* tiende a presentar valores intermedios en cuanto a su contenido en N, C, carbohidratos y sustancias minerales totales (cenizas), mientras que la hojarasca de *Juniperus communis* parece ser la más pobre en N y nutrientes minerales, estando más enriquecida en compuestos de C (Fig. 3).

Al margen de las diferencias estacionales (Fig. 3), se observa una tendencia en la hojarasca analizada a enriquecerse en N, P y cenizas totales a lo largo del tiempo. Para el C, la dinámica observada es de incremento en los primeros meses de incubación y disminución al año de incubación. Estas diferencias podrían responder a la colonización de la hojarasca por microorganismos edáficos, y a su capacidad de aportar nutrientes para contrarrestar el escaso valor nutricional de la hojarasca en descomposición.

Finalmente, la comparación de la dinámica del proceso de descomposición de la hojarasca de las tres especies estudiadas bajo pasto o matorral, muestra que la hojarasca de *Buxus sempervirens* es la que más rápidamente pierde peso inicialmente ($F = 35.6$, $P < 0.001$; Fig. 4). La hojarasca de *Juniperus*

communis y *Echinopartum horridum* presenta tasas de pérdida de biomasa en torno al 30% del peso inicial transcurrido un año de incubación, mientras que los valores registrados en *Buxus sempervirens* son cercanos al 50%. Estos valores no se ven afectados por el tipo de incubación realizado (bajo pasto o bajo matorral, $F = 0.49$, $P = 0.490$). No obstante,

sí que se observa una interacción significativa entre los factores «especie» y «tipo de incubación» ($F = 8.09$, $P = 0.002$), que demuestra que, en el caso de *Buxus sempervirens*, las muestras incubadas bajo pasto se descompusieron más lentamente que las incubadas bajo matorral, comportamiento distinto al observado en las otras dos especies.

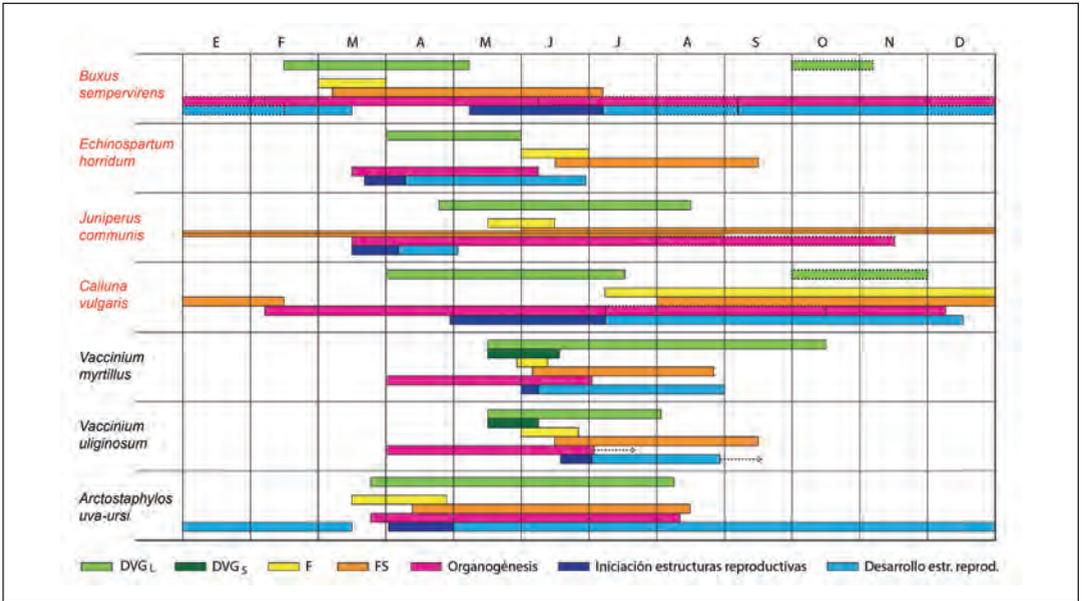


Fig. 2. Fenofases de crecimiento vegetativo y reproductivas, periodos de organogénesis y de iniciación y desarrollo de las estructuras reproductivas de las siete especies de estudio. En rojo se indican las especies matorralizadoras más efectivas. Las líneas punteadas indican que la fenofase se produce con poca intensidad en la población estudiada. DVG_L = crecimiento vegetativo de dolícblastos prostrados largos, DVG_S = crecimiento vegetativo de dolícblastos normales de la copa, F = floración, FS = desarrollo de los frutos.

