

La colonització vegetal de les àrees erosionades de la conca de la Baells (Alt Llobregat)

Roser Guàrdia i Rúbies

ADVERTIMENT. La consulta d'aquesta tesi queda condicionada a l'acceptació de les següents condicions d'ús: La difusió d'aquesta tesi per mitjà del servei TDX (www.tdx.cat) ha estat autoritzada pels titulars dels drets de propietat intel·lectual únicament per a usos privats emmarcats en activitats d'investigació i docència. No s'autoritza la seva reproducció amb finalitats de lucre ni la seva difusió i posada a disposició des d'un lloc aliè al servei TDX. No s'autoritza la presentació del seu contingut en una finestra o marc aliè a TDX (framing). Aquesta reserva de drets afecta tant al resum de presentació de la tesi com als seus continguts. En la utilització o cita de parts de la tesi és obligat indicar el nom de la persona autora.

ADVERTENCIA. La consulta de esta tesis queda condicionada a la aceptación de las siguientes condiciones de uso: La difusión de esta tesis por medio del servicio TDR (www.tdx.cat) ha sido autorizada por los titulares de los derechos de propiedad intelectual únicamente para usos privados enmarcados en actividades de investigación y docencia. No se autoriza su reproducción con finalidades de lucro ni su difusión y puesta a disposición desde un sitio ajeno al servicio TDR. No se autoriza la presentación de su contenido en una ventana o marco ajeno a TDR (framing). Esta reserva de derechos afecta tanto al resumen de presentación de la tesis como a sus contenidos. En la utilización o cita de partes de la tesis es obligado indicar el nombre de la persona autora.

WARNING. On having consulted this thesis you're accepting the following use conditions: Spreading this thesis by the TDX (www.tdx.cat) service has been authorized by the titular of the intellectual property rights only for private uses placed in investigation and teaching activities. Reproduction with lucrative aims is not authorized neither its spreading and availability from a site foreign to the TDX service. Introducing its content in a window or frame foreign to the TDX service is not authorized (framing). This rights affect to the presentation summary of the thesis as well as to its contents. In the using or citation of parts of the thesis it's obliged to indicate the name of the author.

LA COLONITZACIÓ VEGETAL DE LES ÀREES EROSIONADES DE
LA CONCA DE LA BAELLS (ALT LLOBREGAT)

Roser Guàrdia i Rúbies

8.3.10 *Onobrychis supina* (Chaix) DC.

Descripció

Hemicriptòfit de 10 a 50 cm d'alçada. Rel principal engruixida, bastant profunda. Sociabilitat intermèdia. Base de la planta lignificada, d'on surten moltes tiges (de 2 a 11) amb roseta de fulles basal. Fulles pinnaticompostes, abundants a la roseta basal i escasses a la tija, amb 6-12 parells de folíols; aquests de 4-8 x 1-3 mm, pubescents al marge i al nervi principal; nervis secundaris marcats.

Inflorescència en raïm dens apical, amb peduncles 2 o 3 vegades més llargs que les fulles. Calze de 3-5 mm, amb les dents pubescents, més llargues que el tub, persistent en la fructificació. Corol·la rosada, de vegades ratllada, de 6-9 mm. Androceu diadelf. Llegum monosperm, de 4-5 mm, pubescent, reticulat; sutura externa carenada, amb espines alenades. Llavors reniformes, brunes, llises. El fruit actua directament com a diàspora, i la llavor, quan germina, encara està envoltada pel pericarp.

El nombre d'inflorescències que produeix cada individu és molt variable i depèn del nombre de rosetes que el formen (mitjana de 5.5 ± 5.3). S'ha enregistrat des d'individus amb 1 sola espiga floral fins a plantes amb 21; en aquest últim cas es tracta d'una planta amb un total d'11 rosetes de fulles. Cada espiga porta de 10 a 30 flors. La mitjana de fruits per espiga és de 4 (4.3 ± 2.3).

Hàbitat: Pastures seques. Estatge montà, però descendeix fins a terra baixa i ascendeix fins a l'estatge subalpí.

Distribució: Latemediterrània.

Cicle biològic

Planta que es manté activa gairebé tot l'any si les condicions li són favorables (figura 8.10). Al pic de l'estiu i a l'hivern pot presentar una certa involució, de manera que s'assequen bona part de les fulles. La renovació de les fulles de la roseta basal es dona sobretot des de finals d'hivern; cap al juny s'inicia l'elongació de les tiges, associada generalment amb la floració. A l'octubre aquestes tiges s'assequen i la planta continua la seva activitat vegetativa només a la roseta basal, fins a l'estiu de la temporada següent.

L'aparició dels borrons florals es produeix des del maig, però no és fins a mitjans de juliol que comencen a obrir-se les flors. Cal remarcar que la fase de floració en aquesta espècie sol ser bastant curta i es produeix molt sincrònicament entre els diferents individus de la població. Dins d'una

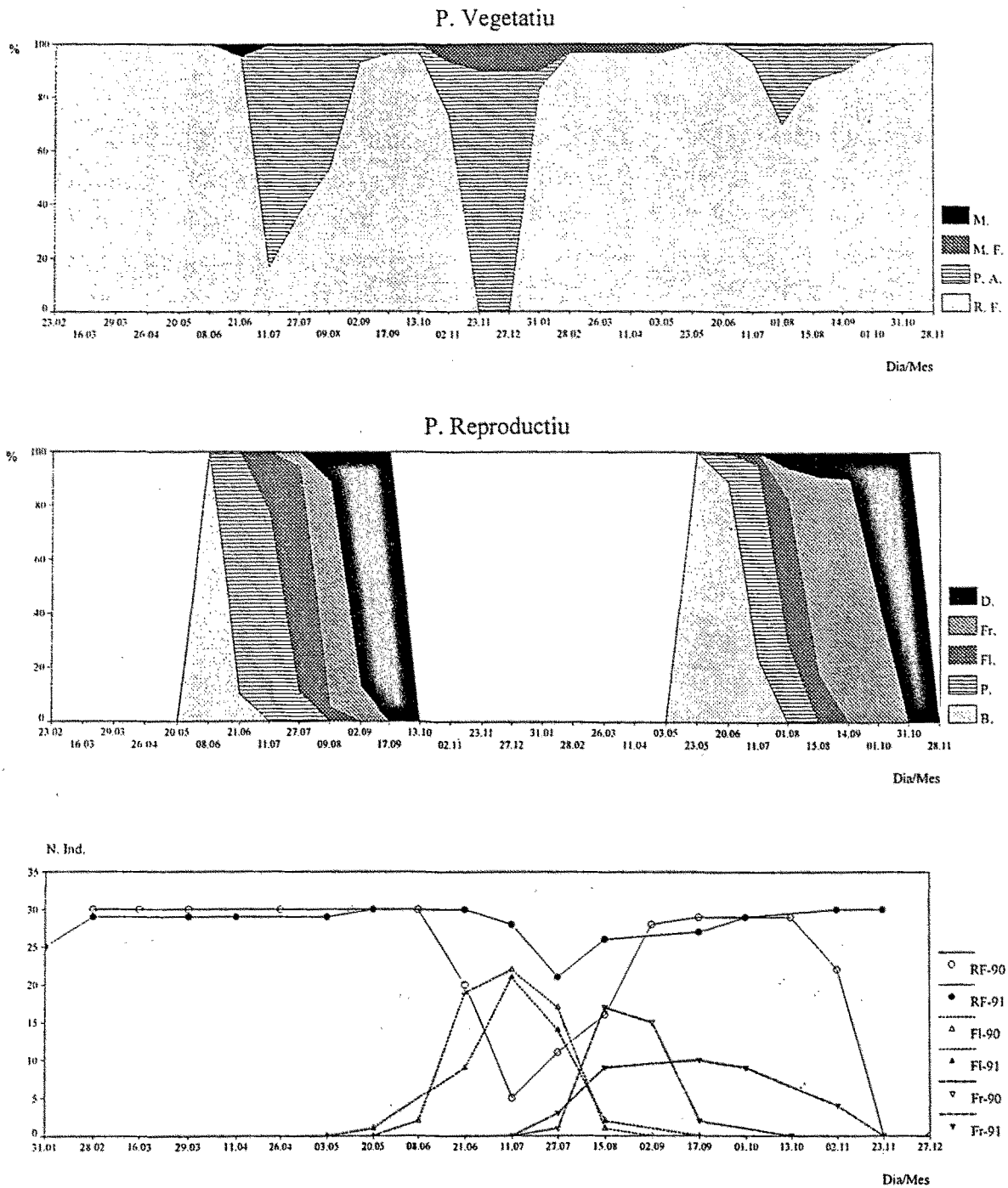


Figura 8.10 Percentage d'individus en les diferents fases fenològiques del període vegetatiu (gràfic superior) i del període reproductiu (gràfic intermig) de *Onobrychis supina*, des del febrer de 1990 fins a finals del novembre de 1991. Al gràfic inferior es compara el nombre d'individus en fase de renovació foliar (RF), de floració (Fl) i de fructificació (Fr) en cada mostreig durant els dos anys d'estudi.

mateixa inflorescència l'antesi comença per la base. De les nombroses poncelles que inicialment es poden comptar a cada raïm floral, poques arriben a obrir-se i encara menys produeixen fruit. El primer any de mostreig un 23 % dels individus florits no van formar cap fruit, i el segon any no ho van arribar a fer un 50 % dels individus. Cap a l'agost s'observa que la majoria de peus porten diversos eixos florals, però molts d'ells només són portadors d'1 o 2 fruits. La durada de la fructificació és també relativament curta (taula 8.3); els fruits es dispersen durant la tardor.

La major part dels individus de la població floriren els 2 anys (taula 8.2), alguns ho feren només al 1990 (7 %) o només al 1991 (13 %); una cinquena part de la població no va assolir el període reproductiu en tot el mostreig. La proporció de plantes que van fructificar, tal com s'ha especificat anteriorment, fou més baixa, sobretot el segon any de mostreig.

Variacions interanuals

L'activitat vegetativa durant l'any 1991 va ser pràcticament continua, mentre que el 1990 s'aturà al juliol per gairebé tota la població (figura 8.10). Les corbes de floració són gairebé iguals. Respecte a la fructificació, la corba del segon any és més aplanada pel fet de que fructificaren menys individus i ho feren força escalonadament.

8.3.11 *Plantago maritima* L. subsp. *serpentina* (All.) Arcang.

Descripció

Hemicriptòfit rosulat, de rizoma llenyós, profund, ramificat a l'extrem superior en branques verticals portadores directament de les fulles basals. Cada individu pot estar format per un nombre variable de rosetes basals, entre 3 i 20 (mitjana de 9.8 ± 6.4 rosetes per individu). Sociabilitat baixa. Fulles totes basals, glabres o esparsament pubescents, carneses, canaliculades, de 9-12 x 0.2-0.4 cm.

Tiges florals ascendents o erectes, cobertes de pèls curts i aplicats. Cada peu pot formar 2 o 3 espigues de manera que el nombre total d'espigues per individu pot arribar a ser bastant alt (entre 1 i 44, mitjana de 12.3 ± 10.4). No hi ha una relació lineal entre el nombre de rosetes que té un individu i el nombre d'espigues que produeix; si bé els que en formen més són els que tenen més rosetes per peu, no tots els que en tenen moltes produeixen moltes espigues. Espigues de 4-8 cm de llarg; generalment portadores de més de 100 flors. Aquestes són hermafrodites, proterogines. No és rar que es doni esterilitat dels òrgans masculins, de manera que moltes flors funcionalment són femenines (ginomonoècia). Pol.linització pel vent, però també visitades pels insectes. Es pot donar autocompatibilitat. Calze i corol.la tetràmers, amb les peces soldades. Pètals membranosos, de 3-4 mm; 4 estams, inserits al tub de la corol.la, llargament exserts. Ovari súper, amb 2 carpels soldats

i un sol estil. El fruit és un pixidi, monosperm, dehiscent transversalment. Llavors de 2-3 mm, plano-convexes. Sovint es dispersen amb la part superior del fruit.

Hàbitat: Sòls margosos o argilosos inundables. Estatges montà i subalpí.

Distribució: Submediterrània.

Cicle biològic

L'activitat vegetativa de la planta s'inicia a finals d'hivern, amb la renovació foliar a la roseta basal (figura 8.11). Aquesta fase es perllonga fins al juliol i llavors la planta es manté verda fins a l'octubre. Tanmateix alguns individus comencen a presentar les fulles més externes seques des de l'agost. A la tardor del 1990 es va observar una segona renovació foliar però afectà només a una petita part de la població. A finals de novembre les rosetes estan gairebé seques excepte algunes fulles centrals que protegeixen els borrons foliars. Durant tot l'hivern la planta es manté amb aquest aspecte, fins que cap al març es reinicia la renovació foliar. S'ha constatat la mort de 6 individus del total de la població, bàsicament el primer any, entre els mesos de juny i novembre.

Durant el mes de juny es produeix l'allargament de les tiges florals. Les flors comencen a obrir-se cap al mes de juliol i se'n pot trobar d'obertes durant tot l'agost. El fruit va madurant i dispersant les llavors des del setembre fins a l'octubre.

El percentatge d'individus fèrtils va ser bastant alt i similar tots 2 anys (taula 8.2). Tots els individus que van florir el primer any ho tornaren a fer el segon, excepte 2.

Variacions interanuals

Tots dos anys de mostratge l'espècie va seguir pràcticament la mateixa dinàmica fenològica (figura 8.11). L'única diferència remarcable es va observar en l'activitat vegetativa, pel fet que el segon any es va donar un segon període actiu a la tardor; això, però, només va afectar a una fracció minoritària de la població.

8.3.12 *Sesleria albicans* Kit ex Schultes

Descripció

Hemicriptòfit cespitós de 10 a 30 cm d'alçada. En sòls no consolidats, com als badlands o als talussos, creix formant tofes aïllades, però pot ser l'espècie dominant en pastures, ja sigui en terrenys plans o bastant pendents. Rizoma prim, laxament ramificat. Tiges llargament nues a l'àpex.

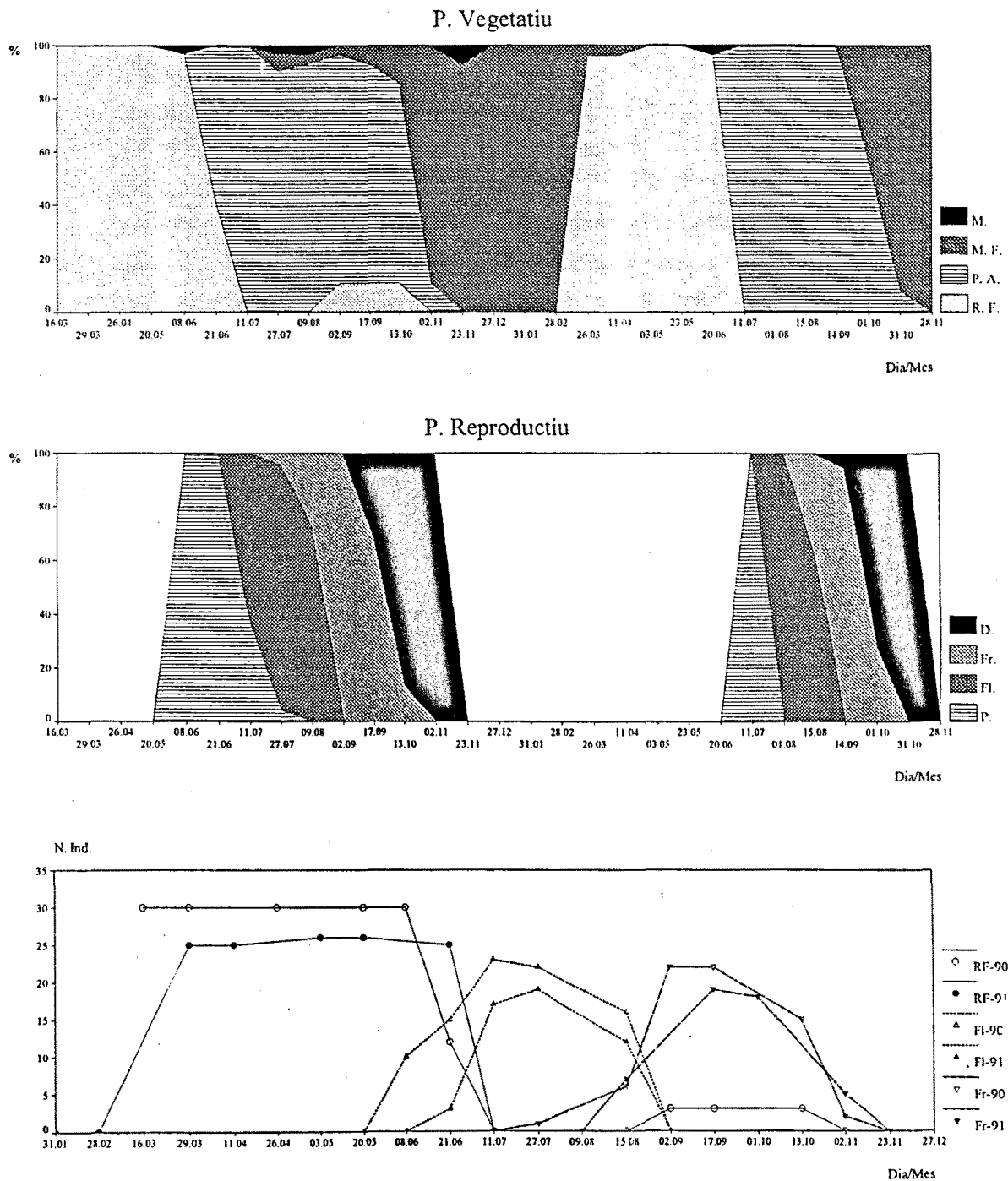


Figura 8.11 Percentatge d'individus en les diferents fases fenològiques del període vegetatiu (gràfic superior) i del període reproductiu (gràfic intermig) de *Plantago serpentina*, des del març de 1990 fins a finals del novembre de 1991. Al gràfic inferior es compara el nombre d'individus en fase de renovació foliar (RF), de floració (FI) i de fructificació (Fr) en cada mostreig durant els dos anys d'estudi.

Fulles principalment basals, les inferiors de 14-20 x 2-4 mm, les superiors molt més curtes; planes o plegades, obtuses, bruscament mucronades.

Inflorescència relativament curta, oblonga, d'1.5 a 3.5 cm, de color blavós a la maturitat. El nombre d'inflorescències que forma una tofa varia entre 3 i 48 (mitjana de 11.0 ± 9.7). El nombre d'espiguetes per espiga va des de 9 a 29 (mitjana de 17.1 ± 0.42); cada espigueta porta 2 o 3 flors, hermafrodites. Glumes gairebé iguals, tan llargues com l'espigueta o poc més curtes; ocasionalment amb aresta. Glumelles amb marges serrats i ciliats. Cariopsi obovoide, de 2.5 x 1.0 mm. Dispersió per fragmentació per sota la lemma, o bé de l'eix floral i, per tant, en aquest cas de tota l'espiga.

Hàbitat: Pastures, relleixos de roques, boscos clars. Estatges montà i subalpí.

Distribució: Eurosiberiana.

Cicle biològic

El període vegetatiu actiu d'aquesta espècie es caracteritza per ésser força primerenc i bastant extens (figura 8.12). Al bo de l'hivern, al gener, s'inicia la renovació foliar, gairebé alhora que apareixen els primers borrons florals. La planta es manté verda pràcticament tot l'any, amb una fase de creixement a la primavera i principis d'estiu i esporàdicament una segona fase a la tardor. A partir del setembre comencen a assecar-se les fulles inferiors de la tija; al desembre bona part de la planta està gairebé seca, però es conserva sempre alguna fulla superior verda, amb el borro foliar que s'activarà el mes següent.

La floració és també molt primerenca: comencen a veure's borrons florals el mes de gener, però no serà fins al mes d'abril que es produirà l'antesi. Aquesta sol ser relativament curta per un mateix individu, però per al total de la població s'estèn aproximadament un mes. El fruit és madur al juny però se sol conservar a la planta durant força temps: de finals de maig fins a l'agost es poden trobar espigues amb llavors.

Gairebé totes les tofes de la població han produït alguna inflorescència (taula 8.2); la majoria ho han fet tots 2 anys. En algun cas s'ha constatat l'assecament de tota la panícula sense formar cap fruit.

Variacions interanuals

Pel que fa al període vegetatiu l'única diferència remarcable és a la tardor, en la qual el 1991 la segona fase de renovació foliar fou menys generalitzada que al 1990 (figura 8.12).

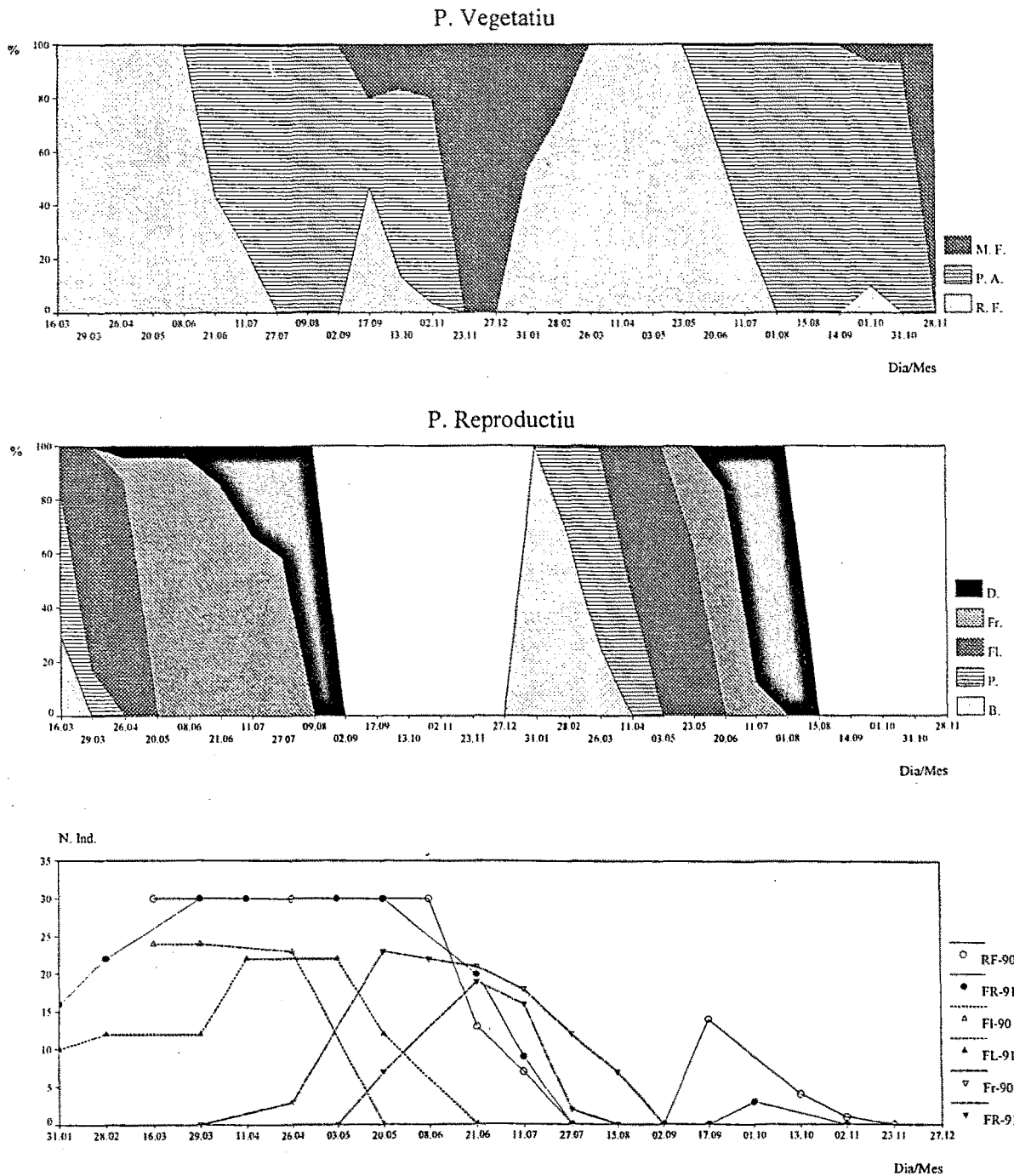


Figura 8.12 Percentatge d'individus en les diferents fases fenològiques del període vegetatiu (gràfic superior) i del període reproductiu (gràfic intermig) de *Sesleria albicans*, des del març de 1990 fins a finals del novembre de 1991. Al gràfic inferior es compara el nombre d'individus en fase de renovació foliar (RF), de floració (FI) i de fructificació (Fr) en cada mostreig durant els dos anys d'estudi.

La corba de floració presenta poques diferències: el màxim es produí 3 setmanes més tard el 1991 i l'extensió de la fase pel conjunt de la població fou també més llarga. En conseqüència la fructificació es retardà pel mateix lapse de temps.

8.3.13 *Thymelaea tinctoria* (Pourr.) Endl. subsp. *nivalis* (Ramond) Meissn. in DC.

Descripció

Camèfit de 10-15 cm d'alçada, que forma mates molt denses. Sociabilitat baixa. Rel principal llenyosa, engruixida, pot ser bastant profunda o bé estendre's més en sentit horitzontal. Tiges llenyoses, molt ramificades des de la base, ascendents, finalment erectes. Fulles principalment als extrems de les tiges, sèssils, oblongo-linears, de 5-12 x 1-2 mm, més o menys suculentos.

Planta monoica. Flors solitàries, axil·lars, sèssils, tetràmeres i actinomorfes, amb una sola envolta floral. Perigoni groc, tubular. Flors masculines amb 4 o 8 estams, soldats a les parets del tub. Flors femenines d'ovari súper, amb un sol carpel; estigma capitat. En ambdòs tipus de flors hi ha un disc nectarífer a la base. Pol·linització principalment per dípters.

Fruit sec indehiscent, recobert pel perigoni persistent, amb una sola llavor, de 3-3.5 mm.

En les poblacions dels badlands s'han observat plantes amb formes de creixement anòmal, anàlegues a les que s'ha descrit per *Lotus corniculatus* i *Genista scorpius*. Aquesta última espècie i *Thymelaea* són les que adopten morfologies més sorprenents, en part pel fet que són llenyoses.

Hàbitat: Pradells i matollars dels terrenys secs i assolellats. Estatges montà i supalpí.

Distribució: Pirineus.

Cicle biològic

Planta verda pràcticament tot l'any. A principis d'abril s'inicia la renovació foliar, la qual es pot estendre fins a finals d'octubre (figura 8.13); a l'estiu, segons les condicions climàtiques de l'any, alguns individus poden interrompre el seu creixement fins a la tardor. A l'hivern és quan es produeix majoritàriament la caiguda de les fulles; en algunes plantes s'ha observat una certa malacofil·lia durant aquesta estació. No s'han constatat diferències entre els peus masculins i els femenins a nivell d'activitat vegetativa. En total s'han mort dos individus, tots dos a la tardor del 1990 i corresponents a peu femenins.

L'aparició dels borrons florals es produeix cap a finals d'octubre, però es mantenen així fins ben

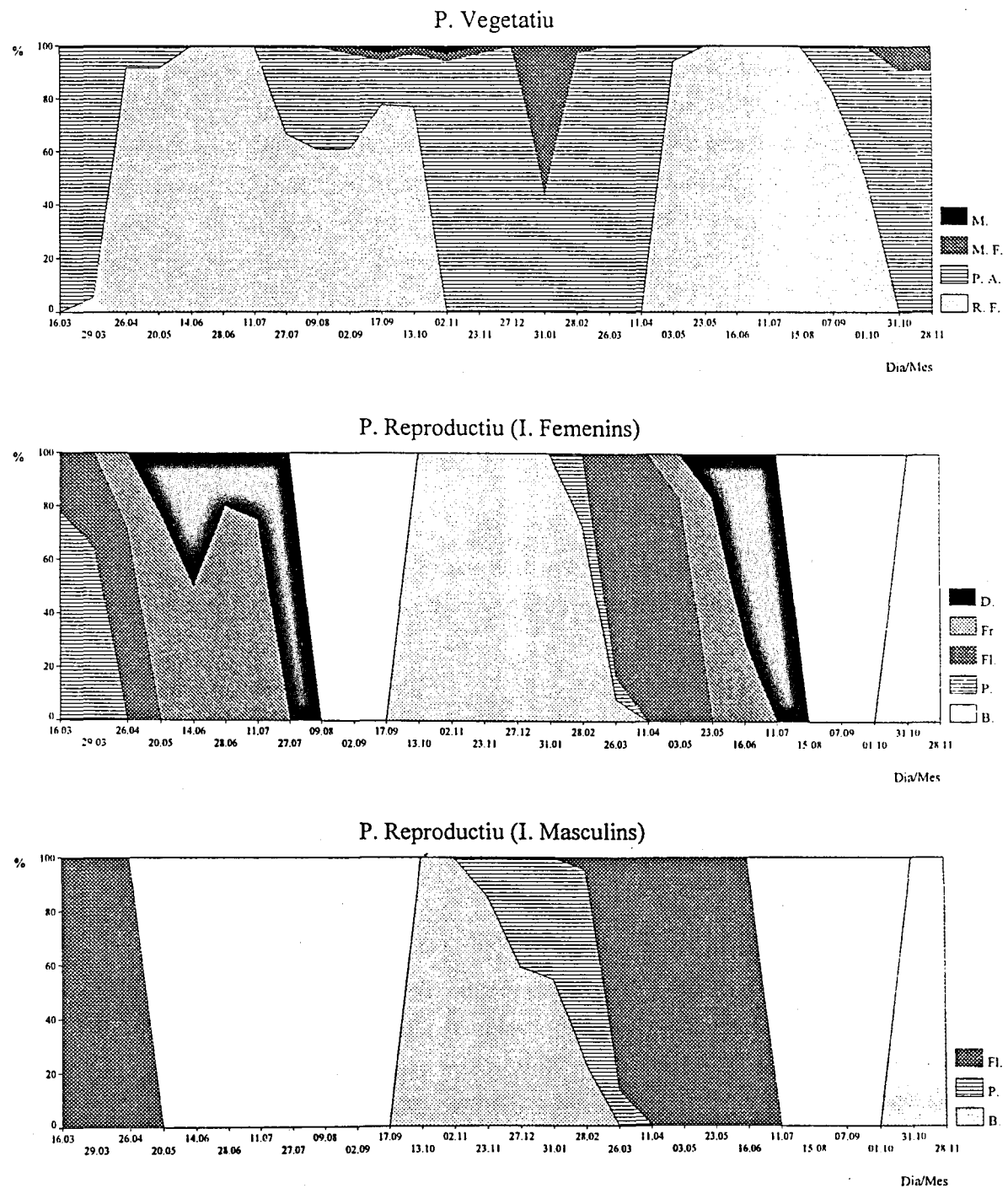


Figura 8.13 Percentage d'individus en les diferents fases fenològiques del període vegetatiu (gràfic superior) i del període reproductiu dels individus masculins (gràfic intermig) i dels femenins (gràfic inferior) de *Thymelaea nivalis*, des del març de 1990 fins a finals del novembre de 1991. Al gràfic inferior es compara el nombre d'individus en fase de renovació foliar (RF), de floració (Fl) i de fructificació (Fr) en cada mostreig durant els dos anys d'estudi.

entrat l'hivern. A la figura 8.14 s'han representat les corbes florals referents a tots dos sexes. Cap al desembre als peus masculins ja es poden començar a distingir poncelles; als femenins, en canvi, no se n'observen fins al febrer. L'antesi es produeix entre el febrer i principis de maig en els primers i una quinzena més tard als peus femenins. Si bé la corba de floració d'aquests darrers està lleugerament desplaçada cap a la dreta, el pic de floració es produeix alhora en els dos sexes. Tots els individus mostrejats, independentment del sexe, van florir tots dos anys d'estudi. Només en un cas l'any 1990 un dels peus va florir però no va arribar a formar fruit. La fase de fructificació és bastant extensa: des de l'abril fins a finals de juliol es poden trobar individus amb fruits.

En la població estudiada el nombre de peus femenins era inferior al de masculins (14 i 22 respectivament). De fet aquest és un fenomen corrent en les espècies dioiques, tal com s'ha vist en altres àrees (Bonet, 1991; Opler & Bawa, 1978).

Variacions interanuals

La fase de renovació foliar el primer any fou més extensa que el segon però, per contra, a l'agost una part de la població aturà el seu creixement, mentre que al 1991 aquest fou continu (gràfica inferior de la figura 8.14).

La floració pràcticament va presentar el mateix patró tots dos anys i pels dos sexes; l'extensió d'aquesta fase, però, en els peus masculins va ser més llarga el 1991, que va durar fins al juny.

8.3.14 *Tussilago farfara* L.

Descripció

Geòfit perenne, escapós. Sistema radical lax format per llargs rizomes horitzontals amb branques verticals portadores dels òrgans aeris. En els centímetres superiors del sòl es concentren les rels fines però els rizomes poden arribar fins a 70 cm de profunditat. Quan viu en llocs oberts forma tapisos gairebé uniespecífics. En els badlands del Berguedà s'han observat densitats de 11.28 ± 1.28 ind.m². Fulles en roseta basal, de 3 a 8 cm, suborbiculars-cordiformes, sinuato-dentades, verdes i glabres a l'anvers, llanoses al revers, llargament peciolades (de 3 a 8 cm). Cada roseta forma entre 3 i 11 fulles durant un cicle estacional.

Capítols solitaris a l'extrem de tiges violàcies, amb bràctees semiamplexicaules, aplicades, de 4-9 cm de llarg. Flors grogues, les radials ligulades, moltes femenines; flors centrals escasses, tubuloses, majoritàriament masculines. Pol.linització per insectes, però també autocompatible (Bakker, 1960). Aquenis estretament cilíndrics, de 3-4 mm de llarg per menys d'1 mm d'ample, amb 5 a 10 costelles; papus dos o tres vegades més llarg que el fruit, molt eficient en la dispersió a grans

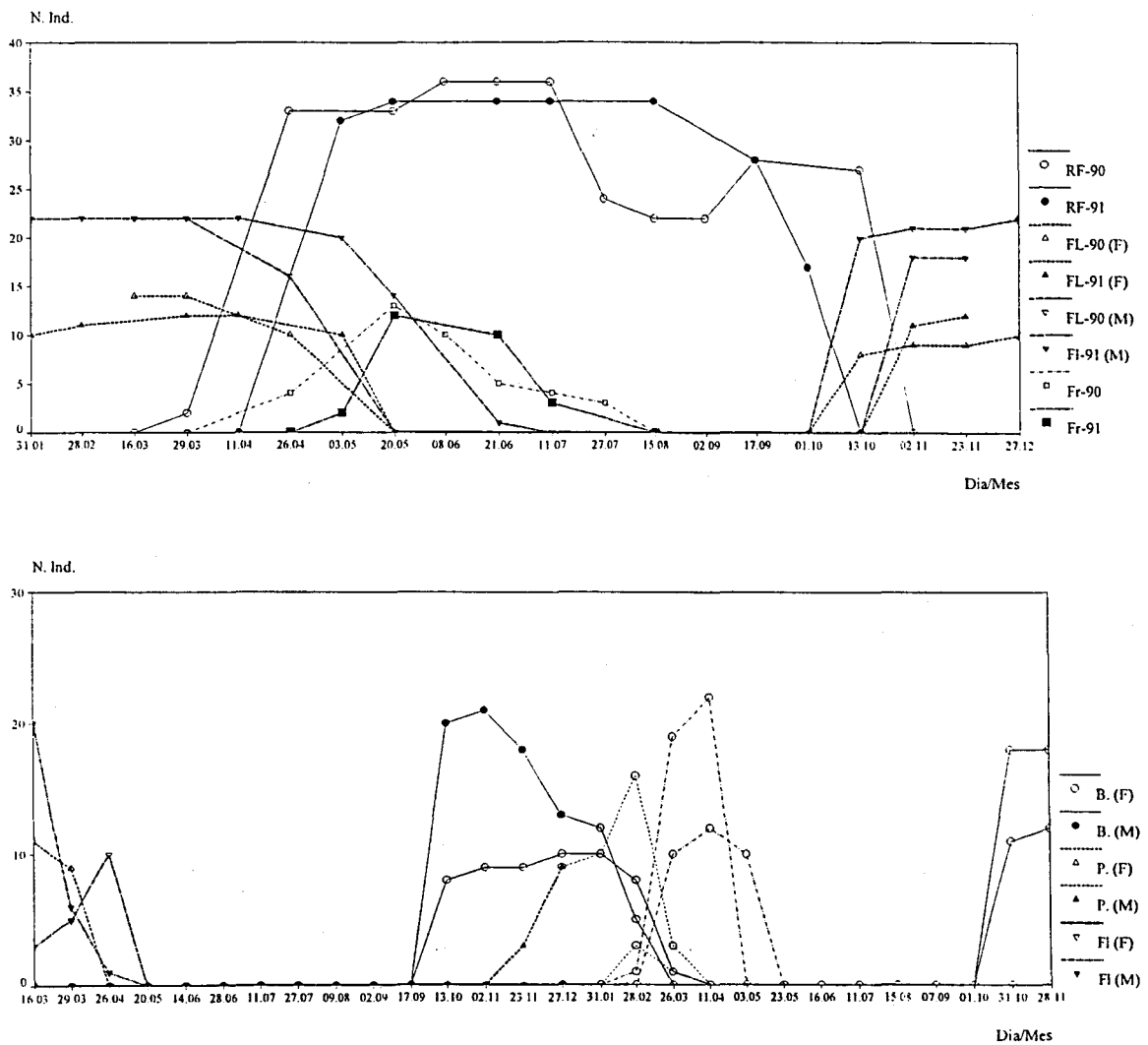


Figura 8.14 Gràfic superior: evolució del nombre d'individus en fase de borró (B.), poncella (P.) i floració (FI) renovació foliar (RF), de floració (FI) i de fructificació (Fr) per la sub població de peus masculins (M) i femenins (F). Gràfic inferior: nombre d'individus en fase de renovació foliar (RF), de floració (FI) i de fructificació (Fr) en cada mostreig durant els dos anys d'estudi; a les fases de floració i fructificació s'indica el nombre d'individus de cada sexe (M, masculins i F, femenins) separatament.

distàncies (Bakker, op. cit.).

Cicle biològic

La part activa del cicle biològic de *Tussilago* és de les més curtes de totes les espècies estudiades. Al maig es produeix majoritàriament la renovació foliar, subsegüent a la floració (figura 8.15). Al llarg de tot l'estiu es van formant fulles noves i es van assecant les més velles. Cap a finals d'agost s'atura el creixement i a l'octubre pràcticament totes les plantes s'han assecat. Durant l'hivern la planta es manté en repòs; a finals d'aquesta estació es produeix el creixement dels rizomes, el qual precedeix a la floració i renovació foliar del següent cicle.

La floració d'aquesta espècie és molt primerenca: els borrons florals apareixen majoritàriament al febrer. En aquesta espècie no s'ha distingit la fase de poncella dins del període reproductiu, ja que així que comença a créixer l'eix floral es van obrint les flors. L'antesi es produeix majoritàriament al març, l'extrem de la tija se sol corbar i el capítol queda pèndul. La formació del fruit és bastant ràpida i un cop format la dispersió és immediata. A finals de juny ja només queden les restes del capítol completament sec. En algun cas s'ha produït un assecament de les flors sense arribar a formar cap fruit.

La proporció d'individus en flor en una població és bastant variable (taula 8.2). Dels 30 peus en estudi el primer any en floriren 6 i el segon només 2. És per això, que per la recollida de les dades referents a la fase reproductiva es va realitzar el seguiment de 25 individus marcats apart, en una població propera a la inicial (les dades de la gràfica intermitja de la figura 8.15 corresponen a aquests 25 individus).

Variacions interanuals

Pel que fa a la renovació foliar, el segon any es produeix un desplaçament d'un mes cap a la dreta en el màxim de la corba (figura 8.15). Tant la durada mitjana per individu com l'extensió de la fase per tota la població són més petites el 1991 que el 1990 (taula 8.3).

En la floració les diferències, no són remarcables. En la fructificació, en canvi, es torna a produir un retard tant en el moment d'inici com en el màxim del segon any.

8.4 DISCUSSIÓ I CONCLUSIONS

Totes les espècies analitzades tenen la fase de creixement i renovació foliar a la primavera, excepte *Laserpitium* i *Jasonia* que no s'activen fins al juny; en aquest últim cas l'extensió de la fase és més petita. Més d'una tercera part de les plantes poden presentar un segon pic de renovació foliar a la

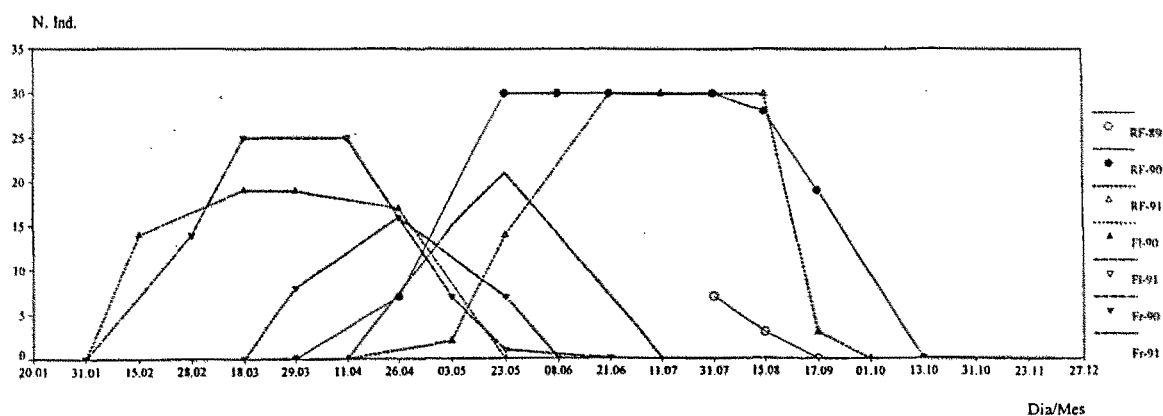
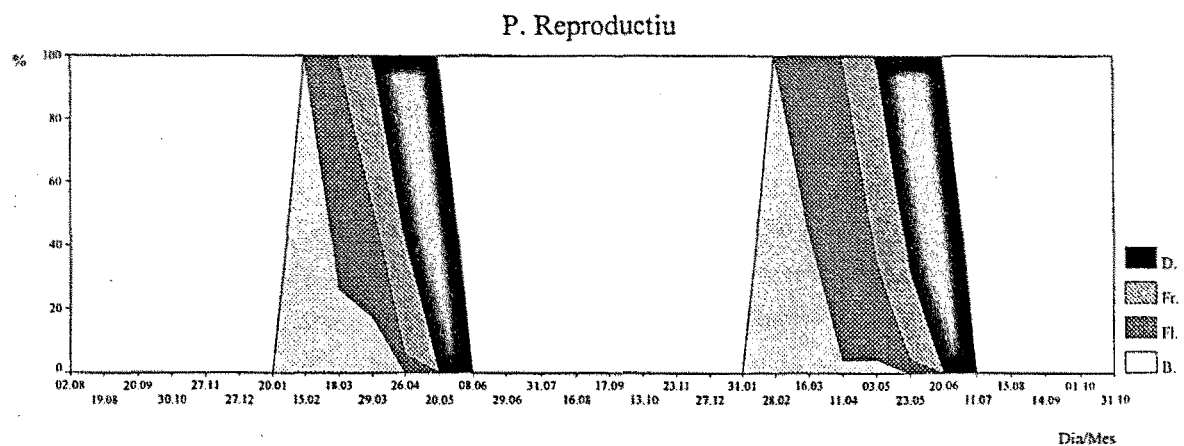
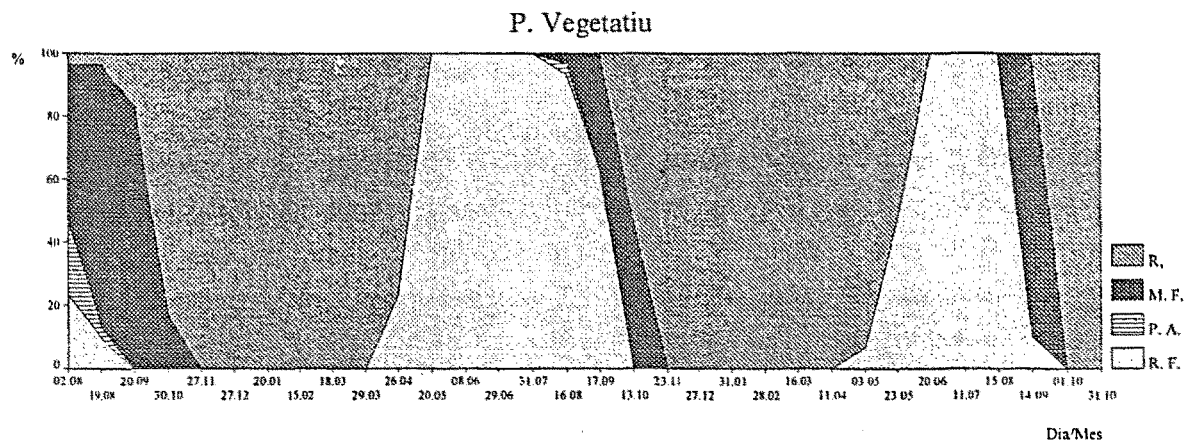


Figura 8.15 Percentage d'individus en les diferents fases fenològiques del període vegetatiu (gràfic superior) i del període reproductiu (gràfic intermig) de *Tussilago farfara*, des de l'agost de 1989 fins a finals del novembre de 1991. Al gràfic inferior es compara el nombre d'individus en fase de renovació foliar (RF), de floració (FI) i de fructificació (Fr) en cada mostreig durant els dos anys d'estudi.

tardor, com és el cas de *Koeleria*, *Onobrychis*, *Plantago* i *Thymelaea*. Excepte en *Onobrychis*, a totes les altres aquesta activitat tardoral fou més important l'any 1990 que el 1991. Això podria estar relacionat amb el fet que aquest últim any va ser més sec que el 1990, especialment a l'estiu.

L'hivern representa un període de repòs per a totes les plantes estudiades. Hem de tenir en compte que a la zona de Vallcebre des de l'octubre fins a l'abril o el maig, la temperatura mínima de l'aire està per sota de 0 °C (vegeu capítol 2). Per altra banda, des del novembre fins a l'abril la temperatura mitjana mensual té valors inferiors a 7 °C, valor per sota del qual es considera que no hi pot haver creixement vegetal.

L'estiu, al no ser una estació molt seca, només implica una certa aturada de l'activitat vegetativa de les plantes, però això també està relacionat amb que és el moment de la floració de la majoria de les espècies que s'han estudiat. Cal destacar com a cas especial *Genista scorpius*, ja que en arribar a aquesta estació per totalment les fulles. Per altra banda, *Helianthemum*, *Thymelaea* i *Lavandula* han manifestat una certa malacofil·lia en aquesta època, però no generalitzada a tota la població. D'aquests 4 tàxons, 3 són precisament els que s'han estudiat en vessants solells, que es on es troben més freqüentment als badlands de la zona. Navarro et al (1993), remarquen l'efecte de la topografia sobre el comportament fenològic de les espècies que s'hi fan, la qual es detecta fins i tot entre diferents localitzacions (part superior, intermitja, base) d'un mateix vessant.

Pel que fa al període reproductiu podem distingir 3 grups d'espècies: les de floració primerenca (*Sesleria*, *Tussilago* i *Thymelaea*), les de floració primaveral (*Genista* i *Helianthemum*) i les de floració estival, que són la majoria. El percentatge d'individus que arriben a la fase reproductiva és molt variable segons les espècies, des del 26 % a *Campanula* al 100 % a *Thymelaea*. En la major part de les espècies, però, els percentatges de floració es troben entre el 60 i el 80 %. En gairebé totes s'ha observat aborció, de manera que moltes de les flors ja obertes no han arribat a produir fruit. Malauradament no coneixem quina importància té aquest fenomen en altres poblacions de condicions menys extremes que els badlands. La maduració del fruit i la dispersió de les diàspores es dona majoritàriament a finals d'estiu i a la tardor.

Les diferències en el comportament fenològic de les plantes entre els dos anys d'estudi no han estat gaire grans; generalment afecten més a l'extensió d'una fase, és a dir al lapse de temps en que s'observa algun individu de la població en aquesta fase, que no a la durada mitjana per individu. En tot cas, sempre impliquen un retard de l'inici de les fases l'any 1991 respecte del 1990, i una durada més petita també en aquest sentit. Aquestes variacions es relacionen amb les diferències climàtiques dels dos anys, les quals consistiren bàsicament en unes temperatures més baixes el 1991 que el 1990, sobretot a principis d'any, i un estiu força més sec el 1991.

El comportament fenològic observat per la major part d'espècies presenta algunes característiques

comunes amb l'observat en ambients més mediterranis (Orshan, 1989; Bonet, 1991; Guàrdia, 1991), sobre tot pel que fa a les 3 espècies estudiades als vessants solells. Però sota condicions mediterrànies el repòs hivernal no és tan marcat com el que nosaltres hem observat, i per altra banda, les floracions solen donar-se a la primavera, mentre que en la nostra zona s'han observat sobretot floracions estivals.

PART III

**BIOLOGIA I DINÀMICA DE POBLACIONS
D'*ACHNATHERUM CALAMAGROSTIS***

9 MORFOLOGIA I ONTOGÈNIA

9.1 INTRODUCCIÓ

La seqüència de fases de desenvolupament que es succeeixen al llarg de la vida d'un individu s'anomena ontogènia. Aquesta comporta una sèrie de canvis morfològics, anatòmics i fisiològics que permeten caracteritzar un individu en un moment determinat apart de per la seva edat cronològica, pel seu estadi de desenvolupament.

L'única fase en la qual es pot associar clarament la morfologia i l'edat en *Achnatherum calamagrostis* és com a plàntula, durant el primer any després de la germinació de les llavors. A partir del segon any, el creixement dels individus depèn de les condicions microambientals, de manera que l'edat deixa de ser una variable indicativa de l'estadi de desenvolupament de la planta.

