
6. Dinàmica forestal

Introducció

Les claus de la dinàmica forestal: processos de mortalitat i regeneració

Dinàmica forestal. El cas dels boscos mediterranis d'alzina i pi blanc

6. Dinàmica forestal

Josep Maria Espelta, CREAM

Introducció

Un dels objectius centrals de l'ecologia vegetal és esbrinar quins tipus de factors controlen la distribució espacial de les plantes i, per tant, la composició específica de les comunitats. Aquests factors, i la seva importància, poden canviar segons l'escala d'estudi (figura 6.1). Mentre a una escala regional dos dels factors més importants són el clima (vegeu capítol 4) i el substrat geològic (p. e. calcari, silícic), a una escala més local són la topografia (altitud, orientació, pendent, forma del relleu) i el sòl (gruix, estructura) els elements que controlen els patrons de distribució. Hi ha un tercer grup de factors que influiran, particularment sobre aquesta segona escala, en les espècies presents i en la dinàmica de la comunitat forestal: el *tipus i règim de perturbacions* (incendis, explotació forestal, sequeres, etc.). Les perturbacions, tant naturals (ventades, nevades) com induïdes per l'home (tallades), poden ser moderades (trencada d'una branca, mort d'un arbre) o d'abast més gran (incendi). En qualsevol cas, afecten, en major o menor grau segons la seva intensitat i freqüència, la coberta del bosc i, per tant, modifiquen la disponibilitat de recursos (llum, aigua, nutrients). La identifica-

Figura 6.1. Factors que determinen la distribució dels boscos



A grans trets, la distribució dels boscos està determinada per la climatologia i el substrat geològic a escala regional (A) i per altres factors com la topografia o el tipus de sòl a una escala més local (B). En el temps, l'estructura i composició del bosc poden canviar per efecte de les perturbacions (C), naturals o induïdes per l'home.

ció de l'efecte d'aquests factors sobre la mortalitat i la regeneració de cada espècie serà un element clau per entendre la dinàmica del bosc i per poder predir els canvis en l'estructura i la composició específica de la comunitat, és a dir, la coexistència o la substitució d'espècies.

Les claus de la dinàmica forestal: processos de mortalitat i regeneració

La mortalitat dels arbres ve determinada per la seva longevitat, en funció del cicle biològic, com també per l'acció d'altres causes ambientals (com factors climàtics, malalties, depredació o accidents mecànics). La mort d'un arbre pot produir-se per efecte d'un únic factor (un llamp, una sequera, una ventada, etc.) o bé ser el resultat d'un sumatori de causes diferents, per exemple competència, patògens i estrès hídric; actuant sobre un individu debilitat o envellit. És important destacar que, mentre que és relativament freqüent observar en els nostres boscos processos de mortalitat deguts a l'elevada competència present en masses joves amb una elevada densitat, o bé a esdeveniments climàtics extrems (com la sequera de 1994 o la nevada de 2001), és força més rar observar arbres vells i de gran port senescents o bé morts. Aquest fet obeeix a la joventut dels nostres boscos i a la intensa gestió a la qual han estat sotmesos en temps recents (vegeu capítols 4 i 5). Cal, però, valorar l'extraordinària importància que té la presència de grans arbres vells morts o senescents, en peu o caiguts, tant per a la fauna (ofereixen talaies o refugi per a ocells, caus per a micromamífers, etc.) com per a la pròpia dinàmica del bosc (obertura del sostre del bosc, disponibilitat de recursos, etc.).