El estudio de los efectos de las especies matorralizadoras sobre el suelo que colonizan ha mostrado que no existe un patrón común a todas las especies analizadas, y la mayoría de resultados han sido diferentes entre especies (Figs. 5-7). No obstante, todas las especies matorralizadoras analizadas condujeron a un incremento de las concentraciones de nitrato en el suelo y, en el caso de *Buxus sempervirens* y *Echinopartum horridum*, también a un aumento de las concentraciones de P edáfico (Fig. 5). La matorralización por *Echinopartum horridum* produjo, además, un incremento del C total en el suelo (Fig. 5), al tiempo que ra-

lentizó la dinámica de las comunidades microbianas, conduciendo a una disminución del C y el N ciclado por la biomasa microbiana edáfica (Fig. 6). La colonización de los pastos por *Buxus sempervirens* desembocó en un incremento del pH y la conductividad eléctrica (EC) del suelo, probablemente como consecuencia del lixiviado de alcaloides desde la hojarasca de *Buxus sempervirens*, así como en un aumento de las concentraciones de K edáfico (Fig. 7). Finalmente, la colonización de los pastos por *Juniperus communis* produjo un incremento progresivo de las concentraciones de amonio en el suelo (Fig. 5).

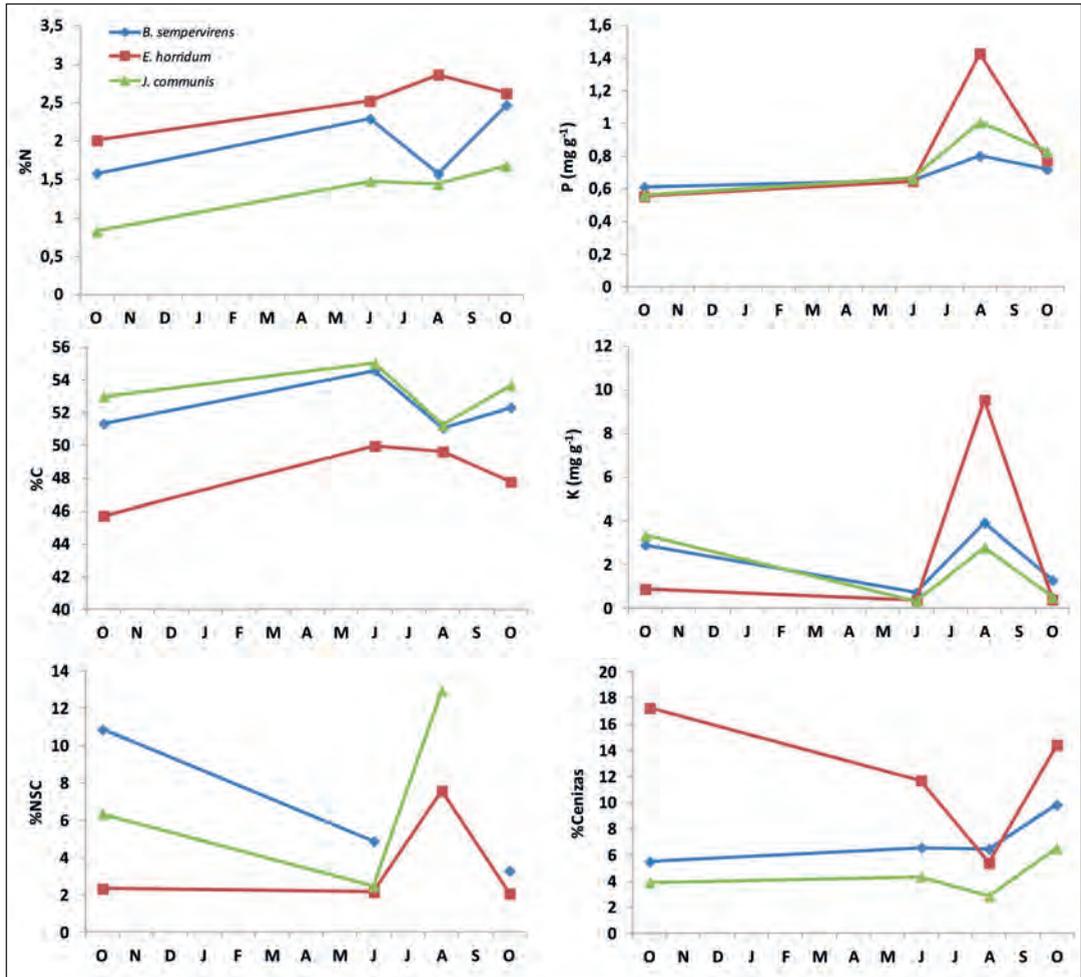


Fig. 3. Variación de la composición química de la hojarasca de *Buxus sempervirens*, *Echinopartum horridum* y *Juniperus communis* a lo largo de un año de incubación en el campo.

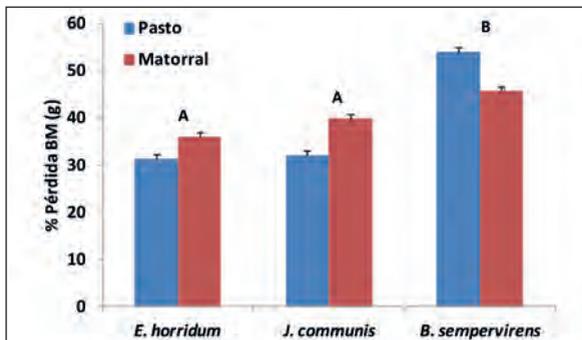


Fig. 4. Pérdida de biomasa (medida como porcentaje del peso inicial) observada en las bolsas de hojarasca de *Buxus sempervirens*, *Echinopartum horridum* y *Juniperus communis* incubadas durante un año bajo pasto o bajo matorral. Las distintas letras indican diferencias significativas entre especies tras un test post-hoc de Tukey ($\alpha = 0.05$).