En els treballs sobre plantes perennes amb creixement vegetatiu desenvolupats pels autors de l'escola russa s'ha utilitzat com a mesura de l'edat biològica d'una planta el que Rabotnov va definir com a estadis de vida ("life states", o bé "age states"; Rabotnov 1950 i Uranov, 1975). En realitat corresponen a diferents fases ontogèniques, definides bàsicament en funció dels canvis morfològics que es produeixen amb els anys, els quals se suposa que es correlacionen amb els canvis anatòmics i fisiològics pertinents (Gatsuk et al., 1980). Cada estadi es caracteritza per l'aparició de noves estructures que no són presents en l'estadi anterior i per la pèrdua d'altres presents en l'estadi precedent. La durada mitjana d'un estadi està fixada genèticament, però sota condicions ambientals diverses, els individus poden entrar en un determinat estadi sense tenir la mateixa edat. Una plàntula d'una espècie perenne en condicions ideals pot créixer ràpidament i arribar a la maduresa reproductiva el primer any de vida, mentre que un altre individu de la mateixa espècie, però sota condicions desfavorables pot trigar més anys en produir les primeres flors.

Així doncs, aquests estadis difereixen en la seva resposta als factors ambientals i en la seva activitat reproductiva. La distribució dels individus d'una població en estadis de vida es pot interpretar de la mateixa manera que la distribució en edats.

L'objectiu d'aquest apartat és la descripció dels diferents estadis o fases que travessa *A. calamagrostis* al llarg del seu cicle biològic. En primer lloc es descriu la morfologia de l'espècie i la seva distribució. En segon lloc s'analitzen les diferents fases dels seu cicle biològic. Hem distingit dues fases pre-reproductores, les plàntules i les tiges juvenils, i una fase adulta. En les primeres es fa referència a l'edat dels individus; en la fase adulta es pretén caracteritzar la resta d'estadis ontogènics que travessa al llarg del seu cicle vital.

9.2 METODOLOGIA

La descripció general de l'espècie es basa en material recol·lectat de diferents poblacions i en la

consulta bibliogràfica.

A l'abordar la descripció dels individus adults ens plantejarem un estudi de tipus sincrònic, ja que el lapse de temps que la planta necessita per completar la seva ontogènia feia impossible el seguiment de tot el procés. Aquest apartat del treball s'ha centrat exclusivament en els badlands de la conca de Vallcebre. El substrat correspon sempre a argiles del Garumnià; s'ha intentat recollir al màxim la variabilitat de posicions topogràfiques, orientació i pendents en que creix l'espècie. La unitat d'estudi en aquest cas van ser les tofes. Atesa la forma de creixement d'*A. calamagrostis*, es va mesurar el diàmetre màxim i el seu perpendicular, com a estimadors de la seva mida. En 4 badlands diferents es mesuraren totes les tofes presents, en total 102, per tal de compilar al màxim el rang de variació d'aquests paràmetres.

A fi de avaluar la relació entre mida i nombre de tiges per individu, es comptà el nombre total de tiges aèries en una submostra de 28 d'aquestes tofes, representatives de la variabilitat de mides constatada (8 d'aquestes tofes corresponen a les que s'ha efectuat un seguiment més detallat de diversos aspectes, vegeu capítols posteriors).

Finalment es determinà la distribució espacial de les tiges aèries en 13 d'aquestes tofes, distingint entre tiges fèrtils i estèrils. Es fixà una xarxa de quadrats de 10 cm de costat sobre cada tofa, prou gran perquè cobrís tota la seva superfície, i es comptabilitzà el nombre de tiges per quadrat.

9.3 RESULTATS

9.3.1 Descripció de l'espècie

L'espècie *Achnatherum calamagrostis* (L.) Beauv. s'ha anomenat de molt diverses maneres: *Stipa calamagrostis* (L.) Wahlenb.; *Calamagrostis argentea* DC. i *Lasiagrostis calamagrostis* (L.) Link.

És una gramínia perenne que forma tofes aïllades de fins a 2 m de diàmetre, constituïdes per nombroses tiges que es renoven anualment.

Les tiges anuals tenen de 10 a 55 cm d'alçada, amb 2 a 8 fulles, de 5 a 30 cm de llargada per 2 a 3 mm d'amplada. La làmina de les fulles és inicialment plana, però esdevé convoluta a l'assecar-se. Té unes bandes d'esclerènquima prominents, escabres. La lígula és molt curta, truncada, amb un feix de pèls llargs a cada extrem; els marges de la beina són ciliats.

La panícula és laxa, de 5 a 40 cm, piramidal, amb branques alternativament semiverticil·lades, de longitud decreixent cap a la part culminal. El nombre d'espiguetes és molt variable, entre 5 i 265 (mitjana de 74.3 ± 54.7); cadascuna és portadora d'una sola flor hermafrodita. Les glumes són

lanceolades, poc desiguals (de 7-9 i 5-7 mm de llargada), membranoses, trinervades. Lemma de 4 mm, lleugerament escotada i amb una aresta distal de 10-15 mm; cara externa de la lemma coberta de densos pèls blanquinosos de 3-6 mm. Cariopsi llisa, de 2-3 mm de llarg per menys d'1 mm d'ample, lleugerament comprimida. La unitat de dispersió la formen la cariopsi amb les glumel·les, els apèndixs de les quals faciliten la dispersió i fixació al substrat (figura 9.1).

El sistema radical és molt dens. Està constituït per rizomes extravaginals, horitzontals, de pocs mm de llargada, ramificats, coberts de fulles membranoses imbricades (catafil·les), llargament persistents. Per altra banda, la base de les tiges anuals queda progressivament enterrada per l'aport de materials pels processos erosius, i a l'axil·la de les fulles inferiors es formen noves tiges per rizomes intravaginals. Tota aquesta xarxa subterrània pot arribar a més de 50 cm de profunditat. Les característiques d'aquest complex sistema subterrani es descriuran amb més detall en parlar del creixement vegetatiu de la planta.

Hàbitat: pedrusques, tarteres, pendents rocallosos de muntanya, en substrats calcaris. A la zona del Berguedà se'l troba com un dels principals colonitzadors dels terrers. També és freqüent a les escombreres de les mines i als talusos de carreteres. En general, però, no és una planta gaire abundant.

En l'estudi sinòptic d'Ellenberg (1979), basat en una recopilació bibliogràfica dels treballs realitzats en els últims 40 anys al Sud i Centre d'Europa, es defineix el comportament ecològic d'*Achnatherum calamagrostis* com el d'una espècie indicadora de llocs assolejats, calents i secs, sobre sòls pobres, de reacció neutra o bàsica.

Distribució geogràfica i altitudinal: estatge montà i muntanyes mediterrànies, dels 400 als 1600 m d'altitud. Espècie submediterrània present al centre i al Sud d'Europa.

9.3.2 Ontogènia

9.3.2.1 Les plàntules

Després de l'inflament de les diàspores per imbibició, el primer signe de germinació és l'aparició de la radícula. Als pocs dies emergeix el coleòptil i ràpidament apareix la primera fulla. Durant el primer any generalment només es formen les 3 primeres fulles. Aquestes fulles són molt més curtes que les adultes (2-4 cm de llarg), solen estar plegades pel nervi central i es disposen en forma de falç incurvada cap a la tija principal.

Al camp la germinació es produeix a principis d'estiu, de manera que a l'hivern la planta es troba en un estadi vegetatiu amb 2 o 3 fulles. En aquest període ja s'ha iniciat el



Figura 9.1 Espigueta uniflora d'*Achnatherum calamagrostis*, unitat de dispersió de la planta.



Figura 9.2 Sistema radical d'*Achnatherum calamagrostis* amb els dos tipus de rizomes: els extravaginals, disposats horitzontalment i els intravaginals, que són els verticals.

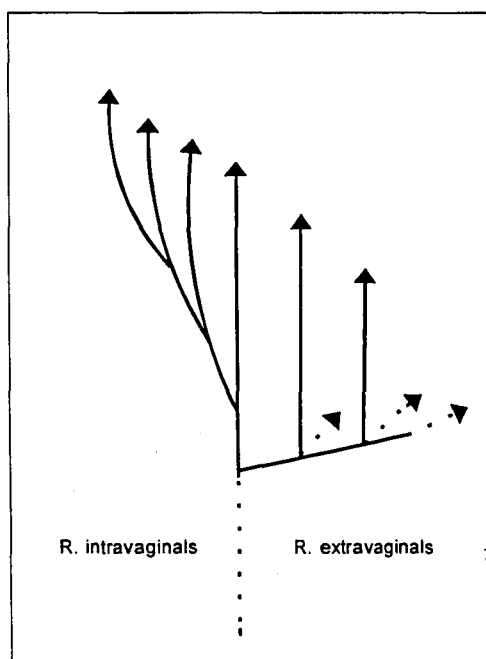


Figura 9.3 Creixement d'*Achnatherum calamagrostis* horitzontalment per rizomes extravaginals, i en direcció vertical per rizomes intravaginals.

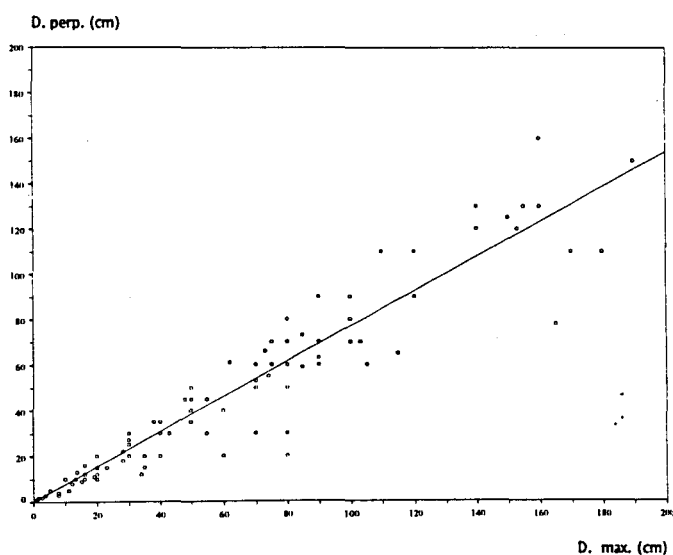


Figura 9.4 Variació de la longitud del diàmetre perpendicular d'una tofa respecte al diàmetre màxim. Coeficient de correlació $y = 0.77 x - 0.93$ ($r = 0.973$, $p < 0.001$).

desenvolupament i la ramificació de les rels secundàries, les quals poden assolir llargades fins de 10 a 15 cm. Generalment les rels són bastant superficials, no sobrepassen els 4-5 cm de profunditat.

Durant l'hivern les plàntules pràcticament aturen la seva activitat fisiològica i queden gairebé seques fins a finals de primavera. Les plàntules que han sobreviscut un any (han germinat pel juny i han arribat fins a l'estiu següent) les definim com a tiges juvenils, per diferenciar-les de les que emergiran de nou. A diferència de les tiges adultes, caduques a l'hivern, les plàntules es mantenen durant aquesta estació i reinicien el creixement a partir del mateix peu.

9.3.2.2 Els individus juvenils

En el segon any de vida d'un individu es continuen formant fulles noves, les quals no arriben encara a la mida de les de les plantes adultes. Es pot diferenciar una plàntula d'una tija juvenil pel fet que aquesta generalment té més fulles, i porta a la base les restes seques de les fulles més velles que ja li han caigut.

Al final de l'estació de creixement, cap a l'octubre, les tiges juvenils poden donar lloc a noves tiges aèries per creixement vegetatiu, amb la qual cosa passen a ésser considerades individus adults. També, però, poden sobreviure i manenir-se com a tiges juvenils fins a la primavera següent. En qualsevol cas les tiges juvenils tampoc no desapareixen a l'hivern.

Aquesta fase pot arribar a ser bastant llarga: la mortalitat dels individus és força baixa (8 % anual) i els individus s'incorporen a la població adulta molt esglaonadament (12 % en un any).

9.3.2.3 Els individus adults

En els individus adults les tiges són sempre caduques a l'hivern i, amb això, s'inicia l'acumulació de materia orgànica morta tant a l'interior de la tofa com als voltants.

El creixement vegetatiu es produeix per dos tipus de rizomes:

a) Rizomes extravaginals, horitzontals, molt curts i generalment ramificats. Estan coberts per bràctees membranoses imbricades, en nombre de 6-12. Presenten creixement simpodial: l'extrem apical del rizoma pren ràpidament una orientació vertical i dona lloc a una nova tija aèria. L'elongació del rizoma es continua subterràniament per l'activitat d'un, o més comunment dos nous brots. Els entrenusos són molt curts, de manera que les tiges que es van formant per aquesta via queden densament agrupades. Aquests rizomes normalment produeixen arrels pròpies. L'unitat bàsica o mòdul que es repeteix està formada per una tija aèria i el seu corresponent entrenus (unitat simpodial de creixement). La iterativa producció d'aquests mòduls, units entre ells per adnació,

comporta l'expansió lateral de la planta (figures 9.2 i 9.3).

b) Rizomes intravaginals, verticals, d'un sol brot apical. A l'axil·la de les primeres fulles d'una tija de l'any, des del moment en que s'inicia la seva decrepitud, cap al setembre, i pràcticament fins a l'estiu, es pot formar intravaginalment un brot nou, el qual es manté unit a la tija mare durant tot el seu desenvolupament i no produeix arrels. A finals de primavera aquest brot s'allargarà per formar una nova tija, la qual ocupa pràcticament la mateixa posició que la canya mare (figures 9.2 i 9.3). En aquest cas no es produeix una multiplicació pròpiament dita, sinó que en realitat hi ha una reemplaçament d'una tija per una altra.

De fet, el que anomenem rizoma vertical no és més que la base de tiges d'anys anteriors. Com que anualment es van activant els brots superiors i desactivant els inferiors, a la llarga aquest tipus de multiplicació dóna un creixement en alçada de la tofa. A partir de l'inici de la multiplicació vegetativa, la mida d'un individu augmenta per l'adició de noves tiges. Cada any es produeix la renovació de les canyes velles per les noves i a més se'n produeixen d'altres extravaginalment. Això comporta el creixement de les tofes radialment, i per tant, un augment del diàmetre.

A la figura 9.4 s'ha representat per al conjunt de tofes mesurades el diàmetre màxim respecte del perpendicular. El valor més alt enregistrat és de l'ordre de 2 metres; el mínim correspondria al d'una sola tija. La correlació entre les 2 variables és molt alta ($r = 0.973$), però el diàmetre màxim augmenta més ràpidament que el seu perpendicular.

Pel que fa al nombre de tiges es constata una relació al·lomètrica amb la grandària de la tofa. A la figura 9.5 s'ha representat el nombre de tiges respecte a l'àrea de cada tofa, calculada aquesta segons la fórmula de l'el·lipse (equivalent a la de la circumferència quan els dos eixos són desiguals). La regressió entre els 2 paràmetres és altament significativa ($r^2 = 0.9157$).

Hem volgut analitzar la variabilitat en la densitat de tiges, calculada respecte a l'àrea total de cada tofa (figura 9.6), de manera que hem representat la desviació de cada valor respecte a la mitjana de totes les tofes (609.82 ± 274.17 tiges.m⁻²). S'observa que entre les més petites els valors són dispersos (de 200 tiges.m⁻² a 1200 tiges.m⁻²), mentre que entre les tofes grans la densitat no és tan variable, pren valors entre 500 i 700 tiges.m⁻².

La distribució espacial de les tiges dins d'una tofa és prou irregular. A partir dels comptatges realitzats als quadrats es pot analitzar més detalladament com es produeix l'ocupació de l'espai. Hem calculat la densitat per cada quadrat de mostreig; per distingir-la del valor calculat amb l'àrea total de la tofa, ens hi referirem com a densitat local. A la figura 9.7 s'ha representat la freqüència de quadrats en classes de densitat local (en intervals de 500 tiges.m⁻²). La gràfica correspon al total de quadrats prospectats, independentment de la tofa a la qual corresponen. S'ha inclòs la classe de

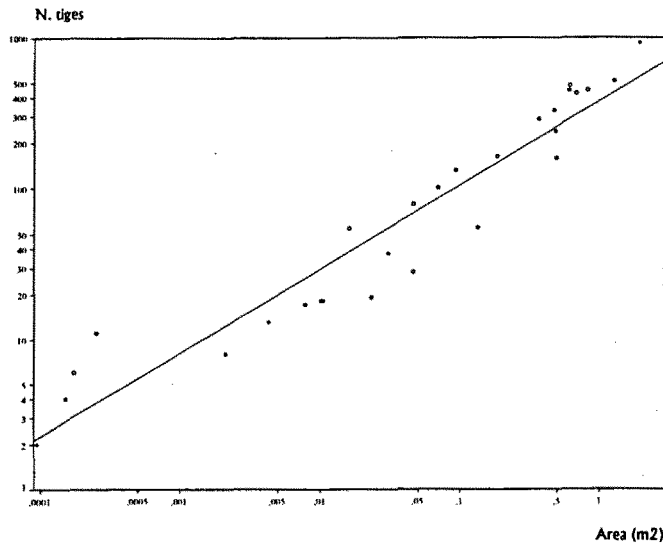


Figura 9.5 Número de tiges per tofa respecte a la seva àrea (en escala logarítmica ambdues variables). Recta de regressió $\log y = \log 0.71 + 1.27 \log x$ ($r^2 = 0.96$, $p < 0.001$).

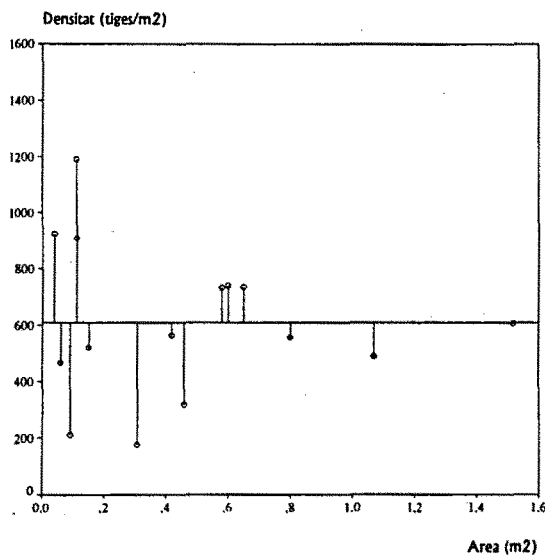


Figura 9.6 Densitat de tiges per tofa respecte a la seva àrea total. La recta representa la densitat mitjana, els punts la densitat per tofa i les línies verticals la desviació respecte a la mitjana.

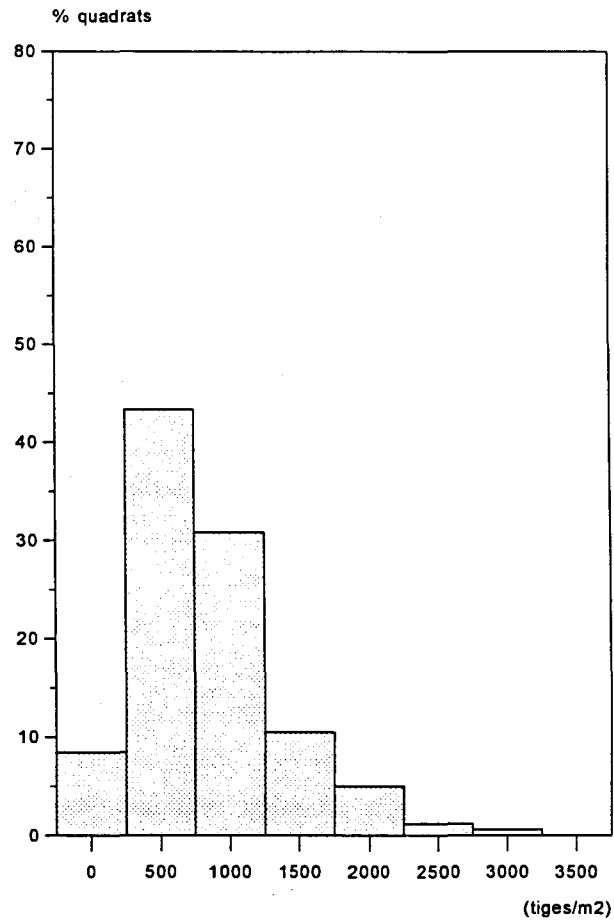


Figura 9.7 Percentatge de quadrats amb una determinada densitat de tiges (en intervals de 500 tiges.m⁻²), considerades totes les tofes prospectades conjuntament.

densitat 0, que correspon a aquells quadrats localitzats a l'interior d'una tofa en els quals no s'ha comptabilitzat cap tija. La dispersió entre els valors de densitat és molt gran, des de 0 a 3000 tiges.m⁻². Les classes més freqüents són les que tenen densitats entre 500 i 1000 tiges.m⁻². (de 5 a 10 tiges per quadrat de 10 cm).

Hem analitzat aquesta distribució de freqüències en classes de densitat per a cada tofa per separat (figura 9.8). A les tofes més petites les tiges estan més uniformement repartides (densitats locals entre 500 i 1500 tiges.m⁻²). A mesura que augmenta la mida de les tofes la distribució de les tiges esdevé contagiosa i la densitat per quadrat varia entre un rang més ampli; cal destacar l'aparició de quadrats buits a l'interior de les tofes.

S'ha elaborat un mapa per a cadascuna de les 8 tofes de la zona del Carot (Vallcebre), en el qual es representa la superfície de cada tofa dividida en els quadrats de mostreig, i s'hi indica la densitat per quadrat amb una trama de menys a més intensa segons augmenta el nombre de tiges comptabilitzats (figures 9.9 i 9.10). A les tofes més petites (de la T60 a la T53), es pot distingir un nucli relativament dens envoltat d'una zona més uniforme, de baixa densitat. A la tofa T1 s'observa també una corona externa poc densa, però a l'interior de la tofa hi ha una distribució més irregular, amb dues zones més compactades i una petita superfície pràcticament despoblada. A la resta de tofes, les més grans, les zones de densitat més alta es localitzen preferentment a la part superior (orientades respecte al vessant); s'observa una proporció més gran de quadrats buits respecte a les tofes més petites, amb distribució dispersa.

A les tofes més grans hi sol haver un creixement més marcat a la part superior de la tofa que a la inferior. Hem calculat el percentatge de tiges que hi ha a cadascuna d'elles respecte al número de tiges total. Per a la distinció entre part superior i inferior hem dividit el nombre de files de quadrats entre 2, i hem assignat cada una de les parts a una de les posicions. La proporció de tiges a la part de dalt del vessant és en tots els casos més gran (figura 9.11). Aquesta dissimetria és més o menys marcada segons el pendent del vessant i la situació topogràfica de la tofa.

Pel que fa a la reproducció sexual, sembla ser que no s'inicia fins que la tofa té una certa grandària. A la figura 9.12 s'ha representat el percentatge de tiges fèrtils respecte a la mida de la tofa, expressada com a la longitud del seu diàmetre màxim; s'indica amb un mateix símbol les tofes que corresponen a la mateixa conca de mostreig. S'observa que en cap de les 6 tofes més petites (diàmetre inferior a 10 cm; número de tiges més petit que 20) no hi ha cap tija fèrtil. A les tofes mitjanes els valors poden ser molt diversos, entre un 10 i un 80 %. Les tofes més grans presenten percentatges de tiges fèrtils baixos, però dins del mateix rang que la resta de tofes de la mateixa zona de mostreig.

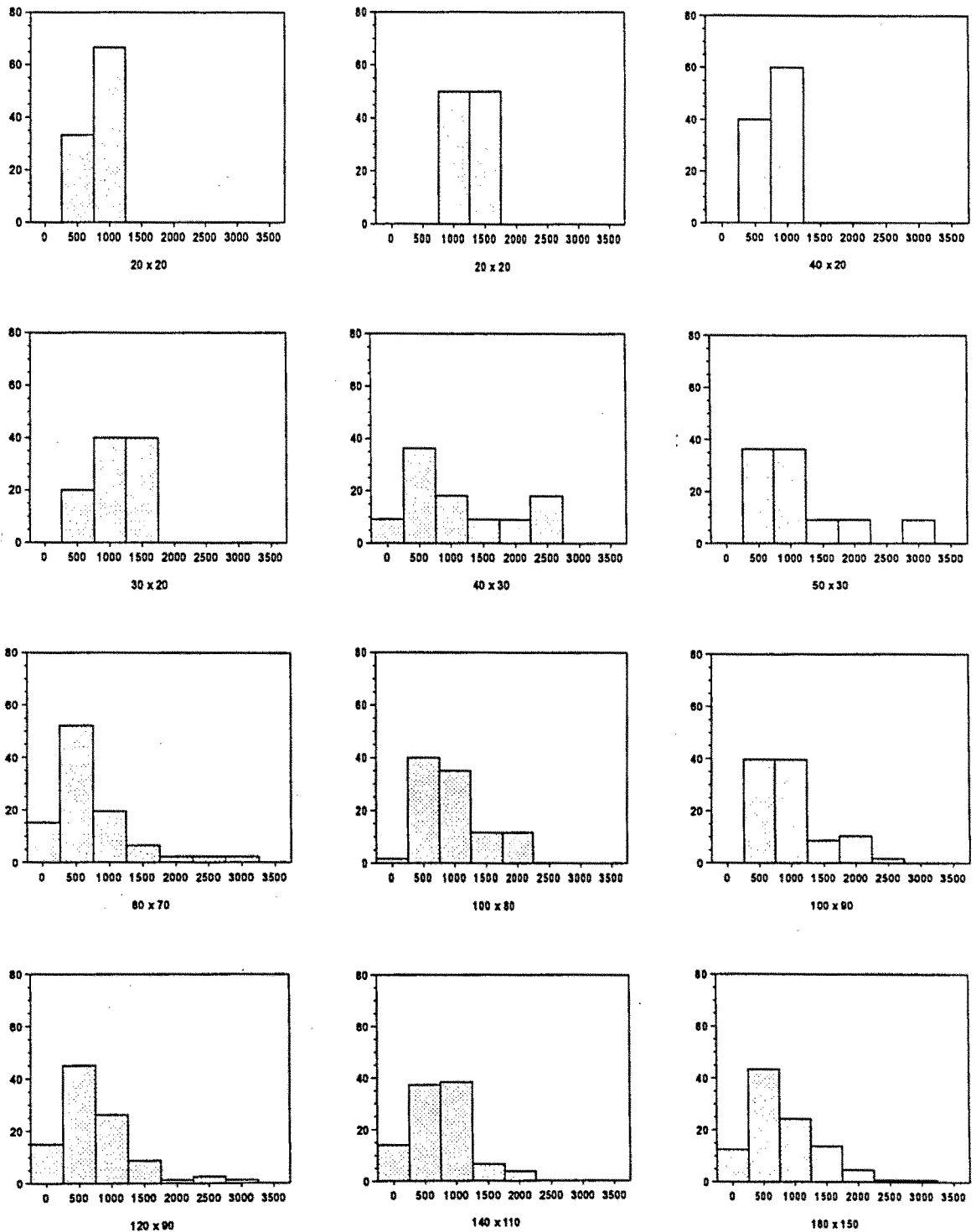


Figura 9.8 Percentatge de quadrats amb una determinada densitat de tiges (en intervals de 500 tiges.m⁻²), per 12 de les tofes prospectades. Els subgràfics estan ordenats segons la mida de les tofes, de la més petita a la més gran.

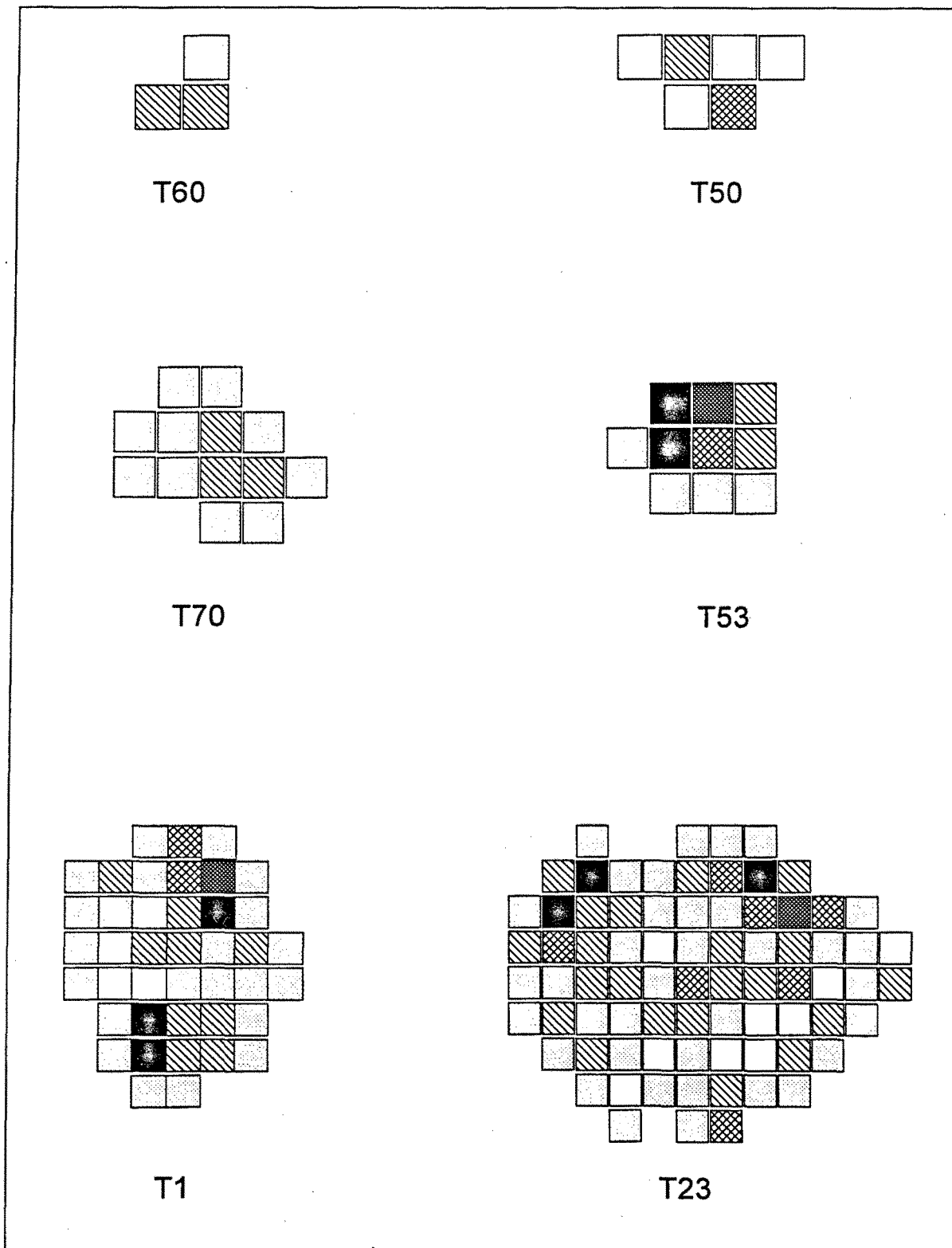


Figura 9.9 Distribució del número de tiges per unitat de superfície per 6 de les tofes prospectades. Puntejat, 1-5 tiges; ratllat esbiaixat, 6-10 tiges; entrecreuat lax, 11-15 tiges; entrecreuat dens, 16-20 tiges; negre, més de 20 tiges per quadrat.

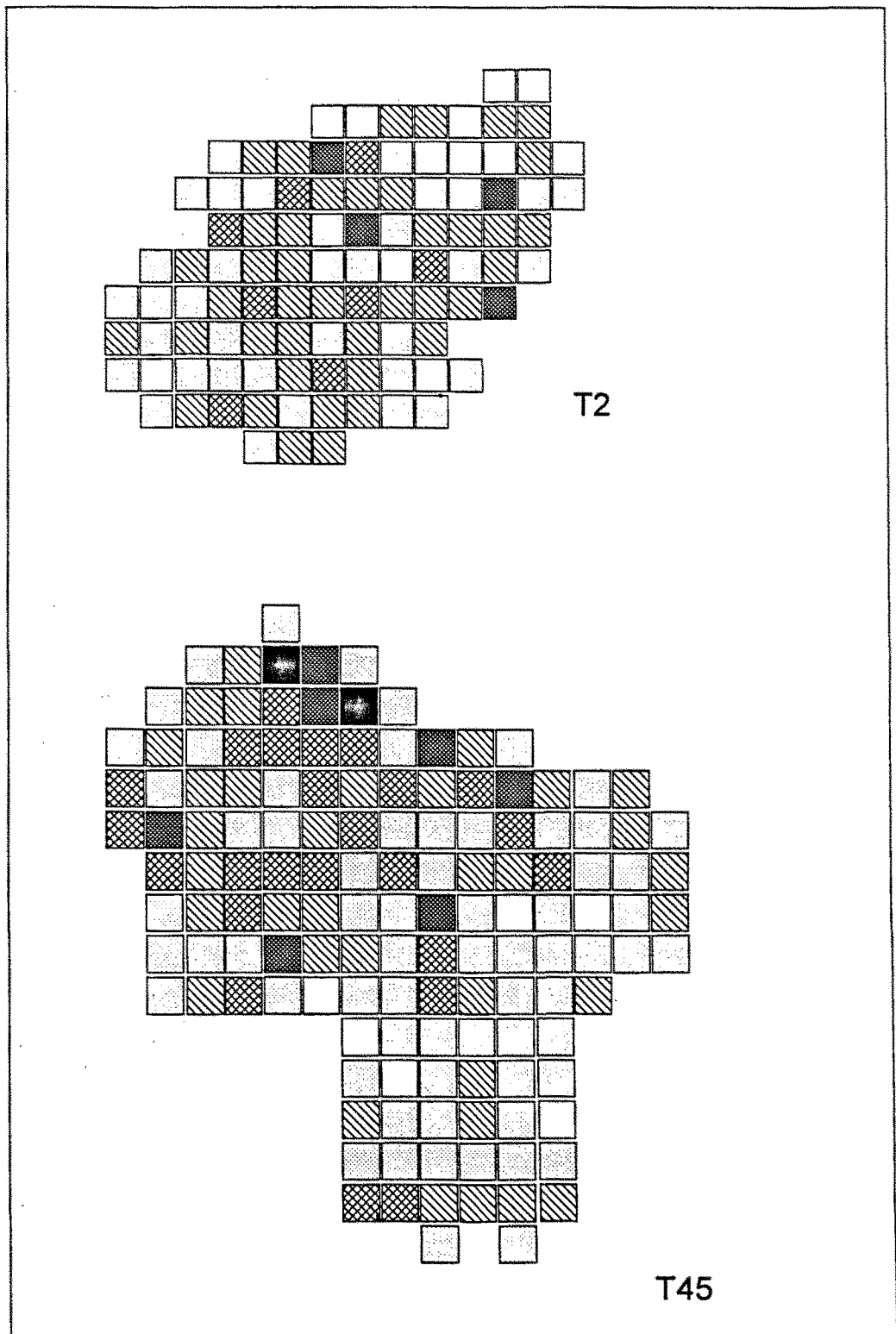


Figura 9.10 Distribució del número de tiges per unitat de superfície per 2 de les tofes prospectades. Blanc, 0 tiges; puntejat, 1-5 tiges; ratllat esbiaixat, 6-10 tiges; entrecreuat lax, 11-15 tiges; entrecreuat dens, 16-20 tiges; negre, més de 20 tiges per quadrat.

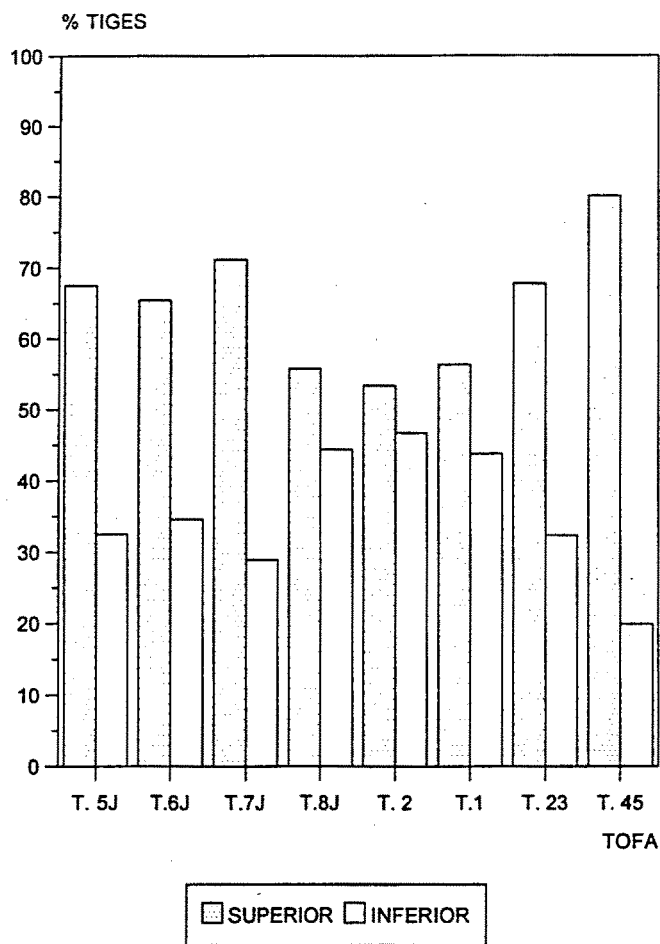


Figura 9.11 Percentatge de tiges a la part superior o inferior d'una tofa respecte al vessant.

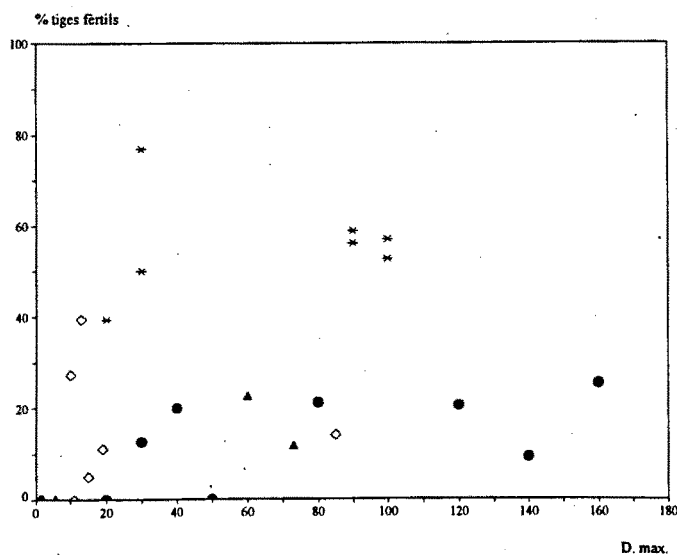


Figura 9.12 Percentatge de tiges fèrtils respecte al diàmetre màxim de cada tofa. S'indica amb un mateix símbol les tofes d'una mateixa àrea de mostreig.

9.4 DISCUSSIO I CONCLUSIONS

La primera fase en el desenvolupament d'*A. calamagrostis* consisteix en una plàntula amb una única tija, inicialment connectada encara amb la llavor, portadora de 1 a 3 fulles relativament curtes. Després del primer hivern, durant el qual pràcticament s'inactiva, passa a la fase de tija juvenil. Continua la formació de fulles, també més petites que les d'una tija adulta, però no es produeix encara cap tipus de reproducció. Després del segon any, al final de l'estació de creixement, es pot iniciar la multiplicació vegetativa per rizomes. La durada de la fase de tija juvenil sabem que és com a mínim d'un any, però pot arribar a ser més llarga en funció de les condicions ambientals.

La multiplicació vegetativa per rizomes horitzontals és la més activa durant les primeres fases de creixement, i pot arribar a duplicar o a triplicar el nombre de tiges d'un any per l'altre. La formació de noves canyes per rizomes verticals no és gaire freqüent en les tofes de petit diàmetre. A les tofes més grans els rizomes horitzontals es produeixen principalment a tot el perímetre exterior, i són el mecanisme pel qual la planta s'extén horitzontalment. Els rizomes verticals es troben principalment a la part central; són els que garanteixen la supervivència de la planta en un ambient en el que anualment la tofa queda enterrada un o més centímetres. Aquests sistemes de multiplicació vegetativa no es poden considerar com un mecanisme de reproducció asexual, ja que no s'arriben a diferenciar noves subunitats independents entre elles.

Sistemes de creixement vegetatiu molt similars han estat descrits en altres espècies: *Carex arenaria* (Noble et al, 1979), *Deschampsia flexuosa* (Davy, 1980), *Phragmites communis* (Haslam, 1972), etc. En els tres exemples citats es tracta d'espècies característiques d'ambients amb certa mobilitat del substrat: dunes, ribes, marges de llacunes,...

Els organismes que progressen en el seu cicle biològic per addició iterativa d'una unitat bàsica de creixement, s'anomenen *modulars*, per oposició als organismes unitaris (Harper et al., 1986). El seu estat final és impredecible i dependent de la interacció amb el medi. La unitat de creixement o mòdul en les gramínies és una tija aèria o canya ("tiller" en anglès), la qual pot ser reproductora o estèril. La producció de noves tiges per multiplicació vegetativa comporta l'augment de la mida d'un individu, que en aquest cas es dona en sentit horitzontal. De fet el procés és anàleg al creixement que es dona per ramificació en sentit vertical dels arbres i arbustos.

Els individus adults consten d'un nombre variable de tiges, portadores de 4 a 8 fulles, de mida superior a les de les fases anteriors. Totes les tiges s'assequen massivament cap allà el novembre. Amb el pas de tiges juvenils a adultes comença una successió a petita escala, en la que el mateix desenvolupament de la planta millora les pròpies condicions microambientals, per una banda amb l'enriquiment del substrat per l'aport anual de fullaraca. Per altra banda, la mateixa planta representa una barrera que frena la velocitat de l'aigua d'escolament de la pluga, amb la qual cosa,

es produeix una acumulació de material transportat des de parts més altes del vessant. A més, el recobriment vegetal, en part i el sistema radical afavoreixen la infiltració de l'aigua de pluja i de la de l'escolament superficial, i per tant augmenta la disponibilitat d'aigua per la planta (Cervera et al., 1991).

Això crea amb el temps una dissimetria entre la part superior i la inferior respecte al vessant. Generalment el diàmetre més gran és perpendicular a la línia de màxim pendent i la tofa en realitat té una forma lleugerament el·líptica (figura 9.13). Dependent de la dinàmica erosiva en el vessant aquesta dissimetria és més o menys accentuada. Els sediments transportats per l'escolament superficial s'acumulen preferentment a la part superior de la tofa; per contra, en la zona inferior es va perdent material. Això afecta directament el creixement de la planta, de manera que s'estèn més prolíficament per la part de dalt. Per baix, en canvi, la superfície de la tofa es va corbant, i fins i tot es poden produir descolgaments. Quan les tofes són bastant grans formen veritables monticles que desdibuixen clarament la línia del pendent. Aquesta capacitat de créixer malgrat quedar gradualment enterrada és possible gràcies als rizomes intravaginals. En d'altres espècies, com per exemple *Stipa tenacissima*, s'ha observat que en costers pendents l'acumulació de sediment a la part superior respecte al vessant pels processos erosius inhibeix el creixement de la planta (Sanchez & Puigdefàbregas, 1994), la qual només s'extén vegetativament per rizomes extravaginals horitzontals.

La densitat de tiges per tofa és molt variable. A les tofes més petites la densitat decreix radialment des de l'interior cap als extrems. A mesura que augmenta el diàmetre de les tofes es crea una heterogeneïtat espacial considerable: es formen zones de densitat alta i queden petites àrees totalment despoblades, les quals que conserven durant molt de temps les restes de les tiges seques. Les tofes més grans que s'han observat tenen un diàmetre d'uns 2 metres.

No s'ha constatat que a les tofes més grans es produeixi una senescència de la planta (menys producció de tiges, menys fertilitat, etc.). S'ha observat la mort d'alguns individus adults lligada a factors extrínsecs, com per exemple per l'efecte dels fenòmens erosius que poden provocar el desprendiment vessant avall, d'una part o bé de tota una tofa.

La reproducció sexual només es produeix a les tofes que ja tenen una certa mida (com a mínim unes 20 tiges per tofa). La proporció de tiges fèrtils respecte al total pot ser molt variable segons les condicions ambientals. Sota unes mateixes condicions, la fertilitat de les tofes sol augmentar amb la mida.

El cicle biològic d'*A. calamagrostis* s'ajusta considerablement al que han descrit els autors de l'escola russa per a altres gramínies formadores de tofes (*Stipa*, *Festuca*, *Agrostis*; Vorontzova & Zaigolnova, 1985; Gatsuk et al., 1980). Respecte a les fases ontogèniques considerades per aquests autors trobem una bona correspondència entre les primeres fases i les d'*A. calamagrostis*, però amb



Figura 9.13 Visió lateral i frontal d'una tofa. La fotografia superior correspon a una de les tofes mostrejades (T45); ressalta la dissimetria entre la part superior i inferior de la tofa. La fotografia inferior mostra la visió frontal d'una tofa a l'hivern; es constata la forma el·líptica que solen adoptar les tofes en els vessants pendents.

la resta l'equivalència no és tan clara. La fase de plàntula es correspon perfectament; les tiges juvenils equivaldrien a l'estadi juvenil i immadur d'aquests autors. La fase virginal que les succeeix equivaldria a les tofes més petites, en les quals es produeix multiplicació vegetativa, però encara no hi ha reproducció sexual. La resta de matitzacions que utilitzen aquests autors per limitar les categories següents (producció de tiges noves, proporció de tiges fèrtils i estèrils, etc.) no són fàcilment aplicables a la nostra espècie. Per una banda, pel fet que les tiges són anuals, cada any s'observa producció de tiges noves. La proporció de tiges fèrtils hem vist que depenia en part de les característiques ambientals, i no s'ha observat una disminució d'aquestes en les tofes més grans. Tampoc s'ha constatat mai la fragmentació d'una tofa en unitats més petites que després regenerin individualment.

10 L'ESTABLIMENT DE LES PLÀNTULES

10.1 INTRODUCCIÓ

La presència de plàntules en un ambient determinat no depèn només de la disponibilitat de llavors, sinó que també és molt important la freqüència de microambients adequats ("safe sites", en la terminologia anglosaxona), on es donin les condicions precises que requereix una llavor en particular (Harper, 1977). Encara que la pluja de diàspores en un determinat indret sigui alta, si no existeixen aquests microambients, la seva eficiència pot ser nul·la.

L'escala d'heterogeneïtat de l'ambient ve determinada per la mida de la llavor, de manera que poden ser rellevants variacions tan subtils com per exemple esquerdes de dessecament del sòl, (Sheldon, 1974), la presència d'altres plantes (Symonides, 1977), etc.

En el procés de reclutament de noves plàntules es poden distingir 3 fases. El primer pas consisteix en la germinació de la llavor, que es detecta per l'aparició de la radícula. En segon lloc es produeix l'emergència de la plàntula per sobre de la superfície del sòl. Finalment es considera que s'ha produït l'establiment d'una plàntula quan ja té alguna superfície fotosintètica que la capacita per mantenir-se independentment de les reserves de la llavor. Les dues últimes fases són les que realment es poden distingir al camp, especialment si les llavors no germinen en superfície.

L'objectiu d'aquest capítol és la quantificació del procés d'establiment de les plàntules d'*Achnatherum calamagrostis* en condicions naturals. S'analitza l'efecte de la presència d'individus adults i de les variacions climàtiques interanuals.

10.2 METODOLOGIA

La ubicació de les parcel·les de mostreig de les plàntules d'*A. calamagrostis* ha estat condicionada bàsicament per la necessitat de localitzar-ne un nombre prou representatiu. Si bé en els badlands pot aparèixer esporàdicament alguna plàntula de l'espècie (vegeu capítol 7), només se'n troba en nombre important en les zones properes a individus adults ja establerts. Així doncs, les dues parcel·les d'estudi es van localitzar en un mateix badland, a la zona de Cal Carot (Vallcebre), properes a un individu adult format per una tofa de més d'un metre de diàmetre. Una d'elles (P1) es va delimitar just al costat, a la zona immediatament inferior del vessant, i la segona parcel·la (P2) aproximadament a un metre de la mateixa planta adulta. En cadascuna d'aquestes situacions es va instal·lar una retícula de 10 x 20 quadrats de 5 cm de costat. La retícula de la parcel·la P1 presenta el seu costat més llarg perpendicular al pendent, i la de la P2, paral·lel al màxim pendent (figura 10.1).

El mostreig es va iniciar la primera quinzena de juny de 1990; es marcaren amb agulles de plàstic totes les plàntules presents, clavant cada agulla al terra, sempre per sota de la plàntula respecte al

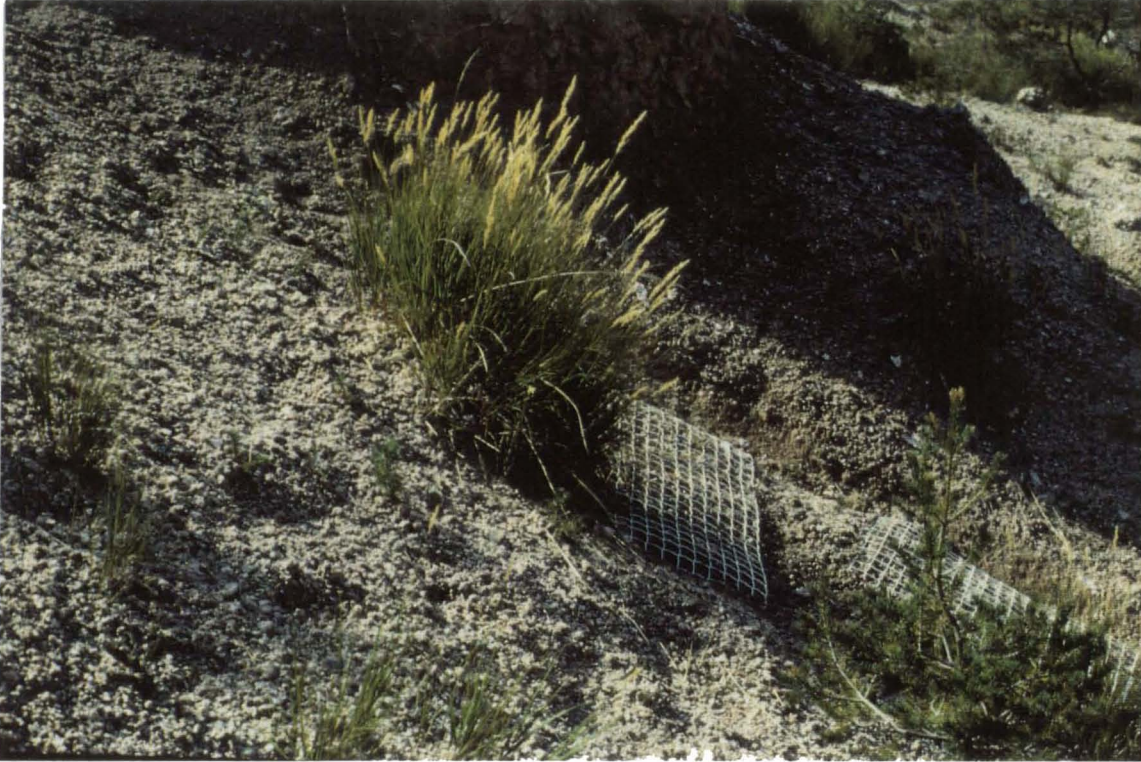


Figura 10.1 Localització de les parcel·les P1 (just per sota de la tofa adulta) i P2 (una mica més allunyada i perpendicular a la primera), en les quals s'ha realitzat el seguiment de les plàntules.

pendent. Periòdicament, cada quinze dies o un mes segons l'època de l'any, es recontaven les plàntules marcades, s'enretirava l'agulla de les plàntules que havien mort, i es marcaven les de nova aparició. Per cada mostreig s'utilitzaren agulles de un determinat color, de manera que una plàntula s'identificava per la seva posició en la retícula i pel seu color. Des del mes de novembre fins al de març es van suspendre els mostrejos per la presència de neu a les parcel·les.