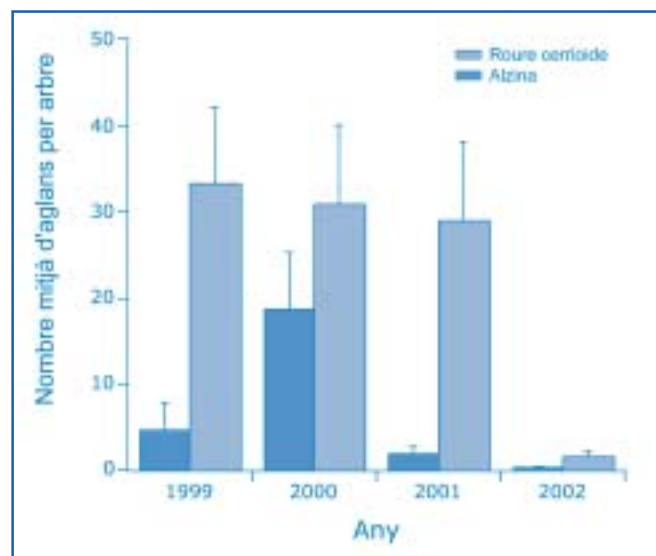
L'alliberament d'espai i de recursos com a conseqüència de la perturbació possibilitarà el procés de reclutament i creixement de nous individus, és a dir, la regeneració del bosc. La primera fase d'aquesta requereix la producció de llavors potencialment viables per germinar. Aquest procés depèn de diferents circumstàncies, la primera de les quals és que els arbres hagin assolit la seva maduresa sexual. Això, tot i que hi ha un ampli rang de variació entre espècies i en algunes d'elles està poc estudiat, acostuma a produir-se en els nostres arbres a una edat força primerenca (al voltant de 10-12 anys en el pi blanc, *Pinus halepensis*), si es compara amb el nombre d'anys que aquestes espècies poden viure. Un cop assolit aquest moment, la producció de llavors està directament relacionada amb la mida dels individus i la disponibilitat de recursos (llum, aigua, nutrients), com també amb la posició, preferent o no, que l'individu ocupa en l'estructura del rodal (arbres del vol, codominants o suprimits). A banda d'aquestes característiques individuals, la producció de llavors també està condicionada per altres característiques generals del rodal. Així, per exemple, Espelta et al. (1995) han observat que tant la producció d'agllans com la mida d'aquestes

disminueixen en augmentar la densitat dels alzinars. En el cas de les espècies dioïques que presenten sexes separats (arbres mascle i femella), com el teix (*Taxus baccata*), la proporció i la situació espacial dels peus mascle i femella en el rodal serà un factor determinant per a la seva regeneració. Sobre aquest conjunt de factors individuals i del bosc hi actuen les condicions meteorològiques, de manera que els anys favorables (pluges abundants, temperatures suaus), la producció de llavors és major. De tota manera, cal destacar en algunes espècies, com l'alzina (*Quercus ilex*), el fenomen de l'anyivoria (*masting*), la producció d'un elevat nombre d'agllans en determinats anys i la nul·la producció en altres, de manera relativament independent a les condicions meteorològiques del moment (figura 6.2). Aquesta característica té una interpretació complexa, i sovint s'atribueix a una estratègia per desconcertar els possibles depredadors que, a causa d'aquest comportament erràtic, no podrien sincronitzar el seu creixement poblacional amb la producció de fruits.

Un cop madures les llavors, la seva dispersió dependrà de diferents característiques morfològiques, com també de la inte-

racció d'altres factors físics (com el vent) o biòtics (animals disseminadors). Entre les característiques que més influencien la capacitat de dispersió destaca la mida de les llavors. Les llavors de mida petita, com les de pollancre (*Populus* sp. pl.), oms (*Ulmus* sp. pl.), alguns aurons (*Acer* sp. pl.) i pins (*Pinus* sp. pl.), són produïdes en grans quantitats i dispersades pel vent, gràcies a la seva forma aerodinàmica, el poc pes i l'ajut d'algunes estructures que faciliten el procés (com les ales de les sàmares). En el cas dels pins, Broncano (2000) ha observat que els pinyons de pi blanc poden arribar a dispersar-se abundantment fins a 25 m des de l'arbre productor, en menor quantitat fins a 50 m i esporàdicament fins a 100 m (figura 6.3). En altres espècies que produeixen llavors grans i pesades, com el faig (*Fagus sylvatica*), l'alzina, el castanyer (*Castanea sativa*) o els roures (*Quercus* sp. pl.), les llavors simplement cauen de l'arbre i, com a molt, es desplacen alguns metres per efecte del relleu (pendent) o arrossegades per l'escolament de la pluja. Tot i això, aquestes llavors que de fet constitueixen la base de la dieta d'alguns animals (rosegadors, ocells, etc.), poden ser dispersades per aquests a llargues distàncies, fins i tot superiors a les que cobreixen les llavors que són empenyes pel vent. Un cas ben