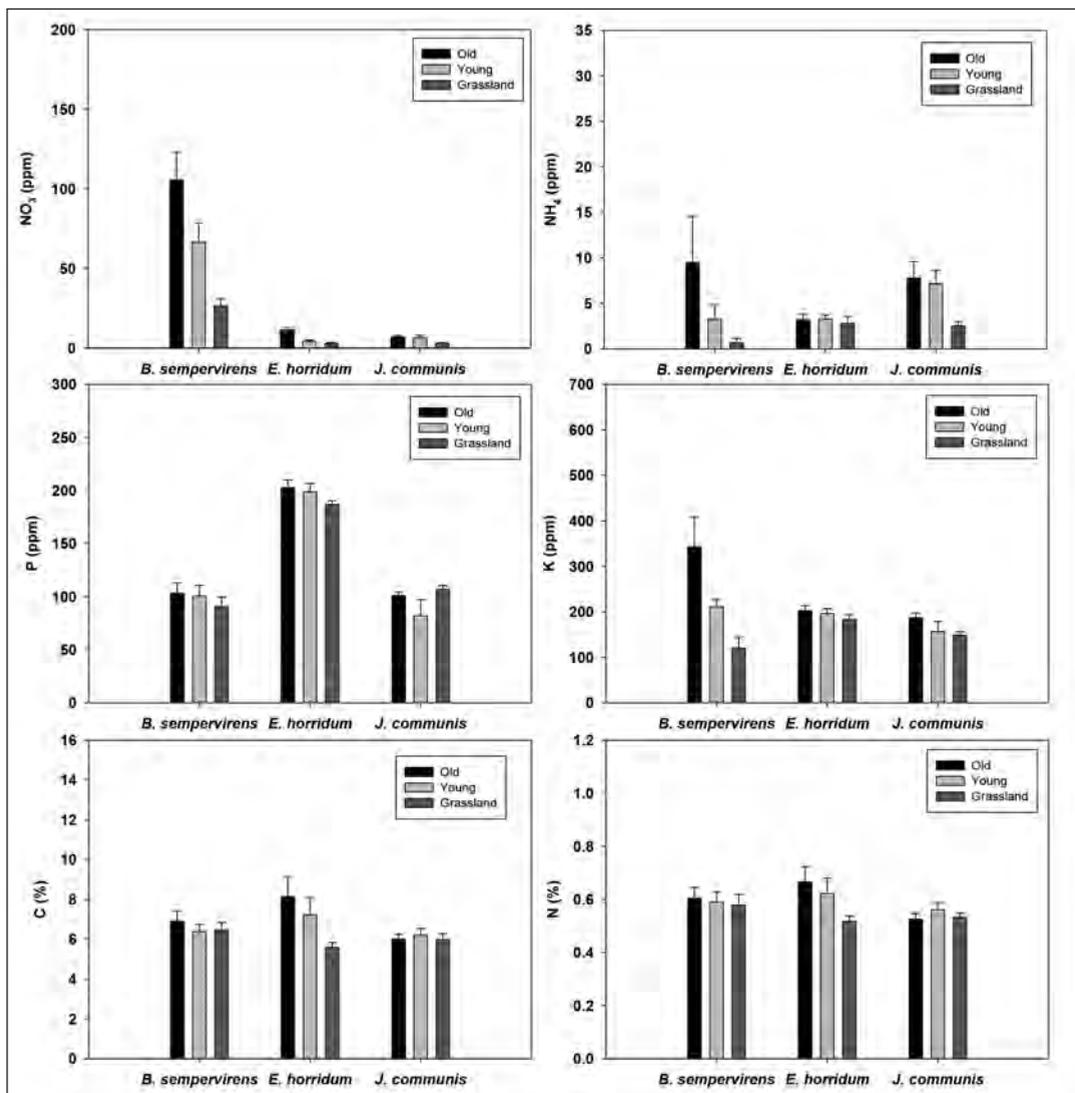


Fig. 5. Concentración de nitrato, amonio, fósforo, potasio, nitrógeno y carbono total en el suelo bajo individuos viejos (negro) y jóvenes (gris claro) de *Buxus sempervirens*, *Echinopartum horridum* y *Juniperus communis*, así como bajo pasto sin colonizar (gris oscuro). Las distintas letras indican la existencia de diferencias significativas ($\alpha = 0.05$) entre las distintas situaciones analizadas.