En aquest apartat, per qüestions pràctiques, utilitzarem el terme plàntula en un sentit ampli. De fet els individus marcats el primer dia corresponien a plàntules i a tiges juvenils. La distinció entre uns i altres va ser possible pel fet que les plàntules de l'any només podien presentar 1 o 2 fulles com a màxim, ja que acabaven de germinar. Per altra banda, les plàntules aparegudes durant el primer any passen a ser tiges juvenils a l'any següent. Per a simplificar el tractament dels resultats s'han inclòs les dues fases indistintament.

10.3 RESULTATS

A la taula 10.1 es recull el nombre d'individus i la densitat a les dues parcel·les, corresponents al mes de juny de 1990. El volum de plàntules a la parcel·la P1 és més de 4 vegades superior al de la parcel·la P2. El segon valor correspon a la densitat d'individus calculada a partir del total de plàntules per tota l'àrea prospectada (densitat total). Obviament aquest valor és també més alt per la primera retícula (P1). L'última fila de la taula 10.1 correspon a la densitat mitjana per quadrat de mostreig. S'observa que els dos valors mitjans difereixen considerablement, i que presenten una desviació estàndard més gran que la mitjana. Aquesta gran variabilitat reflecteix la distribució irregular de les plàntules a l'espai.

	P1	P2
Nº plàntules (juny 90)	259	61
Densitat total (Ind./m ²)	518	122
Densitat mitjana per quadrat (Ind./m ²)	364 ± 492	96 ± 200

Taula 10.1 Número de plàntules total, densitat total i densitat local (mitjana del número d'individus.m⁻² dels 200 quadrats de mostreig) de les parcel·les P1 i P2.

A les figures 10.2 i 10.3 s'han representat les retícules de quadrats de les parcel·les P1 i P2 respectivament, on s'hi indica el nombre d'individus a cada quadrat mitjançant trames diferents. A la parcel·la P1 s'observa que molts dels quadrats contenen una sola plàntula, i en alguns casos n'hi ha 4 o 5. A la parcel·la P2 hi ha molts quadrats buits, i dels ocupats, la majoria només presenten 1 sola plàntula. Per altra banda, hi ha una densitat més alta a la part inferior de la

P1

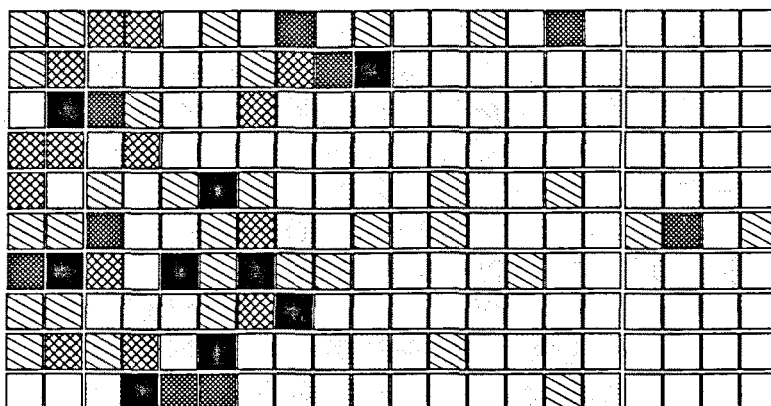


Figura 10.2 Densitat de plàntules per quadrat de mostreig de la parcel·la P1. Puntejat, 1 plàntula; Ratllat esbiaixat, 2 plàntules; entrecreuat lax, 3 plàntules; entrecreuat dens, 4 plàntules; negre, més de 5 plàntules per quadrats. Als quadrats en blanc no hi ha cap plàntula. S'ha representat la retícula de manera que la tofa adulta quedaria just per sobre de la parcel·la.

P2

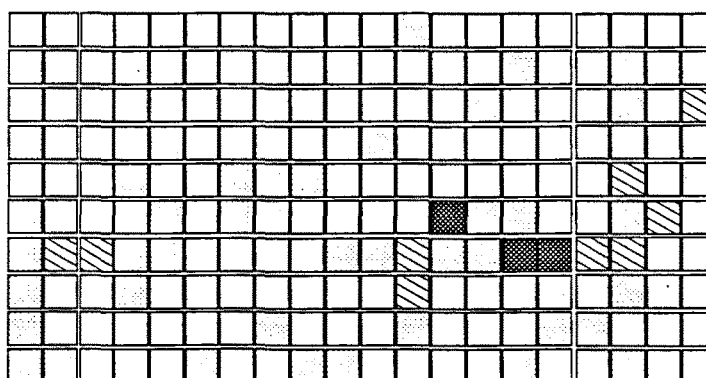


Figura 10.3 Densitat de plàntules per quadrat de mostreig de la parcel·la P2. Puntejat, 1 plàntula; Ratllat esbiaixat, 2 plàntules; entrecreuat lax, 3 plàntules; entrecreuat dens, 4 plàntules; negre, més de 5 plàntules per quadrats. Als quadrats en blanc no hi ha cap plàntula. La tofa adulta quedaria a un metre de distància de l'extrem esquerre inferior.

quadricula, la qual correspon a la zona més propera a la tofa adulta.

La natalitat i la mortalitat per cada mostreig s'ha representat a la figura 10.4, des del mes de juny del 90 al setembre del 91. Pel que fa a la fenologia de l'emergència (gràfic superior), s'observa que el reclutament de nous individus es va produir quasi exclusivament al mes de juny, tant el primer com el segon any. Només al 1990 hi ha una certa emergència de plàntules al juliol, a l'agost, i a l'octubre, però és sempre molt poc important. Les dues parcel·les presenten la mateixa dinàmica anual pel que fa al reclutament, l'únic que canvia és el contingent de plàntules en cada cas, que sempre és més alt a la parcel·la P1.

La mortalitat de les plàntules (gràfic inferior de la figura 10.4) es produeix al llarg de tot l'any, sense cap període estacional crític destacable. Les diferències entre les dues parcel·les, en nombre d'individus, en aquest cas no són tan marcades.

A la figura 10.5 es recullen per a les dues parcel·les les corbes de supervivència de les cohorts amb un nombre prou representatiu de plàntules (més de 10 individus). Cal recordar que la corba corresponent al primer mostreig inclou individus dels que no es coneix exactament el moment de la seva emergència. En tots els casos les corbes són convexes, amb un pendent molt suau; corresponen al tipus I de Deevey. Aquestes corbes no es poden interpretar directament en el sentit de la classificació de Deevey, ja que són corbes obertes en el seu extrem dret, i no inclouen la evolució de les cohorts fins al final del cicle biològic de l'espècie. Així doncs, les corbes ens indiquen clarament que no es produeix una elevada mortalitat dels individus durant els primers anys de la seva vida.

L'evolució de la població de plàntules de les 2 parcel·les, així com els guanys i les pèrdues acumulades, es recullen gràficament a la figura 10.6. En ambdòs casos l'evolució de la població segueix un patró similar: hi ha un augment sobtat de la població neta al mes de juny i després una disminució progressiva durant la resta de l'any, en relació amb la distribució anual de la natalitat i de la mortalitat que s'ha comentat anteriorment.

A la taula 10.2 es recullen els valors més rellevants del flux de poblacions entre el juny de 1990 i el setembre de 1991. La taxa d'increment anual és superior a 1 a les dues parcel·les, la qual cosa indica un augment de la mida de la població. A la parcel·la P1 aquest augment és més de 3 vegades superior al de la parcel·la P2.

El 1991 pràcticament la meitat del contingent de plàntules són reclutaments de l'any anterior. Aquests individus, a partir d'aquest moment, es poden considerar tiges juvenils (vegeu capítol 9). La probabilitat de que una plàntula assoleixi aquesta fase és, doncs, relativament alta (73.7 i 42.8 % a la parcel·la P1 i P2 respectivament).

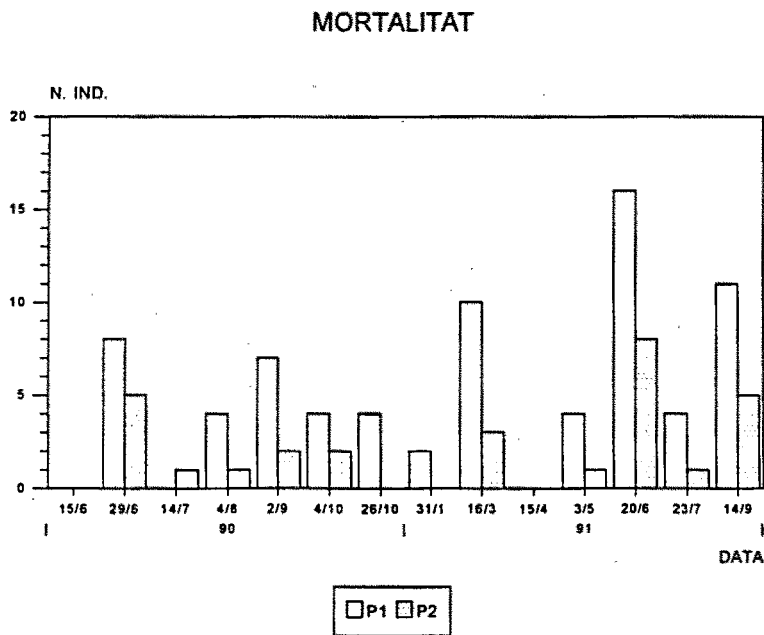
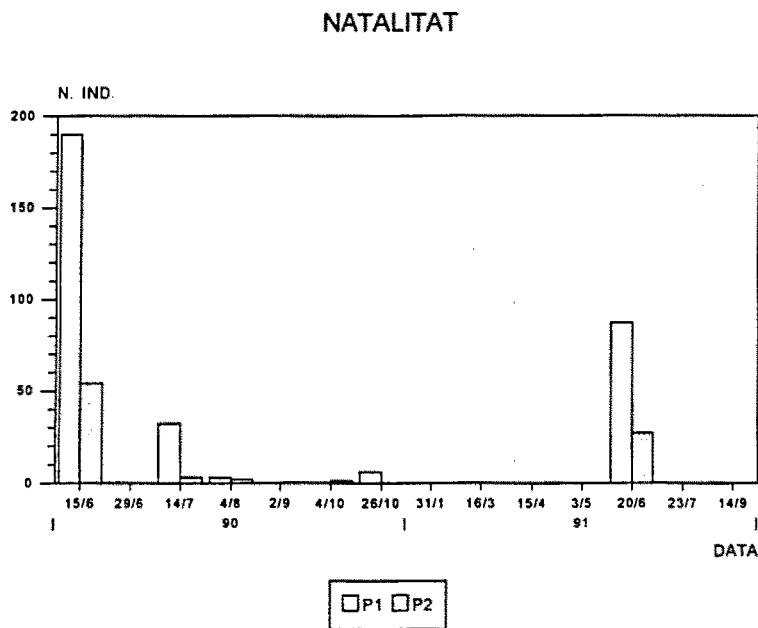
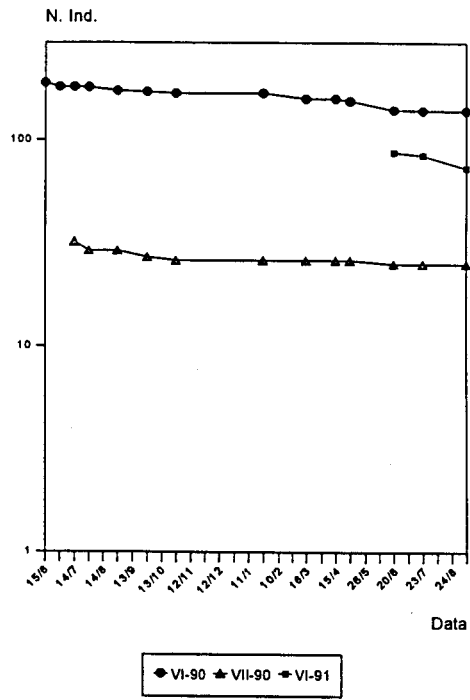


Figura 10.4 Distribució de la natalitat (gràfic superior) i de la mortalitat (gràfic inferior) al llarg de tot el període d'estudi, a les dues parcel·les prospectades.

P1



P2

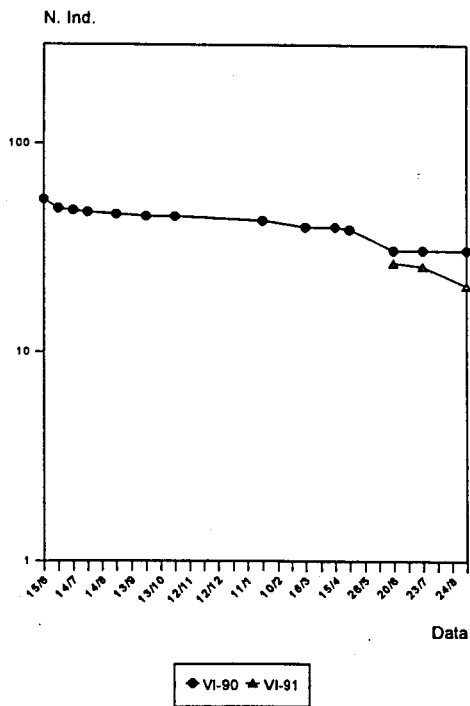


Figura 10.5 Corbes de supervivència de les cohorts amb un nombre d'individus superior a 10, de les parcel·les P1 (gràfic superior) i P2 (gràfic inferior).

Pel que fa a la mortalitat, la comparació entre els dos anys només es pot fer pel període comprés entre el juny i el setembre, ja que no es disposa d'un seguiment més llarg del segon any. El percentatge de mortalitat de les cohorts del 1991 és més alt que el de l'any anterior a totes dues parcel·les.

	P1	P2
Nº plàntules Juny 1990 (a)	190	54
Nº plàntules Juny 1991 (b)	259	61
Canvi net (b-a)	69	7
Taxa d'increment (b/a)	1.4	1.1
Percentatge de canvi $((b-a)/a*100)$	36.3	13
Nº plàntules noves al 91 (c)	87	27
% plantules noves al 91 (c/b)	49.4	54.1
Nº plàntules mortes al 6/91 del 90 (d)	50	31
Nº plàntules mortes al 9/90 del 90 (e)	16	8
Nº plàntules mortes al 9/91 del 91 (f)	14	6
% plàntules mortes al 6/91 del 90 (d/a)	26.3	57.4
% plàntules mortes al 9/90 del 90 (e/a)	8.4	14.8
% plàntules mortes al 9/ 91 del 91 (f/c)	16.0	22.2

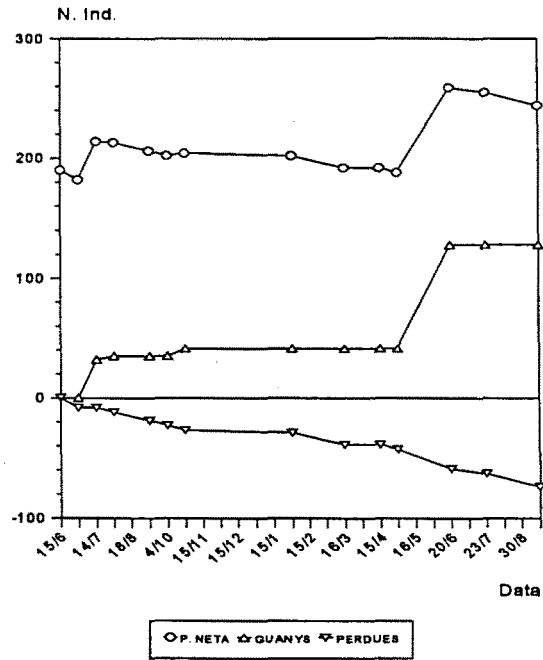
Taula 10.2 Paràmetres més rellevants del flux de poblacions entre el juny de 1990 i el setembre de 1991 a les parcel·les P1 i P2.

En tots els paràmetres analitzats la parcel·la P1 presenta un balanç més positiu que la parcel·la P2. No només el nombre d'emergències és més gran els dos anys, sinó que les taxes de mortalitat hi són més baixes. Es de suposar que aquesta divergència s'incrementa amb el temps.

10.4 DISCUSSIÓ I CONCLUSIONS

La presència de plàntules d'*A. calamagrostis* als badlands és un fenomen rar i molt localitzat. Un comportament similar s'ha trobat en altres estudis sobre espècies herbàcies perennes amb multiplicació vegetativa (Angevine, 1983; Lovett Doust, 1981; Haslam, 1972). La principal via

P1



P2

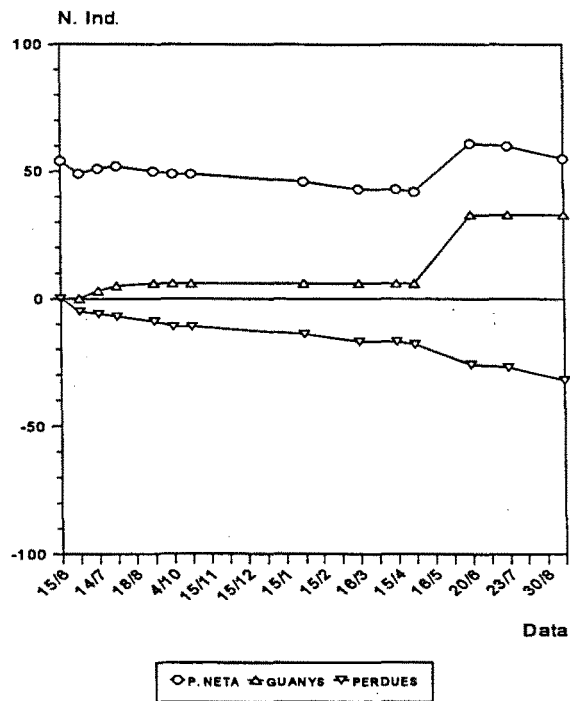


Figura 10.6 Evolució de la població neta, dels guanyos i de les pèrdues acumulades de les parcel·les P1 (gràfic superior) i P2 (gràfic inferior) al llarg del període d'estudi.

d'ocupació de l'espai d'aquestes espècies és per creixement vegetatiu, i el reclutament de nous individus a partir de llavors és produeix només esporàdicament.

Les característiques de la diàspora d' *A. calamagrostis*, amb una aresta a la gluma i un pinzell de pèls, indiquen una adaptació a la dispersió pel vent, però probablement les llavors que arriben a gran distàncies de la planta mare són molt poques. En un estudi sobre 11 espècies de gramínies dominants a la savana sudafricana, Ernst et al. (1992) constaten que 9 d'elles dispersen les llavors com a màxim a 4 m de distància, i les dues restants, entre 5 i 13 m. A *Setaria verticillata*, per exemple, un 77 % dels propàguls es queden a 50 cm de distància de la planta progenitora. Per altra banda, Vorontzova (1985), en l'estudi de la biologia de poblacions d'algunes gramínies de les estepes, observa que, tot i que les llavors de *Stipa* són dispersades pel vent, rarament són transportades gaire lluny (menys de 3-4 m de la planta progenitora).

En el cas d'*A. calamagrostis*, generalment es produeix una acumulació de les diàspores a la proximitat de les tofes adultes, i és aquí on s'observa també la major concentració de plàntules. Precisament al voltant d'un individu adult ja establert, les condicions microclimàtiques són més favorables per a que es produeixi la germinació, o com a mínim, menys desfavorables que a la resta del badland. Cal tenir en compte que la fenologia d'*A. calamagrostis*, amb renovació anual de tota la biomassa aèria, comporta una acumulació de fullaraca que en part es localitza als voltants de la tofa, principalment a la part per sota del vessant.

Així doncs, no només es produeix una concentració més gran de llavors a les proximitats de la tofa, a la part inferior respecte al vessant, sinó que aquí les condicions microambientals són més favorables per a la germinació. S'ha descrit un fenomen similar en gramínies formadores de tofes en ambients dunars, caracteritzats també per l'alta mobilitat del substrat (Symonides, 1977). L'autora troba percentatges de supervivència més alts per les plàntules properes a les tofes i ho atribueix a dos factors: una protecció en front al desenterrament i un efecte de la rizosfera de les plantes adultes en la millora del substrat i de la seva retenció hídrica.

La distribució contagiosa de les plàntules constatada dins de cada parcel·la, probablement està relacionada amb el microrelleu, amb les petites irregularitats del terreny. Per una banda, perquè a les microdepressions les llavors són més fàcilment retingudes de l'arrosegament per l'aigua de les pluges (vegeu capítol 12); per altra banda, perquè s'hi poden donar microcondicions ambientals particular que facilitin la germinació, ja sigui per un millor ancorament, o perquè hi ha més facilitat d'absorció de l'aigua del sòl (Sheldon, 1974).

La concentració del reclutament en un curt període de l'any, al mes de juny, deu estar relacionada amb una combinació adequada d'humitat i temperatura. Cal tenir en compte que la dispersió de les diàspores es dona a finals de tardor, i que per tant, les llavors han estat inactives tot l'hivern i la

primavera. Tot i que l'aport d'humitat al sòl es produeix generalment des del mes de març, amb les pluges primaverals, l'emergència de les plàntules no es dona fins 3 mesos més tard, quan les temperatures ja són més altes. Els mesos d'estiu, la poca capacitat de retenció hídrica del substrat (Regüés, 1992) i les temperatures altes que caracteritzen aquesta estació, fan difícil imaginar que es pugui produir la germinació, encara més si considerem que les llavors es troben pràcticament en superfície. L'efecte de la temperatura i de la llum en la germinació de les granes s'ha estudiat experimentalment al laboratori i serà analitzat en un capítol posterior.

La mortalitat de les plàntules es produeix gradualment des del moment de la seva emergència. Això posa de manifest, per una banda, que el moment de màxima germinació no comporta la màxima mortalitat, sinó que aquesta es produeix més tard per causes diverses. Per altra banda, i d'acord amb els resultats del capítol 7, la mortalitat de les plàntules d'*A. calamagrostis* no està tampoc directament causada pel seu desenterrament a causa dels fenòmens erosius, ja que no hi ha un augment remarcable del número de morts en relació amb les pluges torrencials de finals d'estiu.

Les corbes de supervivència de tipus convex que presenten les diferents cohorts estudiades s'han trobat també en altres espècies, de característiques i ambients prou dispars. En espècies anuals de les dunes, Mack (1976) descriu com la mortalitat en aquestes plantes no es dona en la fase d'establiment, sinó que es produeix més tard, quan les plàntules inicien el ràpid creixement per completar el seu cicle vital. En espècies perennes també s'han observat comportaments similars: Solbrig et al. (1980) troba que *Viola sororia* presenta cohorts poc nombroses i amb mortalitats baixes. Segons alguns autors, la forma de les corbes de supervivència no és un caràcter fixat per cada espècie sinó que depèn de l'ambient. Així, Williams (1970), en el seu treball amb la gramínia perenne *Chloris acicularis*, obté corbes diferents segons el tipus d'hàbitat analitzat, i ho atribueix a les característiques més o menys favorables dels diferents indrets. Per altra banda, Antonovics & Primack (1982) comparen les corbes de supervivència de plàntules procedents de llavors uniformes genèticament, però introduïdes en ambients divergents segons el seu grau de pertorbació; com a resultat obtenen corbes de supervivència diferents a cadascun d'ells, independentment de l'origen genètic de les llavors. En l'hàbitat en que hem estudiat l'establiment de les plàntules d'*A. calamagrostis*, l'estratègia de colonització no requereix una ocupació ràpida de l'espai abans que altres espècies, sinó que és més important la capacitat de sobreviure sota unes condicions molt adverses; encara que no sigui gaire alta la proporció de llavors que arriben a establir-se, pot ser suficient si aquestes hi poden sobreviure.

La població de plàntules d'*Achnatherum* a les dues parcel·les augmenta lleugerament d'un any per l'altre. Això es relaciona amb el fet que la mortalitat de les plàntules no és gaire alta, i que per cada cicle estacional complet s'acumulen noves plantes. Aquest remanent d'individus juvenils es va incorporant progressivament a la població adulta, fenòmen que probablement pot ser més general els anys amb condicions ambientals especialment favorables. Gatsuk et al. (1980), descriu per a

Deschampsia flexuosa un estadi juvenil equivalent al que presenta *A. calamagrostis*, que té una durada variable entre pocs mesos fins a 5 o 6 anys, segons les condicions ambientals.

11 GERMINACIÓ EN CONDICIONS CONTROLADES

11.1 INTRODUCCIÓ

La germinació de les llavors al camp està controlada per una interacció entre la fisiologia interna de la pròpia sement i les condicions ambientals que es donen des del moment de la seva formació fins al procés d'emergència (Besnier, 1989). Els tests de germinació en condicions controlades permeten aïllar algun dels factors que hi intervenen per tal de valorar els seus efectes en el procés.

La baixa freqüència d'observació de plàntules d'*Achnatherum calamagrostis* (vegeu capítol anterior), contrasta amb la seva capacitat de producció de llavors, relativament alta si la comparem amb la d'altres gramínies perennes (Hacker, 1989; Hester & Mendelssohn, 1987). Això es podria explicar per una gran quantitat de pèrdues entre la fase de dispersió i la de germinació, o bé per una baixa viabilitat de les granes produïdes. La dispersió de les diàspores d'*A. calamagrostis* es produeix a la tardor, però l'emergència de les plàntules no té lloc fins al mes de juny.

L'objectiu d'aquest capítol és la valoració de la capacitat germinativa de les llavors d'*A. calamagrostis*, i l'anàlisi del seu comportament en relació amb la temperatura.

11.2 METODOLOGIA

Es recol·lectaren espiguetes de diverses poblacions d'*Achnatherum* en badlands propers a la zona de Vallcebre, a l'octubre de 1989, 1990 i 1991. Posteriorment se separaren les cariopsis amb les glumel·les de la resta de la inflorescència, atès que aquesta és la unitat de dispersió i de germinació (d'aquí en endavant el terme llavor o grana es refereix a la cariopsis amb les glumel·les). El material obtingut es guardà en sobres a temperatura ambient al laboratori, fins a la seva posterior utilització.

Tots els tests de germinació es van realitzar en càpsules de Petri estèrils, sobre paper de filtre. Per a cada experiment s'assajaren 50 llavors per càpsula, amb quatre rèpliques en cada cas. Abans d'iniciar qualsevol experiència es mantingueren les granes en remull amb aigua destil·lada durant 24 hores. En totes les proves es testava també la capacitat de germinació a la foscor; en cada experiència es preparaven 4 càpsules de Petri addicionals, també de 50 llavors cadascuna, cobertes amb paper d'alumini.

Les plaques es mantenien humitejades fins a saturació amb aigua destil·lada. Els comptatges es realitzaven diàriament des de l'inici de cada experiment, i posteriorment s'enretiraven totes les granes germinades. Es comptabilitzava una llavor com a germinada a partir de l'emergència de la radícula. Un experiment es considerava finalitzat després de 10 dies de no comptabilitzar cap nova germinació.

Els assajos realitzats foren els següents:

Experiment 1: Germinació a 20 °C.

Aquestes proves de germinació es realitzaren sense cap tractament previ de les llavors, a 20 °C.

Experiment 2: Escarificació.

En les proves anteriors s'obtingué un percentatge de germinació molt baix, la qual cosa va fer pensar en l'existència d'algun tipus de dormició. A continuació s'assajaren dos tipus d'escarificació:

2.a. Escarificació mecànica: trencament de les cobertes estèrils (glumel·les i testa) per punció amb una agulla.

2.b. Escarificació amb H₂O₂. Es submergiren les llavors en una solució de peròxid d'hidrogen al 30 % durant 30 minuts.

Experiment 3: Efecte del temps d'emmagatzemament.

Les llavors del 1990 es testaren després de 3 i 4 mesos de la seva recol·lecció, a 20 °C. Per altra banda, al desembre de 1991 es provaren les llavors del 1989 (25 mesos d'emmagatzemament), del 1990 (13 mesos d'emmagatzemament) i del 1991 (1 mes d'emmagatzemament), a 25 °C de temperatura.

Experiment 4: Germinació a 10 °C.

Les llavors del 1990 s'assajaren també a 10 °C.

11.3 RESULTATS

S'ha caracteritzat la resposta de les llavors a cada tractament a partir de dos valors. El primer és el percentatge de germinació, és a dir, la màxima germinació obtinguda respecte al total de llavors (mitjana del màxim assolit per les quatre rèpliques). El segon valor és la taxa de germinació (t_{50}), que és el nombre de dies necessari per a que germinin el 50 % de les llavors. En els casos en que el percentatge final de germinació no ha superat el 50 %, s'ha calculat el nombre de dies necessaris per a que es produeixi el 20 % de germinació (t_{20}).

A la taula 11.1 es recullen els resultats de cadascun dels experiments realitzats. Atès que amb les plaques assajades a la foscor es van obtenir uns resultats molt similars als de les plaques amb llum, a la taula 11.1 només es presenten els que corresponen a l'experiment 3.

Les granes de l'any 1989 assajades als 6 mesos de la recol·lecció van presentar una germinació molt baixa a 20°C (22.5 %). L'escarificació de les llavors va millorar aquests percentatges; a la figura

11.1 s'han representat les corbes de germinació acumulada corresponents a l'experiència sense cap tractament previ, amb escarificació amb aigua oxigenada i amb escarificació mecànica. Amb el peròxid d'hidrogen el percentatge de germinació final es va duplicar respecte al de les llavors no tractades, però continua sent baix (46.5 %). L'escarificació mecànica, en canvi, fou força més eficient, de manera que s'assoliren germinacions del ordre del 60 %.

Tractament	% Germinació	Taxa de germ.
E.1. (Ll. 89; 6 m; 20 °C)	22.5 ± 1.7	15 d. (t ₂₀)
E.2. (Ll. 89; 6 m; 20 °C; H ₂ O ₂)	46.5 ± 2.4	17 d. (t ₂₀)
E.2. (Ll. 89; 6m; 20 °C; E. m.)	63.0 ± 1.1	24 d. (t ₅₀)
E.3. (Ll. 90; 3 m; 20 °C)	40.0 ± 3.4	05 d. (t ₂₀)
E.3. (Ll. 90; 3 m; 20 °C Foscor)	45.0 ± 2.2	07 d. (t ₂₀)
E.3. (Ll. 90; 4 m; 20 °C)	80.0 ± 2.2	06 d. (t ₅₀)
E.3. (Ll. 90; 13 m; 25 °C)	83.5 ± 2.6	04 d. (t ₅₀)
E.3. (Ll. 89; 25 m; 25 °C)	11.0 ± 2.1	-
E.3. (Ll. 91; 1 m; 25 °C)	8.0 ± 1.2	-
E.4. (Ll. 90; 4 m; 10°C)	95.5 ± 1.3	19 d. (t ₅₀)

Taula 11.1 Percentatges de germinació finals (\pm error standard) i taxa de germinació dels 4 experiments realitzats.

El comportament de les granes aplegades al 1990 fou prou diferent (figura 11.2). Als 3 mesos, i sense cap tractament previ, presentaven un percentatge de germinació del 40 %, un valor molt similar al que presentaven les del any anterior tractades amb peròxid. Un mes després, les mateixes sements del 1990 assolien percentatges finals del 80 %, amb taxes (t₅₀) de només 6 dies.

A la figura 11.3 s'han representat les corbes de germinació acumulada obtingudes amb les llavors dels 3 anys considerats, assajades simultàniament sota les mateixes condicions de temperatura, i per tant, per diferent temps d'emmagatzemament per cadascuna d'elles. Les granes recol·lectades al 1991 assajades un mes després i sense cap tractament previ van manifestar una resposta molt baixa a 25°C (8 % de germinació). Destaca el fet que, tant les llavors del 1989 com les del 1990 mantenen el mateix comportament demostrat en els primers assajos, tot i que han passat 25 mesos per les primeres i 13 mesos per les altres.

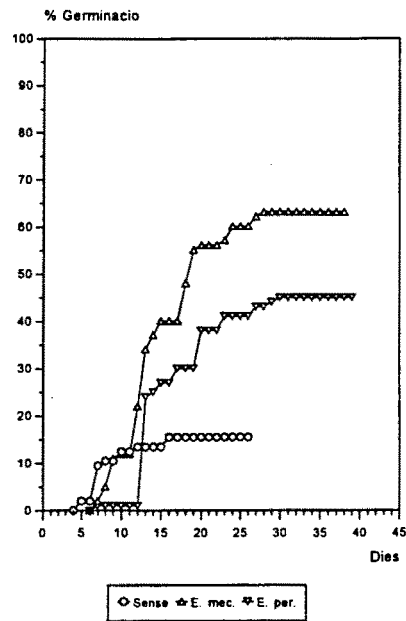


Figura 11.1 Percentatge de germinació acumulada a 20 °C de les llavors recol·lectades el 1989, sense cap tractament previ, amb escarificació amb peròxid d'hidrogen i amb escarificació mecànica.

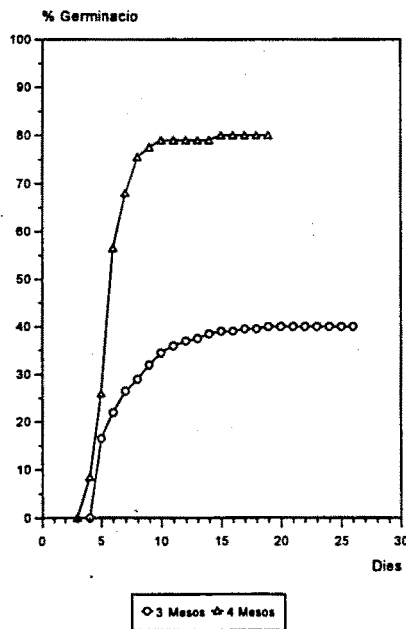


Figura 11.2 Percentatge de germinació acumulada a 20 °C de les llavors del 1990, als 3 i als 4 mesos després de la seva recol·lecció.

A la figura 11.4 s'han representat les corbes de germinació a 10 °C i a 20°C de llavors de l'any 1990. El percentatge de germinació a la temperatura més baixa va resultar aproximadament del mateix ordre que el que s'havia observat a 20 °C. La taxa de germinació t_{50} , en canvi, va ser bastant més alta.

11.4 DISCUSSIÓ I CONCLUSIONS

Les baixes germinacions obtingudes en els primers assajos amb les llavors dels 3 anys, posen de manifest l'existència d'algun tipus de dormició. Amb les granes del 1989, aquesta dormició només es pot trencar amb escarificació, però amb les granes del 90 desapareix per si sola després de 4 mesos d'emmagatzemament en sec. En altres gramínies s'han trobat respostes similars en condicions de laboratori, i les interpretacions han estat diverses. Côme & Corbineau (1984), descriu aquest comportament com una característica comuna a les granes de totes les gramínies. Per altra banda, Grime et al. (1981), en un extens estudi sobre les característiques de germinació de 403 espècies de la flora de la regió de Sheffield, troben que moltes d'elles no germinen fins després d'un cert temps d'emmagatzemament, i ho interpreten com un temps de post-maduració de la sement, per evitar l'emergència de plàntules fora d'època. Les diàspores d'*A. calamagrostis* són dispersades a la tardor, però la germinació no es produeix fins a la primavera següent. La necessitat d'un temps de post-maduració podria ser el mecanisme que impediria l'emergència d'unes plàntules que difícilment sobrepassarien l'hivern.

A les llavors del 1989, ha d'existir alguna altre tipus de dormició, ja que ni després de 6 mesos, ni tampoc als 25, les llavors germinen si no se les escarifica. El tractament amb H_2O_2 té un cert efecte en la dormició però no aconsegueix trencar-la totalment. Segons Huang & Hsiao (1987), el peròxid d'hidrogen actua principalment modificant les propietats de les cobertes, encara que possiblement també altera les condicions perquè comporta un aport d'oxigen més alt. Aquest mateix autor constata que l'efecte del peròxid depèn del temps que s'hagi tingut inmerses les llavors, de manera que poden arribar a ser necessàries fins i tot 48 hores. En qualsevol cas, aquest tipus de dormició s'interpreta com un efecte de les cobertes, és a dir, per teixits de la planta progenitora, que retarden la imbibició i també l'intecanvi gasós. El fet que només amb escarificació mecànica es perdi la dormició gairebé completament fa pensar que a les granes d'*A. calamagrostis* també es dona aquesta regulació de la germinació a través de les cobertes.

Per altra banda, aquest tipus de dormició només l'han manifestat les llavors recol·lectades el 1989, la qual cosa posa de manifest un comportament diferencial segons les condicions de maduració dels fruits. Cal tenir present que les sements dels 2 anys provenien sempre de varies poblacions dins d'una mateixa àrea, i que, per tant, qualsevol altra font de variabilitat hauria de quedar diluïda pel conjunt de la mostra. S'han constatat diferències climàtiques entre el 1989 i 1990, bàsicament en les precipitacions, molt inferiors el primer any. Els efectes de les condicions ambientals durant el

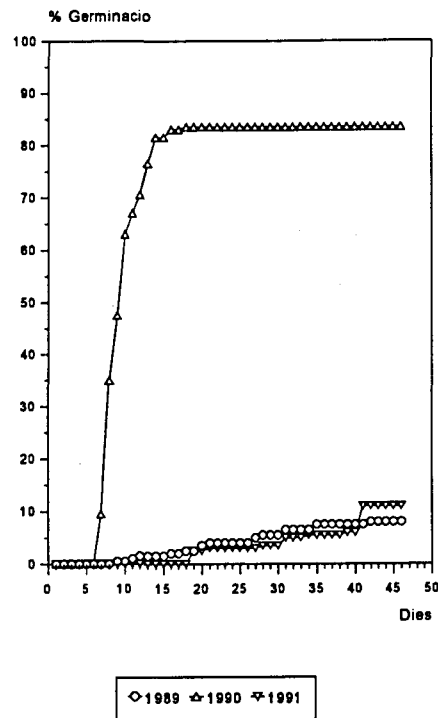


Figura 11.3 Percentatge de germinació acumulada a 25 °C de les llavors dels 3 anys, assejades després de 25 mesos (1989), 13 mesos (1990) i 1 mes (1991) després de la seva recol·lecció.

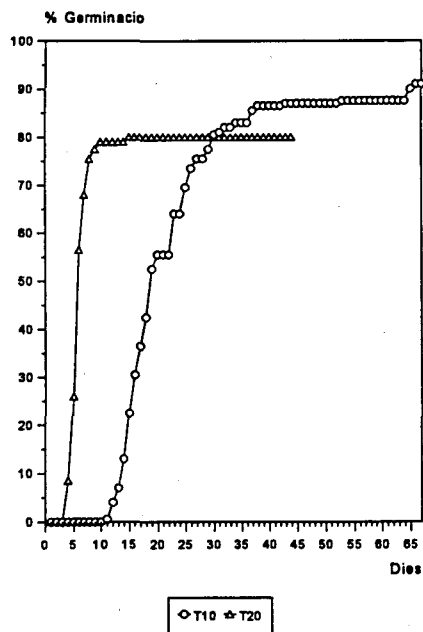


Figura 11.4 Percentatge de germinació acumulada de les llavors del 1990 a 10 °C i a 20 °C.

procés de maduració sobre la capacitat germinativa de les llavors han estat descrits des de fa molt temps en espècies diverses, (Koller, 1962; Guterman, 1992), però encara no es coneix molt bé el mecanisme fisiològic que els origina.

Les llavors d'*A. calamagrostis* poden conservar la seva viabilitat com a mínim un parell d'anys. Probablement l'absència d'un banc de llavors al sòl d'aquesta espècie (vegeu capítol 6) està més relacionada amb les elevades taxes d'erosió que no pas amb les característiques intrínseques de les granes.

La manca de llum no disminueix la capacitat de germinació de les granes, segons mostren els assajos a la foscor. Aquesta propietat pot ser avantatjosa per a l'espècie. Per una banda, els processos erosius que es donen als badlands poden provocar fàcilment l'enterrament de les llavors per material dipositat provinent de les parts superiors del vessant. Per altra banda, s'ha vist que l'aresta que porta la glumel·la inferior de l'espigueta pot facilitar l'enclavament de les llavors en el sòl.

El tractament a 10 °C retarda el procés de germinació, encara que els percentatges finals són similars als obtinguts a temperatures més altes. Hauria estat interessant veure el comportament de les llavors a temperatures més baixes, o bé l'efecte de l'alternança de valors més alts amb temperatures inferiors a 0°C, que són les mínimes que es donen a la zona fins a finals de maig.

En resum, els resultats obtinguts amb els assajos de germinació posen de manifest l'existència d'una dormició innata que només es trenca després d'un període de post-maduració. Per altra banda, s'ha detectat una variabilitat en la capacitat de germinació de les granes en relació amb les condicions ambientals que es donen durant la maduració del fruit. Aquest efecte ve donat, almenys en part, per les pròpies cobertes del fruit. Les llavors són capaces de germinar a la foscor i poden conservar la seva viabilitat com a mínim durant dos anys.

12 SEMBRA DE LLAVORS AL CAMP

12.1 INTRODUCCIÓ

La sembra sobre el terreny d'una quantitat determinada de llavors ens dóna una estima de l'eficiència real de la seva capacitat de germinació. A més, en l'assaig de les llavors al camp s'integra un factor que fins ara no s'havia tingut en compte: la pèrdua de llavors que es pot produir a causa del fort pendent i de la dinàmica dels processos erosius als badlands.

El plantejament d'aquesta experiència al camp respon a dos objectius principals. Per una banda, es pretén la quantificació de les possibilitats reals de germinació de les llavors en condicions naturals. Per altra banda, s'analitza quin efecte pot tenir l'aplicació d'esmenes correctores sobre el procés d'establiment de l'espècie en aquestes àrees denudades.

12.2 METODOLOGIA

Les sèmbrs experimentals s'han realitzat a l'àrea de badlands del Carot, a prop de la població de Vallcebre, en vessants completament denudats per tal d'evitar l'efecte de la competència amb altres espècies.

L'experiència comprén dues sèmbrs, l'una a l'abril del 1990 i una segona el mateix mes de l'any següent. En la sembra del primer any es va analitzar l'efecte del tipus de substrat. A l'any següent, i basant-nos en els resultats del primer any, s'assajà l'aplicació d'un adob i d'un acondicionador del terreny. A continuació es descriuen en detall els procediments seguits en cada cas.

Experiència 1: 30 d'abril del 1990.

Els dos tipus de substrats considerats corresponen a nivells diferents de sedimentació de les argiles de fàcies Garumniana (vegeu capítol 2). Ens hem centrat concretament en els materials argilosos vermells i en els materials argilosos morats amb freqüents vetes de guix. Aquests dos tipus de regolit es disposen en bandes superposades, amb inclinacions variables segons la zona. El vessant escollit per a realitzar aquesta experiència té l'avantatge de que les bandes de sedimentació estan disposades amb cabussaments pràcticament verticals, de manera que s'han pogut ubicar les parcel·les d'un i altre tipus de substrat de costat. El pendent i l'orientació de totes les parcel·les són pràcticament els mateixos, de manera que s'elimina qualsevol altra font de variació que no sigui la variable que s'analitza.

S'han delimitat un total de 8 quadrats de 50 cm de costat, 4 per a cada tipus de regolit, totes aproximadament a la mateixa alçada del vessant (figura 12.1). El badland té una orientació Oest, però les parcel·les es localitzen en el vessant N-NE; el pendent és de 41.0 °.



Figura 12.1 Aspecte de les parcel·les on es va realitzar la primera de les experiències de sèmres al camp, sobre les argiles vermel·loses (fotografia superior) i sobre el regolit morat (fotografia inferior).

La dosi de sembra aplicada va ser de 2000 llavors.m⁻², de manera que la superfície de la parcel·la pràcticament va quedar recoberta. Les llavors s'havien tingut prèviament en remull durant 24 hores. Al substrat vermell, abans de dipositar les llavors es va fragmentar la crosta superficial i després de l'espargiment de les granes es va recobrir novament amb una capa molt fina de terra. Al substrat morat es van escampar les llavors directament sobre el terreny i després també es va protegir amb una capa prima de terra. Finalment es van humitejar totes les parcel·les amb aigua, per tal d'homogeneitzar la capa superficial remoguda.

Experiència 2: 24 d'abril del 1991.

Un any després de la primera sembra, i en base als resultats obtinguts anteriorment, ens vam plantejar la possibilitat d'assajar de nou la capacitat de germinació d'*Achnatherum* al camp, però introduint 2 esmenes per a la millora del substrat: un acondiciador d'estructura i l'aplicació d'un adob. Simultàniament es duia a terme a la mateixa zona una experiència similar, però amb una mescla de llavors estàndard (Ballesteros, 1994).

L'acondiciador emprat és l'alcohol polivinílic (PVAL) comercialitzat per l'empresa Hoechst sota el nom de Mowiol 28-99 P, en una solució aquosa al 4% a 20 °C. Es va aplicar una dosi de 3 g.m⁻². Una descripció més detallada de les característiques d'aquest producte es pot trobar a l'obra ja citada de Ballesteros.

L'adob que es va utilitzar conté N:P:K en una proporció 8:15:15; la dosi aplicada va ser de 80 g.m⁻².

Les proves es van realitzar en una zona de badlands molt propera a la de la primera experiència, en una microconca d'un vessant orientat a l'oest. Aquesta experiència es va realitzar només sobre substrat argilós vermell, que és on s'havia detectat una eficiència més baixa de les sèmres l'any anterior. Es van delimitar un total de 3 parcel·les, totes ells al vessant NNE de la conca, amb pendents entre 36 i 44 °. Cadascuna consistia d'un rectangle de 0.5 x 2 m, amb el costat més llarg disposat en la direcció del màxim pendent (figura 12.2).

Els tractaments realitzats a cada parcel·la van ser els següents:

Parcel·la T1: Acondiciador + Adobat + llavors d'*A. calamagrostis*

Parcel·la T2: Adobat + llavors d'*A. calamagrostis*

Parcel·la T3: llavors d'*Achnatherum* (testimoni)

La dosi de sembra d'*A. calamagrostis* a les 3 parcel·les va ser de 6 g.m⁻², que equival a una dosi de 731.7 llavors.m⁻².



Figura 12.2 Aspecte d'una de les parcel·les on es va realitzar la segona experiència de sèmbras al camp, just després de realitzar la sèmbra (fotografia superior) i al mes de juny amb plàntules d'*A. calamagrostis* (fotografia inferior).

Des de l'execució de les sèmres es van visitar periòdicament les parcel·les, per controlar el moment en que s'iniciava la germinació. Els resultats que es presenten corresponen al nombre total de plàntules germinades per parcel·la i al percentatge de llavors germinades respecte a la dosi de llavors aplicada.

12.3 RESULTATS

La germinació de les llavors al camp es va iniciar al mes de juny, més de dos mesos després de l'execució de les sèmres. A la taula 12.1 es recullen els resultats de les sèmres realitzades l'any 1990. El nombre total d'emergències a les parcel·les sobre substrat vermell és només una quarta part del de les parcel·les sobre substrat morat. El percentatge de llavors germinades respecte a les introduïdes és molt baix a tots dos substrats. Es va constatar la presència de plàntules d'*A. calamagrostis* fora de les parcel·les, a la part inferior del vessant. Per altra banda, es van observar força llavors en superfície, que havien quedat al descobert pel desplaçament vessant avall del material solt que les cobria.

	S. vermell	S. morat	Mitjana
Emergències.m ⁻²	75 ± 31	294 ± 46	184 ± 109
% emergències	3.75 ± 1.60	14.7 ± 2.32	9.2 ± 5.5

Taula 12.1 Mitjana del nombre total d'emergències i del percentatge de llavors germinades (respecte a la dosi de sembra) en els dos tipus de substrats de les sèmres de l'any 1990. A l'última columna s'indica la mitjana entre els dos tractaments.

Els resultats de l'experiència realitzada l'any 1991 es recullen a la taula 12.2. La germinació no es va iniciar fins al juny, i pràcticament només es va produir durant aquest mes. El nombre d'emergències total a les 3 parcel·les va ser bastant baix, sobretot a la parcel·la T1. Els percentatges d'emergència respecte a les llavors introduïdes van ser també reduïts, similars als que es van obtenir al substrat vermell en l'experiència de l'any anterior. Els valors més alts corresponen a la parcel·la testimoni. En aquesta experiència també es va observar que s'havia produït una pèrdua de llavors per desplaçament cap a la part inferior del vessant, algunes de les quals hi van arribar a germinar.

12.4 DISCUSSIÓ I CONCLUSIONS

Els resultats de les sèmres realitzades l'any 1990 van ser ben diferents en funció del tipus de regolit. En ambdòs casos el percentatge de llavors germinades va ser bastant baix, la qual cosa pot ser deguda a causes diverses. L'observació de llavors a les parts baixes del vessant, per sota de les parcel·les, confirma que es va produir una certa pèrdua per l'acció dels fenòmens erosius. Per altra

banda, també es va poder constatar que moltes de les llavors no havien arribat a germinar, perquè se'n van observar moltes que havien quedat al descobert en superfície. El fet que el percentatge d'emergència detectat sobre substrat morat fos molt més alt que sobre el vermell creiem que és atribuïble a que va quedar retingut un nombre més alt de llavors, gràcies a les irregularitats del terreny. Les plàntules aparegudes a les parcel·les del substrat morat presentaven una distribució prou irregular, en grupets de 3 ó 4 en petites concavitats del terreny.