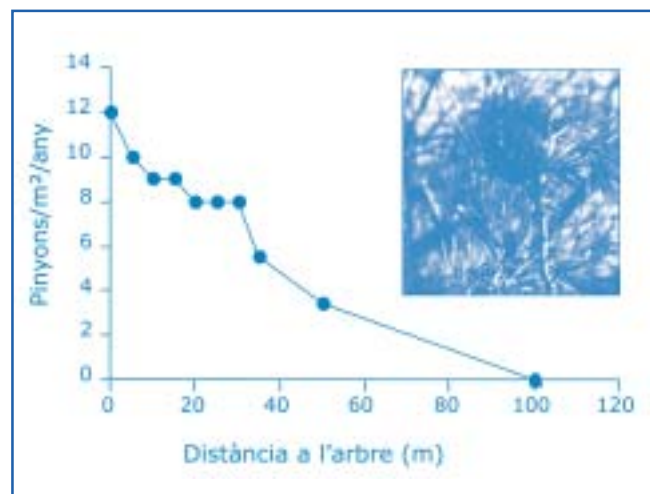
Figura 6.2. Producció d'agllans en alzina i roure cerrioide en el període 1999-2002



El gràfic mostra la mitjana de la producció d'agllans en l'alzina (fosc) i el roure cerrioide (clar) durant quatre anys (període 1999-2002) a la Serra de Collserola. Noteu la gran heterogeneïtat en la producció entre anys (sobretot en l'alzina), l'escassíssima fructificació de l'any 2002 i la gran diferència que pot existir, fins i tot entre dues espècies filogenèticament properes.

Font: Modificat de Cortés, 2003.

Figura 6.3. Nombre de pinyons de pi blanc que arriben a terra segons la distància a l'arbre font



La gràfica mostra el nombre mitjà anual de pinyons per m² que arriben a terra segons la distància a l'arbre que actua com a font de dispersió. A mesura que ens allunyem de l'arbre font, la quantitat de pinyons disminueix considerablement (a poc més de 30 m de distància només trobem la meitat de pinyons que a sota de l'arbre).

Font: Modificat de Broncano, 2000.

conegut és la dispersió de les aglans de roure i alzina per alguns ocells, entre els quals destaca el gaig (*Garrulus glandarius*). Aquesta dispersió no és pas un procés voluntari, ans el resultat de l'oblit de magatzems de llavors o bé de la pèrdua d'aquestes llavors durant el procés de transport. La dispersió d'aglans a llarga distància per animals ens ajuda a entendre la progressiva colonització per l'alzina, que hom observa en pinedes de pi blanc o en brolles, sense que hi hagi arbres adults d'aquesta espècie al voltant.

Per bé que nombrosos animals participen en la dispersió de les llavors, també es cert que bona part d'aquestes són depredades i consumides pels animals, des d'insectes (p. e. formigues) fins a mamífers (esquirols, guineus, senglars, etc.). Aquesta depredació no acostuma a alterar la composició específica de la comunitat, però sí que, en canvi, pot modificar de manera important la densitat de regenerat d'algunes espècies (Terradas, 2001). Entre els insectes, les formigues granívores destaquen pel seu elevat consum de llavors d'algunes espècies. En diferents estudis duts a terme amb pinyons de pinassa (*Pinus nigra*), s'ha observat com formigues (sobretot del gènere *Messor*) podien arribar a depredar fins el 80 % de pinyons disponibles en una zona (Ordóñez i Retana, 2004). Certament, els pinyons resulten molt atractius per a nombrosos animals i així, per exemple, observacions realitzades al Parc de Collserola (Barcelona) han constatat com els esquirols poden arribar a depredar entre el 30 % de pinyes de pi blanc en un any de bona producció d'aquests fruits, i un 50 % de la collita total en anys de baixa producció (Andreu et al., 2000). També les llavors grans, com les d'alzina, roure o faig per exemple, poden sofrir elevades taxes de depredació que difereixen segons l'estructura del bosc. Cortés (2003) han trobat que el percentatge de depredació d'aglans d'alzina i roure pot variar entre el 20 % en boscos esclarissats i el 40 % en boscos densos de la mateixa Serra de Collserola.