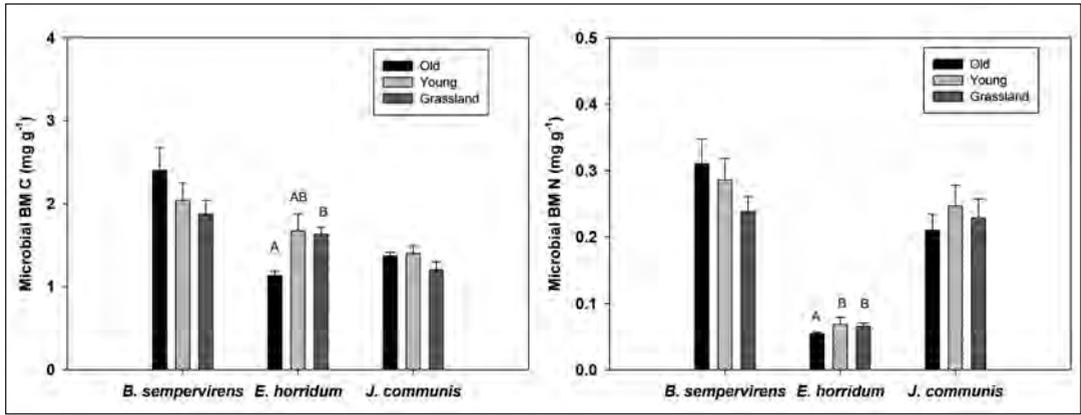


Fig. 6. Concentración de carbono y nitrógeno en la biomasa microbiana del suelo bajo individuos viejos (negro) y jóvenes (gris claro) de *Buxus sempervirens*, *Echinospartum horridum* y *Juniperus communis*, así como bajo pasto sin colonizar (gris oscuro). Las distintas letras indican la existencia de diferencias significativas ($\alpha = 0.05$) entre las distintas situaciones analizadas.

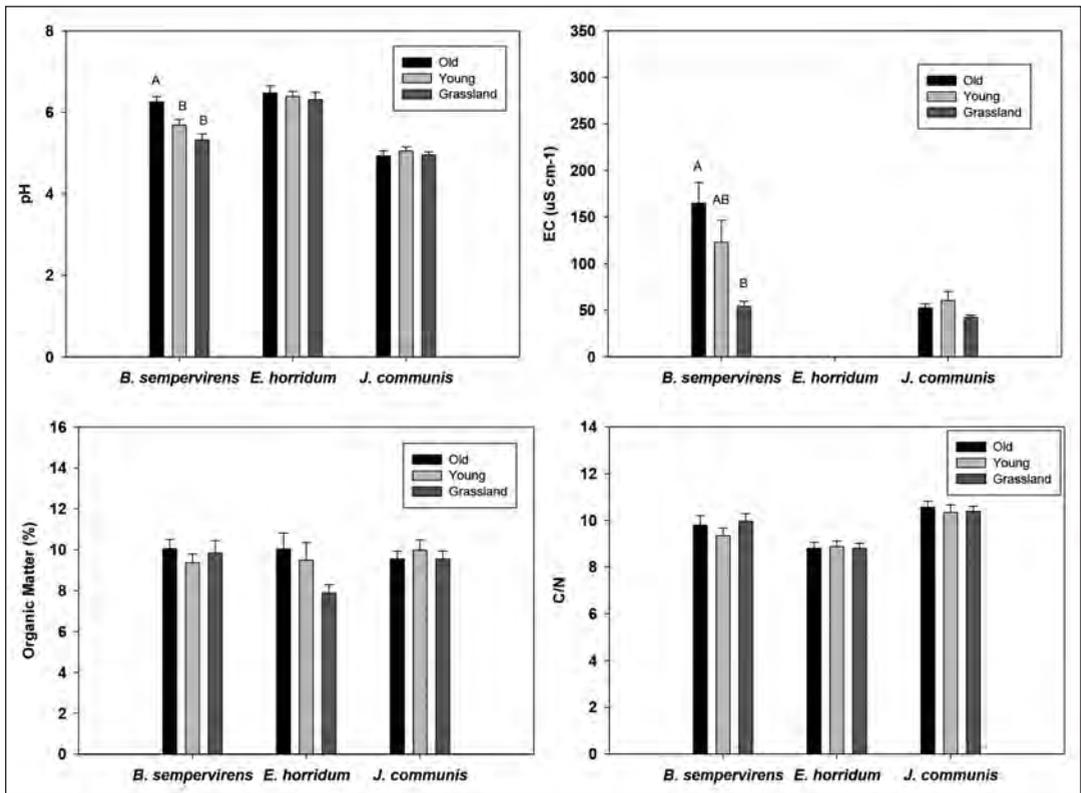


Fig. 7. pH, conductividad eléctrica, concentración de materia orgánica y relación carbono:nitrógeno en el suelo bajo individuos viejos (negro) y jóvenes (gris claro) de *Buxus sempervirens*, *Echinospartum horridum* y *Juniperus communis*, así como bajo pasto sin colonizar (gris oscuro). Las distintas letras indican la existencia de diferencias significativas ($\alpha = 0.05$) entre las distintas situaciones analizadas.