Parcel·la	T1	T2	T3
Emergències.m ²	10	25	33
% emergències	1.4	3.4	4.5

Taula 12.2 Número d'emergències per parcel·la i percentatge de llavors germinades respecte al total d'introduïdes a les 3 parcel·les de les sèmres de l'any 1991.

La pèrdua de llavors arrossegades per l'aigua de l'escolament superficial podria ser un dels factors més limitants per a l'expansió de les poblacions d'*Achnatherum* als badlands. L'efecte que pot arribar a tenir aquests fenòmens és probablement més alt que el que nosaltres hem detectat, ja que de fet, entre l'abril, que és quan es van realitzar les sèmres, fins al juny, pràcticament no s'havia produït cap pluja torrencial (vegeu capítol 3). Si tenim en compte que la dispersió de les diàspores d'*A. calamagrostis* es produeix a la tardor, la quantitat de llavors que es poden perdre per aquesta causa probablement deu ser més gran.

La mitjana del percentatge d'emergència de les llavors respecte a les introduïdes amb la sembra, independentment del tipus de substrat és només del 9.2 %. Podem considerar que aquest valor és indicatiu de les pèrdues mínimes que es produeixen entre la producció de llavors d'una planta adulta i la quantitat de plàntules que s'arriben a instal·lar.

L'emergència de les plàntules no es va produir fins al mes de juny, tot i que les sèmres s'havien realitzat a l'abril. El fet que la germinació de les llavors es produeixi segons el mateix patró fenològic observat de manera natural (vegeu capítol 10), confirma que la combinació de condicions que requereix aquesta espècie per a la germinació només es donen en aquest període de l'any.

Els resultats obtinguts de l'experiència del segon any reafirmen el comportament observat el primer any. En primer lloc la germinació també es va produir al mes de juny. Per altra banda, els percentatges d'emergència detectats a la parcel·la testimoni van ser pràcticament iguals que els de l'any anterior sobre el mateix tipus de substrat. La interpretació dels resultats pel que fa a l'efecte de les esmenes aplicades ha de ser més cautelosa, ja que les diferències entre parcel·les no són gaire grans, i no es poden contrastar estadísticament. Aparentment l'aplicació de l'acondiciador

disminueix el percentatge d'emergència de les llavors d'*A. calamagrostis*. En l'experiència realitzada per Ballesteros (1994) amb una mescla d'espècies a dosis de llavors molt més altes que les nostres (20 g.m⁻²; espècies: *Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis*, *Lolium hybridum* i *Medicago sativa*) no es va apreciar cap efecte positiu de l'acondiciador, però sí un augment del recobriment en relació amb l'aplicació de l'adob. En qualsevol cas, l'efecte de les esmenes va resultar variable segons les espècies.

La comparació dels resultats obtinguts de les sèmbras d'*Achnatherum* respecte als de l'experiència amb llavors d'origen comercial, ens permeten extreure conclusions respecte a la possibilitat d'utilitzar aquesta espècie per a la revegetació d'àrees denudades. Els percentatges de germinació sobre substrat morat, sense cap tipus de tractament previ de les llavors, no són gaire inferiors als observats per les altres espècies en la mateixa àrea. Cal tenir present, a més, que no s'havia realitzat cap tractament previ de les llavors d'*A. calamagrostis*, la qual cosa hauria pogut incrementar l'eficiència de les sèmbras. Seria interessant assajar la sembra de llavors al mes de maig, quan les temperatures ja són més suaus, i amb les llavors tractades prèviament per tal de trencar la dormició. D'aquesta manera s'afavoriria la possibilitat d'un establiment més ràpid de les plàntules, les quals, tal com s'ha vist en el capítol anterior, presenten taxes de mortalitat relativament baixes.

**13 EL CREIXEMENT DELS INDIVIDUS ADULTS:
DEMOGRAFIA MODULAR**

13.1 INTRODUCCIÓ

Els organismes modulars creixen per formació iterativa d'un cert nombre d'unitats bàsiques de construcció, anomenades metàmers. A les plantes un metàmer el formen el nus, la fulla corresponent i l'entrenús immediatament inferior. Una sèrie de metàmers producte d'un únic meristema apical constitueix un mòdul, que és una unitat superior de construcció. En les gramínies perennes cadascuna de les tiges equival a un mòdul (el "tiller" en anglès).

El creixement modular de les plantes té implicacions ecològiques. L'explotació i exploració dels recursos depèn de la disposició dels mòduls en l'espai. Un organisme modular pot estar format per un nombre molt variat d'unitats bàsiques; el seu patró de creixement és impredecible, ja que està determinat en part genèticament i en part depèn de la interacció amb el medi, és a dir, mostra una gran plasticitat (Levin, 1988).

Cal distingir entre el concepte de creixement modular i el de creixement clonal. Els organismes clonals produeixen subunitats potencialment independents, els ramets, que poden actuar com a unitats de propagació. L'equivalència entre ramet i mòdul no té perquè ser exacta. Un ramet pot estar format per un conjunt de mòduls; un mòdul és una unitat de construcció, però no obligatòriament de propagació. El límit entre organismes clonals i aclonals no sempre és clar, ja que en el regne vegetal trobem un continuïum de formes entre un i altre extrem (Harper, 1985).

L'adaptació d'un individu a un determinat ambient (*fitness*, en la literatura anglosaxona) es mesura pel nombre relatiu de descendents amb que contribueix a la següent generació (Primack & Kang, 1989). La contribució d'un organisme modular a la generació següent és la contribució integrada dels mòduls que el conformen, cadascun d'ells sotmès a unes condicions microambientals concretes. D'aquesta manera, la capacitat de persistència d'un determinat genotipus està repartida entre diferents peces d'un tot, i el risc de mort d'una d'elles no compromet a tot el clon (Waller & Steingraeber, 1985).

La dinàmica de poblacions dels organismes modulars pot ser enfocada a dos nivells diferents: al dels individus genètics i al del mòduls que els integren. En el primer cas es parla de poblacions i en el segon de metapoblacions. Una metapoblació es defineix com un conjunt de parts que comprèn o que s'han derivat d'un individu genètic (White, 1979 i 1984).

S'han fet molts estudis sobre dinàmica de poblacions d'espècies herbàcies perennes en condicions naturals. Molts d'ells es centren en la demografia dels ramets i rarament qüestionen el nombre d'individus genètics implicats. Generalment aquests estudis interpreten la demografia de les espècies com part de l'estratègia d'adaptació al seu medi. Així, per exemple, s'ha estudiat un mateix taxon en diferents etapes de la successió (Reinartz, 1984), o en hàbitats ben contrastats (Lovett Doust,

1981); o bé l'efecte d'una determinada pertorbació (Maun, 1984; Bazely & Jefferies, 1989; Fetcher & Shaver, 1983).

Altres treballs s'han centrat en l'anàlisi de les interconnexions entre les diferents parts que constitueixen un clon (Hutchings & Slade, 1988; Pitelka & Ashmun, 1985; Wijesinghe, 1994). Quan es constata l'existència de connexions més o menys perdurables entre els ramets, s'interpreta un clon com una unitat fisiològica que respon en bloc en front a l'ambient (Callaghan, 1984; Hara, 1993).

En base a aquests estudis, Cook (1985) proposa una nova interpretació de la demografia dels organismes modulars. El patró demogràfic que segueixen els mòduls d'un clon és conseqüència del seu desenvolupament i creixement al llarg del seu cicle biològic. De fet aquest enfoc coincideix amb el dels autors de l'escola russa, els quals defineixen diferents fases ontogèniques en el cicle biològic d'una espècie en funció del nombre i funció dels mòduls que integren una planta en un moment donat (Gatsuk et al., 1980).

En el nostre cas, el plantejament d'un estudi de demografia modular d'*Achnatherum calamagrostis* respon bàsicament a aquest darrer punt de vista. El creixement d'una planta adulta es produeix per l'addició progressiva de noves tiges, la unitat modular en aquest cas. Al llarg de l'ontogènia de l'espècie varia el nombre i la funció de les tiges que constitueixen una tofa. Ens proposem l'anàlisi de la demografia de les tiges, en tofes consecutivament més grans, amb l'objectiu de posar de manifest el patró de creixement i ocupació de l'espai de l'espècie.

En primer lloc s'analitza el creixement a nivell de tofes, amb l'objectiu de determinar com es produeix aquest procés al llarg de l'ontogènia de l'espècie. En segon lloc ens centrarem en la dinàmica interna de cada tofa, és a dir, amb les cohorts de tiges que se succeeixen al llarg de l'any. Finalment s'estudia la variabilitat morfològica i funcional de les tiges en una tofa de mida intermitja.

13.2 METODOLOGIA

Se seleccionaren un total de 9 tofes diferents, de mides consecutivament més grans de manera que cobrissin el rang de variació de l'espècie respecte a aquest paràmetre. En l'elecció de les tofes es tingué en compte el diàmetre màxim i el nombre total de tiges.

Totes les mostres es localitzen a la conca de Vallcebre, als voltants de Cal Carot, sempre en vessants de badlands. Per a cada tofa s'ha mesurat el pendent del vessant i l'orientació. A la taula 13.1 es recullen aquestes dades pel conjunt de tofes prospectades, així com les respectives dimensions.

Per a facilitar el seguiment de les tiges es va fixar en cada tofa una xarxa de plàstic rígid, formada per quadrats de 10 cm de costat, de manera que la malla cobrís a bastament la superfície de la tofa. Periòdicament es va efectuar el recompte del nombre de tiges presents a cada quadrat. L'aparició d'una nova tija s'enregistrava des del moment d'emergència del brot a nivell del terra. Al període de floració es va comptabilitzar el nombre de tiges reproductives per quadrat.

Codi	T60	T50	T70	T53	T100	T1	T23	T2	T45
N. tiges	19	28	47	102	164	256	442	599	917
D. max.	20	30	50	40	50	80	120	140	160
Area (dm ²)	3	6	9	10	17	41	77	99	14
Orientació	NW	NW	NW	NE	E	E	E	E	NE
Pendent(°)	44	32	43	32	30	33	45	30	40

Taula 13.1 Característiques de cada tofa prospectada: codi d'identificació, número de tiges total (al juliol de 1990), diàmetre màxim de la tofa i àrea total. S'indica també l'orientació i el pendent corresponents.

El seguiment de les tofes es va realitzar des de l'abril de 1989 fins al novembre de 1991; les tofes T50, T60 i T70 es començaren a mostrejar a partir del maig de 1990. La periodicitat del mostreig va ser mensual, excepte en els mesos que es preveïen canvis més ràpids, que va ser quinzenal. Al desembre, gener i febrer, quan el fred i sovint la neu pràcticament paralitzen l'activitat de les plantes, només es supervisaven les tofes per si es produïa algun canvi, però no s'efectuaven els recomptes de les tiges. A partir de l'agost de 1990, per tal de seguir més fidelment el destí de les tiges des de la seva aparició, es marcaven les canyes aparegudes de nou en cada mostreig amb una tira de filferro plastificat, amb un color diferent en cada mostreig, per tal d'identificar més fàcilment les diferents cohorts.

En una de les tofes de mida mitjana, la T100, es va realitzar un estudi més detallat, per tal de caracteritzar les diferents cohorts de tiges. Des del setembre del 1989 fins al novembre de 1991, es va anotar mensualment la fenologia de cada tija. Dins del període vegetatiu es van distingir tantes fases fenològiques com número de fulles pot tenir una planta. Pel seguiment del nombre de fulles produïdes, s'enfilava en cada canya fins a l'última fulla una tira cilíndrica prima de plàstic, de manera que al mostreig següent es reconeixien les noves fulles com aquelles situades per sobre de la tira. Dins del període reproductiu es van considerar les fases de floració (des de l'aparició de la inflorescència fins a l'eclosió de les flors) i de fructificació (des del marciment de les flors fins a la dispersió de les diàspores).

No es va considerar com a fase fenològica la producció de tiges vegetativament, en primer lloc perquè no és fàcil saber, sense desenterrar les plantes, quina tija ha format cada brot. En segon lloc, perquè la dinàmica de producció de noves tiges s'analitza posteriorment com a natalitat.

Per a la caracterització morfològica de les tiges, a més, en cada mostreig, en un mínim de 10 tiges per cohort, s'enregistrava l'alçada i la longitud de totes les fulles. A les plantes florides es va comptar el número de flors i de fruits produïts. En el cas d'*Achnatherum calamagrostis*, quan les cariopsis són madures són fàcilment emportades pel vent, però queden les glumes obertes a la inflorescència; quan una flor no arriba a formar fruit es manté a la planta tancada dins de les glumes. Això ens ha permès distingir bastant fàcilment el nombre total de flors formades i les que arriben a donar fruit. Com que aquests dos valors pràcticament són iguals, només s'ha considerat el nombre de fruits totals.

Per tal d'estimar la biomassa a partir dels paràmetres mesurats, al mes d'agost de 1991 es van recolectar a la mateixa zona de Vallcebre, 102 tiges, repartides entre un mínim de 10 i un màxim de 30 tiges en 7 tofes de mida diferent dins del rang de variació de l'espècie. Per a cada tija es va mesurar l'alçada, el nombre de fulles i la seva longitud. A les tiges reproductives es va comptar el nombre de flors i el de fruits produïts, la longitud de la part vegetativa (des de la base fins al nus de l'última fulla) i la longitud de l'espiga (des del primer verticil floral). Finalment es va assecar tot el material durant 48 hores en una estufa a 105 °C per obtenir-ne el pes sec.

La comparació de les diferents cohorts entre elles respecte als paràmetres mesurats s'ha fet a partir de l'anàlisi de la variança (ANOVA) d'un sol factor. La comparació a posteriori dels grups, si no s'indica el contrari, s'ha fet amb el test de la diferència mínima significativa (LSD).

13.3 RESULTATS

13.3.1 Creixement de les tofes

A la figura 13.1 s'ha representat el nombre de tiges nascudes i el nombre de tiges mortes mensualment pel tot el període d'estudi. El reclutament de noves tiges es produeix del març al juny i després de l'estiu, al setembre i a l'octubre. En totes les tofes se segueix un patró similar, però varia l'alçada relativa dels pics. A les tres tofes més petites el reclutament de noves tiges es concentra sobretot al centre de les dues estacions de producció, de manera que a finals de tardor i a principis de primavera, pràcticament no n'apareixen de noves.

La producció de noves tiges es relaciona amb les condicions climàtiques, bàsicament amb les precipitacions. La distribució de la natalitat al llarg de l'any coincideix amb els màxims pluviomètrics. Per altra banda, s'ha constatat que per a una mateixa estació, amb precipitacions més

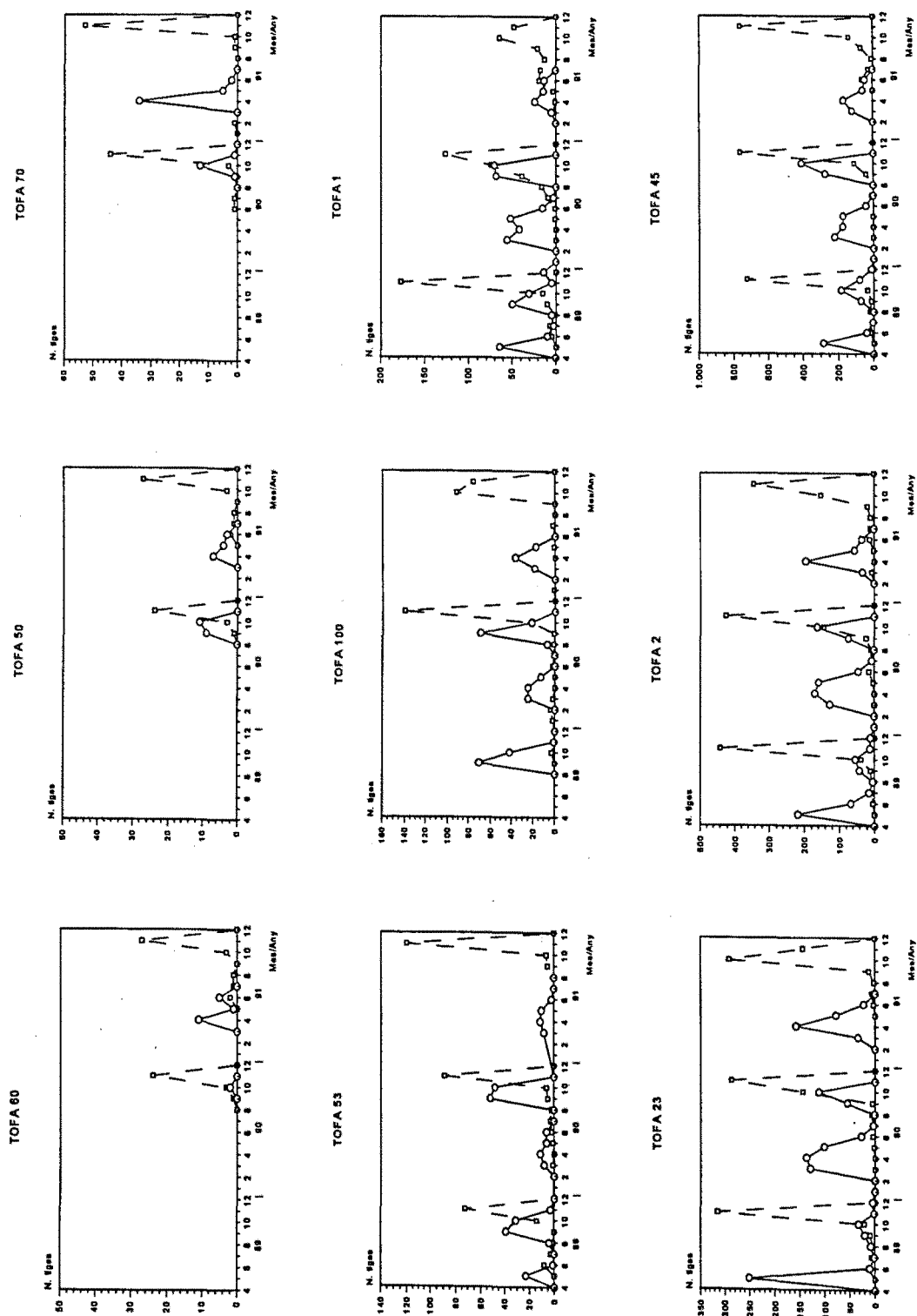


Figura 13.1 Nombre de tiges nascudes (línia contínua amb cercles) i mortes (línia discontínua amb quadrats) a cada tofa, per cada mes de tot el període d'estudi. L'extensió de l'escala vertical varia entre subgràfics. A les tofes T60, T50 i T70 les dades comencen el maig de 1990; a la tofa T100 el setembre de 1989. Els gràfics estan ordenats segons la mida de les tofes, en sentit creixent.

baixes el nombre de reclutaments també disminueix (taula 13.2). Així, a la tardor del 1990 el total de pluviositat va ser molt més alt que a la del 1989 i la producció de tiges total per tofa en molts casos va ser de més del doble que el primer any. Això podria ser degut en part a l'augment de la mida de les tofes amb el temps, però si es comparen les mateixes dades per a la primavera del 1990 i del 91 s'observa que el segon any, amb menys pluviositat, la producció de tiges també va ser més baixa.

	P	T53	T1	T23	T2	T45
Tardor 1989	143	69	81	50	94	258
Tardor 1990	256	100	140	167	237	686
Primavera 1990	429	31	165	393	500	628
Primavera 1991	323	31	56	292	317	387

Taula 13.2 Precipitacions (en mm) i nombre de reclutament de les estacions de primavera i tardor del 1989, 90 i 91, de 5 de les tofes prospectades. Com a tardor només s'ha comptabilitzat el setembre i l'octubre i com a primavera del març al juny, que són els mesos en que es va produir natalitat.

La mortalitat es produeix des del setembre fins al novembre, amb un màxim molt accentuat en aquest darrer mes. No s'observen diferències destacables de comportament entre tofes pel que fa a aquest paràmetre.

El nombre de tiges totals, o població neta d'una tofa en un determinat temps t , és igual al nombre de tiges presents en el cens anterior $t-1$, més les tiges nascudes de nou durant el període considerat, menys les que s'hagin mort. A la figura 13.2 s'ha representat l'evolució de la població neta de tiges per cadascuna de les 9 tofes prospectades, juntament amb les corbes acumulades de neixements (o guanys) i de morts (o pèrdues).

L'evolució de la població neta per cada tofa és bastant similar a totes elles. El màxim de tiges es dona a l'octubre, quan les plantes acaben de produir els brots nous, i per tant, coincideixen temporalment dues generacions. Al novembre es produeix un fort descens, perquè moren totes les tiges que queden de l'any. La població neta es manté més o menys constant fins al març, quan es reinicia la producció de brots. Després continua augmentant fins a principis d'estiu, període durant el qual torna a estabilitzar-se. A partir del setembre la població augmenta fins a assolir un nou màxim a l'octubre. Les corbes acumulades de guanys i pèrdues són força simètriques respecte a l'eix de les abscises. Malgrat la gran quantitat d'entrades i sortides que es succeeixen al llarg de l'any, la població neta s'incrementa molt lentament.

Per a comparar la dinàmica de producció de tiges entre els diferents anys s'ha representat a la figura 13.3 el nombre de tiges per tofa per cada cycle de tardor a tardor. No s'ha elaborat el gràfic de les 3 tofes més petites perquè només es tenen dades completes d'un cycle. El perfil de les corbes és aproximadament coincident a totes les tofes, però s'observen, en canvi, diferències interanuals. En tots els casos el màxim nombre de tiges es dona a l'estiu; en el gràfic precedent el màxim corresponia a l'octubre perquè és quan hi ha la superposició entre generacions de dos cycles consecutius. Si es compara el nombre de tiges dels 3 anys es constata un augment progressiu del total des del 1989 fins al 1991, excepte a les tofes T1 i T2, en les quals hi ha una disminució el tercer any. Ara bé, si ens fixem només en el primer tram de les corbes, entre el setembre i l'abril, el nombre de tiges és força més alt al 1991 que al 1990 a totes elles, excepte a la tofa T100, que és gairebé igual. És a partir del mes d'abril que les quantitats totals de cada any s'igualen o bé inverteixen l'ordre, ja que en comparació, els reclutaments de primavera van ser inferiors el segon any.

L'evolució de les poblacions en anys consecutius es pot quantificar a partir del càlcul del canvi net (diferència del total entre el segon i el primer cens) i de la taxa finita d'increment (quocient entre els dos valors anteriors) que s'han produït per unitat de temps, en el nostre cas, 1 any. A la taula 13.3 es recullen aquests paràmetres per a totes les tofes.

Codi tofa	60	50	70	53	100	1	23	2	45
N. tiges 7/89 (a)	-	-	-	78	-	198	339	489	791
N. tiges 7/90 (b)	19	28	47	102	164	256	442	599	917
N. tiges 7/91 (c)	19	31	55	131	170	147	450	524	993
Canvi net 90 (b-a)	-	-	-	24	-	58	103	110	126
Canvi net 91 (c-b)	0	3	8	29	6	-109	8	-75	76
Taxa creix. 90 (b/a)	-	-	-	1.3	-	1.3	1.3	1.2	1.2
Taxa creix. 91 (c/b)	1	1.1	1.2	1.3	1.1	0.6	1.0	0.9	1.1
% Incr. 90 (b-a)/a	-	-	-	31	-	29	30	23	16
% Incr. 91 (c-b)/b	0	11	17	28	4	-42	2	-13	8

Taula 13.3 Flux de poblacions entre el 1989 i el 1991 per a totes les tofes mostrejades. Entre el 1989 i el 1990 es produeix un canvi net positiu a totes les tofes. El percentatge d'increment que això significa varia entre un 16 % i un 31 % respecte al nombre inicial, amb valors decreixents des de les tofes més petites a les més grans. La taxa finita d'increment és en tots els casos superior a 1, és a dir, en totes les tofes hi ha creixement. A les dues tofes més grans aquesta taxa és lleugerament inferior.

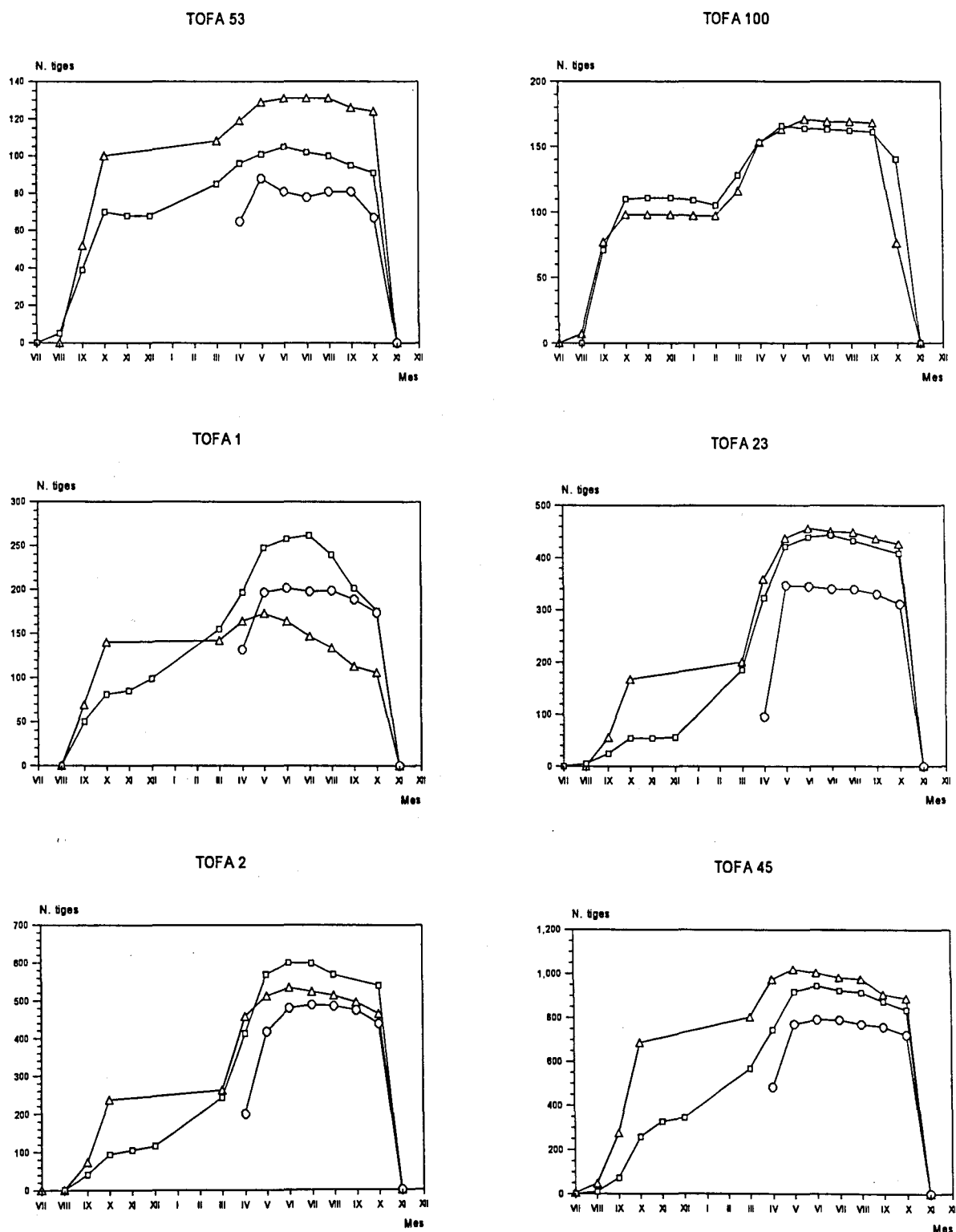


Figura 13.3 Evolució del número de tiges de cada tofa, calculat per cicles de tardor a tardor, del 1989 (cercles), 1990 (quadrats) i 1991 (triangles). Per l'any 1989 el cicle comença el mes de maig.

Aquests paràmetres del flux de poblacions són prou diferents per al període 1990-1991. En primer lloc el canvi net és sempre més baix, i en dos casos fins i tot negatiu (T1 i T2). Els percentatges d'increment es redueixen a la meitat o molt menys, excepte per la tofa T53, que es manté pràcticament igual. Les taxes finites d'increment també disminueixen, amb valors més propers a 1, que és el que correspondria a una població estàtica. A les tofes T1 i T2 òbviament aquests valors són més petits que 1, i per tant, no hi ha creixement net.

A partir de les taxes d'increment es pot fer una aproximació a l'edat de les tofes, com a mínim per acotar el seu ordre de magnitud. El creixement d'una tofa, assumint que no es produeixen ni guanys ni pèrdues per factors externs, vindria donat per l'equació:

$$N_t = N_0 \lambda^t$$

on N_t és el nombre de tiges en el moment t , N_0 és el nombre inicial de tiges i λ és la taxa finita de creixement (equival a la taxa de creixement de la taula 13.3).

Si prenem com a taxa d'increment la mitjana del primer any, ($\lambda = 1.3$), i partim d'una sola tija ($N_0 = 1$), podem calcular el temps mínim necessari per a que s'hagin format un nombre determinat de tiges, suposant que aquesta taxa és manté constant.

A la taula 13.4 es recullen els valors d'edat estimats per a cada tofa, calculats a partir del nombre de tiges al juliol de 1990 (valors de la taula 13.1). Les edats estimades es mouen entre els 11 i els 26 anys. En realitat aquests valors són segurament inferiors als reals, ja que hem pres la màxima taxa d'increment observada, i a més no hem tingut en compte la variació interanual que, com hem vist, pot arribar a ser considerable.

Tofa	60	50	70	53	100	1	23	2	45
Edat (anys)	11.2	12.7	14.7	17.6	19.4	21.1	23.2	24.4	26.0

Taula 13.4 Edats estimades de les tofes en funció de la taxa de creixement i del nombre de tiges al juliol de 1990.

El percentatge de tiges fèrtils per cada tofa (taula 13.5) oscil·la entre un 7.7 % a la tofa T2 i un 25 % a la tofa T53, valors tots dos corresponents al 1989-90. No sembla que hi hagi una relació directa entre la fertilitat i la mida de les tofes, excepte pel fet que les més petites no produeixen cap espiga el primer any, i només una d'elles el segon. En general, les fertilitats van ser més altes el primer any que el segon.

A partir del nombre mitjà de llavors que produeix una tija (estimat del mostreig puntual, vegeu l'apartat de metodologia) hem calculat el nombre de llavors que pot arribar a produir cada tofa segons el nombre de tiges fèrtils corresponent (taula 13.5). Aquests valors van des de 0 llavors per les tofes més petites, fins a més de 16000, quantitat que corresponm a les llavors que va produir la tofa més gran en el període 1989-90.

	50	53	100	1	23	2	45
% fèrtils 89-90	0	25	23	13	20	8	24
% fèrtils 90-91	8	20	21	16	20	9	22
N. llavors 89-90	0	1800	2838	2423	6299	3323	16128
N. llavors 90-91	554	1384	2491	2145	6505	2768	15500

Taula 13.5 Percentatge de tiges fèrtils (t.f.), calculat respecte al número total de tiges formades en tot el període, i estima del número de llavors produïdes per tofa i per any.

13.3.2 Les cohorts del 1990-91

El seguiment de les cohorts del període 1990-91 ens permetrà analitzar les característiques funcionals de les tiges en relació al moment de la seva emergència. A la taula 13.6 es recull el nombre inicial de tiges per cohort a cadascuna de les tofes prospectades. Per a l'anàlisi de les dades s'han descartat les cohorts que tenen menys de 7 individus, ja que podrien ser poc representatives.

A la tardor es van reclutar tres cohorts, una el mes de setembre i dos el mes d'octubre, la primera i la segona quinzena. A les tofes més petites el reclutament en aquesta estació fou més irregular: a la tofa T60 pràcticament no es van formar tiges noves, a la T50 només se'n van produir de manera important en els dos primers censos i a la T70 en el primer cens del mes d'octubre. A la primavera es reclutaren 4 cohorts més, una per cada mes entre el març i el juny. A les 3 tofes més petites es produí un cert retard respecte a la resta: l'emergència de brots nous no es produí fins a l'abril; i els mesos de maig i juny la producció de noves tiges fou insignificant.

Les corbes de supervivència de les cohorts de cada tofa per al cicle 1990-91 s'han representat a les figures 13.4, 13.5 i 13.6. No s'ha elaborat el gràfic per a la tofa T60 perquè només va presentar una sola cohort amb més de 7 individus, i la corba de supervivència corresponent no mostrava cap diferència respecte a la de les altres tofes. Independentment de la mida de la tofa i de la cohort que es consideri, totes les corbes són del tipus I de Deevey, pràcticament horitzontals en gairebé tota la seva extensió, i amb un punt de caiguda coincident en totes elles. És a dir, la taxa de mortalitat no és constant al llarg de la vida d'una tija, sinó que està concentrada a les fases finals. A la figura

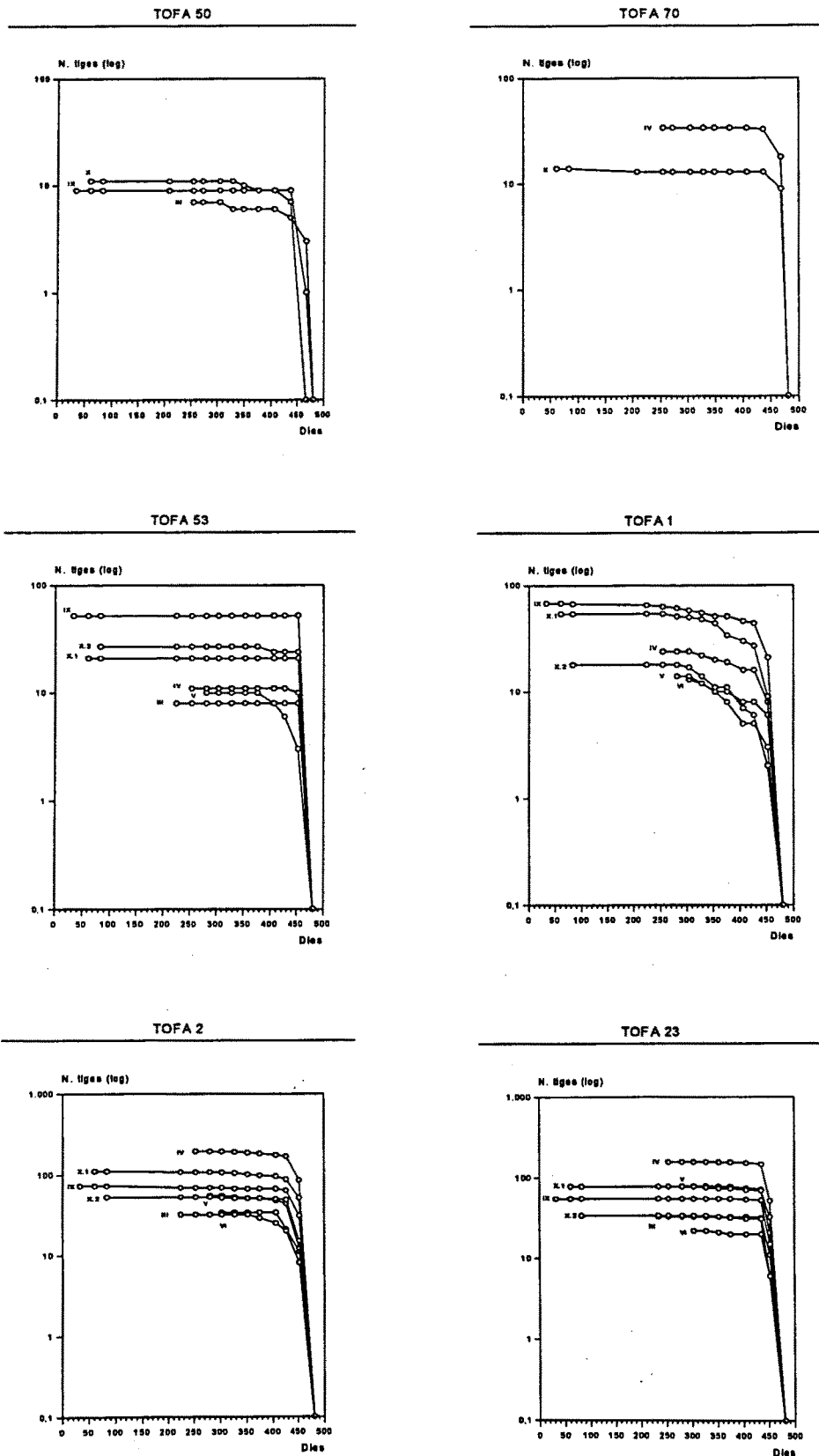


Figura 13.4 Corbes de supervivència de les cohorts del cicle 1990-91 per a 6 de les tofes prospectades.

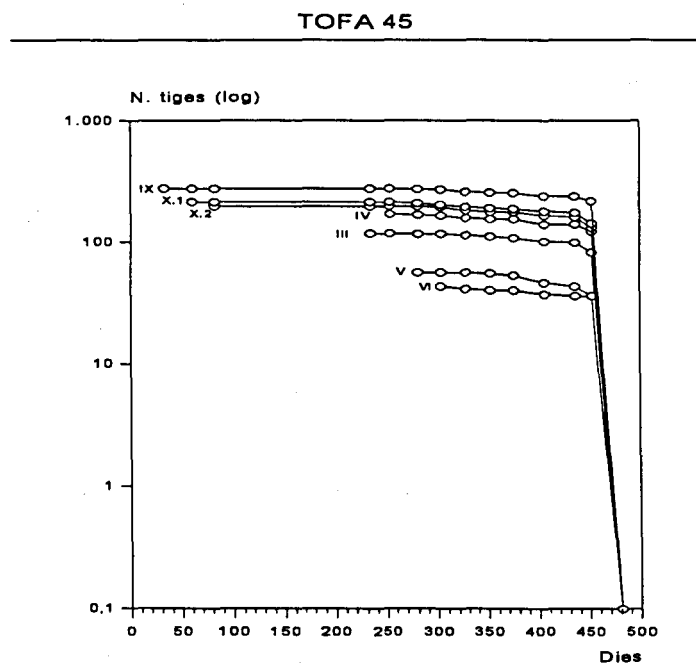


Figura 13.5 Corbes de supervivència de les cohorts del cicle 1990-91 per a la tofa T45.

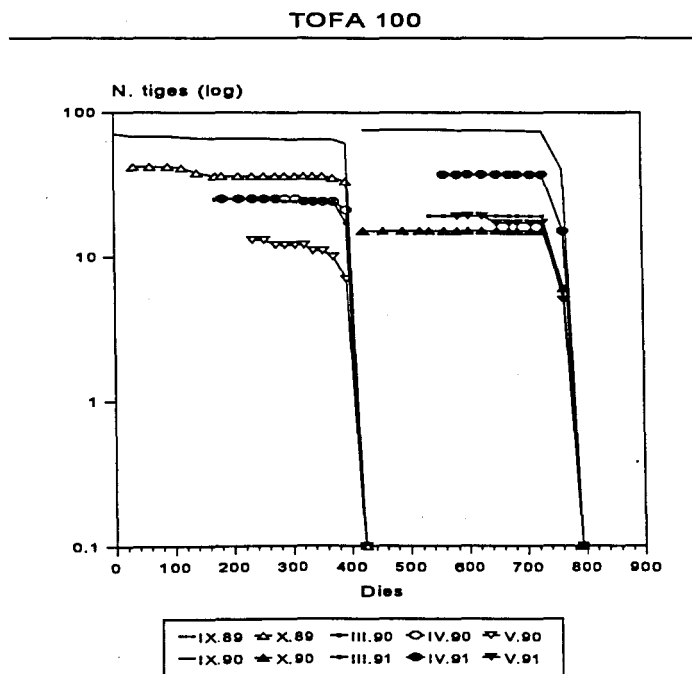


Figura 13.6 Corbes de supervivència de les cohorts del cicle 1989-90 i 1990-91 per a la tofa T100.

13.6, que correspon a la tofa T100, s'han representat també, a més de les del 1990-91, les corbes de supervivència de les cohorts del període 1989-1990. S'observa que no hi ha cap diferència en el comportament de les cohorts entre els dos períodes.

	IX	X.1	X.2	III	IV	V	VI
T 60	0	2	0	0	11	1	5
T 50	9	8	3	0	7	4	3
T70	1	14	0	0	34	5	2
T53	52	21	27	8	11	10	2
T100	70	22	0	19	37	18	0
T1	69	54	18	5	24	14	13
T23	55	78	34	33	158	79	22
T2	73	111	53	32	196	55	34
T45	275	214	197	118	170	56	43

Taula 13.6 Número de tiges reclutades en cada mostreig (cohort) per cada tofa en el període 1990-91. El mes d'octubre els mostrejos foren quinzenals (X.1, primera quinzena; X.2, segona quinzena).

La combinació dels successius neixements i morts dóna a cada població una estructura d'edats. A la figura 13.7 s'ha representat l'estructura d'edats de cada tofa a l'octubre del 1991, moment en el qual la majoria de les tiges de l'any encara són vives. No s'han inclòs en el còmput total ni en el gràfic els brots apareguts de nou el setembre del 1991, ja que aquests no es desenvoluparan fins a la primavera següent i, per tant, no influeixen en la dinàmica d'aquest període. Com que pràcticament encara no s'ha produït la mortalitat de les tiges, la distribució en edats reflecteix també la contribució relativa de cada cohort al total de tiges que conformen una tofa.

L'edat màxima que assoleix una tija és de 15 mesos, la qual correspon a les tiges aparegudes el mes de setembre i que viuen fins al novembre de l'any següent. La longevitat de les tiges fa un salt entre els 8 i els 12 mesos, ja que aquest interval d'edat correspondria a les tiges nascudes a l'hivern, i d'aquestes no n'hi ha.

A les tres tofes més petites l'estructura d'edats no presenta un patró comú: a la T60 i a la T70 predominen clarament les tiges més joves, mentre que a la T50 l'ordre d'abundància decreix progressivament de les tiges més grans a les més joves. A la resta de tofes les tiges que més

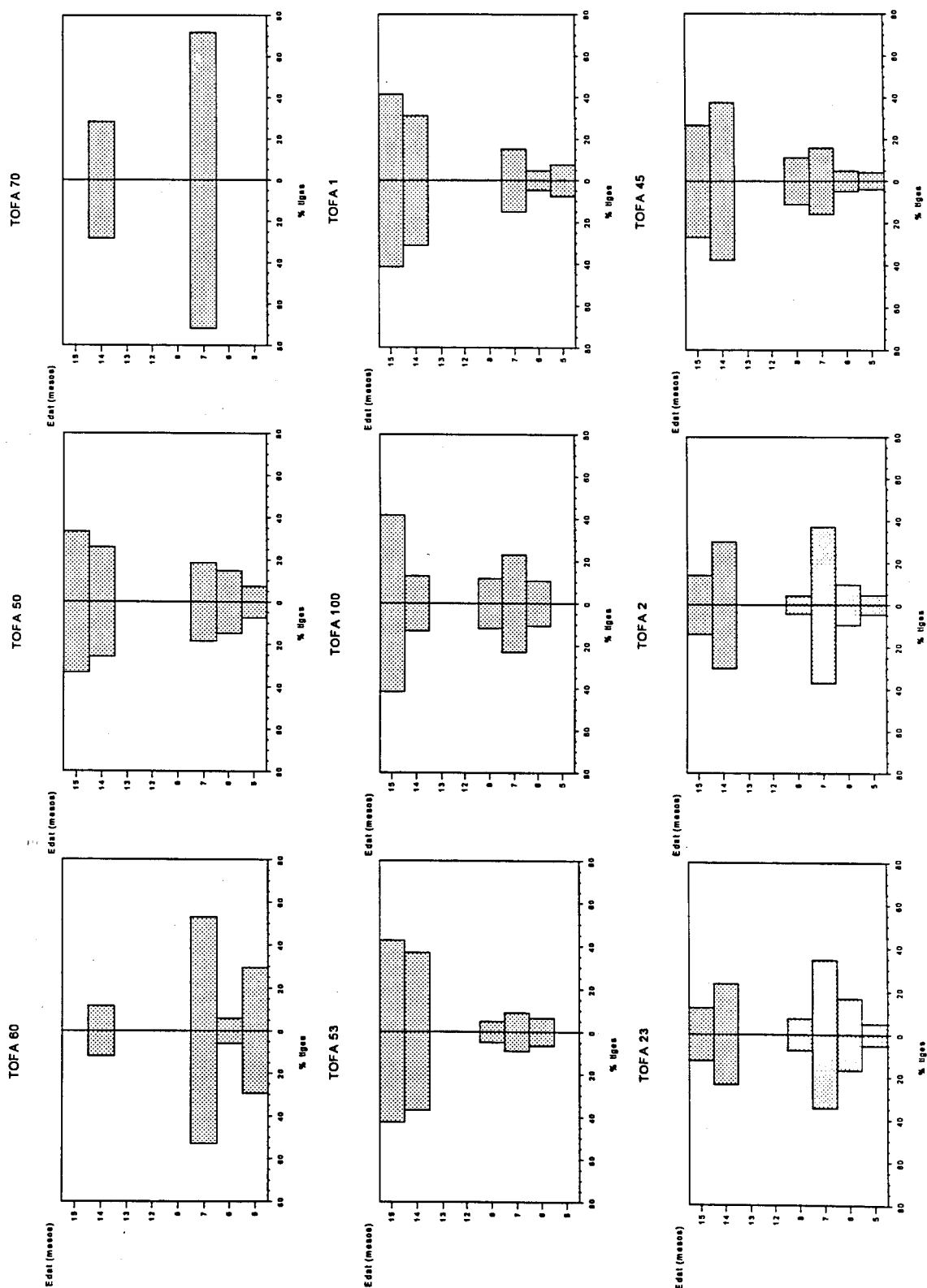


Figura 13.7 Percentatge de tiges per edats (en mesos) a l'octubre del 1991, a cadascuna de les tofes prospectades.

contribueixen al total de la població solen ser les nascudes al setembre o a l'octubre, o les de l'abril. Les implicacions d'aquesta distribució d'edats de les poblacions serà analitzada a continuació, en relació a la reproducció sexual.

S'ha calculat per a cadascuna de les cohorts la seva fertilitat, és a dir, el percentatge de tiges fèrtils respecte al total de tiges inicialment formades. A la figura 13.8 s'han representat aquests valors per a les diferents tofes estudiades. No s'inclou la tofa T50 perquè les dades són poc significatives, ja que només arribaren a florir 3 tiges, i de dues cohorts diferents; a les tofes T60 i T70 no s'observà cap tija en flor en tot el període d'estudi.

Les fertilitats més altes són de l'ordre del 30 %. Les cohorts més tardanes, les del juny, només presenten tiges fèrtils en tres tofes. Les dues primeres cohorts de tardor són les que tenen els valors més alts respecte a les altres a les tofes més petites, però aquesta diferència es va perdent a les tofes més grans.

Si considerem el nombre de tiges fèrtils de cada cohort respecte al total de tiges fèrtils produïdes per una tofa tenim la contribució de cada cohort a la fertilitat total (figura 13.9). Cal tenir en compte que en aquest gràfic hi figuren cohorts que no eren a l'anterior, ja que en aquell cas no s'han representat perquè el total de tiges per cohort era molt baix (menys de 7 tiges), però aquí s'hi inclouen perquè s'han comptabilitzat en el total de tiges fèrtils. La primera cohort de tardor és la que més contribueix a la producció de llavors en les dues tofes petites, tot i que la seva fertilitat és inferior a la de la segona cohort de tardor. A mesura que augmenta la mida de la tofa pren més importància la cohort de l'abril, excepte a la tofa T45, que presenta la fertilitat bastant repartida. La resta de cohorts aporten un nombre de tiges fèrtils bastant inferior. En realitat, la contribució de cada cohort a la fertilitat total de la tofa integra l'abundància relativa de les cohorts amb la seva fertilitat.

13.3.3 Creixement i funcionalitat de les tiges: dinàmica d'una tofa mitjana

A continuació es presenten els resultats d'un estudi més detallat de la diversitat morfològica i funcional de les tiges d'una tofa de mida intermitja, la T100.

La proporció de tiges de cada cohort en cada una de les fases fenològiques considerades s'ha representat a la figura 13.10 pel període 1989-90 i a la figura 13.11 pel 1990-91.

Les tiges que emergeixen a la tardor poden arribar a formar alguna fulla abans que comenci l'hivern, o bé mantenir-se com a brots fins a la primavera. Quan després de la inactivitat hivernal les temperatures comencen a suavitzar-se es reactiva tota la tofa. Per una banda les tiges presents reinicien el seu creixement, i per l'altra es produeix l'aparició de nous brots. El creixement

FERTILITAT

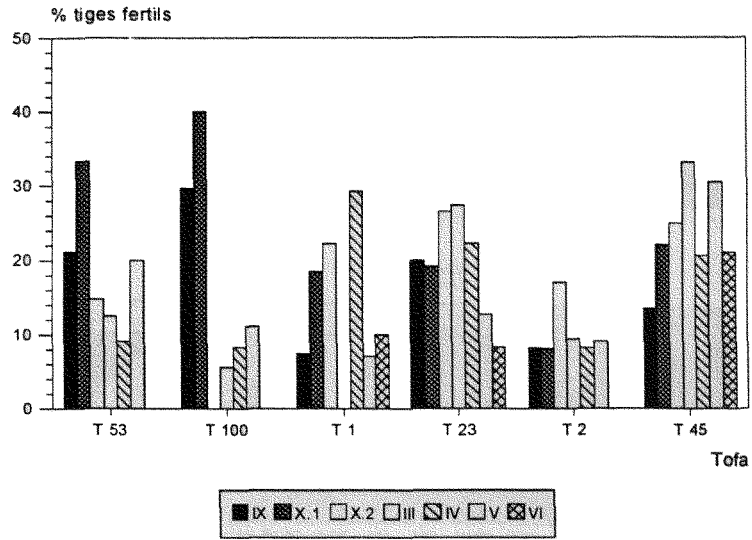


Figura 13.8 Fertilitat de cada cohort (% de tiges fèrtils respecte al número inicial) a 6 de les tofes prospectades.