Per poder germinar, les llavors que escapen de la depredació han de ser dipositades en microllocs (*microsites*) que les proveeixen de les condicions de temperatura, humitat i tipus de sòl adients. Aquestes condicions canvien segons l'espècie. Per regla general les llavors petites, sovint de cobertes dures, són menys sensibles a la humitat ambiental i requereixen d'un sòl nu (sòl mineral) per poder germinar. En canvi, les llavors grans es dessequen més ràpidament i per això necessiten restar protegides per la fullaraca o altres restes vegetals, amb una humitat ambiental alta i ambients ombrívols. Aquests requeriments marcaran, ja de bon principi, en quin tipus d'ambients la regeneració d'unes espècies o altres es veurà afavorida. En el primer cas, els sòls pertorbats (mancats de fullaraca) seran un ambient favorable per a aquest procés, mentre que en el segon cas l'establiment de les llavors es produirà preferentment en

zones menys alterades (sòls que conserven els horitzons superficials, sovint sota una coberta arbrada).

Un cop establertes, les plàntules requereixen de les condicions de llum i aigua adients per sobreviure, iniciar el seu creixement i assolir nous estadis del cicle vital, el d'arbrissó i finalment, el d'arbre. En les espècies d'arbres, la disponibilitat de llum ha estat considerada un dels factors ambientals més importants que influirà en el procés de regeneració i així s'ha establert una classificació entre: les espècies que no poden regenerar sota la coberta del bosc (*intolerants a l'ombra*), les que sí poden establir-se i mantenir un banc de plàntules en aquestes condicions (*mig tolerants a l'ombra*) i les que poden regenerar, créixer i reproduir-se en condicions d'ombra (*tolerants a l'ombra*, parlant estrictament). A diferència dels boscos tropicals, en els boscos de Catalunya no trobem espècies completament tolerants a l'ombra, és a dir, que puguin completar el seu cicle biològic en aquestes condicions, i totes les nostres espècies o bé es comporten com intolerants, o bé requereixen ombra només en les primeres fases del seu desenvolupament. D'altra banda, cal destacar que, en el nostre clima mediterrani, on l'aigua és el principal recurs limitant, la intolerància a l'ombra porta aparellada una major resistència a l'estrès hídric, el qual s'incrementa en condicions d'elevada radiació solar. En canvi, les espècies d'ombra són molt més sensibles a aquest estrès.

La tolerància o intolerància a l'ombra, de fet, resumeix una veritable síndrome de característiques lligades al procés de regeneració: la mida de les llavors, el seu mecanisme de dispersió, les condicions que requereixen per a la germinació i les característiques morfològiques i fisiològiques que permetran el desenvolupament de les plàntules. Les espècies intolerants a l'ombra acostumen a presentar llavors petites. Aquestes llavors, que per la seva petita mida necessiten sòl sense fullaraca, contenen poques reserves per furnir el creixement inicial de les plàntules en situacions desfavorables (per exemple, d'ombra) o per competir amb altres plantes. Per això, aquestes espècies no poden mantenir un banc de plàntules o arbrissons en un bosc tancat, amb una elevada cobertura arbòria. Per a la seva regeneració necessiten ambients oberts, sovint pertorbats, on incideixi una elevada radiació solar i on puguin expressar ràpidament el seu creixement. Són espècies de creixement relativament ràpid, que inverteixen majoritàriament els seus fotoassimilats en aquest procés, en lloc de destinar-los a reserves, defensa, etc. A nivell fisiològic, acostumen a presentar elevades taxes fotosintètiques, juntament amb diferents mecanismes per controlar les pèrdues d'aigua per transpiració (bon control estomàtic), mentre que, a nivell arquitectònic, fan una assignació prioritària de la seva biomassa cap a fulles (òrgans assimiladors) i tija. En canvi, les espècies tolerants a l'ombra tenen llavors grans, que necessiten ambients amb una bona humitat per germinar i que