DISCUSIÓN

El proceso de matorralización es muy lento en el parque nacional de Ordesa-Monte Perdido y las especies matorralizadoras requieren bastantes décadas para alcanzar el recubrimiento total de los pastos. Ello es así porque todavía existe un uso ganadero bastante importante en la zona. Sin embargo, ya no se ejerce la misma presión sobre las plantas matorralizadoras que se ejercía en el pasado. Sin duda, el abandono total del pastoreo aceleraría el proceso matorralizador.

El análisis de los atributos funcionales ha permitido identificar las especies matorralizadoras como especies arbustivas con valores bajos de área específica foliar asociados a valores elevados en contenido en materia seca de la hoja y a una elevada longevidad foliar, patrones comunes a otras especies vegetales (WRIGHT *et al.*, 2004). Son especies con mecanismos disuasorios del consumo de los herbívoros y adaptaciones para la extensión clonal. Además, se dispersan mediante semillas de bajo peso producidas en gran número, lo que incrementa su capacidad de colonización. De entre las especie clave matorralizadoras, *Echinopartum horridum* difiere por ser una leguminosa por lo que muestra atributos funcionales específicos del grupo funcional al que pertenece (WESTOBY *et al.*, 2002).

En las especies estudiadas la extensión clonal efectiva por enraizamiento de los tallos requiere la formación de tallos postrados que, a su vez, sólo se pueden generar por crecimiento neoformado durante un periodo de tiempo relativamente largo (prolongados periodos de organogénesis y de extensión de las ramas). Las tres especies clave presentan una capacidad de extensión clonal muy reducida, así como periodos de organogénesis variables y de extensión de las ramas entre cortos y moderadamente largos. Las demás especies *Calluna vulgaris*, *Vaccinium myrtillus*, *Arctostaphylos uva-ursi* y *Vaccinium uliginosum*, que presentan una capacidad de extensión clonal muy

superior a la de las tres especies clave (KLIMEŠOVÁ & KLIMEŠ Clo-Pla3), presentan periodos relativamente largos de desarrollo de las ramas y de organogénesis, especialmente las especies perennifolias (*Calluna vulgaris* y *Arctostaphylos uva-ursi*).

Otro aspecto que parece muy importante para el proceso de matorralización es la capacidad de las especies matorralizadoras para producir y dispersar diásporas, formar bancos de semillas, así como la de las plántulas para establecerse en los pastos (VAN AUKEN 2000). En estos aspectos, *Echinopartum horridum* es mucho más eficaz que sus dos compañeras perennifolias, lo que hace que esta especie sea la matorralizadora más dinámica del territorio. Acumula la hojarasca en el interior del cojinete y cuando éste envejece se suelen establecer plántulas de *Buxus sempervirens*, *Juniperus communis* o *Pinus* spp. en su parte central, lo que facilita la sucesión a las comunidades leñosas propias de suelos más desarrollados que los de los ambientes naturales de *Echinopartum horridum*. La matorralización por *Echinopartum horridum* es más rápida que la de *Buxus sempervirens* o *Juniperus communis* y facilita las primeras etapas de la sucesión hacia comunidades forestales más maduras ayudada por sus atributos funcionales de leguminosa.

Las características de las tres especies clave no parecen ser óptimas para la matorralización de los pastos, al menos si juzgamos por sus tasas muy bajas de extensión clonal y la lentitud con la que suelen incorporar nuevos individuos a los pastos en fase de matorralización. Nuestros resultados apoyan la idea de que no existen los síndromes de atributos óptimos de especie matorralizadora (ELDRIDGE *et al.*, 2011; LIU *et al.*, 2013). Más bien, las especies matorralizadoras parecen reclutarse entre las especies leñosas disponibles en la flora del territorio. Como las plantas leñosas presentan mucha menor diversidad que las plantas herbáceas (aprox. suponen un 10 % del total de la flora, GÓMEZ GARCÍA *et al.*, 2005) no podemos esperar que esta selección se produzca

entre un gran número de candidatos posibles, ni que vayan a existir numerosas especies leñosas con combinaciones de atributos tan diversas que puedan garantizar la existencia de una especie óptima para cualquier situación ecológica.

Las tres especies clave analizadas producen hojarasca de baja calidad (la de *Echinospartum horridum* ligeramente mejor), que se descompone con lentitud, independientemente de su ubicación. Los patrones aportados por la literatura no son homogéneos, seguramente porque proceden de pastos muy diversos y de biomas distintos. Se ha descrito que con la matorralización de los pastos pirenaicos aumenta el C orgánico en el horizonte superficial del suelo, seguramente a causa de la menor tasa de descomposición de la hojarasca de los arbustos matorralizadores respecto a la de las especies del pasto (MONTANÉ et al., 2007 y 2010). Sin embargo, JACKSON et al., (2002) encontraron que el C orgánico del suelo aumentaba con la matorralización en ambientes áridos y disminuía en los húmedos y CASALS et al., (2004) hallaron más C orgánico en el horizonte superficial del suelo en pastos pirenaicos pastados que en los no pastados. ELDRIDGE et al., (2011) encontraron un aumento claro de C y N del suelo con la matorralización en un análisis de 244 casos de ambientes muy diversos. DELUCA & ZACKRISSON (2007) observaron un aumento de N y P en el suelo bajo *Juniperus communis* en un ambiente de tundra, aunque no hallaron tendencias con el C.