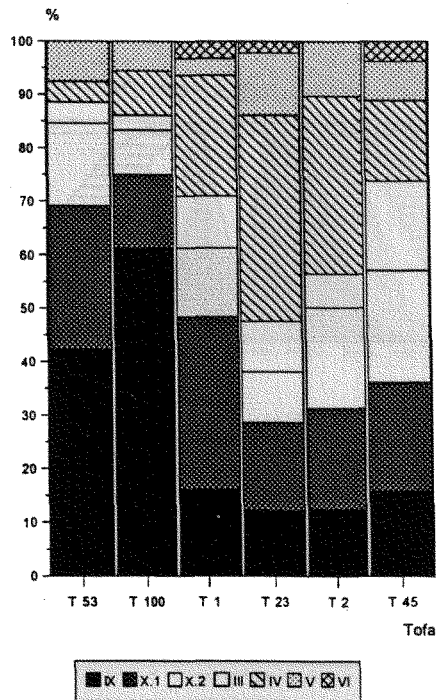


Figura 13.9 Contribució de cada cohort al total de tiges fèrtils de cada tofa, a 6 de les tofes prospectades.

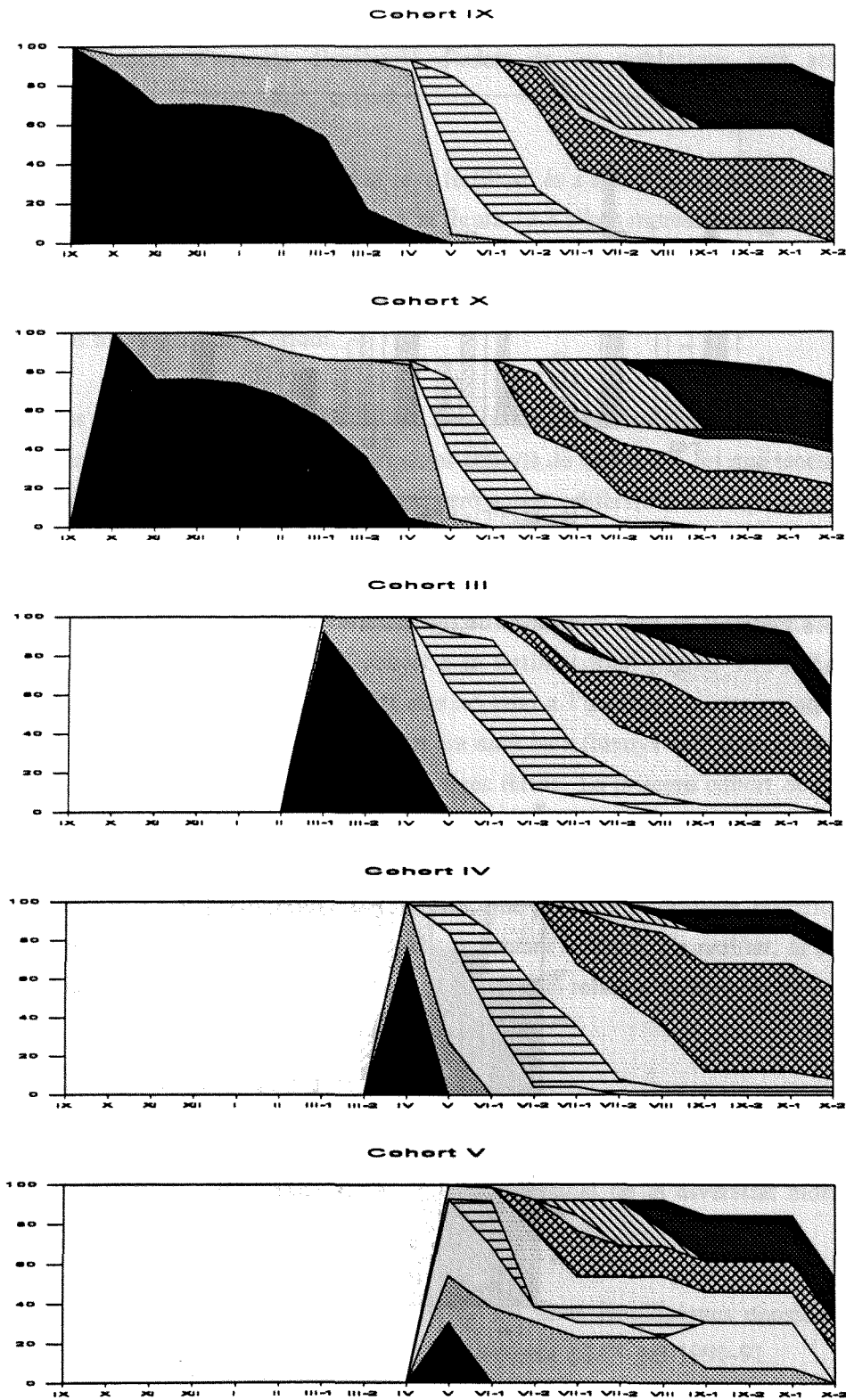


Figura 13.10 Percentatge de tiges a cada fase fenològica, respecte al número inicial de tiges per cada cohort del 1989-90 de la tofa T100.

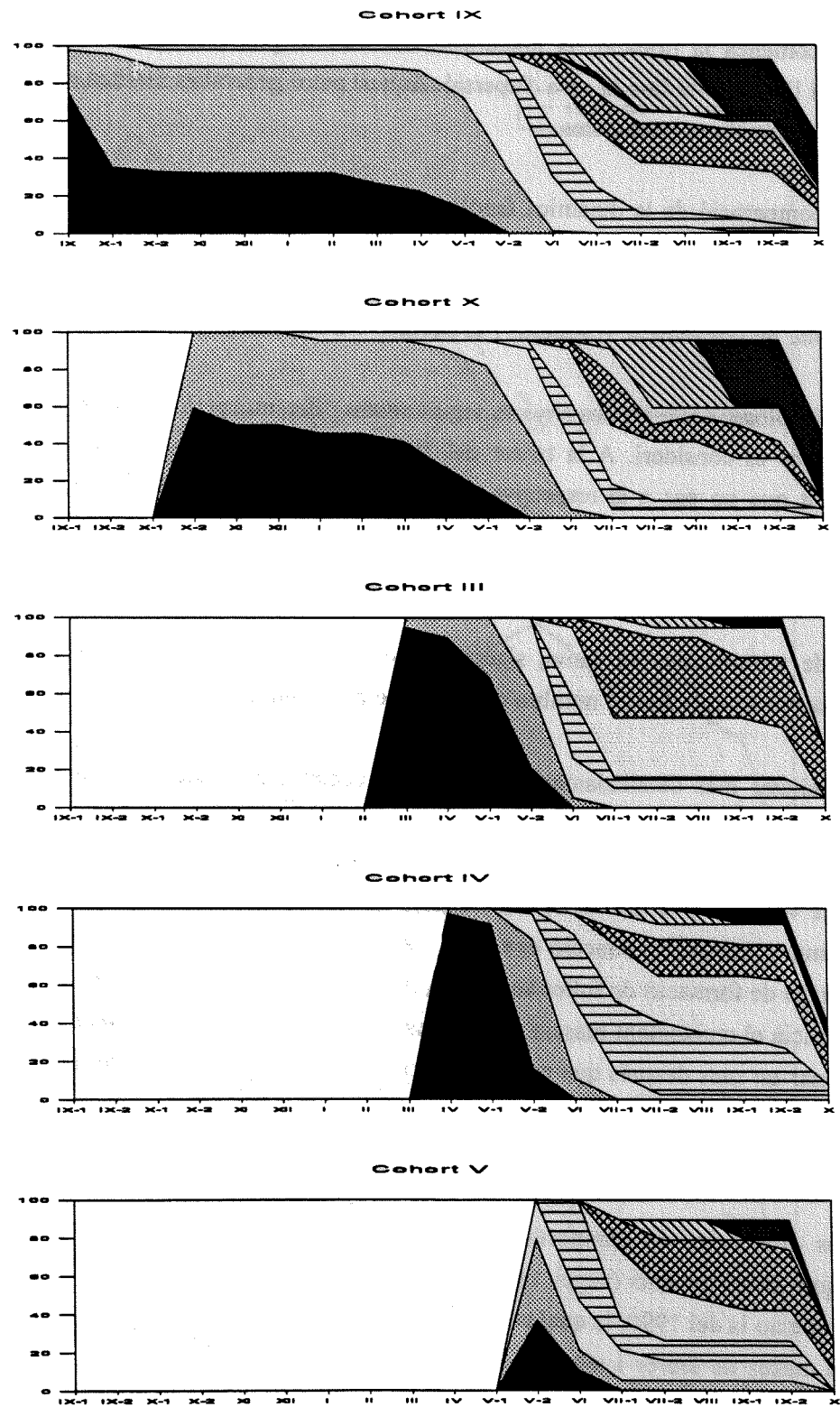


Figura 13.11 Percentatge de tiges a cada fase fenològica, respecte al número inicial de tiges per cada cohort del 1990-91 de la tofa T100.

d'aquestes noves tiges és bastant ràpid, de manera que aviat aconseguen a les més velles. Cap al juliol comença la floració; la maduració del fruit es produeix durant l'agost, i al llarg del setembre i l'octubre té lloc la seva dispersió. Aquest patró general es matitza anualment segons les condicions climàtiques concretes.

Per a la comparació de la dinàmica fenològica de tota la tofa entre els dos períodes d'estudi, de tardor a tardor, s'ha representat a la figura 13.12 el nombre de tiges en les diferents fases de desenvolupament. Per tal de simplificar el nombre de corbes s'han agrupat totes les fases amb fulles en una sola, de creixement vegetatiu, i la floració i fructificació en període reproductiu.

El ritme fenològic entre els dos anys va seguir pautes diferents, però en direccions oposades segons l'estació que es consideri. A la tardor del 1990 hi hagué més brots nous que iniciaren un cert creixement que no pas a la respectiva estació del 1989. Cap a la primavera, en canvi, aquesta tendència s'invertí, les tiges del 1990 retardaren el seu creixement com a mínim un mes respecte a les del 1989.

El període reproductiu, en canvi, s'acomplí segons el mateix patró en els dos casos, i l'única diferència remarcable fou el nombre de tiges que assoliren aquesta fase, més baixa el segon any.

Per a analitzar més detalladament aquestes diferències s'ha calculat per a cada cohort la taxa mitjana de producció de fulles per dia. A la figura 13.13 s'ha representat aquest valor per a les cohorts d'octubre i de març dels dos períodes que comprèn l'estudi. La producció de fulles de la cohort de tardor del 1989 va ser inicialment baixa fins al febrer, que es quan es reactiva el creixement; la màxima producció es va donar el mes de maig. Per contra, la cohort de la tardor del 1990 la taxa de formació de fulles va ser lleugerament superior, però després de l'aturada hivernal, no es reinicià el creixement massiu de les tiges fins al maig; la taxa màxima de producció de fulles es va donar un mes després que no l'any anterior, el juny. Pel que fa a les cohorts de primavera, les de l'any 1991 també manifestaren un retard en el pic de creixement primaveral respecte a les del 1990.

Aquestes diferències de comportament entre els dos anys es poden relacionar amb les dades climàtiques corresponents (vegeu capítol 3). En primer lloc la tardor de 1989 va ser bastant menys plujosa que no la del 1990, la qual cosa explicaria el creixement més moderat de les tiges. En segon lloc, els mesos de febrer i març de 1991 foren molt més freds que els de 1990, i les pluges de primavera es concentraren bàsicament a l'abril, quan ben just començaven a recuperar-se les temperatures; la resta de la primavera del 1991 fou bastant seca.

L'estadi de desenvolupament de les tiges al moment de la seva senescència, entès com el màxim nombre de fulles produït, s'ha representat a la figura 13.14, en forma de percentatge respecte al

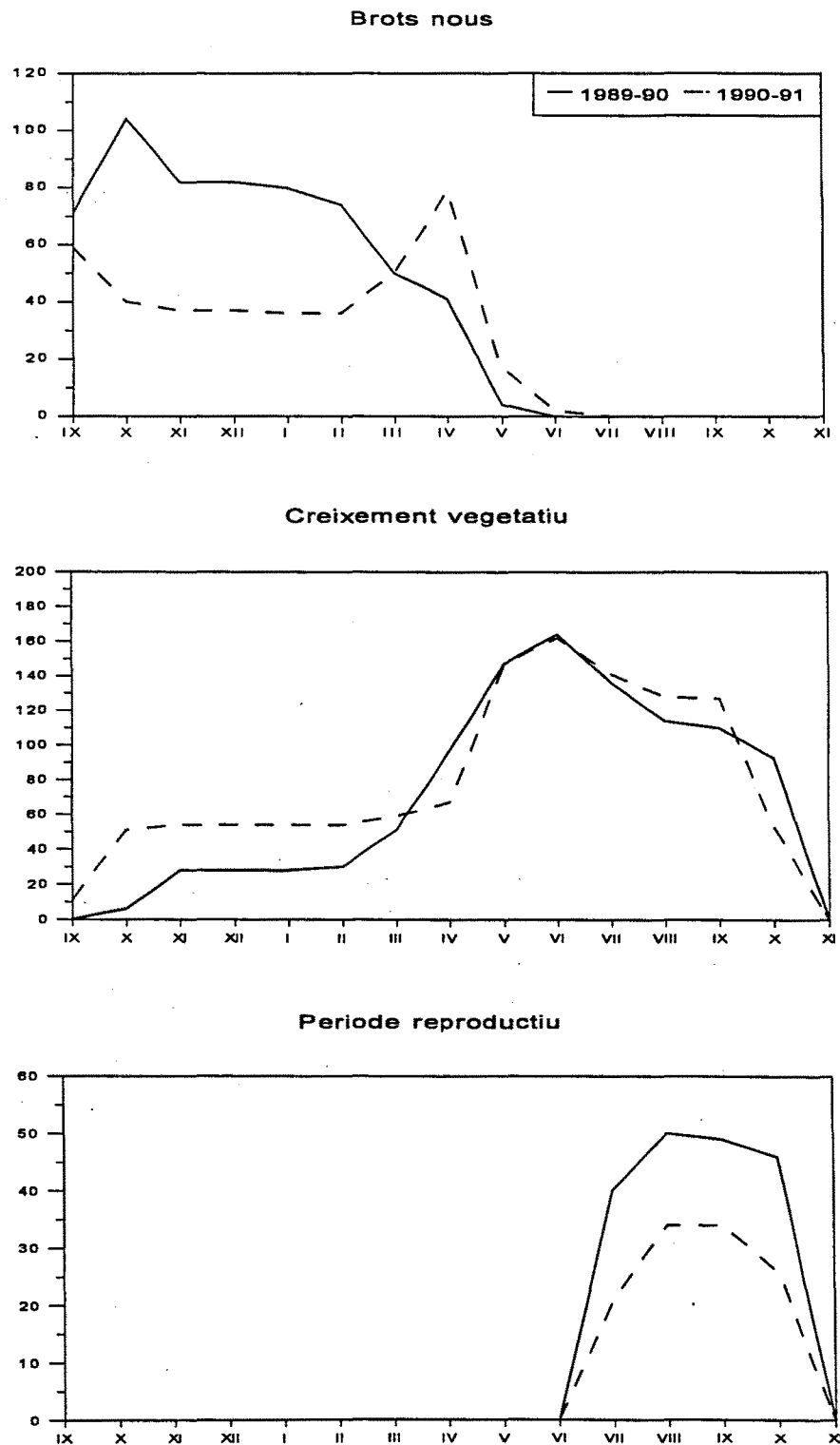


Figura 13.12 Número de tiges en fase de brot, de creixement vegetatiu i en període reproductiu a la tofa 100 pels dos anys d'estudi.

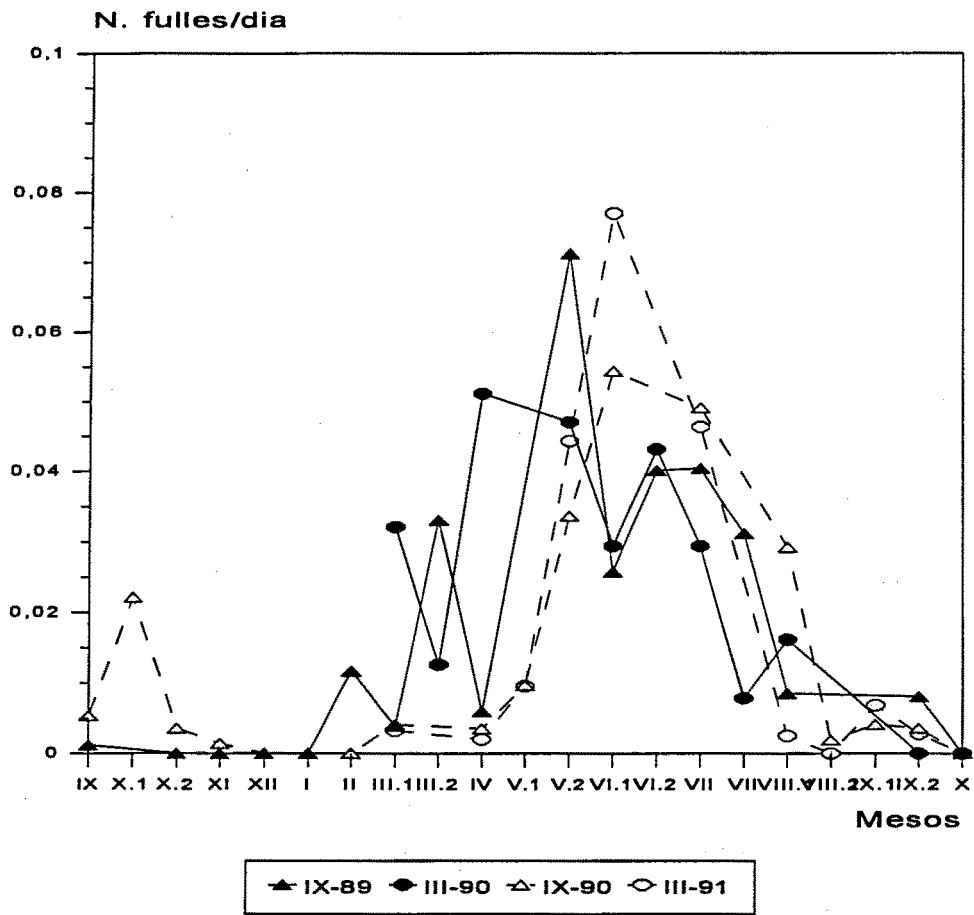


Figura 13.13 Evolució de la taxa mitjana de producció de fulles (número de fulles produït per dia) a les cohorts del setembre i de l'abril del 1989-90 i del 1990-91 de la tofa T100.

total de tiges de cada cohort. En general, les cohorts que han emergit més tard assoleixen un desenvolupament més baix. Al període 1989-90 s'observa com des de la primera cohort de tardor fins a la del maig hi ha un augment progressiu del percentatge de tiges que arriben a produir com a màxim 5 fulles. A la cohort de maig, més d'un 10 % de les tiges només van formar una fulla. Al període 1990-91 s'observa un comportament molt semblant.

El nombre màxim de fulles que forma una tija està directament relacionat amb la seva posterior floració. A la taula 13.7 s'indica la fertilitat de les tiges en relació amb el número de fulles que tenen, independentment de la cohort a la qual pertanyen. S'observa que les tiges florides tenen com a mínim 5 fulles; a partir d'aquest valor, el percentatge de fertilitat augmenta exponencialment, de manera que tres quartes parts de les tiges amb 7 fulles presenten floració.

N. fulles	0-4	5	6	7
% t. fèrtils	0	12.8	30	75

Taula 13.7 Percentatge de tiges fèrtils segons el número total de fulles produïdes per tija. Els càlculs s'han fet a partir de totes les tiges en les que s'ha realitzat el seguiment durant els dos anys.

Per tant, la distribució de freqüències de floració entre les diferents cohorts reflecteix, en bona part, l'estadi de desenvolupament que han assolit els seus integrants. A la figura 13.15 es comparen aquests valors entre cohorts equivalents del 1989-90 i 1990-1991. La fertilitat màxima és de l'ordre del 40 %, que correspon a la cohort de l'octubre. A tots dos anys les cohorts més fèrtils van ser les de tardor, amb força diferència respecte a les de primavera. La comparació entre cohorts del mateix mes pels dos períodes considerats demostra poques diferències entre ells, excepte al mes de març.

Hem calculat per a cada cohort la seva taxa reproductora bàsica (Begon 1986), és a dir, el nombre de llavors produït per cada tija original al final de la cohort (nombre total de llavors produït dividit pel nombre inicial de tiges). A la taula 13.8 es recull aquest valor per a totes les cohorts. Al 1989-90 les dues cohorts amb un valor reproductiu més alt són les dues de tardor. L'any següent, la cohort que produeix un nombre de llavors més gran és la del setembre. Excepte pel mes d'abril, les cohorts del 1989-90 tenen una taxa reproductora més alta que les del 1990-91. Si considerem tota la tofa en conjunt, el valor del primer any és gairebé el doble que el del segon.

Per a la caracterització morfològica de les successives cohorts s'ha mesurat l'alçada de les tiges, la longitud de totes les fulles i la biomassa vegetativa total. Durant el primer any d'aquest estudi es mesurà l'alçada de les tiges en cada mostreig, per tal d'avaluar el seu creixement. Però la dinàmica d'importació i exportació de materials pels processos erosius en els badlands, fan que les

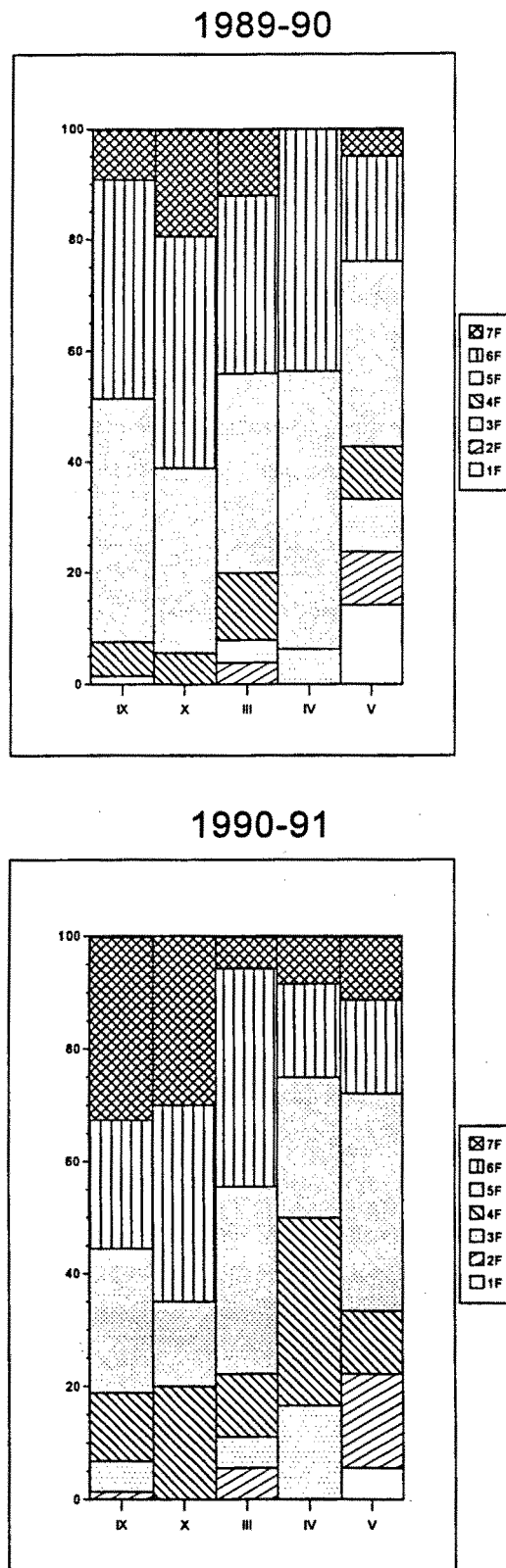


Figura 13.14 Percentatge de tiges per cohort de la tofa T100, que en el moment de la seva senescència han arribat a produir un determinat número de fulles, pels períodes 1989-90 i 1990-91.

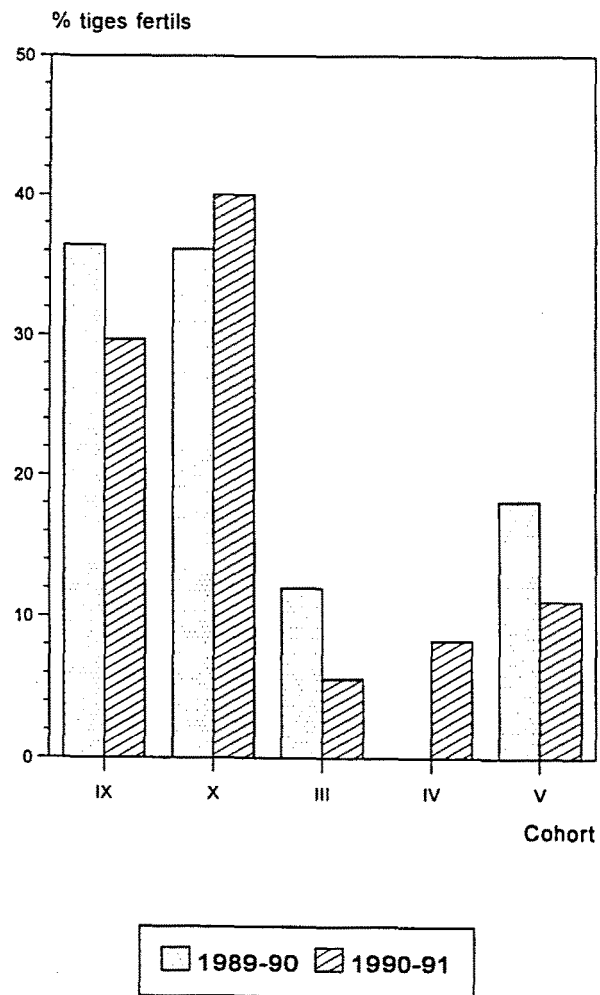


Figura 13.15 Percentatge de tiges fèrtils respecte al número inicial de tiges de cada cohort de la tofa T100, pels períodes 1989-90 i 1990-91.

mesures de l'alçada no representin la veritable elongació de les tiges. És per això que de les dades recollides en tot el període només s'ha considerat un sol valor, el de la màxima alçada assolida per cada planta.

	IX	X	III	IV	V	Total
1989-90	21.1	22.1	7.2	0	5.1	15.1
1990-91	11.8	3.0	1.4	4.9	1.9	8.5

Taula 13.8 Taxa reproductora bàsica (nombre mitjà de llavors calculat respecte al nombre inicial de tiges) per cada cohort i cada període considerat.

En el període següent, 1990-91, es va deixar de mesurar l'alçada de les plantes, atès els problemes que això presentava, i es va estimar aquest paràmetre a partir de la longitud de la quarta fulla. Per a calcular la regressió s'han utilitzat les dades de les mesures de la mateixa tofa l'any anterior. L'alçada de la planta té una bona correlació amb la longitud de totes les fulles, però s'ha seleccionat la número 4 perquè és de les que té un coeficient de correlació més alt i perquè la majoria de plantes arriben a formar aquest nombre de fulles. La recta que relaciona una i altra variable amb una r^2 de 0.70 ($p < 0.001$) és la següent:

$$y = 2.0 x - 12.2$$

on y representa l'alçada i x la longitud de la quarta fulla.

A partir d'aquesta recta s'ha estimat l'alçada de les plantes del període 1990-91. A la taula 13.9 es recullen els valors mitjans per a cada cohort, amb indicació de les diferències significatives segons l'anàlisi de la varianza, i a la figura 13.16 s'han representat aquests valors.

Cohort	IX	X	III	IV	V
1989-90	31.7 4.1a	32.6 4.4a	20.2 4.0b	18.8 1.2b	21.7 3.2b
1990-91	25.2 0.9b	24.8 2.3ab	27.2 2.2ab	20.9 2.0b	23.0 1.8b

Taula 13.9 Alçada mitjana (\pm ES) en cm de totes les cohorts entre 1989 i 1991.

Al període 1989-90 els valors més alts, entre 30 i 40 cm d'alçada, corresponen a les 2 cohorts de tardor. A les de primavera l'alçada és relativament més petita, amb valors mitjans de l'ordre de 20 cm. Les diferències entre cohorts d'estacions diferents són estadísticament significatives.

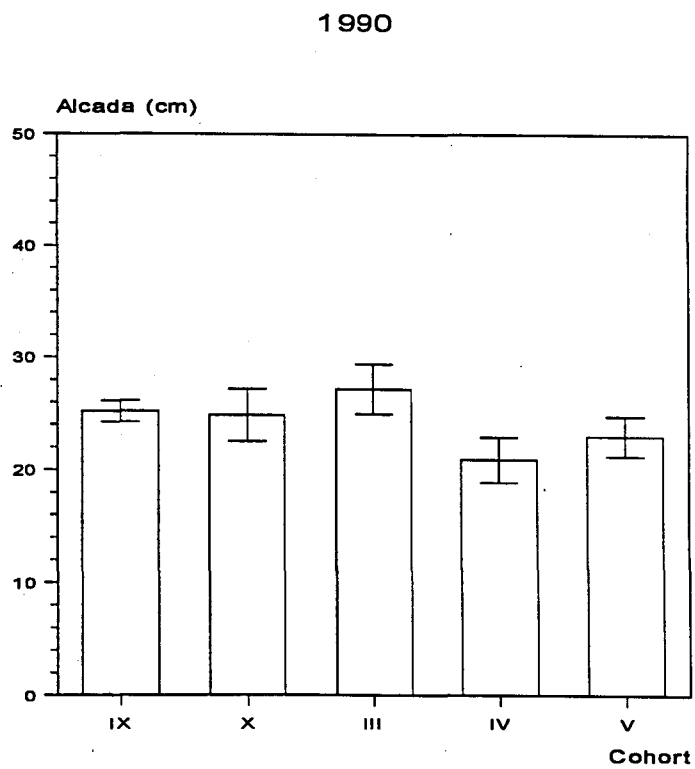
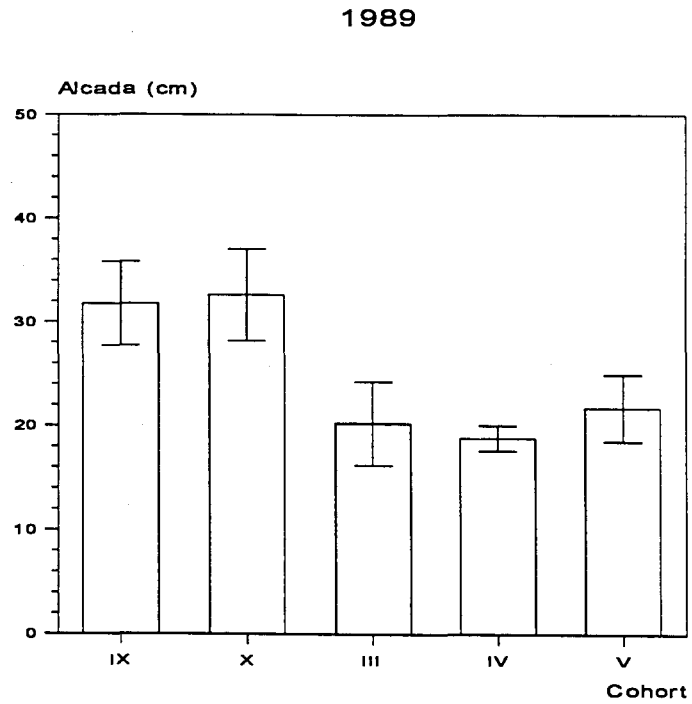


Figura 13.16 Alçada mitjana (\pm ES) de les tiges de les diferents cohorts de la tofa T100, pel període 1989-90 i 1990-91.

En el període 1990-91 la cohort amb una alçada mitjana més alta és la del març. Les de tardor tenen alçades lleugerament més baixes, i les tardanes de primavera són les més petites. No hi ha cap diferència significativa entre cohorts.

Les cohorts de tardor del primer any són significativament més altes que les de qualsevol mes del període 1990-91, excepte la de l'octubre i la del març.

Una altra variable que ens serveix per a comparar el port de les tiges és la longitud de les seves fulles. A la figura 13.17 es recullen, per a cada cohort, els valors mitjans de la longitud de cadascuna de les fulles pels dos períodes d'estudi. Cal tenir present que no totes les tiges tenen el mateix nombre de fulles i que, per tant, les mitjanes no s'han pogut calcular sobre el mateix nombre de mostres. A les cohorts de primavera no s'ha representat la longitud mitjana de la setena fulla perquè el nombre de plantes que en tenien era com a màxim 3.

A totes les tiges, independentment de la cohort i de l'any, la mida de les fulles segueix el mateix patró. La primera fulla que es forma és sempre la més petita (5.2 ± 1.6 cm), després augmenta progressivament la longitud segons l'ordre d'aparició fins a la tercera o la quarta (18.3 ± 2.6 o 18.8 ± 2.2 respectivament) i a partir d'aquestes les longituds comencen a ser decreixents fins a la fulla 7 (10.4 ± 0.7).

La comparació de les fulles del mateix ordre entre les cohorts del 1989-90 dona diferències significatives entre les 4 primeres fulles; les fulles de la 5 a la 7 són relativament més grans a la tardor que a la primavera, però no significativament. Pel que fa a les 4 primeres fulles, en general les dues últimes cohorts que apareixen, la de l'abril i la del maig, les tenen més petites que la resta. La cohort que té les fulles més grans és la de l'octubre; les diferències són significatives per a les 4 fulles amb les cohorts de primavera, excepte per a la segona fulla de la cohort del març, que no és prou diferent. Entre les cohorts d'una mateixa estació, primavera o tardor, no hi ha diferències significatives excepte per les dues primeres fulles entre la cohort del març respecte a les cohorts més tardanes de la primavera.

Al període 1990-91 la mida de les fulles només és significativament diferent a la cohort del maig respecte a totes les altres, i únicament pel que fa a la longitud de les dues primeres fulles.

Un paràmetre que integra alhora l'alçada de la tija i la mida i el nombre de fulles és la biomassa. A partir del mostreig extensiu de tiges de diferents tofes s'ha trobat una bona correlació entre la biomassa vegetativa d'una tija i la longitud de la quarta fulla, segons la recta:

$$\text{Ln}(\text{BV}) = 1.61 \text{ Ln}(\text{F4}) - 5.91 \quad (r^2 = 0.77; p < 0.001)$$

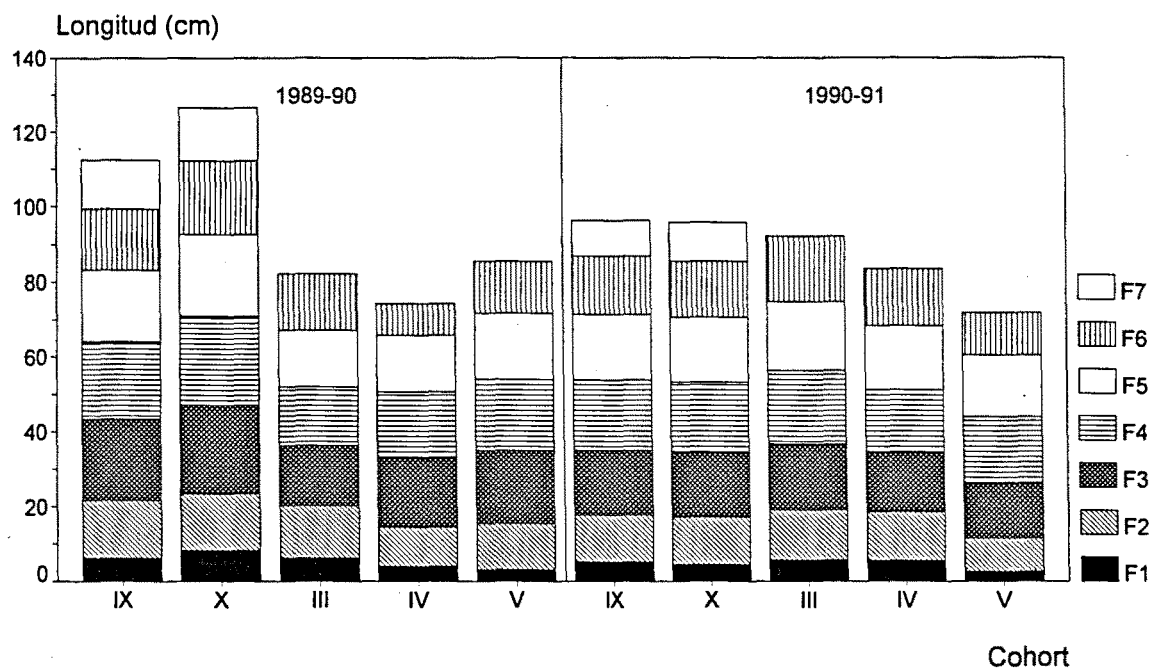


Figura 13.17 Longitud mitjana de cada fulla per cada cohort de la tofa T100 pels dos períodes d'estudi.

S'ha estimat la biomassa vegetativa de cadascuna de les tiges en que es realitzava el seguiment de les cohorts segons aquesta recta i s'ha calculat el valor mitjà de la biomassa vegetativa per a cada cohort. Les dades es recullen a la figura 13.18.

En el període 1989-90, la biomassa per tija de la cohort del setembre és significativament més gran que la del març; la corresponent al mes d'octubre és significativament més gran que la de qualsevol de les tres cohorts de primavera.

El 1990-91 la biomassa vegetativa de les tiges de tardor és relativament més baixa que la de les de l'any anterior; entre les tiges de les diferents cohorts dins d'aquest període no hi ha diferències significatives.

13.4 DISCUSSIÓ I CONCLUSIONS

El creixement de les tofes es produeix pel reclutament de noves tiges en 2 èpoques de l'any: a la primavera i a la tardor. Anualment hi ha una renovació de tota la població. El volum més gran de natalitat es dona quan les tiges adultes pràcticament han completat el seu cicle, just abans de la senescència a la tardor, o quan ja són completament seques, a la primavera.

La producció de tiges està relacionada amb les precipitacions, en primer lloc perquè els períodes de producció coincideixen amb els màxims pluviomètrics, i en segon lloc perquè el volum de reclutaments varia directament en relació a aquest paràmetre. La mateixa dinàmica anual de producció s'ha constatat en altres gramínies perennes (Garnier & Roy, 1988), i en diverses espècies adaptades al clima mediterrani, com per exemple *Rubia peregrina* (Navas & Garnier, 1990), però en aquestes espècies coincideix amb l'època de màxim creixement de la planta i en *A. calamagrostis* aquests màxims estan espaiats en el temps.

El creixement de les tofes més petites presenta certes peculiaritats: pràcticament no hi ha producció ni ca al final de la tardor ni al principi de la primavera. Creiem que aquesta limitació podria estar relacionada amb el fet que les tofes més petites estan més directament afectades per les condicions climàtiques, ja que pràcticament encara no han creat el microclima autoprotector que genera una tofa amb el seu creixement (acumulació de biomassa seca, barrera en front al processos erosius, ...). L'efecte autoprotector de les plantes que creixen en tofa ha estat descrit en climes extremadament freds (Callaghan, 1988), però pensem que també es deu donar als badlands en estudi en relació amb els processos erosius.

La mortalitat de les tiges es produeix bàsicament entre el setembre i el novembre. Cal puntualitzar, però, que les tiges que es moren durant aquest període corresponen a les que han estat actives durant bona part de l'any, mentre que de les recentment formades, les nascudes el setembre i

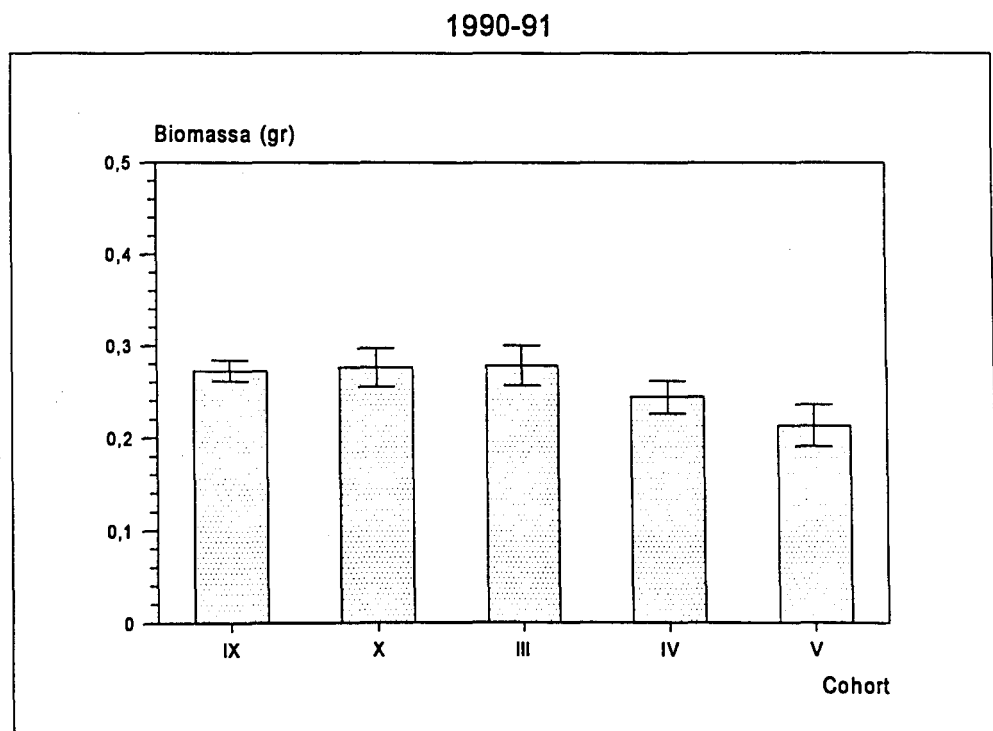
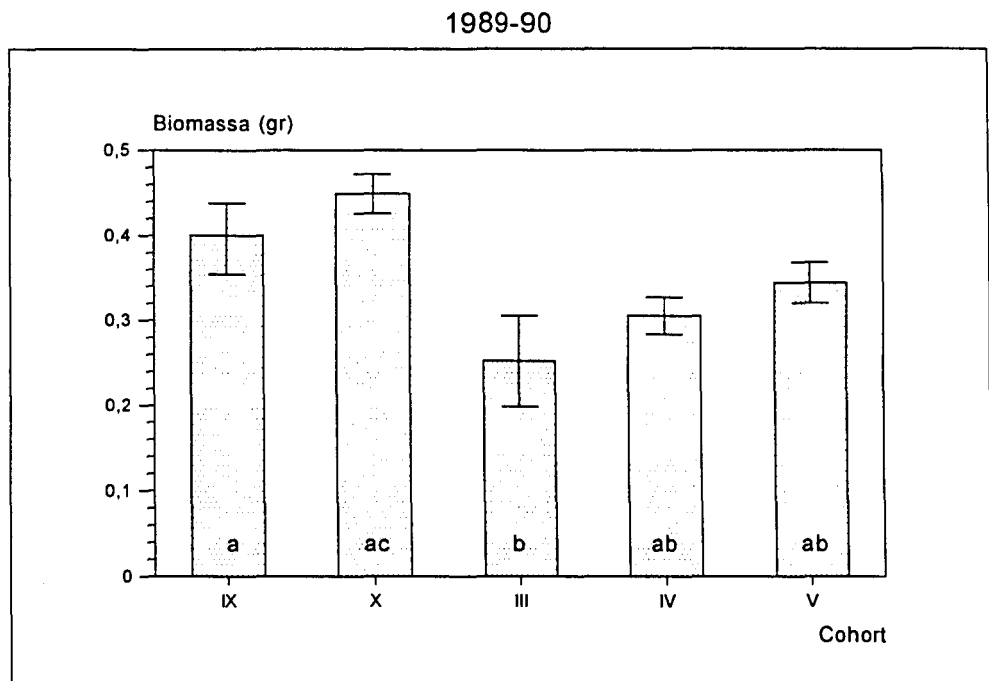


Figura 13.18 Biomassa vegetativa mitjana d'una tija per cadascuna de les cohorts de la tofa T100, pels períodes 1989-90 i 1990-91. Al gràfic superior, s'indica amb la mateixa lletra els valors que no són significativament diferents. Al gràfic inferior les diferències no són significatives.

l'octubre del mateix any, pràcticament no en mor cap. La mortalitat de les tiges en *Achnatherum* és clarament un procés de senescència, previst en el propi desenvolupament de la planta; es produeix invariablement a principis d'hivern, independentment d'altres factors externs. Creiem important remarcar que, tot i que la combinació de natalitats i mortalitats és similar a la detectada en altres herbàcies perennes (Newel et al., 1981; Noble et al., 1979), no es tracta d'una regulació de la densitat de la població com en aquests casos s'interpreta. En aquest sentit, el comportament d'*Achnatherum* corroboraria el punt de vista de Cook (1985), segons el qual, la dinàmica de neixements i morts de les tiges que formen una planta modular, representa senzillament el seu desenvolupament. La interacció entre el programa de creixement de la planta, amb determinat nombre de meristems potencialment actius, i la variabilitat ambiental determinen el resultat final.

L'evolució del nombre de tiges per tofa segueix un ritme estacional. Malgrat l'elevada producció i mortalitat de tiges, la població neta augmenta molt lentament. La taxa d'increment anual el primer any és només lleugerament superior a 1 a totes les tofes. La variabilitat d'aquest valor en funció de la mida de les tofes és molt baixa, només una dècima inferior a les 2 tofes més grans respecte a les altres. Aquest resultat ens ha sorprès, ja que esperavem que les tofes més petites presentessin taxes d'increment més altes que la resta, tal com s'ha descrit en altres espècies amb formes de creixement similar (Vorontzova & Zaugolnova, 1985; Kurchenko, 1985).

S'ha constatat una variabilitat interanual en les taxes de creixement. El segon any té un valor més baix i variable segons les tofes. Ara bé, si el segon any haguéssim calculat la taxa d'increment entre els respectius mesos de març, en comptes de fer-ho al juliol, aquesta hauria resultat més alta. Això ens indica que hi ha una regulació de la població en funció de les condicions climàtiques, les quals, tal com hem vist abans, afecten directament la producció de noves tiges.

La regulació de la població neta total (més correctament de la metapoblació), es produeix a través del control dels neixements, no de les mortalitats. L'efecte d'unes condicions climàtiques menys favorables, en el nostre cas menys pluviositat, ha comportat una disminució en la producció de tiges noves, no la mortalitat de les ja existents. Aquest mateix patró també s'ha observat en altres gramínies de pastures mesòfiles (Bullock et al., 1994). Aquest tipus de regulació de les poblacions a través dels reclutaments s'ha associat amb el tipus de creixement en falange (Schmid & Harper, 1985; de Kroon & Knops, 1990), com un mecanisme per a evitar sobrepassar la capacitat de càrrega de l'ambient. El creixement en falange és típic de plantes molt competitives, però també s'ha associat amb plantes d'hàbitats molt pobres en recursos (de Kroon & Schieving, 1990), com una estratègia conservadora, segons la qual s'inverteix fonamentalment en rels i tiges a costa de disminuir l'investiment en la colonització ràpida de l'espai.

La formació de tiges fèrtils no es dona fins que les tofes tenen una certa mida; després aparentment la fertilitat no manté una relació directa amb aquesta variable. El nombre de tiges florides d'una

tofa pot variar per causes intrínseques (estructura d'edats de les tiges, vegeu més endavant), o bé per factors externs. Al capítol 9, vam veure com la fertilitat de les tofes depenia en part de les condicions ambientals, inclús a una escala espacial relativament petita. Pitelka et al. (1985), també observa diferències en el percentatge de floració entre "patches" (conjunt de tiges que queden agrupades) d'una mateixa població de *Clintonia borealis*, independentment de la seva mida. Curiosament troba una bona correlació entre la fertilitat i la resistència mitjana del sòl. La fertilitat de les tofes varia entre els dos períodes d'estudi, amb una mitjana lleugerament inferior el segon any. Això ens indica un efecte de les condicions climàtiques sobre la producció d'espigues de les tofes.

El nombre total de llavors que pot arribar a produir una tofa és relativament alt, entre 500 i 16000 llavors com a valors extrems. Si tenim en compte que una població sol estar formada per un cert nombre de tofes, la quantitat total de llavors produïdes en un badland pot arribar a ser molt gran. No s'han quantificat totes les pèrdues que es poden produir des que es formen les llavors fins que s'estableixen els nous individus, però sabem que en el pas de llavor a plàntula se'n perden com a mínim un 90 % (capítol 12), i que la supervivència de les plàntules és de l'ordre del 60 % (capítol 10). Només en aquests dos passos es redueix el nombre d'individus al 6 % respecte a l'inicial. És a dir, per cada 100 llavors produïdes es poden arribar a establir 6 nous individus.

En el marc de la teoria de les estratègies de Grime (1979), les plantes d'hàbitats amb un fort estrés ambiental solen invertir més en conservació que en reproducció, mentre que les sotmeses a pertorbacions dediquen més esforç a la reproducció sexual. Els ambients en que es donen una alta pertorbació i un fort estrés, segons aquest autor, són inviables per a la colonització vegetal. els badlands entrarien dins d'aquesta categoria: per una banda un marcat estrés, hídric en bona part de l'any (Regüés, 1992) i també nutricional; per altra banda, els processos erosius de transport de materials al llarg dels vessants, amb taxes d'erosió de l'ordre d'1 cm per any, impliquen una forta pertorbació física. L'estratègia d'*Achnatherum calamagrostis* integra atributs dels dos tipus d'estratègies: com a planta tolerant a l'estrés forma estructures perennes (rizomes) de creixement lent; per a garantir la persistència de les poblacions en un ambient pertorbat produeix una elevada quantitat de llavors.

L'edat estimada de les tofes prospectades a partir de la taxa de creixement varia entre 11 anys per una tofa de 20 cm de diàmetre a 26 anys per una tofa d'1.5 m. Aquests valors corresponen a la taxa de creixement anual més alta de les observades, per tant, en realitat les tofes deuen ser més velles. En plantes que també formen tofes, com per exemple *Deschampsia flexuosa* (Gatsuk et al., 1980) s'ha estimat que les plantes més grans, d'1 m de diàmetre, poden tenir entre 25 i 50 anys. Vorontzova & Zaugolnova (1985), analitza la duració de les diferents fases ontogèniques de plantes de les estepes. Observa que aquests valors varien sota diferents condicions ambientals, i que generalment són més alts sota condicions desfavorables.