Los resultados obtenidos nos permiten inferir que los efectos de la matorralización serán desiguales si los producen especies distintas. Las diferencias pueden ser más importantes entre las especies perennifolias y caducifolias. Según los resultados obtenidos en los atributos funcionales vegetativos, *Buxus sempervirens* y *Juniperus communis* generan procesos de matorralización que requieren mucho tiempo y que se pueden estancar con facilidad en la sucesión hacia comunidades forestales más maduras. Su hojarasca se descompone con mucha lentitud y produce

un humus poco fértil que es adecuado para ellas, pero que limita mucho la colonización de las especies arbóreas y arbustivas más exigentes en fertilidad que deberían conducir estos matorrales hacia comunidades forestales más maduras (AERTS & CHAPIN 2000).

Tampoco encontramos un patrón común a todas las especies analizadas del efecto de los arbustos matorralizadores sobre el suelo, ya que la mayoría de resultados fueron diferentes para cada especie analizada. No obstante, todas las especies matorralizadoras estudiadas condujeron a un incremento de las concentraciones de nitrato en el suelo (ELDRIDGE et al., 2011) y, en el caso de *Buxus sempervirens* y *Echinospartum horridum*, también a un aumento de las concentraciones de fósforo edáfico. En general, nuestros resultados demuestran que la colonización de los pastos abandonados por arbustos matorralizadores tiene un efecto notable sobre las características del suelo, conduciendo a suelos más próximos a los forestales que a los de los pastos.

CONCLUSIONES

Desde la mitad del siglo XX se está produciendo un cambio notable en el paisaje vegetal de la mayoría de montes españoles. Se ha pasado de un importante dominio de las plantas herbáceas en los montes peninsulares en la primera mitad del siglo XX a un dominio casi total de las especies leñosas. No sólo se matorralizan los pastos, sino que también se produce un ascenso del límite superior del bosque (AMEZTEGUI et al., 2016), la transformación de montes bajos en matorrales y bosques muy densos de árboles de corta talla, la proliferación de repoblaciones forestales en áreas externas a los parques nacionales, etc. Todo ello determina una uniformización generalizada del paisaje por debajo del límite superior del bosque que conduce a una reducción progresiva de la biodiversidad y a una pérdida de las comunidades más exigentes en fertilidad, al tiempo que

aumenta notablemente el riesgo de incendio. Un territorio ampliamente dominado por plantas leñosas poco diversas deja poco espacio para las plantas herbáceas, que constituyen la gran mayoría de la flora, pero también para la fauna que se asocia a las comunidades de espacios abiertos.

Por otra parte, la expansión forestal desmedida tiende a secar las fuentes y a disminuir el caudal de los arroyos de los montes (GARCÍA-RUIZ & LANA-RENAULT 2011) ya que los árboles y arbustos mantienen una gran cantidad de follaje transpirante en verano, mientras que muchas plantas de los pastos se secan y rebrotan tras las primeras lluvias de otoño.

Existe una percepción generalizada de que el predominio de los bosques en los territorios de montaña por debajo del límite superior del bosque corresponde a espacios más «naturales» que los dominados por plantas herbáceas. Esta percepción es claramente errónea ya que desde el Mioceno han existido grandes extensiones dominadas por plantas herbáceas que alimentaban extensas manadas de herbívoros muy diversos de talla media y grande (AGUSTÍ & ANTÓN 2002). Estos herbívoros, que favorecían el pasto y evitaban la extensión excesiva de las plantas leñosas (BREDENKAMP *et al.*, 2002), abundaron en Europa desde el Mioceno hasta el final del Pleistoceno, cuando se produjo la extinción de bastantes de ellos y la desaparición de sus grandes manadas principalmente por causas antrópicas (SANDOM *et al.*, 2014). Los herbívoros domésticos los sustituyeron a partir del Neolítico, cuando nuestros antepasados ya dominaban la ganadería y el uso

del fuego como agente desbrozador. El uso ganadero mantenido durante siglos modeló completamente los paisajes naturales de los montes peninsulares (ZORITA 2001). Ahora se impone volver a utilizar algunas de las herramientas que aplicaron los hombres neolíticos para mantener un paisaje diversificado, es decir, el pastoreo por una cabaña de herbívoros muy variada que incluye tanto especies de espacios abiertos (vacuno, equinos, lanar y caprino) como forestales (jabalíes, ciervos y corzos) y la recolección de leña. La realización de estas actividades en el contexto de una planificación racional y muy cuidada es la principal acción que, a nuestro juicio, debería abordarse en todos los parques nacionales de zonas de montaña, ya que la matorralización y la exagerada expansión de los bosques en las zonas montañosas podrían generar una realidad mucho más artificial que la derivada del uso tradicional del territorio.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al OAPN la financiación del proyecto 786S/2012. Elena Lahoz, Victoria Lafuente, Pedro Sánchez y Silvia Gutiérrez-Eissman prestaron una valiosa ayuda en el campo y en los análisis de las muestras. A Josep Ninot por su colaboración en numerosos aspectos científicos y prácticos del desarrollo del proyecto.