Pel que fa a les cohorts, les respectives corbes de supervivència, independentment de la tofa, del moment d'emergència i de l'any, són sempre del mateix tipus, amb una elevada mortalitat concentrada al tram final de la corba. Pràcticament totes les tiges que emergeixen arriben fins al final del període actiu, al novembre. Se sol associar aquest tipus de corba amb les situacions en les quals hi ha un efecte protector inicial per part dels progenitors (Briske & Butler, 1989; Bazzaz & Harper, 1977; Lovett Doust, 1981b). Aquest efecte es dona en *Achnatherum* a dos nivells. En primer lloc els brots nous es formen a la base de les tiges de l'any. No coneixem fins a quin punt hi ha un flux de nutrients entre les tiges velles i les noves, però el fet que les tiges formades intravaginalment no desenvolupin cap tipus de rels fa pensar que hi és. En segon lloc, a l'assecar-se les tiges velles, la seva biomassa aèria queda sobre la mateixa tofa, i al descomposar-se contribuirà a la nutrició de les generacions següents. Si es compara les anàlisis de les mostres de sòls d'una zona nua de badlands, amb les preses en una tofa d'*Achnatherum* (capítol 3), es constata una proporció més gran de matèria orgànica, la qual bàsicament ha de provenir dels aportes de la pròpia planta. Aquesta reutilització dels nutrients per generacions posteriors, que s'ha anomenat "canibalisme", la va descriure Chapin et al. (1979) a les tofes d'*Eriophorum vaginatum* a la tundra d'Alaska. Callaghan (1988) reconeix també aquesta estratègia en espècies que formen tofes a la tundra, com una adaptació a ambients de baixa fertilitat.

L'estructura en edats de les tiges que conformen una tofa pot repercutir en la seva dinàmica sempre i quan amb l'edat de les tiges canviï el seu comportament des d'un punt de vista demogràfic. Els 2 processos demogràfics que poden variar amb l'edat i repercutir en la dinàmica de la població són la mortalitat i la fecunditat. Pel que fa a la mortalitat, el moment d'emergència de les tiges no és un factor determinant ja que, tal com ja s'ha dit anteriorment, aquesta mortalitat es dona invariablement a la tardor. Respecte a la fertilitat de les diferents cohorts, és variable segons la tofa que considerem, i per tant no només depèn del moment d'emergència de les tiges. En primer lloc, a les tofes més petites no hi ha producció de flors. Per altra banda, si comparem la fertilitat de les mateixes cohorts (per tant, tiges de la mateixa edat), però en les diferents tofes, s'observa que, de les que floreixen, a les tofes més petites les cohorts més fèrtils són les de tardor; la fertilitat de les cohorts de primavera incrementa a les tofes més grans. Això podria ser degut a l'efecte microclimàtic que crea la pròpia planta (vegeu capítol 9), de manera que a les tofes més grans, el creixement de les tiges és més independent de les condicions climàtiques generals, i en canvi influeixen més altres factors ambientals a més petita escala (densitat local, posició dins de la tofa, etc.).

Amb els factors analitzats fins aquí, no es detecta una relació unívoca entre l'edat de les tiges i cap dels paràmetres demogràfics; caldria comprovar, però, que no afecta tampoc a la multiplicació vegetativa.

El fet que el comportament de les tiges d'una cohort depengui de la tofa de la qual formen part,

indica que cada tofa és una unitat funcional. El microclima intern que es crea a les tofes a mesura que augmenta la seva mida, origina una variabilitat interna. El destí de cadascuna de les tiges no depèn únicament de les seves pròpies característiques, sinó del balanç global a nivell de tota la tofa.

La major part del cicle fenològic d'*A. calamagrostis* s'acompleix a l'estiu. A la tardor hi ha un cert creixement de les tiges recentment emergides, però no és fins a la primavera quan s'activa definitivament tota la planta. La màxima formació de fulles es dona entre el maig i el juny. La floració es produïx en ple estiu, i la dispersió dels fruits s'allarga fins a finals de la tardor. El model fenològic d'*A. calamagrostis* coincideix amb el de moltes altres herbàcies de climes temperats, en els quals l'hivern és realment l'única estació desfavorable de l'any. Encara que a l'estiu les pluges són menys abundants que a la primavera o a la tardor, són suficients per a que hi pugui haver creixement actiu.

El caràcter més peculiar respecte a altres gramínies és la renovació anual de tota la biomassa aèria, però sense que quedi la planta totalment nua, ja que abans apareix una nova generació. Aquesta forma de creixement no és gaire comú. També la presenten, per exemple *Phragmites australis* (Haslam, 1972), *Solidago altissima* (Cain, 1990), etc., espècies de característiques molt diverses i que no permeten interpretar fàcilment el seu significat ecològic.

La morfologia i funcionalisme de les tiges d'una tofa presenta una certa variabilitat, per una banda entre les cohorts d'un mateix any, i per l'altra, interanual. En el període 1989-90, les cohorts de tardor són més altes, formen més fulles i tenen més biomassa que les de la primavera. La longitud de les 4 primeres fulles és també més gran, però no la de la resta. Al període següent, 1990-91, les divergències entre cohorts no són gaire acusades.

La plasticitat morfològica de les plantes s'ha posat de manifest en moltes espècies, desde plantes anuals (Lee & Hamrick, 1983; Barret & Wilson, 1980), fins a plantes perennes diverses (Lotz & Olf, 1988; Olesen & Sand-Jensen, 1994, etc.). Aquesta diferenciació pot ser atribuïda a varies causes: genètiques, diferenciació amb l'edat, heterogeneïtat en la distribució dels recursos, competència, etc. En els organismes clonals, quan es pot reconèixer la integritat d'un clon, les causes genètiques es poden descartar. Si suposem que a *A. calamagrostis* cada tofa és genèticament uniforme, podem analitzar el comportament de les tiges respecte als altres factors.

La plasticitat morfològica que es va manifestar el primer any ens podria fer pensar que és una qüestió de l'edat. Les tiges que primer neixen tenen un període de creixement més extens que les darreres, i per tant són més vigoroses. Aquest mateix efecte l'hauriem observat si es tractés de competència pels recursos, ja que les primeres de sortir tindrien avantatge sobre les més tardanes i haurien pogut inhibir el seu creixement. La competència entre parts d'un mateix clon ha estat molt poc estudiada i s'han obtingut resultats diversos (Marshall, 1990). L'existència d'interferència intra-

clonal s'oposa a l'existència d'integració fisiològica entre els components d'un clon. Si hi ha interconnexions entre els ramets hi pot haver un suport maternal de les tiges joves durant la fase d'establiment, i s'augmenta el poder competitiu en front a altres espècies (Hartnett & Bazzaz, 1985). A més, es regula la densitat per no excedir la capacitat de càrrega de l'ambient (Hutchings, 1979), sense que hi hagi pèrdua d'eficiència en la producció.

El fet que el segon any la plasticitat morfològica entre tiges no fos tan palesa, afegeix un altre factor a tenir en compte, la variabilitat interanual. Una extensió més gran de la fase de creixement de la planta no assegura forçosament que aquesta acabi sent més grossa, sinó que això depèn de les condicions climàtiques que es donin durant aquest període. L'avantatge que podrien tenir les tiges de tardor es perd si les condicions climàtiques no són les adequades. Encara que el segon any la tardor va ser relativament més favorable, un hivern més llarg i més fred va retardar el creixement de les tiges, de manera que van desenvolupar-se pràcticament alhora amb les de primavera. Així, finalment les cohorts de tardor van assolir menys vigorositat que les de la mateixa estació però de l'any anterior, i similar a les de la primavera del seu període.

La capacitat de floració d'una tija està directament relacionada amb el seu estadi de desenvolupament, de manera que només es reproduïxen les tiges que tenen com a mínim 5 fulles, i les que més floreïxen són les que més en tenen. En moltes altres plantes s'ha observat també aquesta correlació (Watson, 1990). Segons aquest autor, no és només la mida *per se* la que determina quan una planta floreïxi, sinó més aviat l'acumulació d'una certa quantitat crítica de recursos o quan s'ateny un determinat estat fisiològic. Aquestes consideracions introdueixen l'efecte dels factors ambientals sobre la capacitat de reproducció sexual (Ashmun & Pitelka, 1984).

**14 UN MODEL MATRICIAL DEL CICLE BIOLÒGIC
D'*ACHNATHERUM CALAMAGROSTIS***

14.1 INTRODUCCIÓ

Des de la seva primera formulació per Lewis (1942) i Leslie (1945, 1948), els models de projecció matricial han estat àmpliament aplicats a la biologia de poblacions. En la seva forma original el model es va plantejar per a poblacions estructurades en classes d'edat. Posteriorment, l'aplicació d'aquest tipus de model s'ha generalitzat a les poblacions caracteritzades per estadis de desenvolupament, classes de mida (Werner & Caswell, 1977), combinacions de classes d'edat i de mida (Law, 1983), o estructurades en qualsevol altra variable que sigui rellevant en el seu comportament demogràfic. La diferència entre matrius de poblacions per mides i per edats, és que en aquestes últimes cada classe només pot sobreviure i passar a la classe següent o morir (cada columna de la matriu només té un valor diferent de 0). Quan es consideren classes de mida, en canvi, una planta pot sobreviure i créixer fins a qualsevol de les classes següents (no hi ha una relació lineal consecutiva entre classes), pot sobreviure i quedar-se en la mateixa classe o, fins i tot, retrocedir a classes inferiors (cada columna de la matriu pot tenir més d'un valor positiu).

Els models de matrius de projecció són d'una gran utilitat, més que pel seu valor predictiu, perquè són una bona eina d'anàlisi de la dinàmica de les poblacions, ja que integren tota la informació sobre la seva demografia per extreure'n les tendències de creixement en el temps. A més, permeten la valoració de la contribució dels diferents estadis del cicle biològic en el creixement de la població, i de l'efecte sobre l'evolució futura de la població de qualsevol pertorbació que modifiqui algun dels paràmetres demogràfics.

L'estructura demogràfica d'una població pot variar en el temps (Mack & Pike, 1983; Moloney, 1988; Jónsdóttir, 1993) i en l'espai (Sarukhan & Harper, 1973; Huenneke & Marks, 1987; van Groenendael & Slim, 1988). Malauradament, aquesta doble variabilitat no sempre es té en compte a l'analitzar el comportament demogràfic de les poblacions, tot i que pot ser un factor clau en la comprensió del funcionament d'una determinada espècie.

Al llarg del nostre estudi sobre *Achnatherum calamagrostis*, s'ha posat de manifest un comportament diferencial de l'espècie en relació amb certes variacions ambientals, tant físiques (en l'espai) com climàtiques (en el temps). En primer lloc hem vist com la natura del substrat (argiles vermelles o regolit morat), afecta directament el reclutament de nous individus a partir de llavors (capítol 12). Per altra banda, les condicions climàtiques dels dos anys en que es va realitzar l'estudi, clarament diferents pel que fa a la pluviositat, s'han vist reflectides en el comportament de l'espècie pel que fa als processos demogràfics: multiplicació vegetativa, fecunditat, etc.

En el present capítol s'utilitza un model de projecció matricial, lineal i determinístic, per a l'anàlisi conjunt dels resultats obtinguts fins ara sobre els diferents processos demogràfics del cicle biològic d'*A. calamagrostis*. Es pretén la valoració del creixement potencial de l'espècie sota determinades

condicions ambientals, i la delimitació dels processos demogràfics que hi són més determinants. S'estudia l'efecte del tipus de substrat i de les diferències climàtiques interanuals sobre l'evolució de les poblacions.

El plantejament inicial del model s'ha realitzat seguint l'anàlisi clàssic sobre poblacions estructurades segons una combinació de classes d'edat i de mida. En un segon plantejament proposem un nou enfoc: introduïm la possibilitat de colonització de l'espai per multiplicació vegetativa. Aquest tipus de formulació és novedós en el camp dels models matricials i obre una via d'exploració que pot ser de gran utilitat en el marc de la restauració, ja que entra en consideració el concepte de recobriment vegetal.

14.2 METODOLOGIA

14.2.1 Plantejament del model

L'equació que defineix el model matricial és la següent:

$$\mathbf{n}(t+1) = \mathbf{A}\mathbf{n}(t) \quad (1)$$

on el vector $\mathbf{n}(t)$ conté les abundàncies de cadascuna de les categories i la matriu de projecció de la població \mathbf{A} determina la dinàmica de la població.

La solució de l'equació (1) ve donada per l'expressió següent:

$$\mathbf{n}(t) = \mathbf{A}^t \mathbf{n}(0) \quad (2)$$

on $\mathbf{n}(0)$ és el vector d'abundàncies d'una població inicial arbitrària.

L'equació (2) es pot escriure en funció dels valors propis de la matriu \mathbf{A} (λ_i) i dels seus vectors propis per la dreta (\mathbf{W}_i) i per l'esquerra (\mathbf{V}_i):

$$\mathbf{n}(t) = \sum c_i \lambda_i^t \mathbf{W}_i \quad i = (1, \dots, n) \quad (3)$$

on $c_i = \mathbf{V}_i^t \mathbf{n}(0)$

Pel Teorema de Perron-Frobenius, si \mathbf{A} és positiva (o no negativa) i primitiva (quan el màxim comú divisor del nombre de passos de cada nòdul fins a ell mateix és 1), existeix un valor propi, λ_1 , real, positiu, més gran que qualsevol altre, que és el que determina l'evolució de la població quan t és gran i decau l'efecte transient de tots els altres valors propis.

En aquest cas, doncs, podem escriure:

$$n(t) \rightarrow c_i \lambda_1^t W_i \quad (4)$$

L'evolució del nombre d'individus d'una població, a llarg termini, si es compleixen les premisses establertes, queda definida per la taxa de creixement, λ_1 .

La relació entre λ_1 i la taxa intrínscica de creixement (r , de l'equació de Lotka) és:

$$r = \ln \lambda_1$$

L'autovector per la dreta (W_1), representa la distribució en classes de la població estable a la que es tendeix amb el temps. És a dir, la distribució dels individus en les diferents categories quan la població assoleix l'equilibri. Si qualsevol pertorbació altera aquesta estructura, la població oscila fins que la torna a recuperar.

L'autovector per l'esquerra (V_1) representa el valor reproductiu de cada classe. És la contribució de cada classe al creixement futur de la població. De fet integra la quantitat de reproducció en el futur, amb la probabilitat de sobreviure fins a poder-la realitzar i el temps necessari per a que apareguin els descendents.

Per a avaluar la contribució dels diferents estadis o classes en l'evolució futura de la població, es pot realitzar una anàlisi de la sensibilitat de la taxa de creixement de la població (λ_1), als canvis dels elements de la matriu A (a_{ij}):

$$\begin{aligned} s_{ij} &= \delta \lambda_1 / \delta a_{ij} = \\ &= V_i W_j / \langle W, V \rangle \end{aligned} \quad (5)$$

on $\langle W, V \rangle$, representa el producte escalar dels dos vectors.

El problema que sorgeix al comparar la sensibilitat de λ_1 als canvis dels elements de la matriu, és que les probabilitats de transició entre classes i les fecunditats es mesuren amb diferents escales, i això afecta els resultats.

Per a solventar aquest problema Caswell (1984) proposa l'anàlisi de l'elasticitat, com una mesura proporcional de la sensibilitat:

$$e_{ij} = \frac{a_{ij} \delta \lambda_1}{\lambda_1 \delta a_{ij}} \quad \sum e_{ij} = 1$$

L'elasticitat e_{ij} indica la contribució proporcional d' a_{ij} a la taxa de creixement de la població (λ_1).

Hem analitzat l'elasticitat de la taxa de creixement λ_1 respecte a les probabilitats d'estatisme (mantenir-se a la mateixa classe), de progressió (passar cap a alguna classe superior) de retrogressió (passar a una classe inferior) i respecte a les fecunditats.

14.2.2 Estimació dels paràmetres de la matriu

El primer pas del cicle biològic d'*Achnatherum calamagrostis* és l'establiment de les plàntules a partir de llavors. Si aquestes sobreviuen fins a l'any següent, esdevenen tiges juvenils. A partir del moment en que una d'aquestes tiges inicia la multiplicació vegetativa es considera una tija adulta. El creixement d'una població d'*A. calamagrostis* pot tenir lloc per dos processos: l'establiment de nous individus a partir de llavors i la multiplicació vegetativa de les tiges adultes. Aquest últim no significa un augment dels individus genètics, és només un creixement modular.

A l'hora de plantejar un model matricial és fonamental l'elecció d'una variable adequada que reflecteixi el comportament de la població. Les fases ontogèniques que s'han observat en el cicle biològic d'*A. calamagrostis* difícilment ens poden servir per a definir una estructura de les poblacions, ja que el període de temps invertit en completar tot un cicle és molt llarg. Per altra banda, la successió de les primeres fases (llavors, plàntules, tiges juvenils) és relativament més ràpida que la resta del cicle biològic.

En els individus adults, l'increment anual mitjà del número de tiges d'una tofa és d' 1.1 ± 0.18 . Si bé el número de tiges total per tofa incrementa molt lentament, l'anàlisi de la dinàmica interna de les tofes a partir del nombre de tiges per unitat de mostreig (quadrat de 10 cm de costat) ha detectat una dinàmica intra-tofa força activa, amb zones de creixement i zones de depleció (vegeu capítol 13).

Les tiges adultes d'*A. calamagrostis* es renoven anualment, de manera que la producció de rizomes té una doble funció, de reemplaçament de les tiges d'un any per l'altre i de multiplicació vegetativa. Basant-nos en les característiques dels rizomes, amb entrenusos molt curts, podem suposar que el nombre de tiges presents un any en un quadrat de mostreig depèn del nombre de tiges que hi havia l'any anterior, i de la quantitat de tiges que aquestes hagin format vegetativament.

Per al plantejament del model hem considerat com a variable d'estat el número de tiges per unitat d'espai, prenent com a base el quadrat de mostreig. El primer pas del cicle biològic de l'espècie consistiria en l'ocupació d'una unitat d'espai per una plàntula, després aquesta podria morir o sobreviure i esdevenir una tija juvenil i, a partir de l'inici de la multiplicació vegetativa, incrementaria progressivament el nombre de tiges adultes per quadrat.

14.2.2.1 Poblacions amb multiplicació vegetativa i reproducció sexual

La primera de les situacions que hem analitzat és la d'una població en la qual els individus s'instauren a partir de llavors, passen per la fase de tija juvenil i després proliferen per multiplicació vegetativa. Així, hem estructurat el cicle biològic d'*A. calamagrostis* en les següents categories o classes:

1. Plàntula
2. Tija juvenil
3. Una tija adulta
4. 2-3 tiges adultes
5. 4-6 tiges adultes
6. 7-9 tiges adultes
7. 10-12 tiges adultes
8. 13 tiges adultes o més.

La categoria 3, un sol individu adult, l'hem establert *a priori*, perquè és el primer pas en la incorporació de les tiges juvenils a les fases adultes. La resta de classes s'ha delimitat tenint en compte el nombre de tiges que pot produir una canya adulta en un any (generalment d'1 a 3), i ajustant els intervals per a què el nombre de quadrats de cada classe sigui relativament equilibrat. Voldríem remarcar que el nombre d'estadis que es defineixen no afecta a la dinàmica del model.

El pas d'una classe qualsevol entre la 3 i la 7 cap a una classe de rang superior significa que s'ha produït creixement per multiplicació vegetativa (progressió). Si una classe es manté en el mateix estadi d'un any per l'altre (estatismo), vol dir que cada tija ha sigut reemplaçada per una nova tija, però no hi ha hagut multiplicació. Quan una classe retrocedeix cap a classes de rang inferior (retrogressió), vol dir que s'han format menys tiges que les que hi havia durant l'any. Quan s'arriba a la classe 8 només es possible mantenir-se en aquesta classe o retrocedir.

A la figura 14.1 s'ha representat gràficament el cicle biològic d'*Achnatherum calamagrostis*, estructurat en base a les categories especificades abans. Per a l'elaboració d'aquest grafs, en primer lloc cal definir l'interval de projecció, és a dir, la unitat de temps que s'analitza. En el nostre cas hem considerat intervals d'1 any. En segon lloc hem establert un nòdul per cada categoria o estadi considerat. Hem unit amb un arc un nòdul i amb un nòdul j quan es possible passar de l'estadi i a l'estadi j en l'interval de temps considerat (per desenvolupament o per reproducció). Cada nòdul pot estar relacionat amb un o més nòduls diferents i també amb ell mateix.

A partir del graf del cicle de vida hem construït les respectives matrius de transició, els elements de les quals, designats per a_{ij} , són les probabilitats de pas des del nòdul j al nòdul i . A la taula 14.1

s'especifiquen els codis de cada matriu i les condicions que representa cadascuna d'elles. Quan una matriu s'ha calculat a partir de la mitjana dels dos períodes d'estudi s'indica amb una M; la lletra F correspon a un any favorable (1989-90) i NF correspon a condicions desfavorables (1990-91). Per a indicar el tipus de substrat s'han utilitzat les lletres R (substrat argilós vermell) i G (substrat argilós morat). Quan s'exclou la possibilitat d'establiment de nous individus per llavors s'especifica amb una A.

El càlcul de la probabilitat de formació de nous individus a partir de llavors s'ha basat en la fecunditat de les tiges adultes (capítol 13) i en les experiències de sembres realitzades al camp (capítol 12). Com que no disposem de dades sobre la dispersió en l'espai de les llavors d'*A. calamagrostis*, basant-nos en treballs sobre espècies amb llavors de característiques similars (Ernst, 1992), assumim que les granes produïdes pels individus adults d'una població es queden a la mateixa zona. Això probablement significa una sobrevaloració de la pluja de llavors, però en part es podria veure compensada pel fet que tampoc tenim en compte l'arribada de llavors des de fonts més llunyanes.

Les plàntules que han sobreviscut tot un any, per definició, es consideren tiges juvenils (capítol 9). La probabilitat de pas d'una plàntula a tija juvenil i d'aquesta a una tija adulta s'ha calculat a partir de les dades obtingudes del seguiment d'individus en aquestes fases al camp.

El càlcul de les probabilitats de pas entre les categories de la 3 a la 8 s'ha basat en els resultats de l'estudi del creixement modular de les tofes (capítol 13). S'han considerat els 335 quadrats de mostreig del cicle 1989-90 i els 364 quadrats del 1990-91, independentment de la tofa de la qual formen part. Tots els quadrats amb un número de tiges comprès en l'interval que defineix una classe es consideren rèpliques, a partir de les quals es calculen les freqüències de pas d'una classe cap a una altra, és a dir, les probabilitats de transició. Els càlculs s'han basat en els censos del mes de juliol dels dos cicles analitzats.

La fecunditat, la primera fila de la matriu, sumaritza els passos següents:

- número mitjà d'individus florits per quadrat de cada classe
- número mitjà de flors que produeix un individu
- número mitjà de llavors que germinen al camp. Aquest valor depèn del tipus de substrat que es consideri.

En la primera experiència de sembres al camp (capítol 12), es va constatar un efecte del tipus de substrat en l'èxit d'establiment de les plàntules a partir de llavors. Sobre el substrat argilós morat, les irregularitats microtopogràfiques faciliten la retenció de les llavors i la conseqüent germinació *in situ*, fins al punt que l'establiment és de l'ordre de gairebé quatre vegades més gran que

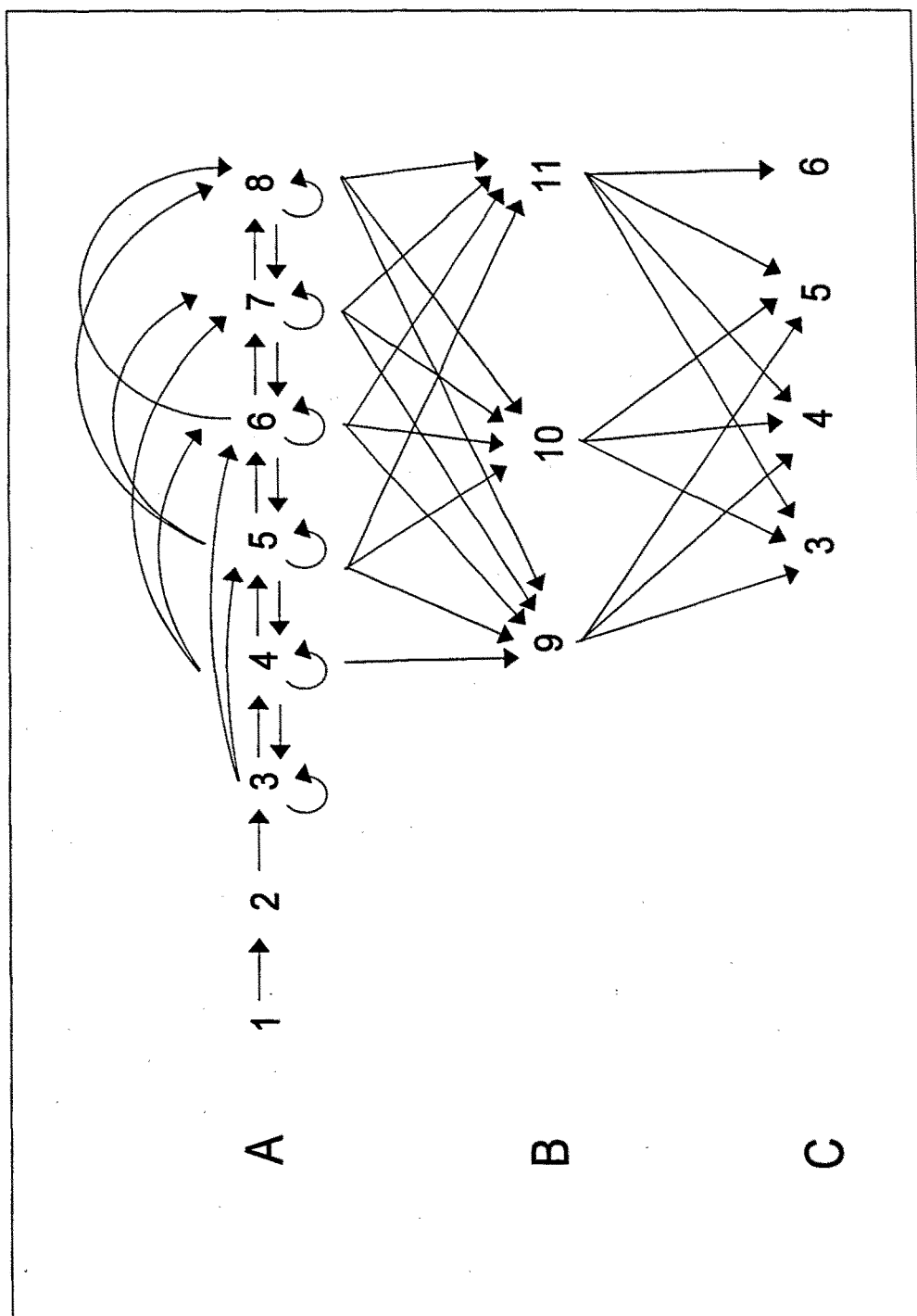


Figura 14.1 Graf del cicle de vida d'*Achnatherum calamagrostis* estructurat en una combinació de classes d'edat (1 i 2) i de mida (de la 3 a la 11). Els nòduls representen estadis i els arcs indiquen les transicions possibles entre estadis. A la part superior es representa una població amb reproducció sexual i multiplicació vegetativa (A); les classes del centre corresponen a les de l'espai colonitzat de nou (B). Els arcs que uneixen nòduls de la mateixa fila corresponen a la població establerta en un determinat espai; els arcs que uneixen la fila A amb la B representen la nova colonització d'espai nu; els arcs que uneixen la fila B amb la C representen la incorporació de les tiges que ocupaven el noi espai a la població establerta (vegeu text).

Matriu	Condicions
RM	Subs. vermell. Cat.: 1-8. Mitjana 2 cicles
GM	Subs. morat. Cat.: 1-8. Mitjana 2 cicles
SRM	Subs. vermell. Cat.: 1-11. Mitjana 2 cicles
SRMA	Subs. vermell. Cat.: 3-11. Mitjana 2 cicles
SRAF	Subs. vermell. Cat.: 3-11. Cicle 1989-90
SRANF	Subs. vermell. Cat.: 3-11. Cicle 1990-91

Taula 14.1 Condicions que representa cadascuna de les matrius considerades.

l'observat sobre substrat argilós vermell. És per això que hem construït una matriu per al substrat vermell (RM, taula 14.2) i una per al morat (GM, taula 14.3), a fi de valorar les conseqüències d'una millora en les condicions d'establiment en l'evolució posterior de la població.

14.2.2.2 Poblacions amb possibilitat de nova colonització per multiplicació vegetativa

Fins aquí, però, només hem considerat dues vies de creixement de la població: per germinació de les granes o per proliferació de les tiges d'un quadrat. Cal tenir en compte, però, que es pot produir també la colonització de nou espai per via vegetativa. Una tija adulta pot anar-se multiplicant vegetativament, de manera que progresivament passarà a categories de mida superior. Ara bé, hi ha una limitació real del nombre de tiges que hi pot haver per unitat d'espai, de manera que a partir d'un cert valor, és molt probable que les noves tiges que es formin passin a ocupar una unitat d'espai contigua. Aquest procés és podria donar en qualsevol quadrat localitzat al perímetre extern d'una tofa, i és el que explicaria el seu creixement en sentit radial (figura 14.2). Per tal d'incorporar aquesta possibilitat de colonització de nou espai vegetativament, hem definit tres noves categories respecte a les 8 que havíem considerat fins ara, i que es refereixen exclusivament a espai colonitzat de nou:

9. 1 tija adulta
10. 2-3 tiges adultes
11. 4-6 tiges adultes.

No s'ha observat en cap cas que un quadrat nou contingui més de 6 tiges. Aquestes 3 noves categories són equivalents a les 3, 4 i 5 respectivament, però, pel fet de tractar-se de quadrats colonitzats de nou, el seu comportament no és el mateix. Una tija en un espai colonitzat de nou està més exposada a les inclemències ambientals que no pas una de l'interior d'una tofa. Si un quadrat

0.00	0.00	0.72	0.80	1.97	2.93	4.13	7.14
0.64	0.80	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
0.00	0.12	0.27	0.14	0.07	0.00	0.00	0.00
0.00	0.00	0.30	0.33	0.20	0.07	0.03	0.00
0.00	0.00	0.07	0.33	0.40	0.15	0.12	0.07
0.00	0.00	0.03	0.06	0.24	0.43	0.25	0.07
0.00	0.00	0.00	0.01	0.04	0.23	0.33	0.10
0.00	0.00	0.00	0.00	0.03	0.13	0.29	0.77

Taula 14.2 Matriu de projecció RM.

0.00	0.00	2.70	3.01	7.37	11.00	15.47	26.79
0.64	0.80	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
0.00	0.12	0.27	0.14	0.07	0.00	0.00	0.00
0.00	0.00	0.30	0.33	0.20	0.07	0.03	0.00
0.00	0.00	0.07	0.33	0.40	0.15	0.12	0.07
0.00	0.00	0.03	0.06	0.24	0.43	0.25	0.07
0.00	0.00	0.00	0.01	0.04	0.23	0.33	0.10
0.00	0.00	0.00	0.00	0.03	0.13	0.29	0.77

Taula 14.3 Matriu de projecció GM.

0.00	0.00	0.72	0.80	1.97	2.93	4.13	7.14	0.55	1.22	4.62
0.64	0.80	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
0.00	0.12	0.27	0.14	0.07	0.00	0.00	0.00	0.33	0.25	0.29
0.00	0.00	0.30	0.33	0.20	0.07	0.03	0.00	0.27	0.25	0.14
0.00	0.00	0.07	0.33	0.40	0.15	0.12	0.07	0.07	0.25	0.43
0.00	0.00	0.03	0.06	0.24	0.43	0.25	0.07	0.00	0.00	0.14
0.00	0.00	0.00	0.01	0.04	0.23	0.33	0.10	0.00	0.00	0.00
0.00	0.00	0.00	0.00	0.03	0.13	0.29	0.77	0.00	0.00	0.00
0.00	0.00	0.00	0.01	0.01	0.08	0.09	0.10	0.00	0.00	0.00
0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.04	0.06	0.10	0.00	0.00	0.00
0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.05	0.00	0.00	0.00

Taula 14.4 Matriu de projecció SRM.

0.27	0.14	0.07	0.00	0.00	0.00	0.33	0.25	0.29
0.30	0.33	0.20	0.07	0.03	0.00	0.27	0.25	0.14
0.07	0.33	0.40	0.15	0.12	0.07	0.07	0.25	0.43
0.03	0.06	0.24	0.43	0.25	0.07	0.00	0.00	0.14
0.00	0.01	0.04	0.23	0.33	0.10	0.00	0.00	0.00
0.00	0.00	0.03	0.13	0.29	0.77	0.00	0.00	0.00
0.00	0.01	0.01	0.08	0.09	0.10	0.00	0.00	0.00
0.00	0.00	0.00	0.04	0.06	0.10	0.00	0.00	0.00
0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.05	0.00	0.00	0.00

Taula 14.5 Matriu de projecció SRMA.

0.21	0.11	0.03	0.00	0.00	0.00	0.33	0.25	0.29
0.36	0.35	0.17	0.05	0.00	0.00	0.27	0.25	0.14
0.09	0.35	0.37	0.14	0.12	0.04	0.07	0.25	0.43
0.05	0.06	0.31	0.39	0.23	0.07	0.00	0.00	0.14
0.00	0.01	0.06	0.29	0.31	0.07	0.00	0.00	0.00
0.00	0.00	0.03	0.14	0.35	0.82	0.00	0.00	0.00
0.00	0.00	0.04	0.07	0.08	0.19	0.00	0.00	0.00
0.00	0.00	0.01	0.09	0.23	0.04	0.00	0.00	0.00
0.00	0.00	0.02	0.00	0.04	0.07	0.00	0.00	0.00

Taula 14.6 Matriu de projecció SRAF.

0.32	0.17	0.11	0.00	0.00	0.00	0.33	0.25	0.29
0.24	0.31	0.23	0.08	0.06	0.00	0.27	0.25	0.14
0.05	0.31	0.43	0.16	0.11	0.10	0.07	0.25	0.43
0.00	0.06	0.16	0.47	0.26	0.07	0.00	0.00	0.14
0.00	0.00	0.01	0.17	0.34	0.12	0.00	0.00	0.00
0.00	0.00	0.02	0.12	0.23	0.71	0.00	0.00	0.00
0.00	0.01	0.01	0.08	0.09	0.10	0.00	0.00	0.00
0.00	0.00	0.00	0.04	0.06	0.10	0.00	0.00	0.00
0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.05	0.00	0.00	0.00

Taula 14.7 Matriu de projecció SRANF.

colonitzat de nou un any, roman ocupat l'any següent, el seu comportament no té perquè ser diferent al de qualsevol altre quadrat amb el mateix nombre de tiges, i per tant, s'ha d'incorporar a una de les categories de la 3 a la 8, segons el número de tiges que contingui.

Així, anualment es pot produir la colonització d'espai nou, de manera que si les tiges aconseguixen mantenir-s'hi, l'any següent són incorporades a la població establerta. L'element de la matriu que relaciona qualsevol de les categories entre la 3 i la 8 amb les classes 9, 10 i 11, indica la probabilitat que una de les primeres classes produeixi tiges en un quadrat contigu. La probabilitat de que aquests quadrats colonitzats de nou s'estableixin i passin a formar part de la població s'indica en els elements de la matriu que relacionen les classes 9, 10 i 11 amb qualsevol de les compreses entre la 3 i la 8.

En base a aquesta nova aproximació, hem construït una matriu SRM (taula 14.4), en la qual s'inclouen 11 categories, les 8 primeres comunes a les de la matriu RM, i les 3 últimes, són les que incorporen la possibilitat de colonització de nou espai (figura 14.1).

Per al càlcul de les probabilitats de colonització d'unitats contigües s'ha assignat cada quadrat colonitzat de nou a un dels quadrats veïns. El criteri seguit ha estat el d'adjudicar-lo sempre al quadrat veí que tingüés el nombre de tiges més alt.

Molts dels treballs de dinàmica de poblacions d'espècies perennes se centren en l'anàlisi de la demografia de les tiges o ramets, i no consideren les fases d'establiment de nous individus a partir de llavors, recolzant-se en la baixa freqüència amb la que s'observa aquest fenomen en condicions naturals. Nosaltres hem volgut analitzar també les poblacions d'*Achnatherum calamagrostis* sense considerar aquesta primera fase, principalment per dos motius. En primer lloc, perquè realment hem constatat també que la presència de plàntules al camp és molt baixa i està molt localitzada (capítol 10). Per tant, és interessant analitzar l'efecte que podria tenir sobre l'evolució de la població la manca persistent d'establiment de nous individus. Per altra banda, perquè és una manera de valorar la importància de la reproducció sexual en front a la multiplicació vegetativa en la dinàmica de poblacions de l'espècie. Així, hem construït una nova matriu SRMA (taula 14.5), en la qual només es consideren les categories de la 3 a la 11.

En totes les matrius que hem construït fins ara, les probabilitats de transicions que impliquen multiplicació vegetativa s'han estimat a partir de les mitjanes dels resultats de dos cicles: 1989-90 i 1990-91. Finalment, però, voldriem analitzar l'efecte de les variacions climàtiques sobre l'evolució de les poblacions. Així, hem construït dues matrius més, una per al cicle 1989-90, (SRAF, taula 14.6), el qual es considera un any favorable, i una per al cicle 1990-91 (SRANF, taula 14.7)), que es pren com a un any no favorable, atesa la baixa precipitació que es va donar a finals de primavera i a l'estiu. La comparació entre els 2 anys s'ha fet només tenint en compte les categories de la 3

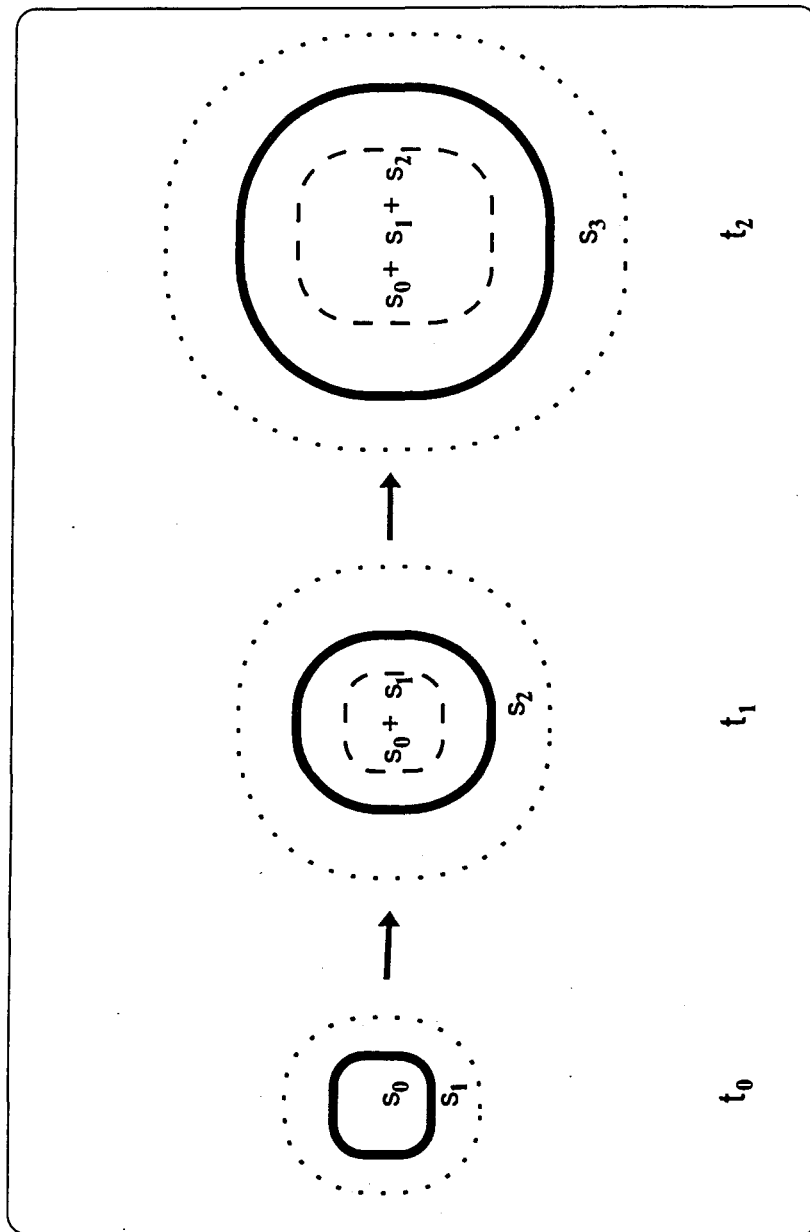


Figura 14.2 Colonització de l'espai per multiplicació vegetativa. En el moment t_0 la població ocupa un espai s_0 i colonitza de nou l'espai s_1 . Un any després les tiges d'aquest últim espai s'incorporen a la població establerta ($s_0 + s_1$) i es colonitza un nou espai s_2 . Cada any es repeteix el mateix procés.

a la 11, ja que no es tenen dades sobre les fases juvenils pel que fa a un dels dos anys.

Caswell (1989) proposa l'anàlisi de l'efecte d'un determinat factor ambiental sobre el creixement d'una població a través de la descomposició d'aquest efecte en les contribucions de les diferents probabilitats de transició sobre λ (LTRE, life table response experiments). En primer lloc es calcula la matriu mitjana per a tota la població, independentment del factor que s'analitza. En el nostre cas la matriu mitjana de les matrius SRAF (any favorable) i SRANF (any desfavorable) correspon a la matriu SRMA. Després es calcula per a les matrius corresponents a cada nivell del factor que s'analitza (en el nostre cas, per a la matriu de l'any favorable i per a la del desfavorable), la desviació respecte a la matriu mitjana. És a dir, calculem la diferència entre cada element a_{ij} de les matrius SRAF i SRAFN i el corresponent element a_{ij} de la matriu mitjana SRMA.

La segona part de l'anàlisi LTRE consisteix en ponderar aquestes diferències amb la sensibilitat de λ de la matriu mitjana per cadascun dels seus elements. Aquesta anàlisi es basa en l'expressió següent:

$$\Delta \lambda = \sum \Delta a_{ij} \delta \lambda / \delta a_{ij}$$

segons la qual l'increment del valor de λ , depèn dels canvis en les probabilitats de transició i de la sensibilitat de λ a aquests canvis, calculada a partir de la matriu mitjana.

El còmput de tots els paràmetres analitzats s'ha realitzat amb el programa MATLAB.

14.3 RESULTATS

En primer lloc analitzarem les matrius que es refereixen al primer plantejament, el de la part superior de la figura 14.1, el qual inclou la reproducció sexual i la multiplicació vegetativa, però no contempla la colonització de nou espai vegetativament.

A la figura 14.3 s'ha representat la proporció de quadrats en cadascuna de les categories respecte al nombre total de quadrats per al mes de juliol de 1989, 1990 i 1991 (no s'han inclòs en el gràfic les categories 1 i 2 perquè les dades no corresponen exactament a la mateixa població). Tots tres anys presenten el mateix tipus de distribució: la classe més abundant és la 5 (de 4 a 6 tiges adultes), seguida, amb poca diferència, de la 4 i la 6.

Les probabilitats de pas, en percentatges, entre les diferents categories es recullen gràficament a la figura 14.4. La probabilitat de que un quadrat quedi buit si l'any anterior estava ocupat, disminueix a mesura que augmenta el número de tiges que hi havia, i a partir de la classe 6 val 0. Les transicions entre les classes més extremes (de la 3 o la 4 a la 8, i viceversa), no s'ha donat en cap

cas. Per cada classe la probabilitat més alta és la de quedar-se en el mateix estat, o bé de créixer a la classe immediatament superior. Per a la classe 8 la probabilitat més alta és la de quedar-se a la mateixa classe, la qual cosa és lògica tenint en compte la seva definició (número de tiges més gran o igual que 13).

Si es compara el segon dels cicles considerats (1990-91) amb el primer (1989-90), es constata per a totes les classes un augment de la probabilitat de retrogressió (passar a una categoria inferior) o de mantenir-se en el mateix estadi.

S'ha calculat per a cada categoria el nombre mitjà de tiges fèrtils per quadrat, és a dir, el número total de tiges reproductores dividit pel nombre total de quadrats de la classe (figura 14.5). Es constata que aquest valor augmenta progressivament des de les classes més petites a les més grans. Pràcticament no hi ha diferències entre el primer i segon cicle estudiats pel que fa a aquest paràmetre, a excepció de la classe 8, que el segon any va manifestar una fecunditat més gran.

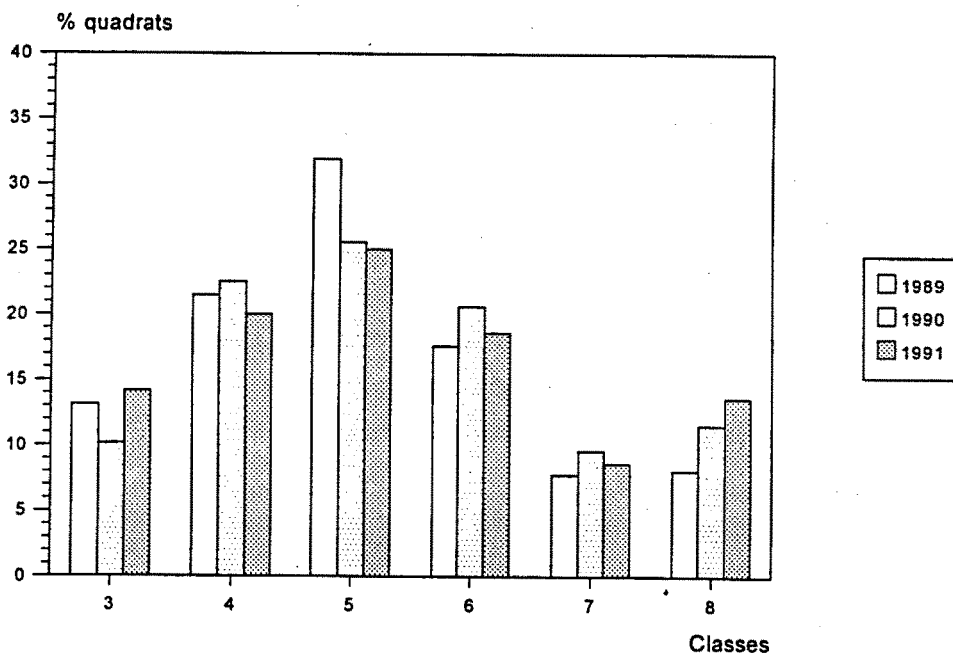


Figura 14.3 Distribució dels quadrats de mostreig en les classes de mida. Els percentatges corresponen al número de quadrats d'una determinada classe respecte al total de quadrats de l'any. Classe 3, 1 tija; 4, de 2 a 3 tiges; 5, de 4 a 6 tiges; 6, de 7 a 9 tiges; 7, de 10 a 12 tiges; 8, més de 12 tiges.

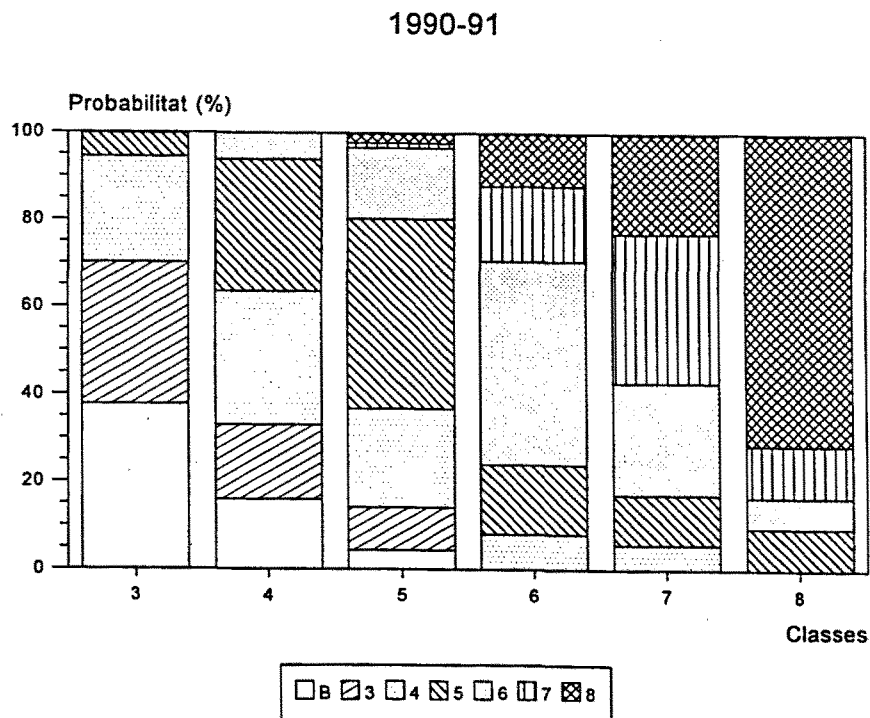
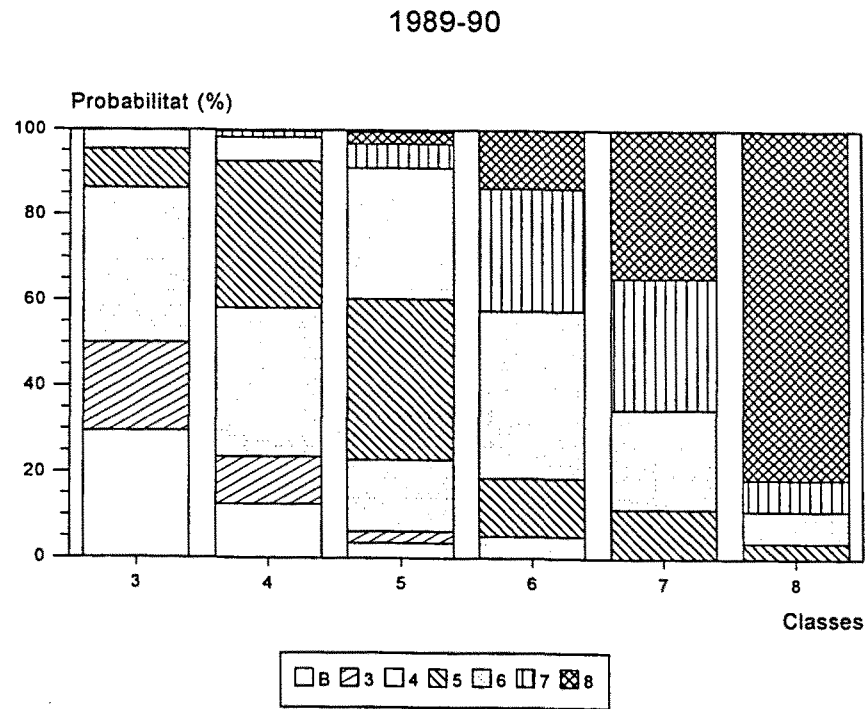


Figura 14.4 Probabilitats de transició (en 100 %) entre les diferents classes de mida pel cicle 1989-90 (gràfic superior) i pel cicle 1990-91 (gràfic inferior). Classe 3, 1 tija; 4, de 2 a 3 tiges; 5, de 4 a 6 tiges; 6, de 7 a 9 tiges; 7, de 10 a 12 tiges; 8, més de 12 tiges. La lletra B representa els quadrats que queden buits.

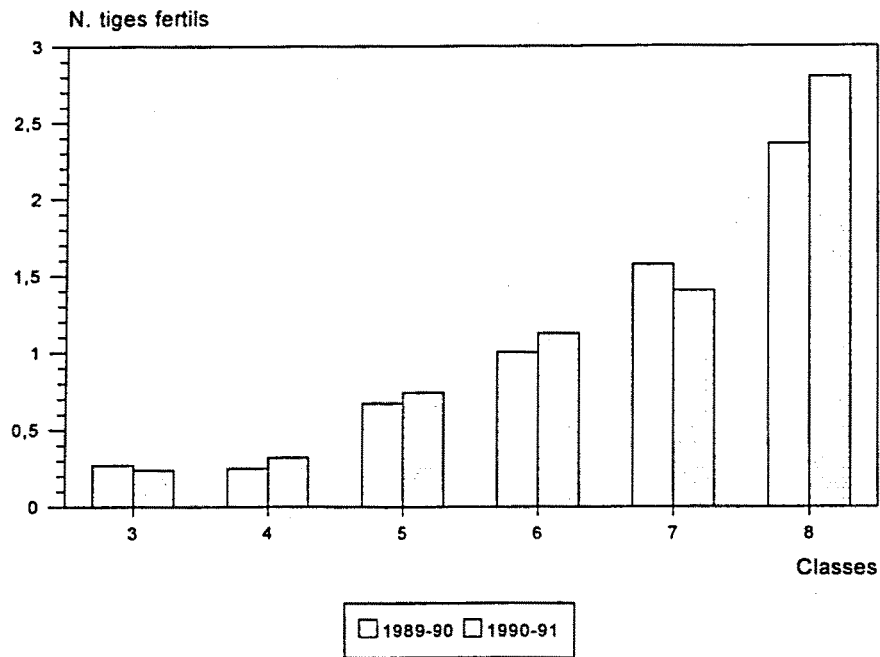


Figura 14.5 Nombre mitja de tiges fèrtils per cada classe de mida (quocient entre el nombre total de tiges fèrtils i el nombre de quadrats de cada classe). Classe 3, 1 tija; 4, de 2 a 3 tiges; 5, de 4 a 6 tiges; 6, de 7 a 9 tiges; 7, de 10 a 12 tiges; 8, més de 12 tiges.

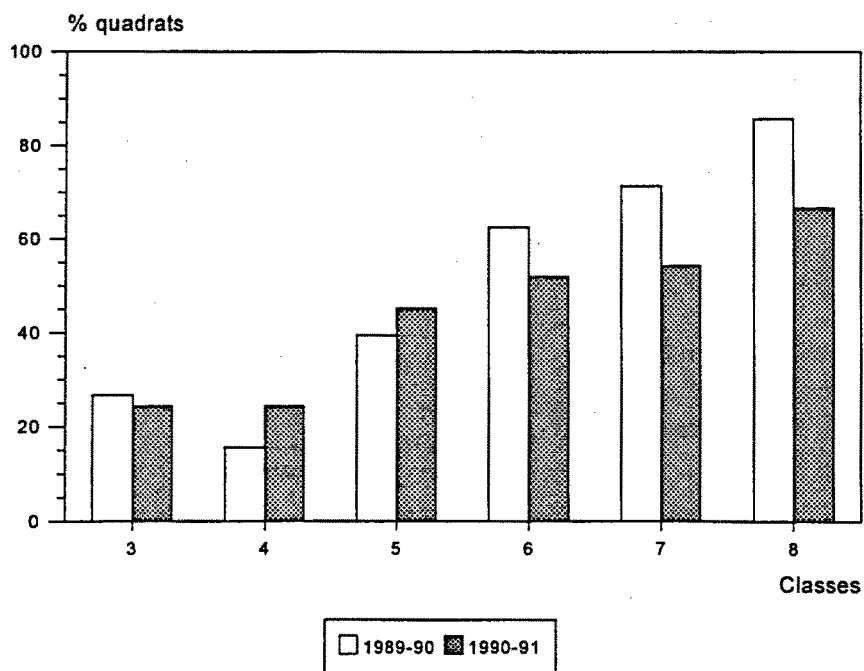


Figura 14.6 Percentatge de quadrats de cada classe que han presentat com a mínim una tija reproductora el període 1989-90 i el 1990-91. Classe 3, 1 tija; 4, de 2 a 3 tiges; 5, de 4 a 6 tiges; 6, de 7 a 9 tiges; 7, de 10 a 12 tiges; 8, més de 12 tiges.

Si s'analitza el percentatge de quadrats de cada classe en els quals alguna de les tiges va arribar a florir (figura 14.6), s'observa la mateixa distribució: les categories més altes són les que més freqüentment presenten algun individu florit.

Respecte al segon tipus de plantejament, el que considera la possibilitat de colonització de nou espai vegetativament (vegeu part inferior de la figura 14.2), voldriem remarcar que la distribució de la població entre les classes de la 1 a la 8 és similar a la mateixa que la que acabem d'analitzar. La diferència respecte al primer plantejament és l'aparició de 3 noves categories, les quals, en conjunt, representen un percentatge baix del total de quadrats (10.1 % el 1989-90 i 9.6 % el 1990-91). Les 3 classes contribueixen a la fecunditat total de la població, amb valors també variables en relació amb el nombre de tiges en cada cas (vegeu taula 14.5).

14.3.1 Poblacions amb multiplicació vegetativa i reproducció sexual

La taxa de creixement d'una població estructurada en les categories de la 1 a la 8, sobre substrat argilós vermell (matriu RM), és 1.1606 (taula 14.8). Aquest valor indica que la població creix exponencialment, però bastant lentament. L'estructura estable d'aquesta població (taula 14.9) està clarament dominada pels individus juvenils (52.0 %), i per les plàntules (29.3 %). La resta de classes estan representades segons valors decreixents des de la classe 3 a la 8. Pel que fa al valor reproductiu (taula 14.10), es constata un augment progressiu des de les classes més petites a les més grans. Pel que fa a l'elasticitat, (taula 14.11) el pas que més contribueix a la taxa de creixement de la població és la supervivència de les tiges juvenils (19.0 %). Són també importants, encara que amb valors bastant més baixos, el creixement de les classes 1 i 2, i la supervivència de la classe 8. Les fecunditats contribueixen molt poc a la taxa de creixement (entre un 0.8 i un 2.6 %).

14.3.2 Efecte del tipus de substrat

A l'analitzar una població estructurada en les mateixes 8 categories, però sobre substrat argilós morat (matriu GM), la taxa de creixement que s'obté és de 1.3329 (taula 14.8). La estructura estable de classes (taula 14.9) estaria dominada per les fases inicials del cicle biològic, similarmet al que s'ha observat a la matriu RM, però en aquest cas la relació entre plàntules i tiges juvenils està més equilibrada (40.6 i 48.9 respectivament). La resta de classes juntes només representen el 12 %. El valor reproductiu (taula 14.10), un cop més, augmenta des de la primera a l'última classe.

A la figura 14.7 es compara l'elasticitat de λ als canvis de les probabilitats d'estatisme (mantenir-se en la mateixa classe), progressió (passar a una classe superior) i de la fecunditat, per a les matrius GM i RM. La diferència entre ambdues matrius resideix només en la primera fila, és a dir, en la fecunditat de les classes. A l'igual que passava per la matriu RM, en aquest cas la supervivència de la segona classe és l'element que més influeix sobre la taxa de creixement de la població

(l'elasticitat és del 18.8 %). El creixement de les classes 1 i 2 és també important, més que no pas en la matriu RM. Les fecunditats són també poc rellevants, però amb elasticitat més alta sobre el substrat morat que sobre el vermell.

L'evolució que seguirien les poblacions d'*A. calamagrostis* segons el tipus de substrat s'ha representat a la figura 14.8. El nombre de tiges total de la població s'ha estimat a partir del nombre de quadrats de cada classe (valor resultant de la projecció de la matriu per un període de 30 anys) multiplicat pel nombre mitjà de tiges per classe (mitjana entre els dos extrems de l'interval). S'observa que, partint d'unes mateixes condicions inicials, només en un període de 30 anys, la diferència entre l'efectiu de tiges final sobre substrat morat és de l'ordre de 100 vegades més gran que sobre les argiles vermelloses.

14.3.3 Poblacions amb possibilitat de nova colonització per multiplicació vegetativa

La taxa de creixement estimada a partir de la matriu SRM, amb les mateixes 8 classes considerades fins ara, però afegint-n'hi 3 més (de la 9 a la 11), que representen la possibilitat de colonització de nou espai per multiplicació vegetativa, és 1.1738 (taula 14.8). La població, per tant, també creix exponencialment, segons una taxa només lleugerament superior que la que no contempla aquesta possibilitat (matriu RM).

A la figura 14.9 s'han representat els resultats de la projecció d'una població inicial arbitrària considerant la possibilitat de nova colonització de l'espai respecte els resultats que s'obtenen si no es té en compte aquesta via d'expansió. S'observa que la possibilitat de colonització de nou espai implica un creixement lleugerament superior que quan no es considera aquesta opció, però la diferència és realment petita.

L'estructura de la població en equilibri que resulta de la matriu SRM és pràcticament la mateixa que l'obtinguda per la matriu RM (taula 14.9). La contribució de les 3 últimes categories, les que ocupen un nou espai, és realment molt baixa. Pel que fa al valor reproductiu (taula 14.10), s'observa també un augment des de la classe 1 a la 8, però el rang d'amplitud d'aquesta variació és més petit que per la població RM. Les classes 9, 10 i 11 tenen un valor reproductiu pràcticament igual al de les categories equivalents pel que fa al nombre de tiges de la població ja establerta (classes 3, 4 i 5).

Pel que fa a l'elasticitat de λ a les probabilitats de trànsit entre les diferents classes (taula 14.13), la supervivència de les tiges juvenils continua sent el pas més determinant. La colonització de nou espai vegetativament i el conseqüent establiment, pràcticament no tenen cap efecte sobre la taxa de creixement de la població.

Matriu	(λ_1)
RM	1.1606
GM	1.3329
SRM	1.1738
SRMA	1.0132
SRAF	1.0723
SRANF	0.9721

Taula 14.8 Taxa de creixement o valor propi dominant (λ_1) de cadascuna de les matrius considerades.

W	RM	GM	SRM	SRMA	SRAF	SRANF
1	29.29	40.60	29.65	-	-	-
2	52.00	48.76	50.77	-	-	-
3	7.78	5.84	7.75	8.16	6.86	12.08
4	3.71	2.07	3.79	13.88	13.02	17.89
5	2.97	1.35	3.11	19.72	17.17	23.04
6	1.95	0.75	1.97	16.80	15.66	15.89
7	0.85	0.26	0.85	9.79	9.70	7.62
8	1.45	0.36	1.42	22.23	24.19	15.72
9	-	-	0.38	4.72	6.67	4.05
10	-	-	0.23	3.44	4.46	2.74
11	-	-	0.08	1.26	2.26	0.97

Taula 14.9 Estructura estable de les poblacions (W_1) en base a les diferents categories considerades en cada cas.

V	RM	GM	SRM	SRMA	SRAF	SRANF
1	1.00	1.00	1.00	-	-	-
2	2.08	1.82	1.84	-	-	-
3	9.23	5.46	5.72	1.00	1.00	1.00
4	14.93	8.98	9.56	1.67	1.47	2.11
5	24.75	13.80	14.9	2.34	2.15	2.94
6	38.02	20.34	22.93	3.34	2.79	5.02
7	45.81	23.47	26.89	3.69	3.17	5.44
8	62.49	29.76	35.09	4.28	3.24	6.48
9	-	-	5.16	0.93	0.82	1.13
10	-	-	7.47	1.24	1.08	1.55
11	-	-	14.69	1.97	1.69	2.62

Taula 14.10 Valor reproductiu (V_1) de les diferents categories considerades en cada matriu de projecció.

RM	E	P	R	F
1	-	8.55	-	-
2	18.97	8.55	-	-
3	2.82	8.14	-	1.40
4	2.76	5.49	0.71	0.80
5	4.12	4.72	1.62	1.47
6	4.28	4.53	1.30	1.44
7	1.62	1.84	1.46	0.88
8	8.29	-	1.68	2.60

Taula 14.11 Elasticitat de λ als processos d'estatitisme (E), progressió (P), retrogressió (R) i a la fecunditat (F) de la matriu RM.

GM	E	P	R	F
1	-	12.52	-	-
2	18.79	12.52	-	-
3	3.31	9.7	-	3.65
4	2.37	5.13	0.60	1.44
5	3.10	3.79	1.14	2.31
6	2.85	3.24	0.82	1.91
7	0.91	1.11	0.77	0.90
8	4.05	-	0.75	2.27

Taula 14.12 Elasticitat de λ als processos d'estatitisme (E), progressió (P), retrogressió (R) i a la fecunditat (F) de la matriu GM.

SRM	E	P	R	F	C
1	-	-	-	-	-
2	17.06	7.97	-	-	-
3	2.69	7.97	-	1.26	-
4	2.74	7.96	0.69	0.69	0.04
5	4.24	5.58	1.64	1.39	0.04
6	4.46	5.12	1.14	1.33	0.39
7	1.69	4.85	1.48	0.8	0.18
8	8.70	1.97	1.69	2.32	0.65
9	-	-	-	0.05	-
10	-	-	-	0.06	-
11	-	-	-	0.08	-

Taula 14.13 Elasticitat de λ als processos d'estatitisme (E), progressió (P), retrogressió (R), colonització (C) i a la fecunditat (F) de la matriu SRM.

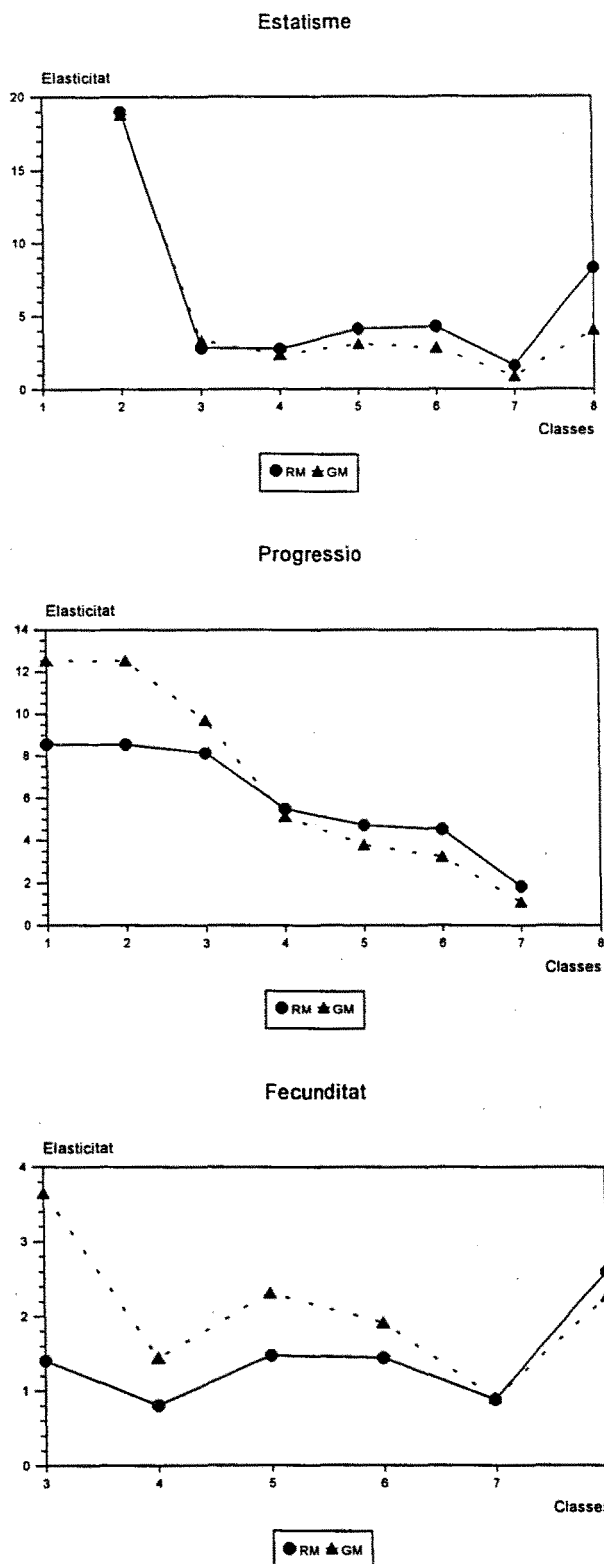


Figura 14.7 Elasticitats de λ respecte a l'estadisme, progressió i fecunditat en funció de les classes de mida de la matriu de la població sobre les argiles vermelles (RM) i sobre regolit morat (GM). Classe 3, 1 tija; 4, de 2 a 3 tiges; 5, de 4 a 6 tiges; 6, de 7 a 9 tiges; 7, de 10 a 12 tiges; 8, més de 12 tiges.

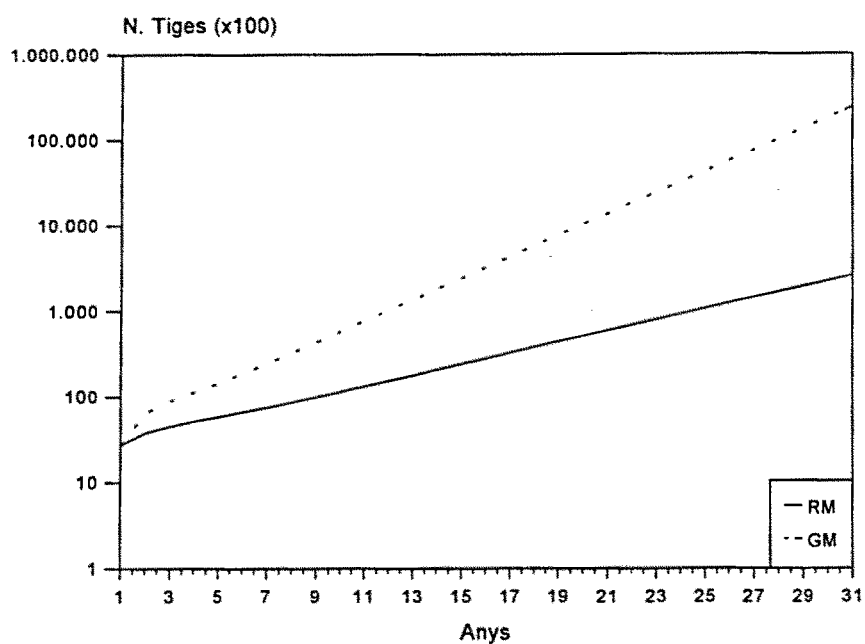


Figura 14.8 Evolució del nombre de tiges d'una població inicial arbitrària sobre les argiles vermelles (RM) i el regolít morat (GM), segons els resultats de la projecció utilitzant les matrius corresponents.

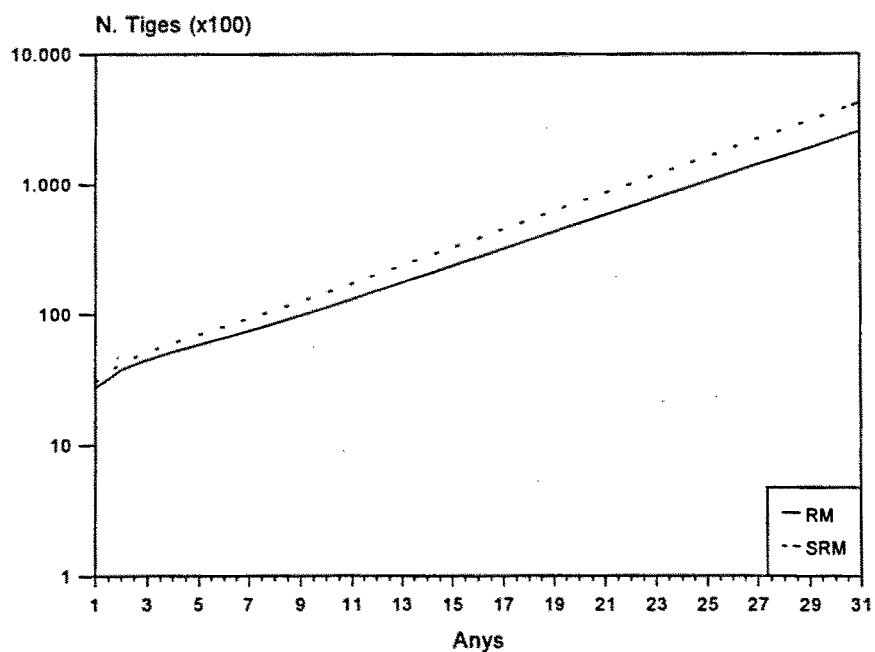


Figura 14.9 Resultats de la projecció d'una població inicial arbitrària considerant la possibilitat de nova colonització de l'espai per multiplicació vegetativa (SRM), o sense tenir-la en compte (RM).

La matriu SRMA representa un cas anàleg al de la matriu SRM, però eliminant la possibilitat d'instal·lació de nous individus a partir de llavors (s'eliminen les categories 1 i 2). La taxa de creixement estimada en aquest cas és 1.0132 (taula 14.8), valor molt proper a 1, però suficient per a que es dongui un creixement de la població. A la figura 14.10 es compara la projecció numèrica d'una població inicial segons aquestes dues matrius. S'observa que el creixement de la població quan no es considera la reproducció sexual, és mínim, i evidentment molt inferior al que es produeix quan sí que es té en compte aquesta possibilitat.

Pel que fa a l'estructura estable de la població calculada a partir de la matriu SRMA (taula 14.9), no hi ha cap categoria molt dominant sobre les altres. La classe més abundant és la 8 (22.2 %), seguida de la classe 5 (19.72 %). Les classes 9, 10 i 11, tot i que presenten percentatges bastant baixos, són molt més alts que els obtinguts per la matriu SRM. L'elasticitat de λ (taula 14.14) també depèn sobretot de la supervivència de les tiges juvenils.

14.3.4 Efecte de les variacions climàtiques

Fins aquí, s'han considerat les probabilitats de pas entre les diferents categories obtingudes del promig de les dades corresponents a dos cicles estacionals diferents. A continuació ens proposem analitzar l'efecte que poden tenir sobre l'evolució de la població les diferències climàtiques que es van produir entre un i altre mostreig. La matriu SRAF representa un any favorable i la matriu SRANF un any amb una pluviositat molt inferior, que considerarem com a situació desfavorable.

La taxa de creixement λ de la matriu SRAF (taula 14.8) és més gran que 1, mentre que la de la matriu SRANF no arriba a aquest valor, i per tant, en aquest cas la població decreix. A la figura 14.11 es compara l'evolució del nombre de tiges segons la projecció numèrica d'una població inicial arbitrària utilitzant les matrius corresponents a un any favorable (SRAF), a un any desfavorable (SRANF) i la matriu mitjana dels dos anys (SRMA). El creixement de la població si les condicions climàtiques són favorables és 10 vegades més gran que el que en resulta de la mitjana de les dues situacions.

La distribució estable de classes entre els dos anys (taula 14.9), presenta força diferències. A partir de la matriu SRAF, s'ha obtingut una estructura de la població estable amb la classe 8 com a més abundant. En condicions desfavorables (SRANF), en canvi, passa a ser més important la classe 5, i augmenta la representació de les categories més baixes. Pel que fa a la colonització de nou espai (classes 9, 10 i 11), en condicions desfavorables disminueix la seva contribució al total de la població.

El valor reproductiu (per multiplicació vegetativa, taula 14.10) de les classes segueix el mateix patró observat fins ara, amb un augment des de la classe 3 fins a la 8, però l'ordre de magnitud

SRMA	E	P	R	C	I
3	0.77	2.18	-	-	-
4	2.73	4.91	0.69	0.05	-
5	6.59	7.19	2.84	0.07	-
6	8.63	8.45	2.40	0.87	-
7	4.20	4.35	3.98	0.55	-
8	26.05	-	5.94	2.50	-
9	-	-	-	-	1.60
10	-	-	-	-	1.54
11	-	-	-	-	0.9

Taula 14.14 Elasticitat de λ als processos d'estatitisme (E), progressió (P), retrogressió (R), colonització (C) i incorporació a la població establerta (I) de la matriu SRMA.

SRAF	E	P	R	C	I
3	0.58	2.40	-	-	-
4	2.71	5.02	0.58	-	-
5	5.53	8.02	1.58	0.53	-
6	6.91	8.73	2.38	0.98	-
7	3.87	4.47	3.53	1.50	-
8	26.13	-	4.93	3.10	-
9	-	-	-	-	2.37
10	-	-	-	-	2.08
11	-	-	-	-	1.67

Taula 14.15 Elasticitat de λ als processos d'estatitisme (E), progressió (P), retrogressió (R), colonització (C) i incorporació a la població establerta (I) de la matriu SRAF.

SRANF	E	P	R	C	I
3	1.13	2.13	-	-	-
4	3.41	6.33	0.89	0.06	-
5	8.51	6.65	4.00	0.08	-
6	10.96	7.91	2.96	0.83	-
7	4.12	3.32	3.91	0.44	-
8	21.14	-	5.96	1.83	-
9	-	-	-	-	1.3
10	-	-	-	-	1.21
11	-	-	-	-	0.72

Taula 14.16 Elasticitat de λ als processos d'estatitisme (E), progressió (P), retrogressió (R), colonització (C) i incorporació a la població establerta (I) de la matriu SRAF.

d'aquest increment és més gran sota condicions desfavorables.

L'efecte de les variacions climàtiques constatades entre els dos cicles que comprèn aquest estudi queda reflectit en gairebé tots els elements que conformen cada matriu de transició. Les repercussions d'aquests canvis sobre el creixement de la població, depenen de les sensibilitats de λ (s_{ij}) per a cada element de la matriu de projecció.

A la figura 14.12 s'han representat les diferències entre els valors de les matrius d'un any favorable i un de desfavorable respecte dels de la matriu mitjana pel que fa a les probabilitats de progressió i retrogressió i a la figura 14.13 la contribució d'aquestes diferències a l'increment de λ . A les figures 14.14 i 14.15 anàlogament es recullen les diferències en les probabilitats d'estatisme i colonització (ocupació de nou espai vegetativament) i les seves contribucions als canvis de λ .

L'ordre de magnitud de les diferències entre les matrius SRAF i SRAFN respecte de la mitjana SRAM és com a màxim d'una dècima. Pel que fa a la progressió i a la colonització, els valors de la matriu corresponent a l'any favorable sempre se situen per sobre de la mitjana, i els de l'any desfavorable per sota. Les desviacions més grans es donen per les classes 3 i 5 pel que fa a la progressió, i per la classe 7 pel que fa a la colonització. En les probabilitats de retrogressió, en canvi, l'any desfavorable presenta sempre diferències positives respecte a la mitjana, amb un pic a la classe 5. La desviació dels valors pel que fa a les probabilitats de mantenir-se en la mateixa classe és variable segons la classe que considerem. Els anys favorables és més alt l'estatisme de les classes 4 i 8, mentre que els anys desfavorables s'incrementa el de la resta de classes.

Pel que fa a la contribució dels canvis en les probabilitats a l'increment de λ , en el subgràfic corresponent a les probabilitats de progressió s'observa que els canvis en la classe 5 són els que més repercuteixen en l'increment de la taxa de creixement. Pel que fa a la regressió, en canvi, les alteracions en el retrocés de la classe 8 són les que tenen un efecte més gran sobre λ . Les desviacions observades en les probabilitats de supervivència només són rellevants per la classe 8. La contribució dels canvis en les probabilitats de colonització augmenta progressivament des de la classe 4 a la 7; la classe 8, tot i presentar una desviació relativament baixa respecte a la mitjana, afecta considerablement el valor de λ .

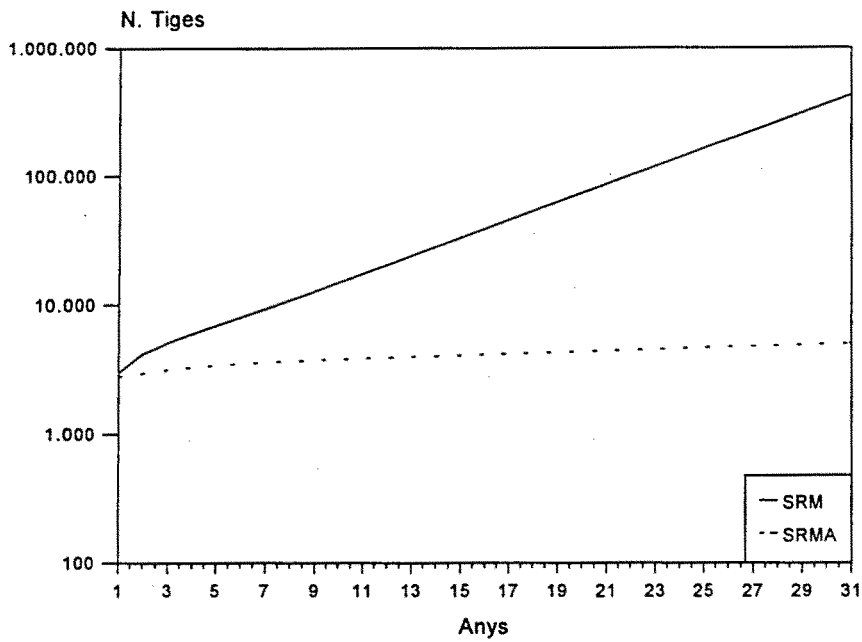


Figura 14.10 Projecció numèrica d'una població inicial sense considerar la possibilitat d'instal.lació d'individus a partir de llavors (SRMA) o tenint-la en compte (SRM).

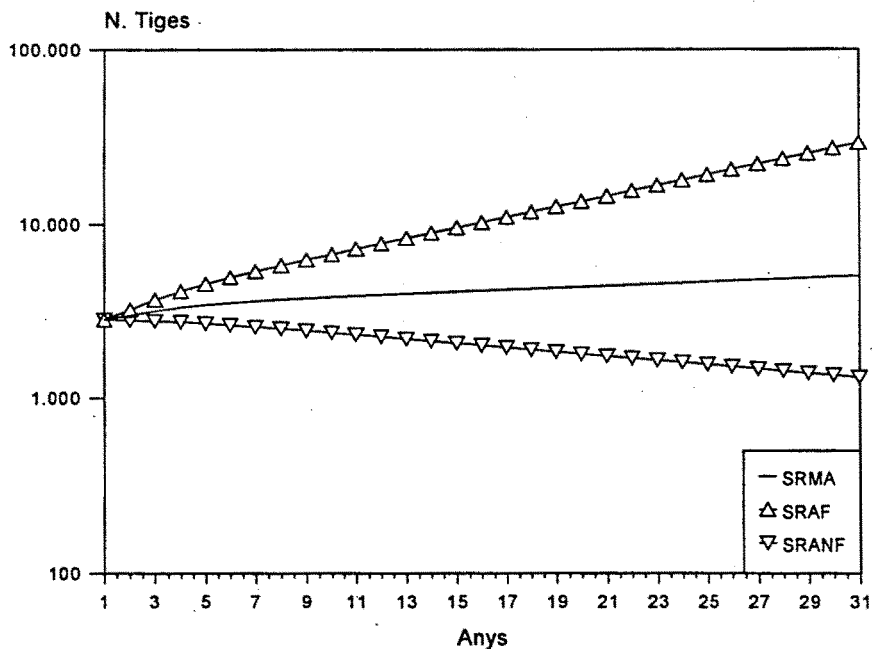


Figura 14.11 Evolució del nombre de tiges segons la projecció numèrica d'una població inicial arbitrària a partir de les matrius corresponents a un any favorable (SRAF), a un any desfavorable (SRANF) i a la mitjana dels dos anys (SRMA).

14.4 DISCUSSIÓ I CONCLUSIONS

L'evolució de la població en condicions naturals durant els 3 anys d'estudi posa de manifest que la variable d'estat escollida, número de tiges per unitat d'espai, és indicativa del comportament de la població d'un any per l'altre. El número de tiges d'un quadrat està relacionat amb el número de tiges fèrtils i , per tant, amb la fecunditat. Per altra banda, l'evolució del número de tiges per quadrat està directament relacionat amb el número que n'hi havia l'any anterior, de manera que només certes combinacions són possibles. Els quadrats amb poques tiges tenen gairebé la mateixa probabilitat de passar a classes superiors que de mantenir-se en el mateix estat o de quedar desocupats. A mesura que augmenta el número de tiges per quadrat disminueix la possibilitat de que l'any següent aquests quedin buits, de manera que a partir de la classe 6 (de 7 a 9 tiges), la probabilitat de que això passi és nula. A més, les probabilitats de pas entre les diferents classes canvien d'un any per l'altre, en resposta a unes condicions climàtiques diferents.

Les variables més utilitzades en els models de projecció són l'edat i la mida dels individus, ja que totes dues poden ser determinants en els processos demogràfics. Respecte a les poblacions d'*Achnatherum calamagrostis*, analitzades a nivell de ramets, ni la mida ni l'edat de les tiges tenen una influència clara en els processos demogràfics, en primer lloc perquè totes les tiges són anuals, i en segon lloc perquè la plasticitat morfològica que presenten és baixa (capítol 13).

Els resultats obtinguts de la projecció de la matriu RM, (substrat vermell i condicions climàtiques promitjades entre els 2 cicles estudiats), són representatius de la situació més freqüent en els badlands del Berguedà. La població augmenta exponencialment ($\lambda > 1$), però molt lentament. Cal tenir present que aquesta taxa ens indica el ritme amb que s'incorporen nous individus a la població, però no com augmenta el número de tiges que la conformen. Silvertown et al. (1993) comparen el valor de λ entre 66 espècies, entre les quals inclouen des de plantes herbàcies a arbustos i arbres. La taxa de creixement observada per *A. calamagrostis*, es situaria entre els valors intermitjos dels constatats per a les espècies herbàcies, i entre els valors més alts dels de les llenyoses.

La distribució estable de classes d'aquesta població està clarament dominada pels individus juvenils (52 %). Nosaltres no disposem de dades sobre la representació real d'aquesta fase en una població natural, però hem constatat que poden arribar a ser bastant abundants al costat dels individus adults més grans (vegeu capítol 10). En els treballs de dinàmica de poblacions d'espècies perennes tot sovint no es tenen en compte aquestes fases inicials precisament per la poca abundància en que es troben individus en aquesta fase en condicions naturals (Jónsdóttir, 1993; Huenneke & Marks, 1987). Svensson et al. (1993), constaten una disparitat entre la proporció de les fases juvenils al camp i a la població estable i ho atribueix en part a la dificultat de mostrejar representativament

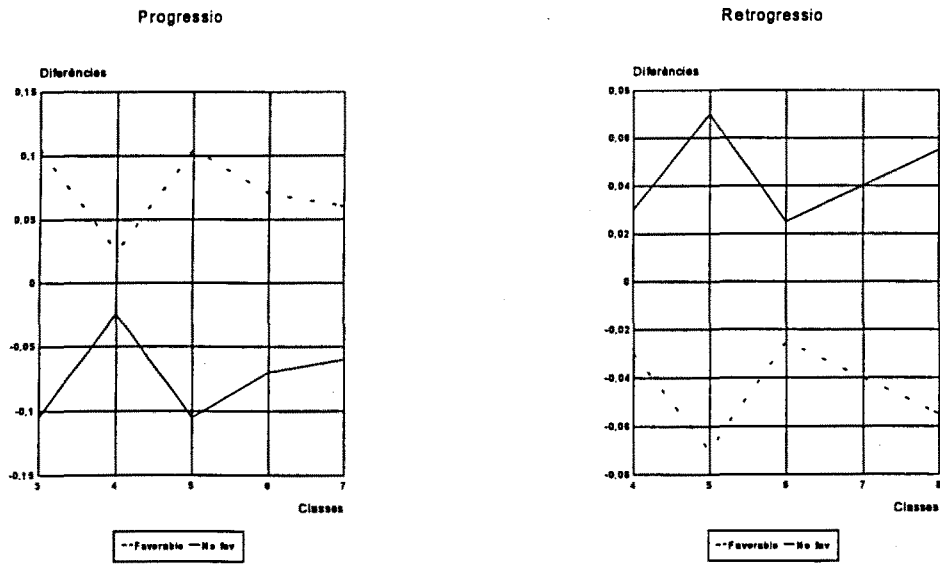


Figura 14.12 Diferències entre les probabilitats de progressió i retrogressió del període 1989-90 (favorable) i del 1990-91 (no favorable) respecte de les probabilitats mitjanes dels 2 períodes.

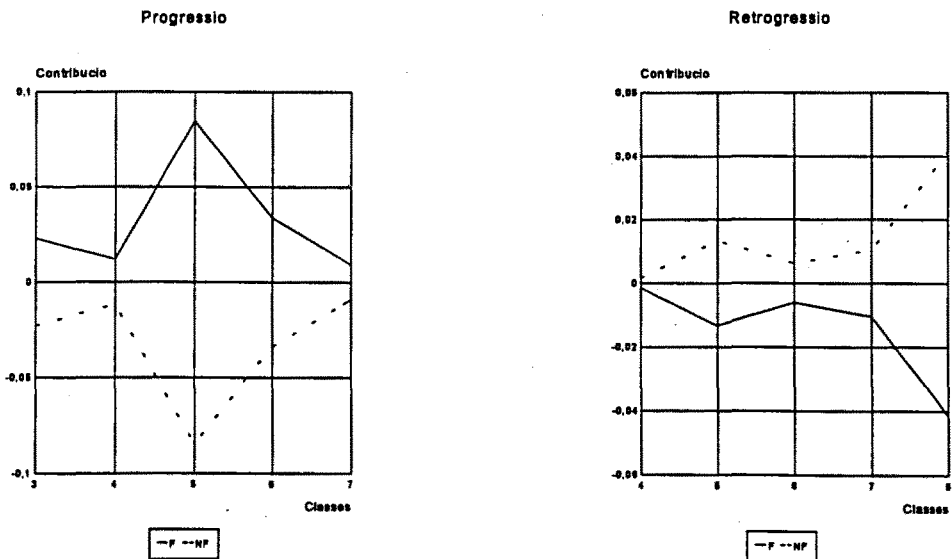


Figura 14.13 Contribució sobre el valor de λ dels canvis en les probabilitats de progressió i retrogressió del període 1989-90 (favorable) i del 1990-91 (no favorable).

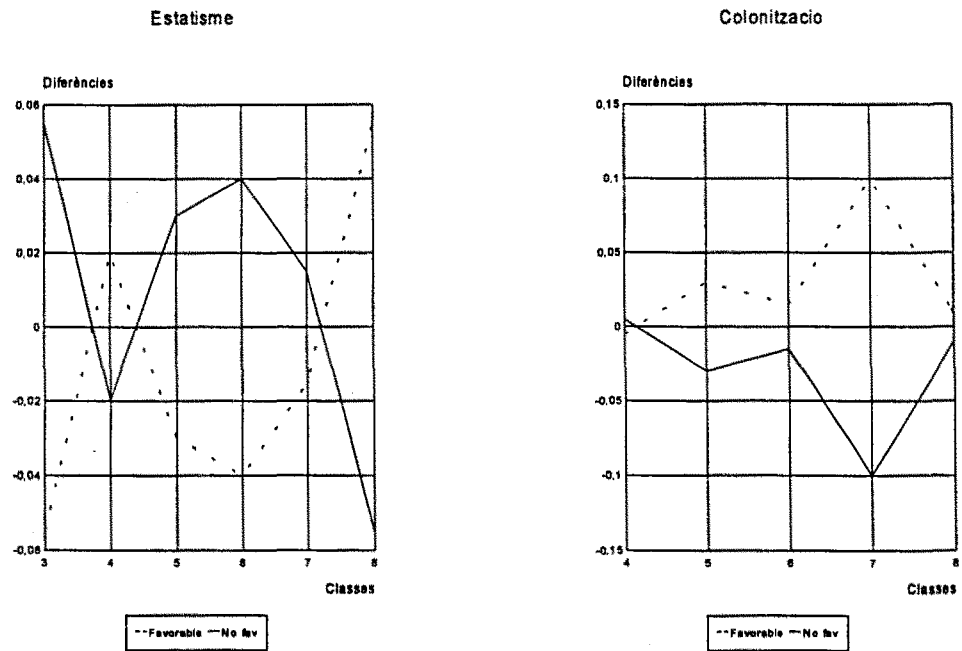


Figura 14.14 Diferències entre les probabilitats d'estadisme i colonització del període 1989-90 (favorable) i del 1990-91 (no favorable) respecte de les probabilitats mitjanes dels 2 períodes.

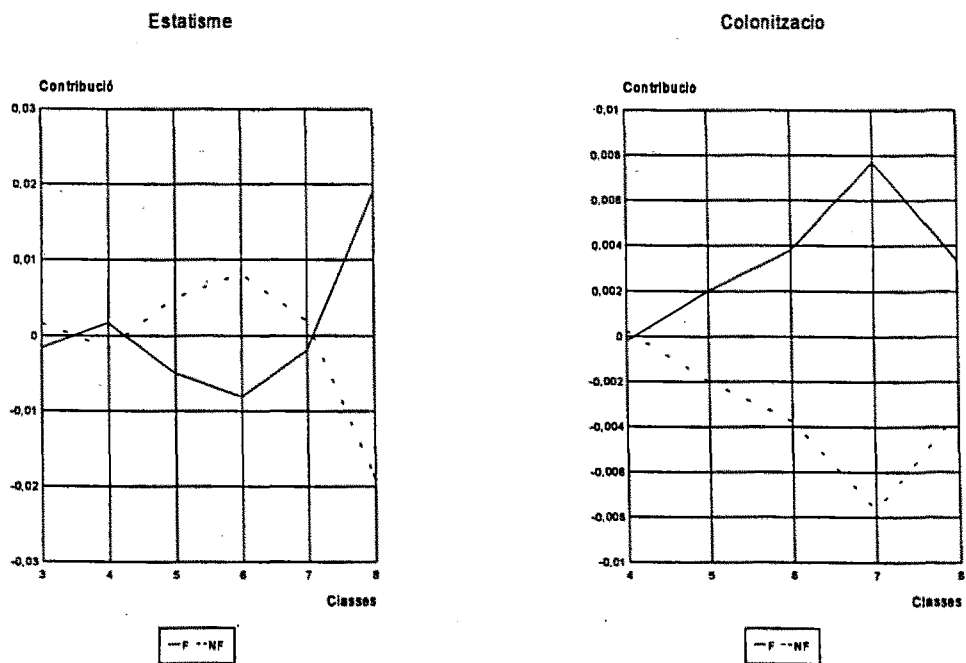


Figura 14.15 Contribució sobre el valor de λ dels canvis en les probabilitats d'estadisme i colonització del període 1989-90 (favorable) i del 1990-91 (no favorable).

aquestes fases

El valor reproductiu augmenta progressivament des de la categoria 1 a la 8. Aquest patró és típic dels models basats en classes de mida. En el nostre plantejament, aquest augment del valor reproductiu reflecteix que com més tiges hi ha per unitat d'espai, més gran és la probabilitat de producció de llavors. Aquest increment és realment més gran, perquè és capaç de compensar el fet que també es requereix més temps per assolir aquest estadi.

La màxima elasticitat de λ correspon a la supervivència de les tiges juvenils. Si a aquest valor s'hi afegeix l'elasticitat a l'establiment de les plàntules i la del pas d'aquestes a tiges juvenils s'obté que el 38 % de l'elasticitat de la taxa de creixement s'explica per les transicions entre aquestes primeres fases. La resta d'elasticitat està bastant repartida entre la progressió i l'estatisme de les classes adultes. En la majoria d'espècies perennes s'ha constatat que l'establiment de nous individus és la fase crítica en la dinàmica de poblacions de l'espècie (van Groenendael & Slim, 1988; Harper, 1977; Begon et al., 1986), concretament en el reclutament de plàntules a partir de llavors. En la dinàmica d'*A. calamagrostis*, en canvi, és més important la supervivència de les tiges juvenils. Les pèrdues que es produeixen entre la quantitat de llavors formades i les que realment arriben a germinar sabem que són molt grans (capítol 12). La mortalitat de les plàntules hem vist que és relativament baixa, de manera que el creixement cap a tiges juvenils està assegurat. El creixement de les tiges juvenils cap a les fases adultes es produeix molt lentament, de manera que la seva supervivència es fonamental per a garantir la incorporació de nous individus a la població.

S'ha trobat un comportament similar en altres espècies, com per exemple *Andropogon semiberbis* (Silva et al., 1991), en la qual la supervivència dels individus més joves és el procés que té una elasticitat més gran. També Caswell & Werner (1978) constaten que la taxa de creixement d'una població de *Dipsacus sylvestris* és sensible sobretot als canvis en la taxa de maduració de les rosetes pre-reproductives.

No coneixem quins són els factors que limiten l'inici de la multiplicació vegetativa de les tiges adultes. Una de les causes podria ser la baixa fertilitat del substrat i les condicions adverses que caracteritzen els badlands. De manera similar s'ha observat que la majoria d'espècies que s'estableixen a partir de llavors en els badlands, es mantenen en fases juvenils (capítol 7). En el cas d'*A. calamagrostis*, però, aquest comportament podria estar relacionat també amb el fet que l'establiment de nous individus està molt localitzat a les proximitats de les plantes adultes, i encara que aquests poden tenir un efecte positiu sobre les fases d'establiment, podrien tenir després un efecte de supressió sobre el creixement de les tiges juvenils.

Malauradament només disposem d'un any de dades pel que fa al comportament de les tiges juvenils, per la qual cosa hem de ser cautelosos en la interpretació d'aquests resultats. S'ha constatat

que les condicions climàtiques afecten la multiplicació vegetativa de les tiges adultes i, per tant, podem suposar que també deuen afectar la de les tiges juvenils. Probablement la incorporació d'individus a les fases adultes no es produeixi tan esglaonadament, sinó més aviat a pulsos, segons les condicions ambientals. L'estudi més aprofundit de la fase juvenil de l'espècie, sobre un període de temps més extens, aportaria una informació molt valuosa per a aplicar-la a afavorir l'expansió de l'espècie en aquestes àrees denudades.

La comparació de l'evolució de dues poblacions sobre diferent tipus de substrat (matrius RM i GM), permet analitzar l'efecte d'augmentar l'eficiència en l'establiment de nous individus a partir de llavors. La taxa de creixement sobre substrat morat augmenta un 15 % respecte al valor obtingut sobre substrat vermell. Si tenim en compte que en realitat s'ha quadruplicat el percentatge d'establiment de les llavors, aquest increment de λ no és gaire alt. De tota manera, a llarg termini aquesta diferència pot portar a una divergència considerable entre poblacions. Caldria conèixer l'efecte del tipus de substrat sobre el comportament de les altres categories per poder valorar realment les implicacions sobre el comportament de la població.

Nault & Gagnon (1993), simulen diferents taxes de germinació en una matriu de projecció d'*Allium tricoccum*, espècie perenne de cicle llarg amb capacitat de multiplicació vegetativa. El màxim increment que obtenen de λ és del 3 %, tot i augmentar la taxa de germinació del 0 al 55 %. Similarment Sarukhan & Gadgil (1974), troben una variació en el valor de λ de només un 0.92 a un 1.1 % quan varien la taxa de germinació entre 0 i 3 vegades el valor observat al camp en *Ranunculus repens*. En ambdues espècies, el creixement de les poblacions depèn bàsicament de la multiplicació vegetativa.

La població estable sobre substrat morat presenta una proporció més gran de plàntules, equiparable a la de les tiges juvenils. El valor reproductiu varia en el mateix sentit sobre els dos tipus de substrats, però sobre el morat l'amplitud del rang de variació és més petita. Això s'explicaria pel fet que, amb una eficiència més gran de la fase d'establiment, la màxima producció de llavors no és tan determinant.

Sobre substrat morat la màxima elasticitat de λ també s'explica per les transicions entre les 2 primeres classes, però augmenta lleugerament la contribució de la fecunditat de les classes adultes més petites (de la 3 a la 6).

La projecció de la matriu que considera la possibilitat de colonització de l'espai per multiplicació vegetativa (SRM) produeix una λ pràcticament igual a la de la matriu RM, només un 1.1 % més alta. Aquest resultat confirma l'estratègia de creixement en falange de l'espècie, amb una expansió en sentit horitzontal molt lenta.

La distribució en classes i els valors reproductius de cadascuna d'elles són pràcticament les mateixes en els dos casos. Igualment, les transicions que més contribueixen a l'elasticitat de λ són les de les 2 classes més petites. L'elasticitat respecte a la colonització, sumant la de totes les classes que en presenten, no arriba al 2 %.

Sense la possibilitat d'establiment de nous individus a partir de les llavors (matriu SRMA), la població és capaç de mantenir-se només per multiplicació vegetativa, encara que amb una taxa de creixement més lenta. Malgrat la baixa elasticitat de λ al procés de colonització, quan s'elimina el reclutament via sexual, la possibilitat d'expansió vegetativa és capaç de mantenir un valor superior a 1.