Comentario final: listo para imprenta con las indicaciones señaladas. No se procederá a otro envío previo a la publicación, por lo que este es el momento de introducir cambios o correcciones.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AERTS, R. y CHAPIN, F. S. (2000): The mineral nutrition of wild plants revisited: A reevaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, 30: 1-67.
- Archer, S.; SCHIMEL, D. S. y HOLLAND, E. A. (1995): Mechanisms of shrubland expansion: Land use, climate or CO₂? *Climatic Change*, 29: 91-99.

- AGUSTÍ, J. y ANTÓN, M. (2002): Mammoths, sabertooths, and hominids. 65 million years of mammalian evolution in Europe. Columbia University Press, New York, 313 pp.
- AMEZTEGUI, A.; COLL, L.; BROTONS, L. y NINOT, J. M. (2016): Land-use legacies rather than climate change are driving the recent upward shift of the mountain tree line in the Pyrenees. *Global Ecology and Biogeography*, 25: 263-273.
- BRAY, R. H. y KURTZ, L. T. (1945): Determination of total, organic and available forms of phosphorus in soils. *Soil Science* 59: 39-45.
- BREDENKAMP, G. J.; SPADA, F. y KAZMIERCZAK, E. (2002): On the origin of northern and southern hemisphere grasslands. *Plant Ecology*, 163: 209-229.
- BROOKES, P. C.; LANDMAN, A.; PRUDEN, G. y JENKINSON, D. S. (1985): Chloroform fumigation and the release of soil nitrogen: A rapid direct extraction method to measure microbial biomass nitrogen in soil. *Soil Biol. Biochem.* Vol. 17. No. 6: 837-842.
- CASALS, P.; GARCÍA-PAUSAS, J.; ROMANYÀ, J.; CAMARERO, L.; SANZ, M. J. y SEBASTIÀ, M. T. (2004): Effects of livestock management on carbon stocks and fluxes in grassland ecosystems in the Pyrenees. En: A. Lüscher et al., (eds.) *Land Use Systems in Grassland Dominated Regions*. *Grassland Sci. in Europe*, vol. 9., pp. 136-138, Swiss Grassland Soc. (AGFF), Zürich.
- CRAINE, J. M. (2009): Resource strategies of wild plants. Princeton University Press, 331 pp.
- CORNELISSEN, J. H. C.; et al. (2003): A handbook for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51: 335-380.
- DELUCA, T. H. y ZACKRISSON, O. (2007): Enhanced soil fertility under *Juniperus communis* in arctic ecosystems. *Plant and Soil*, 294: 147-155.
- EDWARDS, E. J.; OSBORNE, C. P.; STRÖMBERG, C. A. E.; SMITH, S. A. y C4 GRASSES CONSORTIUM. (2010): The Origins of C4 Grasslands: Integrating Evolutionary and Ecosystem Science. *Science*, 328: 587-591.
- ELDRIDGE, D. J.; BOWKER, M. A.; MAESTRE, F. T.; ROGER, E.; REYNOLDS, J. F. y WHITFORD, W. G. (2011): Impacts of shrub encroachment on ecosystem structure and functioning: towards a global synthesis. *Ecology Letters*, 14: 709-722.
- GARCÍA-RUIZ, J. M.; LASANTA, T.; RUIZ-FLANO, P.; ORTIGOSA, L. WHITE, S.; GONZÁLEZ, C. y MARTÍ, C. (1996): Land-use changes and sustainable development in mountain areas: A case study in the Spanish Pyrenees. *Landscape Ecology*, 11: 267-277.
- GARCÍA-RUIZ, J. M. y LANA-RENAULT, N. (2011): Hydrological and erosive consequences of farmland abandonment in Europe, with special reference to the Mediterranean region-A review. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 140: 317-338.
- GÓMEZ GARCÍA, D.; MATEO, G.; MERCADAL, N.; MONTSERRAT, P. y SESÉ, J. A. (2005): onwards. Atlas digital de la Flora de Aragón. <http://floragon.ipe.csic.es>
- JACKSON, R. B.; BANNER, J. L.; JOBBÁGY, E. G.; POCKMAN, W. T. y WALL, D. H. (2002): Ecosystem carbon loss with woody plant invasion of grasslands. *Nature*, 418: 623-626.
- KLIMEŠOVÁ, J. y KLIMEŠ, L. (2013): Clo-Pla3-Database of clonal growth of plants from Central Europe. <http://clopla.butbn.cas.cz/>
- KOCH, B.; EDWARDS, P. J.; BLANCKENHORN, WU.; WALTER, T. y HOFER, G. (2015): Shrub encroachment affects the diversity of plants, butterflies, and grasshoppers on two Swiss subalpine pastures. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 47: 345-357.
- LEMS, K. (1962): Adaptive radiation in the *Ericaceae*. I. Shoot development in the *Andromedaceae*. *Ecology*, 43: 524-528.
- LIU, F.; ARCHER, S. R.; GELWICK, F.; BAI, E.; BOUTTON, T. W. y WU, X. B. (2013): Woody Plant Encroachment into Grasslands: Spatial Patterns of Functional Group Distribution and Community Development. *Plos One*, 8: e84364.
- MCAUGHTON, S. J. (1979): Grazing as an optimization process: grass- ungulate relationships in the Serengeti. *American Naturalist*, 113: 691-703.
- MOLINILLO, M.; LASANTA, T. y GARCÍA-RUIZ, J. M. (1997): Managing mountainous degraded landscapes after farmland abandonment in the central Spanish Pyrenees. *Environ. Manage.*; 21: 587- 598.
- MONTANE, F.; ROMANYA, J.; ROVIRA, P. y CASALS, P. (2010): Aboveground litter quality changes may drive soil organic carbon increase after shrub encroachment into mountain grasslands. *Plant and Soil*, 337: 151-165.

- MONTANE, F.; ROVIRA, P. y CASALS, P. (2007): Shrub encroachment into mesic mountain grasslands in the Iberian peninsula: Effects of plant quality and temperature on soil C and N stocks. *Global Biogeochemical Cycles*, 21: GB4016. doi: 10.1029/2006GB002853
- MONTSERRAT, P. (1961): Las bases de la pricultura moderna, I-III. Publicaciones de la Obra Social Agrícola de la Caja de Pensiones para la Vejez y de Ahorros, n.º 47, 62 pp. Barcelona.
- (1964): Ecología del pasto. (Ecología de los agrobiosistemas pastorales). Publicaciones del Centro pirenaico de Biología experimental, 1: 1-68.
- MONTSERRAT-MARTÍ, G.; PALACIO, S.; MILLA, R. y GIMÉNEZ-BENAVIDES, L. (2011): Meristem growth, phenology, and architecture in chamaephytes of the Iberian Peninsula: insights into a neglected life form. *Folia Geobotanica*, 46: 117-136.
- MONTSERRAT-MARTÍ, G.; PALACIO, S. y MILLA, R. (2008): Fenología y características funcionales de las plantas leñosas mediterráneas. En: F.Valladares (ed.) *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. 2ª edición. Págs. 131-164. Ministerio de Medio Ambiente. EGRAF SA. Madrid.
- NITTA, I. y OHSAWA, M. (1998): Bud structure and shoot architecture of canopy and understorey evergreen broad-leaved trees at their northern limit in East Asia. *Annals of Botany*, 81: 115-129.
- PAGE, A. L. (1982): *Methods of soil analysis. Part 2: Chemical and microbiological properties*. American Society of Agronomy, Madison, Wisconsin, USA
- PALACIO, S.; MAESTRO, M. y MONTSERRAT-MARTÍ, G. (2007): Seasonal dynamics of non-structural carbohydrates in two species of Mediterranean sub-shrubs with different leaf phenology. *Environmental and Experimental Botany* 59, 34-42.
- PÉREZ-HARGUINDEGUY, N. et al. (2013): New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61: 167-234.
- POTT, R. (1995): The origin of grassland plant species and grassland communities in Central Europe. *Fitosociología*, 29: 7-32.
- ORSHAN, G. (ed.) (1989): *Plant pheno-morphological studies in Mediterranean type ecosystems*. Geobotany, 12. Dordrecht, Kluwer Acad. Pub.; 404 pp.
- SANDOM, C. J.; EJRNAES, R.; HANSEN, M. D. D. y SVENNING, J. C. (2014): High herbivore density associated with vegetation diversity in interglacial ecosystems. *PNAS*, 111: 4162-4167.
- STRÖMBERG, C.A. E. y MCINERNEY, F.A. (2011): The Neogene transition from C3 to C4 grasslands in North America: assemblage analysis of fossil phytoliths. *Paleobiology*, 73: 50-71.
- VAN AUKEN, O.W. (2000): Shrub invasions of North American semiarid grasslands. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 31, 197-215.
- (2009): Causes and consequences of woody plant encroachment into western North American grasslands. *J. Environ. Manag.*; 90, 2931-2942.
- VANCE, E.; BROOKES, P. y JENKINSON, D. (1987): An extraction method for measuring soil microbial biomass C. *Soil. Biol. Biochem.* Vol. 19. 6: 703-707.
- WRIGHT, I. J.; et al. (2004): The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428: 821-827.
- ZORITA, E. (2001): La investigación zootécnica española. Las razones de un fracaso. *Arch. Zootec.*; 50: 441-463.