La distribució de classes de la població SRMA és molt diferent a la de totes les analitzades fins al moment. La classe més abundant és la més gran (més de 12 tiges), però amb un percentatge d'abundància poc superior al de la classe 5 (4-6 tiges). Aquesta estructura de la població difereix molt poc de la que s'ha constatat al camp, l'única diferència remarcable és l'abundància més gran de la classe 8. Fins i tot la proporció de quadrats colonitzats de nou és força similar entre la distribució observada i l'estimada pel model.

El valor reproductiu, en aquest cas per multiplicació vegetativa, també incrementa cap a les classes més altes, pel fet que aquestes són les que més contribueixen a la colonització de nous quadrats. El rang de variació entre les classes, però, és bastant més baix.

L'elasticitat de λ en aquest cas depèn principalment de l'estatisme de la classe 8 (26.05 %). Si hi afegim l'elasticitat de la resta de classes per al mateix procés, s'explica pràcticament la meitat de l'elasticitat de λ (48.9 %).

És important tenir present en la interpretació d'aquests resultats el significat de la variable d'estat que estem analitzant: el número de tiges per unitat de superfície. En una població en la qual la multiplicació vegetativa té un doble significat, reemplaçament de les tiges d'un any per l'altre i creixement de la població, la progressió cap a classes superiors significa un augment del nombre total de tiges. Si només es produeix progressió augmenta la densitat de la població, però no s'incrementa l'espai ocupat. La colonització de nou espai per multiplicació vegetativa permet l'expansió de la població horitzontalment, i encara que disminuís el nombre total de tiges podríem dir que la població està creixent. La taxa de creixement, segons aquest plantejament, ens valora com augmenta el nombre de quadrats en el temps, però l'evolució del nombre de tiges total no s'infereix directament, sinó que depèn de la distribució de la població en les diferents classes.

La permanència de cada classe en el seu estat, i una contribució important de la classe més gran en la població poden assegurar un creixement exponencial continu només per multiplicació

vegetativa, encara que a un ritme molt lent.

La projecció per separat de cadascuna de les matrius dels dos períodes d'estudi, corresponents a dues condicions climàtiques diferents, posa de manifest la importància de les variacions temporals en l'evolució de les poblacions. La taxa de creixement d'una població d'*Achnatherum calamagrostis* que només s'extèn per multiplicació vegetativa durant un any favorable (matriu SRAF) és només lleugerament superior a 1, però suficient per a incrementar la població. Si les condicions són desfavorables (matriu SRANF), la taxa de creixement és de 0.9721, i la població decreix progressivament. S'ha observat un comportament similar en l'expansió vegetativa d'*Alnus incana* en camps abandonats (Huenneke & Marks, 1987). Petits canvis en les probabilitats de producció de rebrots són suficients per invertir la tendència de creixement de les seves poblacions.

La distribució estable de classes entre els 2 períodes considerats també canvia. La classe 8 és la més abundant en la projecció sota condicions favorables, mentre que la classe 5 és la més freqüent en condicions adverses.

Les diferències climàtiques afecten a pràcticament tots els elements de la matriu, però en cap cas la variació és superior al 10 % respecte a la mitjana de les 2 situacions. De tots aquests canvis els que realment contribueixen a l'augment de la taxa de creixement els anys favorables són l'increment de la progressió de la classe 5, l'augment de l'estatisme de la classe 8 i l'augment de la colonització a partir de la classe 7.

Molts dels treballs que apliquen models matricials han detectat també variacions temporals en les probabilitats de transició entre les diferents fases del cicle biològic (Jónsdóttir, 1993; Nault & Gagnon, 1993; Huenneke & Marks, 1987; van Groenendael & Slim, 1988; Moloney, 1988). Per avaluar la importància real d'aquestes variacions temporals s'hauria de disposar d'una sèrie més llarga de dades, que recollís més a bastament aquesta variabilitat interanual. A més, permetria distingir clarament quins d'aquests canvis detectats responen realment només a les condicions climàtiques, o bé si hi intervenen també altres causes.

15 CONCLUSIONS

Els processos erosius que porten a la formació dels badlands generen un procés de successió regresiva des de les comunitats inicials, generalment pastures meso-xeròfiles, fins a la manca gairebé completa de vegetació. La topografia és un dels principals factors que determina la distribució de la vegetació als badlands. En primer lloc perquè l'exposició condiciona el tipus de comunitat inicial del vessant sobre el que es desenvolupa el badland; en segon lloc perquè la dinàmica i la intensitat dels processos erosius varien segons la posició topogràfica dins del badland. La distribució de la vegetació als badlands margosos de l'Eocé i als del Garumnià segueix aproximadament el mateix patró, amb lleugeres matitzacions. A la part superior dels badlands, on els processos erosius són relativament més recents, la composició florística de la vegetació és força similar a la dels prats circumdants. En la resta del vessant, força més degradat, el recobriment vegetal és molt baix; les plantes que s'hi fan són o bé les més resistents de les dels prats o les de nova colonització. Els tálvegs, on es produeix una certa acumulació de sediments, són els indrets més vegetats i els que tenen una diversitat florística més alta.

Entre les espècies més freqüents als badlands destaquen dos tipus d'estratègies, les quals es defineixen bàsicament per atributs de l'aparell vegetatiu. Per una banda hi ha plantes perennes, sense capacitat de multiplicació vegetativa, amb arrels axonomorfes, tiges lignificades, erectes, ramificades, fulles petites i amb adaptacions diverses a la pèrdua d'aigua (per exemple *Genista scorpius*, plançons *Pinus sylvestris*, *Lavandula angustifolia*, *Thymelaea nivalis*). Per altra banda hi trobem espècies amb capacitat de multiplicació vegetativa, un període actiu curt, que renoven anualment tota la biomassa aèria, tenen arrels axonomorfes o rizomes, tiges herbàcies erectes o prostrades, poc ramificades, fulles relativament més grans i localitzades a la base de la planta (per exemple *Campanula speciosa*, *Ptychotis saxifraga*, *Plantago serpentina*, *Jasonia tuberosa*, *Convolvulus arvensis*).

S'ha detectat l'existència d'un banc de llavors del sòl als badlands, encara que de dimensions no gaire grans. La composició específica d'aquest banc està dominada per algunes de les mateixes espècies que colonitzen aquests ambients. Es tracta d'un banc de llavors transient, format per les granes que han estat dispersades durant l'estiu o la tardor, i que no poden germinar com a mínim fins a la primavera següent.

Una petita part d'aquestes llavors arriben a germinar, de manera que anualment s'incorporen nous individus a la població. Les variacions microambientals relacionades amb la topografia afecten significativament la densitat de plàntules que apareixen, posant de manifest que només s'expressa una part de la potencialitat regenerativa d'aquestes àrees. Les variacions climàtiques interanuals s'han vist reflectides en l'efectiu total de plàntules emergides per any. La mortalitat de les plàntules es produeix gradualment, i les que sobreviuen es mantenen per força temps en fases juvenils.

Pel que fa al comportament fenològic de les 14 espècies estudiades, l'hivern representa un període

de repòs generalitzat. El creixement i la renovació foliar d'aquestes plantes es dona sobretot a la primavera, excepte a *Laserpitium gallicum* i a *Jasònia tuberosa*, que són de creixement estival. Més d'una tercera part de les plantes poden presentar una segona fase de creixement a la tardor. L'estiu és l'estació en la que la majoria d'espècies entren en el període reproductiu; la resta de tàxons són de floració vernal o primaveral. La proporció d'individus de cada població que assoleixen aquesta fase és molt variable segons les espècies, des d'un 26 % a *Campanula speciosa* fins a un 100 % a *Thymelaea nivalis*.

El cicle biològic d'*Achnatherum calamagrostis* consta de diferents fases que es diferencien pels canvis morfològics i funcionals que es produeixen al llarg de la seva ontogènia. Les plàntules apareixen al juny i durant el primer any de vida formen una única tija que passa l'hivern pràcticament inactiva i a la primavera següent esdevé una tija juvenil. Al final de l'estació de creixement del segon any es pot iniciar la multiplicació vegetativa per rizomes. La durada de la fase de tija juvenil és com a mínim d'un any, però freqüentment s'allarga uns quants anys més. El creixement dels individus adults es produeix radialment per l'addició iterativa de noves tiges. Durant els primers anys predomina l'extensió lateral de les plantes per formació de rizomes horitzontals molt curts, els quals es formen principalment a tot el perímetre exterior. A més es formen rizomes intravaginals, verticals, que són els que garanteixen la supervivència dels individus en un ambient en el qual la planta queda paulatinament enterrada.

Els individus adults formen tofes aïllades que poden arribar a tenir fins a 2 m de diàmetre. Cada tofa consta d'un nombre variable de tiges monocàrpiques que s'assequen massivament cap allà al novembre. La densitat de tiges a cada tofa és molt variable segons la seva mida. A mesura que augmenta el diàmetre de les tofes es crea una heterogeneïtat espacial, a petita escala considerable, amb zones força denses i petites àrees despoblades. La reproducció sexual només es produeix a les tofes amb una certa mida. El propi creixement de la tofa crea unes condicions microambientals més favorables per al seu creixement (acumulació de matèria orgànica, barrera en front els processos erosius, etc.).

La germinació de les llavors al camp es produeix bàsicament el mes de juny. La presència de plàntules d'*A. calamagrostis* als badlands és un fenomen rar, i molt localitzat a l'àrea perifèrica dels individus adults. La mortalitat en aquesta fase no és gaire alta, de manera que la majoria de plàntules assoleixen la fase de tija juvenil.

Les llavors poden presentar dos tipus de dormició. Segons les condicions ambientals en el moment de maduració dels fruits s'indueix un tipus de dormició que actua a través de les cobertes del fruit, és a dir, per teixits de la planta progenitora. Aquesta dormició només es trenca amb escarificació. El segon tipus de dormició que hem constatat es trenca espontàniament després d'uns 4 mesos de la formació de les granes.

Les experiències de sembra realitzades han permès estimar les pèrdues mínimes que es produeixen entre la producció de llavors d'una planta adulta i la quantitat de plàntules que s'arriben a instal·lar. Aquest valor és molt variable segons el tipus de substrat que es consideri. Sobre el regolit morat de fàcies garumniana s'instal·len de l'ordre de més de quatre vegades el nombre de plàntules que en el regolit d'argiles vermelles d'aquesta mateixa fàcies.

Pel que fa al creixement modular dels individus adults, s'observa que la producció de noves tiges es produeix en dos cicles, un a la tardor, just abans que s'assequin les tiges de l'any, i un a la primavera. L'efectiu de tiges reclutades en cada estació varia en funció de les respectives precipitacions estacionals. La mortalitat d'aquestes tiges es produeix principalment al novembre, independentment del moment de la seva emergència.

La regulació de la població neta total de tiges que constitueixen una tofa (metapoblació) es produeix a través del control dels neixements, no de les mortalitats. La taxa d'increment anual del nombre de tiges per tofa és només lleugerament superior a 1. La variabilitat d'aquest valor en funció de la mida de la tofa és molt baixa.

La proporció de tiges fèrtils a cada tofa està més relacionada amb les característiques microambientals que no amb la mida de la planta. El nombre total de llavors que pot produir una tofa és relativament alt.

La morfologia i funcionalisme de les diferents tiges d'una tofa presenta una certa variabilitat, per una banda entre les diferents cohorts d'una mateixa any, i per l'altra interanual. El creixement de les tiges respon directament a les condicions climàtiques del moment. La capacitat de floració d'una tija està directament relacionada amb el seu estadi de desenvolupament, de manera que només floreixen les tiges que tenen com a mínim 5 fulles.

L'aplicació dels models de projecció matricials confirma el creixement molt lent de les poblacions d'*A. calamagrostis*. La taxa de creixement està bàsicament determinada per la supervivència dels individus en la fase de tija juvenil. La incorporació d'aquests individus a la població adulta es produeix molt paulatinament, de manera que la seva supervivència és fonamental per a garantir el reclutament de nous individus a la població.

El fet que la taxa de creixement de la població sobre substrat morat sigui un 15 % superior a l'obtinguda per les argiles vermelloses posa de manifest que es podria afavorir l'expansió de les poblacions d'*A. calamagrostis* als badlands amb alguna esmena del substrat que eviti la pèrdua de les llavors pels processos erosius. Per altra banda el model prediu que sense la incorporació de nous individus a partir de llavors, les poblacions serien capaces de mantenir-se només per multiplicació vegetativa, però amb una taxa de creixement encara més lent. L'expansió de la població en aquest

cas dependria de les zones de més densitat de tiges dins de cada tofa. L'expansió de les poblacions d'*A. calamagrostis* només per via vegetativa és molt sensible a les condicions climàtiques de l'any, de manera que els anys especialment secs la població decreix.

16 BIBLIOGRAFIA

- van Andel, J. 1991. Population Ecology of plant species in disturbed forest and grassland habitats. In: *Ecological responses to environmental stresses*. Ed. J. Rozema & J. Al. Verkleij. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht.
- Angevine, M.W. 1983. Variations in the demography of natural populations of wild strawberries *Fragaria vesca* and *F. virginiana*. *J. Ecol.*, 71:959-974.
- Antonovics, J. & Primack, R.B. 1982. Experimental ecological genetics in *Plantago*. VI. The demography of seedling transplants of *P. lanceolata*. *J. Ecol.*, 70: 55-75.
- Ashmun, J.W. & Pitelka, L.F. 1984. Light-induced variation in the growth and dynamics of transplanted ramets of the understory herb *Aster acuminatus*. *Oecologia*, 64: 255-262.
- Augspurger, C.K. 1981. Reproductive synchrony of a tropical shrub: experimental studies on effects of pollinators and seed predation on *Hibanthus prunifolius* (Violaceae). *Ecology*, 62: 775-788.
- Bakker, D. 1960. A comparative life-history study of *Cirsium arvense* and *Tussilago farfara*, the most troublesome arable weeds in the newly reclaimed polders of the former Zuider Zee. In: *The biology of weeds*. J.L. Harper (ed.). Blackwell Scientific. Oxford.
- Balash, C. 1986. *La conca de Vallcebre (Alt Llobregat): Anàlisi de la dinàmica geomorfològica i balanç previ de sediments*. Tesi de Llicenciatura inèdita. Facultat de Geologia. U. de Barcelona.
- Ballesteros, R. 1994. *Efectes dels factors locals i de fertilitat en una experiència de revegetació en una àrea de badlands de la conca de l'Alt Llobregat*. Treball final de Carrera inèdit. E.S.A.B.
- Barralis, G.; Chadoeuf, R.; Gouet, J.P. 1986. Essai de détermination de la taille de l'échantillon pour l'étude du potentiel semencier d'un sol. *Weed Research*, 26: 291-297.
- Barret, S.C.H. & Wilson, B.F. 1980. Colonization ability in the *Echinochloa crus-galli* complex (barnyard grass). I. Variation in life history. *Can. J. Bot.*, 59: 1844-1860.
- Bazely, D.R. & Jefferies, R.L. 1989. Leaf and shoot demography of an arctic stoloniferous grass, *Puccinellia phryganodes*, in response to grazing. *J. Ecol.*, 77: 811-822.
- Bazzaz, F.A. & Harper, J.L. 1977. Demographic analysis of the growth of *Linum usitatissimum*. *New Phytol.*, 78: 193-208.
- Begon, M.; Harper, J.L. & Townsend, C.R. 1986. *Ecology. Individuals, Populations and communities*. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- Beisner Romero, F. 1989. *Semillas. Biología y tecnología*. Ed. Mundi-Prensa. Madrid.
- Boldòs, O. & Vigo, J. 1984. *Flora dels Països Catalans*, vol I. Ed. Barcino. Barcelona.
- Bonet, A. 1991. *Biologia floral d'una brolla calcícola de la Serra de Collserola*. Tesi de Llicenciatura inèdita. Universitat de Barcelona. Barcelona.
- Borgerard, S.O. 1990. Vegetation development in abandoned gravel pits: effects of surrounding vegetation, substrate and regionality. *J. Veg. Sci.*, 1: 675-682.

- Brandt, J. 1988. The transformation of rainfall energy by a tropical rain forest canopy in relation to soil erosion. *Journal of Biogeography*, 15: 41-48.
- Braun-Blanquet, J. 1979. *Fitosociologia*. Ed. Blume. Barcelona.
- Briske, D.D. & Butler, J.L. 1989. Density-dependent regulation of ramet populations within the bunchgrass *Schizachyrium scoparium*: Interclonal versus intracolonial interference. *J. Ecol.*, 77: 963-974.
- Brown, R.W. 1971. Distribution of plant communities in South-eastern Montana badlands. *Amer. Midl. Nat.*, 85 (2): 458-477.
- Bryan, R. & Yair, A. 1982. *Badland Geomorphology and Piping*. Geo Books. Norwich.
- Bullock, J.M.; Clear Hill, B. & Silvertown, J. 1994. Tiller dynamics of two grasses: responses to grazing, density and weather. *J. Ecol.*, 82: 331-340.
- Busquets, P. 1981. *Estratigrafia i sedimentologia del Terciari prepirinenc entre els rius Llobregat i Freser-Ter*. Tesi Doctoral inèdita. Facultat de Geologia. U. de Barcelona.
- Butler, J; Goetz, H & Ricahrdson, J.L. 1986. Vegetation and soil-landscape relationships in the North-Dakota badlands. *Am. Midl. Natur.*, 116 (2): 378-386.
- Cain, M.L. 1990. Models of clonal growth in *Solidago altissima*. *J. Ecol.*, 78: 27-46.
- Callaghan, T.V. 1988. Physiological and demographic implications of odular construction in cold environments. In: *Plant Population Ecology*. Ed. A.J. Davy; M.J. Hutchings & A.R. Watkinson. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- Cardona, M.A. 1980. Funcionalisme i ecologia d'algunes comunitats vegetals barcelonines. *I.E.C. Arx. Secc. Cièn. LIX*.
- Carreras, J. & Vigo, J. 1994. Memòria del mapa de vegetació de Catalunya 1:50 000. Full núm 255 (36-11), La Pobla de Lillet. Direcció General del Medi Natural. Institut Cartogràfic de Catalunya.
- Caswell, H. 1989. *Matrix populations models: construction, analysis and interpretation*. Sinauer Associates Inc. Sunderland.
- Caswell, H. & Werner, P.A. 1978. Transient behaviour and life history analysis of teasel (*Dipsacus sylvestris* Huds.) *Ecology*, 59: 53-66.
- Cervera, M; Clotet, N & Guàrdia, R. 1991. Response to rainfall simulation from scarcely vegetated and non-vegetated badlands. *Catena Suppl.*, 19: 39-56.
- Chapin, F.S. III; van Cleave, K. & Chapin, M.C. 1979. Soil temperature and nutrient cycling in the tussock growth form of *Eriophorum vaginatum*. *J. Ecol.*, 67 : 169-89.
- Clotet, N. 1984. La dinàmica geomorfològica actual responsable del subministrament de cabals sòlids en una conca muntanyosa: la conca de La Baells (Alt Llobregat). Tesi Doctoral inèdita. Facultat de Geologia. U. de Barcelona.

Clotet, N.; Gallart, F. & Balasch, C. 1988. Medium-term erosion rates in a small scarcely vegetated catchment in the Pyrenees. *Catena Supplement*, 13: 37-47.

Côme, D. & Corbineau, F. 1984. La dormance des semences des céréales et son élimination - Principales caractéristiques. *C.R. de l'Académie d'Agriculture de France*, 70 (5): 709-715.

Connell, J.H. & Slatyer, R.O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organisation. *American Naturalist*, III: 119-144.

Cook, R.E. 1985. Growth and Development in Clonal Plant Populations. In: *Population Biology and Evolution of Clonal Organisms*. Ed. J. Jackson; L.W. Buss & R. E. Cook. Yale University Press. London.

Crosaz, Y. 1994. *Protection des sols par la utilisation du matériel végétal*. Resum del treball presentat a la reunió del "Groupe de travail sur l'aménagement des bassins versants de montagne". F.A.O. Jaca.

Davy, A.J. 1980. Biological flora of the British Isles: *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv. *J. Ecol.*, 68: 1075-1097.

Devesa, J.A.; Arroyo, J. & Herrera, J. 1985. Contribución al conocimiento de la biología floral del género *Lavandula* L. *Anales Jar. Bot. Madrid*, 42 (1): 165-186.

Di Castri, F. & Mooney, H.A. 1973. *Mediterranean Type Ecosystems. Origin and structure*. Ecological studies, nº 7. Springer Verlag. New York.

Dixon, J.M. 1982. Biological flora of the British Isles. Nº 151: *Sesleria albicans* Kit. ex Schultes. *J. Ecol.*, 70: 667-684.

Eissenstat, D.M. & Caldwell, M.M. 1987. Characteristics of successful competitors: an evaluation of potential growth rate in two cool desert tussock grasses. *Oecologia* (Berlin), 71: 167-73.

Ellenberg, H. 1979. Zeigerwerte der Gefässpflanzen Mitteleuropas. *Scripta Geobotanica*, IX. Verlag Erich Goltze KG. Göttingen.

Ernst, W.H.O.; Veenendaal, E.M. & Kebakile, M.M. 1992. Possibilities for dispersal in annual and perennial grasses in a savanna in Botswana. *Vegetatio*, 102: 1-11.

Fenner, M. 1985. *Seed Ecology*. Chapman and Hall. London.

Fenner, M. 1987. Seedlings. *New Phytol.*, 106: 35-47.

Fetcher, N. & Shaver, G.R. 1983. Life histories of tillers of *Eriophorum vaginatum* in relation to tundra disturbance. *J. Ecol.*, 71: 561-570.

Floret, E.; Le Floc'h, E.; Orshan, G. & Romane, F. 1987. Contribution à l'étude du cycle biologique de quelques espèces de la garrigue. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 131. Actual. bot.: 451-463.

Font, X. 1993. *Estudis geobotànics sobre els prats xeròfils de l'estatge montà dels Pirineus*. Institut d'Estudis Catalans.

Gallart, F. & Clotet, N. 1988. Some aspects of the geomorphic processes triggered by an extreme rainfall event: The November 1982 flood in the Eastern Pyrenees. *Catena supplement*, 13: 79-95.

Garcia-Fayos, P. & Recatala, T.M^a. 1992. La reserva de semillas en una cuenca de Badlands. *Pirineos*, 140: 29-36.

Garnier, E. & Roy, J. 1988. Modular and demographic analysis of plant leaf in sward and woodland populations of *Dactylis glomerata* and *Bromus erectus*. *J. Ecol.*, 76: 729-743.

Gatsuk, E.; Smirnova, O.V.; Vorontzova, L.I.; Zaugolnova, L.B. & Zhukova, L.A. 1980. Age states of plants of various growth forms: a review. *J. Ecol.*, 68: 675-697.

Grime, J.P. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. John Wiley & Sons. Chichester.

Grime, J.P. Hunt, R. & Krzanowski, W.J. 1987. Evolutionary physiological ecology of plants. In: Calow, P. (ed.). *Evolutionary Physiological Ecology*, pp. 105-125. Cambridge University Press. Cambridge.

Grime, J.P.; Mason, G.; Curtis, A.V.; Rodman, J.; Band, S.R.; Mowforth, M.A.G.; Neal, A.M. & Shaw, S. 1981. A comparative study of germination characteristics in a local flora. *J. Ecol.*, 69: 1017-1059.

Grime, J.P.; Hodgson, J.G. & Hunt, R. 1988. *Comparative Plant Ecology. A functional approach to common British species*. Unwin Hyman Ed. London.

van Groenendael, J.M. & Slim, P. 1988. The contrasting dynamics of two populations of *Plantago lanceolata* classified by age and size. *J. Ecol.*, 76: 585-599.

Gross, K.L. 1990. A comparison of methods for estimating seed numbers in the soil. *J. Ecol.*, 78: 1079-1093.

Grubb, P.J. 1987. Some generalizing ideas about colonization and succession in green plants and fungi. In: *Colonization, Succession and Stability*. A.J. Gray; M.J. Crawley & P.J. Edwards. Eds. Blackwell Scientific Publications. Oxford.

Grubb, P.J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biol. Rev.*, 52: 107-145.

Guàrdia, R. & Ninot, J.M. 1991. Models de comportament fenològic als prats secs i brolles de l'àrea meridional de la Noguera. *Bull. Ins. Cat. Hist. Nat.*, 59 (Sec. Bot., 8): 117-127.

Guàrdia, R. & Ninot, J.M. 1992. Distribution of plants communities in the badlands of the Upper Llobregat Basin (Southeastern Pyrenees). *Studia Geobotanica*, 12: 83-103.

Gutterman, Y. 1992. Maternal effects on Seeds during development. In: *Seeds. The ecology of regeneration in Plant communities*. Ed. M. Fenner. CAB International. Wallingford.

Hacker, J.B. 1989. The potential for Buffel grass renewal from seed in 16-year-old buffel grass-siratro pastures in South-East Queensland. *Journal of Applied Ecology*, 26: 213-222.

Halloy, S. 1990. A morphological classification of plants, with special reference to the New

- Zealand alpine flora. *Journal of Vegetation Science*, 1: 291-304.
- Hara, T.; Van der Toorn, J. & Mook, J.H. 1993. Growth dynamics and size structure of shoots of *Phragmites australis*, a clonal plant. *J. Ecol.*, 81: 47-60.
- Harmon, M.E. 1989. Retention of needles and seeds on logs in *Picea sitchensis*-*Tsuga heterophylla* forests of coastal Oregon and Washington. *Can. J. Bot.*, 67: 1833-1837.
- Harper, J.L. 1977. *Population Plant Biology*. Academic Press. London.
- Harper, J.L. 1985. Modules, Branches, and the capture of resources. In: *Population Biology and Evolution of Clonal Organisms*. Ed. J. Jackson; L.W. Buss & R.E. Cook. Yale University Press. London.
- Hartnett, D.C. & Bazzaz, F.A. 1985. The regulation of leaf, ramet and genet densities in experimental populations of the rhizomatous perennial *Solidago canadensis*. *J. Ecol.*, 73: 429-443.
- Haslam, S.M. 1970. The development of the annual population in *Phragmites communis* Trin. *Annals of Botany*, 34: 571-591.
- Haslam, S.M. 1972. Biological flora of the British Isles: *Phragmites communis*. *J. Ecol.*, 60: 585-611.
- Henderson, C.B.; Petersen, K.E. & Redak, R.A. 1988. Spatial and temporal patterns in the seed bank and vegetation of a desert grassland community. *J. Ecol.*, 7: 717-728.
- Herrera, J. 1984. Tipos morfológicos y funcionales en plantas del matorral mediterráneo del Sur de España. *Studia Oecologica*, V: 7-34.
- Herrera, J. 1985. *Biología reproductiva del matorral de Doñana*. Tesis doctoral inédita. Univ. de Sevilla.
- Hester, M.W.; Mendelssohn, I.A. 1987. Seed production and germination response of four Louisiana populations of *Uniola paniculata* (Gramineae). *Amer. J. Bot.* 74 (7): 1093-1101.
- Hofmann, L.; Ries, R.E. & Gilley, J.E. 1983. Relationship of runoff and soil loss to ground cover of native and reclaimed grazing land. *Agronomy Journal*, 75: 599-602.
- Huang, W.Z. & Hsiao, A.I. 1987. Factors affecting seed dormancy and germination of Johnsongrass, *Sorghum halepense* (L.) Pers. *Weed Research*, 27: 1-12.
- Huenneke, L.F. & Marks, P.L. 1987. Stem dynamics of the shrub *Alnus incana* ssp *rugosa*: transition matrix models. *Ecology*, 68 (5): 1234-1242.
- Hutchings, M.J. & Slade, A.J. 1988. Morphological plasticity, foraging and integration in clonal perennial herbs. In: *Plant Population Ecology*. Ed. A.J. Davy; M.J. Hutchings & A.R. Watkinson. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- Hutchings, M.J. 1979. Weight-density relationships in ramet populations of clonal perennial herbs, with special reference to the $-3/2$ power law. *J. Ecol.*, 67: 21-33.

- Hutchings, M.J. & Russell, P.J. 1989. The seed regeneration dynamics of an emergent salt marsh. *J. Ecol.*, 77: 615-637.
- Jónsdóttir, G.A. 1993. Dynamics of seashore populations of *Agrostis stolonifera*, *Festuca rubra* and *Poa irrigata*. Doctoral dissertation 1993. Department of Botany. Stockholm University.
- Kemp, P.R. 1989. Seed Banks and vegetation processes in Deserts. In: *Ecology of soil seed banks*. Leck, M.A.; Parker, V.T. & Simpson, R.L. Eds. Academic Press, Inc. San Diego.
- Koller, D. 1962. Preconditioning of germination in lettuce at time of fruit ripening. *Amer. Jour. Bot.*, 49 (8): 841-844.
- Korzhenevskii, V.V. & Klyukin, A.A. 1990. Vegetation of Crimean Badlands. *The Soviet Journal of Ecology*, 20: 338-344.
- de Kroon, H. & Knops, J. 1990. Habitat exploration through morphological plasticity in two chalk grassland perennials. *Oikos*, 59: 39-49.
- de Kroon, H. & Schieving, F. 1990. Resource partitioning in relation to clonal growth strategy. In: *Clonal Growth in plants*. Ed. J. van Groenendael & H. de Kroon. SPB Academic Publishing. The Hague.
- Kurchenko, E.I. 1985. Coenopopulation structure of *Agrostis* species. In: *The Population structure of vegetation*. White, J. (ed.) Dr. W. Junk Publishers. Dordrecht.
- Law, R. 1983. A model for the dynamics of a plant population containing individuals classified by age and size. *Ecology*, 64: 224-230.
- Leck, M.A.; Parker, V.T. & Simpson, R.L. Eds. 1989. *Ecology of soil seed banks*. Academic Press, Inc. San Diego.
- Lee, J.M. & Hamrick, J.L. 1983. Demography of two natural populations of musk thistle (*Carduus nutans*). *J. Ecol.*, 71: 923-936.
- Leslie, P.H. 1945. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika*, 33:183-212.
- Leslie, P. H. 1948. Some further notes on the use of matrices in populations mathematics. *Biometrika*, 35: 213-245.
- Levin, D.A. 1988. Plasticity, canalization and evolutionary stasis in plants. In: *Plant Population Ecology*. Ed. A.J. Davy; M.J. Hutchinngs & A.R. Watkinson. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- Lewis, E.G. 1942. On the generation and the growth of a population. *Sankya*, 6: 93-96.
- Lotz, L.A.P & Olf. H. 1988. Variation in Biomass and architecture of plants due to small-scale environmental heterogeneity. In: *Plant form and vegetation structure*. Ed. M.J.A. Werger; P.J.M. van der Aart. H.J. During & J.T.A. Verhoeven. SPB Academic Publishing. The Hague.
- Lovett Doust, L. 1981a. Population dynamics and local specialization in a clonal perennial

(*Ranunculus repens*). I. The dynamics of ramets in contrasting habitats. *J. Ecol.*, 69: 743-755.

Lovett Doust, L. 1981b. Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*). II. The dynamics of leaves, and a reciprocal transplant-replant experiment. *J. Ecol.*, 69: 757-768.

Mack, R.N. & Pyke, D.A. 1983. The demography of *Bromus tectorum*: variation in time and space. *J. Ecol.*, 71: 69-93.

Margalef, R. 1974. *Ecologia*. Ed. Omega. Barcelona.

Marlette, G.M. & Anderson, J.E. 1986. Seed banks and propagule dispersal in crested-wheatgrass stands. *Journal of Applied Ecology*, 23: 161-175.

Marshall, C. 1990. Source-sink relations of interconnected ramets. In: *Clonal Growth in plants*. Ed. J. van Groenendael & H. de Kroon. SPB Academic Publishing. The Hague.

Martín Vide, J.; Llasat, M.C.; Clotet, N. 1989. Diseño de una red pluviométrica para el control de procesos de degradación en las vertientes de la cuenca alta del Llobregat. *Actas IX Congreso Nacional de Geografía*: 147-155.

Martínez, M.L. & Moreno-Casasola, P. 1992. Survival of seedling cohorts of a tropical legume on a sand dune system along the Gulf of Mexico: influence of germination date. *Can. J. Bot.*, 71: 1427-1433.

Martinovski, J. O. 1970. Beitrag zur kenntnis der spanischen und der norafrikanischen federgrassipen der Gruppe Pennatae. XV. Studie der Gattung *Stipa* L. *Anal. Inst. Bot. Cavanilles*, 17: 55-84.

Maun, M.A. 1984. Colonizing ability of *Ammophila ligulata* through vegetative regeneration. *J. Ecol.*, 72: 565-574.

Moloney, K.A. 1988. Fine-scale spatial and temporal variation in the demography of a perennial bunchgrass. *Ecology*, 69 (5): 1588-1598.

Morgan, R.P.C.; Rickson, R.J. & Wright, E. 1990. Regeneration of degraded soils. In: *Soil degradation and rehabilitation in mediterranean environment under matorral cover*. Murcia, Spain. *Catena* suppl., 13: 1-11.

Nault, A. & Gagnon, D. 1993. Ramet demography of *Allium tricoccum*, a spring ephemeral, perennial forest herb. *J. Ecol.*, 81: 101-119.

Navarro, T.; Nieto, J.M.; Pérez Latorre, A.V. & Cabezudo, B. 1993. Estudios fenomorfológicos en la vegetación del Sur de España. III. Comportamiento estacional de una comunidad de badlands (Tabernas, Almería. España). *Acta Botanica Malacitanica*, 18: 189-198.

Navas, M.L. & Garnier, E. 1990. Demography and growth forms of the clonal perennial *Rubia peregrina* in mediterranean vineyard and unmanaged habitats. *J. Ecol.*, 78: 691-712.

Newell, S.J.; Solbrig, O.T. & Kincaid, D.T. 1981 Studies on the population biology of the genus *Viola*. III. The demography of *Viola blanda* and *V. pallens*. *J. Ecol.*, 69: 997-1008.

- Noble, J.C.; Bell, A.D. & Harper, J.L. 1979. The population biology of plants with clonal growth. I. The morphology and structural demography of *Carex arenaria*. *J. Ecol.*, 67: 983-1008.
- Odgen, J. 1974. The reproductive strategy of higher plants. II. The reproductive strategy of *Tussilago farfara* L. *J. Ecol.*, 62: 291-324.
- Olesen, B. & Sand-Jensen, K. 1994. Demography of shallow eelgrass (*Zoostera marina*) populations: shoot dynamics and biomass development. *J. Ecol.*, 82: 379-390.
- Orloci, L. & Orloci, M. 1986. Comparison of communities without the use of species: model and example. *Ann. Bot. (Roma)*, 43: 275-285.
- Orshan, G. 1989. *Plant pheno-morphical studies in Mediterranean type ecosystems*. Kluwer Academic Publ. Dordrecht.
- Peart, D.R. 1989. Species interactions in a successional grassland. I. Seed rain and seedling recruitment. *J. Ecol.*, 77: 236-251.
- van der Pijl, L. 1972. *Principles of dispersal in Higher Plants*. Springer Verlag. Berlin.
- Pitelka, L.F. & Ashmun, J.W. 1985. Population Biology of *Clintonia borealis*. I. Ramet and patch dynamics. *J. Ecol.*, 73: 169-183.
- Primack, R.B. & Kang, H. 1989. Measuring fitness and natural selection in wild plant populations. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 20:367-396.
- Proctor, M. & Yeo, P. 1973. *The pollination of flowers*. Collins ed. London.
- Puglisi, S. 1963. *Esperienze ed orientamenti di tecnica delle sistemazioni calavanchive*. Ministero dell'Agricoltura e delle foreste.
- Rabotnov, T. A. 1950. The life cycle of perennial herbaceous plants in meadow coenoses. *Trudy Botanicheskogo instituta Akademii Nauk SSSR*, seria 3: 7-204.
- Raunkier, C. 1937. *Plant life forms*. Clarendon. Oxford.
- Regüés, D.; Llorens, P.; Pardini, G. Pini, R. & Gallart, F. 1993. Physical weathering and regolith behaviour in a high erosion rate badland area at the Pyrenees: Research design and first results. *Pirineos*, 141-142: 63-84.
- Regüés, D.; Pardini, G. & Pini, R. 1992. Estudio del comportamiento de regolitos arcillosos de zonas abarrancadas frente a variaciones de la temperatura y la humedad. *Estudios de geomorfología en España*. II Reunión Nacional de Geomorfología, Murcia, Vol. I: 171-181.
- Regüés, D.; Pardini, G. & Gallart, F. (en prensa). Regolith behaviour and physical weathering of clayey mudrock as dependent on seasonal weather conditions in a badland area at Vallcebre, Eastern Pyrenees. *Catena*
- Reinartz, J.A. 1984. Life history variation of comon Mullein (*Verbascum thapsus*). III. Differences among sequential cohorts. *J. Ecol.*, 72: 927-936. *Demografia*

Rice, K.J. 1985. Responses of *Erodium* to varying microsites: the role of germination cueing. *Ecology*, 66 (5): 1651-1657.

Rivas Martínez, S. 1987. *Memoria del mapa de series de vegetación de España*. ICONA. Serie técnica. Madrid.

Roberts, H.A. & Ricketts, M.E. 1979. Quantitative relationships between the weed flora after cultivation and the seed population in the soil. *Weeds Res.*, 19: 269-75.

Romero-Díaz, M.A.; López-Bermúdez, F.; Thornes, J.B.; Francis, C.F. & Fisher, G. C. 1988. Variability of overland flow erosion rates in a semi-arid mediterranean environment under matorral cover. Murcia, Spain. *Catena supplement*, 13: 1-11.

Sanchez, G. & Puigdefábregas, J. 1994. Interactions of plant growth and sediment movement on slopes in a semi-arid environment. *Geomorphology*, 9: 243-260.

Sans, F.X. & Masalles, R.M. 1987-88. Fenología de las primeras etapas de la sucesión secundaria tras el abandono de los cultivos en la comarca de "Les Garrigues" (Cataluña interior). *Lazaroa*, 10: 169-179.

Sarukhan, J. & Gadgil, M. 1974. Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. and *R. acris* L. III. A mathematical model incorporating multiple modes of reproduction. *J. Ecol.*, 62 (3): 921-937.

Sarukhan, J. & Harper, J.L. 1973. Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. and *R. acris* L. I. Population flux and survivorship. *J. Ecol.*, 61: 675-716.

Schmid, B. & Harper, J.L. 1985. Clonal growth in grassland perennials. I. Density and pattern-dependent competition between plants with different growth forms. *J. Ecol.*, 73: 793-808.

Sebastià, M. 1991. *Els prats subalpins prepirinencs i els factors ambientals*. Tesi Doctoral inèdita. Fac. de Biologia. U. de Barcelona.

Sheldon, J.C. 1974. The behaviour of seeds in soil. III. The influence of seed morphology and the behaviour of seedlings on the establishment of plants from surface-lying seeds. *J. Ecol.*, 62: 47-66.

Silva, J.F.; Raventós, J.; Caswell, H. & Trevisan, M.C. 1991. Population response to fire in a tropical savanna grass, *Andropogon semiberbis*: a matrix model approach. *J. Ecol.*, 79: 345-356.

Silvertown, J.; Franco, M.; Pisanty, I. & Mendoza, A. 1993. Comparative plant demography-relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *J. Ecol.*, 81: 465-476.

Solbrig, O.T.; Newell, S.J. & Kincaid, D.T. 1980. The population biology of the genus *Viola*. I. The demography of *Viola sororia*. *J. Ecol.*, 68: 521-546.

Solbrig, O.T.; Sarandon, R. & Bossert, W. 1988. A Density-dependent growth model of a perennial herb, *Viola frimbiatula*. *Am. Nat.*, 131 (3): 385-400.

Solé, A.; Josa, R.; Pardini, G.; Aringhieri, R.; Plana, F. & Gallart, F. 1992. How mudrock and soil physical properties influence badland formation at Vallcebre (Pre-Pyrenees, NE Spain). *Catena*, 19:

3/4: 287-300.

Solé i Sabarís, Ll. 1964. *Geografia de Catalunya*. Ed. Aedos. Barcelona

Solé Sugrañes, L. & Mascareñas, P. 1970 Sobre las formaciones Ager y Bagà del Eoceno del Cadí (Prepirineo oriental) y de unos pretendidos olistolitos del mismo. *Acta Geol. Hisp.*, 4: 97-101.

Soriano, I. 1992. *Estudi florístic i geobotànic de la Serra de Moixeró i el Massís de la Tossa d'Alp*. Col.lecció de Tesis doctorals microfitxades núm. 1601.

Svensson, B.M.; Carlsson, B.A.; Karlsson, P.S. & Nordell, K.O. 1993. Comparative long-term demography of three species of *Pinguicula*. *J. Ecol.*, 81: 635-645.

Symonides, E. 1977. Mortality of seedlings in natural psammophyte populations. *Ekol. Pol.*, 25 (4): 635-651.

Symonides, E. 1978. Numbers, distribution and specific composition of diaspores in the soils of the plant association *Spergulo-Corynephorum*. *Ekol. Pol.*, 26 (1): 111-122.

Thompson, K. 1986. Small-scale heterogeneity in the seed bank of an acidic grassland. *J. Ecol.*, 74: 733-738.

Thompson, K. & Grime, J.P. 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *J. Ecol.*, 67: 893-921.

Uranov, A.A. 1975. Age spectrum of the phytocoenopopulation as a function of time and energetic wave processes. *Biologicheskie Nauki*, 2: 7-34.

van der Valk, A.G. & Pederson, R.L. 1989. Seed Banks and the Management and Restoration of Natural Vegetation. In: *Ecology of soil seed banks*. Eds. M.A. Leck; V.T. Parker & R.L. Simpson. Academic Press, Inc. San Diego.

Villegas, N. 1993. *Flora i Vegetació de les muntanyes del Puigsacalm - Serra de Milany*. Tesi Doctoral inèdita.

Vogl, R.J. 1973. Ecology of Knobcone pine in the Santa Ana Mountains, California. *Ecol. Monogr.*, 43: 125-143.

Vorontzova, L.I. & Zaugolnova, L.B. 1985. Population Biology of steppe plants. In: *The Population structure of vegetation*. White, J. (ed.) Dr. W. Junk Publishers. Dordrecht.

Waller, D.M. & Steingraeber, D.A. 1985. Branching and Modular Growth: Theoretical Models and Empirical Patterns. In: *Population Biology and Evolution of Clonal Organisms*. Ed. J. Jackson; L.W. Buss & R.E. Cook. Yale University Press. London.

Watson, M.A. 1990. Phenological effects on clone development and demography. In: *Clonal growth in plants*. Ed. J. van Groenendael & H. de Kroon. SPB Academic Publishing. The Hague.

Weaver, S.E. & Riley, W.R. 1982. The biology of Canadian weeds, 53: *Convolvulus arvensis* L. *Canadian Journal of Plant Science*, 62: 461-472.

- Weller, S.G. 1989. The effect of disturbance on sand dune colonization by *Lithospermum carolinense*. *Ecology*, 70 (5): 1244-1251.
- Werner, P.A. & Caswell, H. 1977. Population growth rates and age versus stage-distribution models for teasel (*Dipsacus sylvestris* Huds). *Ecology*, 58: 1103-1111.
- White, J. 1984. Plant metamerism. In: *Perspectives on Plant Population Ecology*. Ed. by Dirzo, R. & Sarukhan, J. pp. 15-47. Sinauer Associates. Sunderland, Massachusetts.
- White, J. 1979. The plant as a metapopulation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 10: 109-145.
- Wijesinghe, D.K. 1994. Temporal and structural components of ramet independence in the clonal perennial herb, *Potentilla simplex*. *J. Ecol.*, 82: 13-20.
- Williams, O.B. 1970. Population dynamics of two perennial grasses in Australian semi-arid grassland. *J. Ecol.*, 58: 869-876.
- Zachar, D. 1982. *Soil Erosion*. Developments in Soil Science, 10. Elsevier. New York.

ÍNDIX

REGRACIAMENTS

PREÀMBUL

PART I	ELS FACTORS AMBIENTALS	1
1	EL MEDI FÍSIC	3
	1.1 EL MARC GEOGRÀFIC	5
	1.2 UNITATS ESTRUCTURALS I LITOLOGIA	5
	1.3 EL CLIMA	7
	1.3.1 Les temperatures	9
	1.3.2 Les precipitacions	10
	1.4 EL PAISATGE VEGETAL	11
2	ELS BADLANDS. CARACTERÍSTIQUES I DINÀMICA	13
	2.1 CARACTERÍSTIQUES DELS BADLANDS	15
	2.2 PROCESSOS GEOMÒRFICS ALS BADLANDS	16
	2.3 ELS BADLANDS MARGOSOS DE L'EOCÈ	17
	2.4 ELS BADLANDS ARGILOSOS DEL GARUMNIÀ	20
3	LES PARCEL·LES	27
	3.1 DESCRIPCIÓ GENERAL	29
	3.2 PERFILS EDÀFICS I ANÀLISIS FÍSICO-QUÍMIQUES DEL SUBSTRAT	29
	3.3 DADES CLIMÀTIQUES DEL PERÍODE D'ESTUDI	34
	3.3.1 Les temperatures de Cal Parissa	34
	3.3.2 Les temperatures de Cal Carot	36
	3.3.3 Les precipitacions de l'estació de Vallcebre	39
PART II	LA VEGETACIÓ ALS BADLANDS	43
4	DINÀMICA DE LA VEGETACIÓ	45
	4.1 INTRODUCCIÓ	47
	4.2 METODOLOGIA	47
	4.3 RESULTATS	48
	4.3.1 Badlands margosos de l'Eocè	54
	4.3.2 Badlands argilosos del Garumnià	60
	4.4 DISCUSSIÓ I CONCLUSIONS	68
5	CARACTERÍSTIQUES FENOMORFOLÒGIQUES DE LES ESPÈCIES DELS BADLANDS	73
	5.1 INTRODUCCIÓ	75
	5.2 METODOLOGIA	76
	5.2.1 Els atributs vitals	76
	5.2.2 Anàlisi de les dades	76
	5.3 RESULTATS	78
	5.3.1 Grups d'espècies	78
	5.3.2 Atributs vitals	79
	5.4 DISCUSSIÓ I CONCLUSIONS	85
6	EL BANC DE LLAVORS DEL SÒL	93
	6.1 INTRODUCCIÓ	95

6.2	METODOLOGIA	95
6.3	RESULTATS	98
6.4	DISCUSSIÓ I CONCLUSIONS	101
7	L'ESTABLIMENT DE PLÀNTULES ALS BADLANDS	105
7.1	INTRODUCCIÓ	107
7.2	METODOLOGIA	107
7.3	RESULTATS	108
7.4	DISCUSSIÓ I CONCLUSIONS	117
8	FENOLOGIA DE LES ESPÈCIES MÉS ABUNDANTS ALS BADLANDS	121
8.1	INTRODUCCIÓ	123
8.2	METODOLOGIA	123
8.3	RESULTATS	123
8.3.1	<i>Campanula speciosa</i>	126
8.3.2	<i>Centaurea scabiosa</i>	131
8.3.3	<i>Genista scorpius</i>	133
8.3.4	<i>Helianthemum oelandicum</i> subsp. <i>italicum</i>	135
8.3.5	<i>Jasonia tuberosa</i>	139
8.3.6	<i>Koeleria vallesiana</i>	141
8.3.7	<i>Laserpitium gallicum</i>	142
8.3.8	<i>Lavandula angustifolia</i>	146
8.3.9	<i>Lotus corniculatus</i>	148
8.3.10	<i>Onobrychis supina</i>	151
8.3.11	<i>Plantago maritima</i> subsp. <i>serpentina</i>	153
8.3.12	<i>Sesleria albicans</i>	154
8.3.13	<i>Thymelaea tinctoria</i> subsp. <i>nivalis</i>	158
8.3.14	<i>Tussilago farfara</i>	160
8.4	DISCUSSIÓ I CONCLUSIONS	162
PART III	BIOLOGIA I DINÀMICA DE POBLACIONS	
	D'ACHNATHERUM CALAMAGROSTIS	167
9	MORFOLOGIA I ONTOGÈNIA d' <i>Achnatherum calamagrostis</i>	169
9.1	INTRODUCCIÓ	171
9.2	METODOLOGIA	171
9.3	RESULTATS	172
9.3.1	Descripció de l'espècie	172
9.3.2	Ontogènia	173
9.3.2.1	Les plàntules	173
9.3.2.2	Els individus juvenils	176
9.3.2.3	Els individus adults	176
9.4	DISCUSSIÓ I CONCLUSIONS	185
10	L'ESTABLIMENT DE LES PLÀNTULES	189
10.1	INTRODUCCIÓ	191
10.2	METODOLOGIA	191
10.3	RESULTATS	193
10.4	DISCUSSIÓ I CONCLUSIONS	198
11	GERMINACIÓ EN CONDICIONS CONTROLADES	203
11.1	INTRODUCCIÓ	205
11.2	METODOLOGIA	205

11.3 RESULTATS	206
11.4 DISCUSSIÓ I CONCLUSIONS	209
12 SEMBRA DE LLAVORS AL CAMP	213
12.1 INTRODUCCIÓ	215
12.2 METODOLOGIA	215
12.3 RESULTATS	219
12.4 DISCUSSIÓ I CONCLUSIONS	219
13 EL CREIXEMENT DELS INDIVIDUS ADULTS: DEMOGRAFIA MODULAR	223
13.1 INTRODUCCIÓ	225
13.2 METODOLOGIA	226
13.3 RESULTATS	228
13.3.1 Creixement de les tofes	228
13.3.2 Les cohorts del 1990-91	235
13.3.3 Creixement i funcionalitat de les tiges: dinàmica d'una tofa mitjana	240
13.4 DISCUSSIÓ I CONCLUSIONS	254
14 UN MODEL MATRICIAL DEL CICLE BIOLÒGIC D'A. <i>CALAMAGROSTIS</i>	263
14.1 INTRODUCCIÓ	265
14.2 METODOLOGIA	266
14.2.1 Plantejament del model	266
14.2.2 Estimació dels paràmetres de la matriu	268
14.3 RESULTATS	277
14.3.1 Poblacions amb multiplicació vegetativa i reproducció sexual.	281
14.3.2 Efecte del tipus de substrat	281
14.3.3 Poblacions amb possibilitat de colonització per multiplicació vegetativa	282
14.3.4 Efecte de les variacions climàtiques interanuals	287
14.4 DISCUSSIÓ I CONCLUSIONS	291
15 CONCLUSIONS GENERALS	299
16 BIBLIOGRAFIA	305