contenen una important quantitat de reserves per al creixement de les plàntules. Per això, aquestes espècies poden mantenir un banc de plàntules (*regeneració avançada*) en boscos madurs, sota una elevada cobertura arbòria. Contràriament al cas anterior, són espècies de creixement relativament lent, fusta més aviat densa, i sovint amb un elevat contingut de metabòlits secundaris que les protegeixen dels fitòfags (com els tannins en les fagàcies). Acostumen a presentar menors taxes fotosintètiques i a tenir més pèrdues d'aigua per transpiració (menor control estomàtic). A nivell arquitectònic, presenten una més gran inversió en arrels i òrgans de reserva. Des del punt de vista evolutiu, s'ha interpretat que les espècies tolerants a l'ombra representen una estratègia més conservadora, en la qual s'intenta optimitzar la possibilitat de supervivència, a costa però d'un creixement menor i més lent, mentre que les espècies intolerants intenten maximitzar el seu ràpid creixement per assegurar-se la disponibilitat de llum. Aquests dos comportaments poden considerar-se els dos extrems d'un gradient continu en què podríem situar i comparar entre si la resposta regenerativa de les diferents espècies d'arbres dels boscos de Catalunya.

A banda de les característiques de producció de llavors, dispersió, depredació i la tolerància o intolerància del regenerat a l'ombra, altres atributs vitals de les espècies poden incidir en el seu procés de regeneració. En aquest context és important destacar la capacitat de rebrotar (restituir la part aèria perduda per efecte d'una pertorbació a partir de bancs de gemmes protegides) que presenten molts dels arbres planifolis que trobem en els nostres boscos (com alzina, suro, roure, castanyer, faig, etc.). Tot i que aquesta rebrotada serà tractada amb més profunditat en relació amb els incendis forestals en el capítol 7, és important destacar que, tot i no tractar-se d'un veritable mecanisme de reproducció, car no dona lloc a nous individus genètics, sí que en canvi significa la reiteració o reconstrucció de la part aèria d'un individu que li permet seguir ocupant un determinat espai, impedir la instal·lació d'altres plantes i controlar un determinat volum de recursos (llum, aigua i nutrients). Així doncs, la rebrotada després d'una pertorbació esdevé un possible mecanisme de regeneració del bosc que comporta canvis en l'estructura del rodal, però no en la seva composició específica a curt termini, ja que no hi ha incorporació de nous individus ni reemplaçament.



Dinàmica forestal.

El cas dels boscos mediterranis d'alzina i pi blanc

L'alzina (*Quercus ilex* L.) i el pi blanc (*Pinus halepensis* Mill.) són dues de les espècies forestals més abundants a l'oest de la conca mediterrània, amb un considerable encavallament de les seves àrees de distribució respectives. A Catalunya alzinars, pinedes i boscos mixtos d'ambdues espècies formen un mosaic

típic de la muntanya mitjana i la terra baixa. En aquest sentit, el pi blanc és l'espècie forestal més estesa (20 % de la superfície forestal abrada), seguit de prop per l'alzina (15 %, i tercera espècie més abundant al nostre país després del pi roig, 18 %). Per la seva importància paisatgística, ecològica i en la gestió forestal (aprofitament de fusta i llenyes), la biologia i ecologia d'ambdues espècies, com també la dinàmica d'aquests boscos, ha estat força estudiada en els darrers anys.

L'alzina és una espècie perennifòlia i esclerofil·la, de creixement lent i fusta dura, amb una gran assignació de biomassa a les arrels i amb una vigorosa capacitat per rebrotar després de pertorbacions. L'alzina presenta una clara anyivoria en la seva producció de fruits (agllans), els quals resten a poca distància de la font de producció o bé puntualment són dispersats per alguns animals. En canvi, el pi blanc és una conífera de creixement més ràpid, sense capacitat de rebrotar però amb un elevat potencial de producció i dispersió de llavors que li permet colonitzar àrees recentment pertorbades i relativament distants. Pel que fa als requeriments de llum i aigua, les dues espècies presenten clares diferències, especialment durant la fase de regeneració. Així doncs, l'alzina ha estat tradicionalment considerada com una espècie força tolerant a l'ombra i amb una moderada resistència a l'estrès hídric, mentre que el pi blanc ha estat classificat com intolerant a l'ombra i amb una gran tolerància a l'estrès hídric.

La sensibilitat de les agllans d'alzina a la dessecació i, per tant, la seva curta viabilitat (1-2 mesos) fan que aquestes necessitin nivells baixos de llum i una elevada humitat ambiental, com la que es troba sota una coberta arbòria tancada, per a la germinació i la supervivència de les plàntules. Diferents estudis en condicions controlades han indicat que l'òptim per aquest establiment i supervivència se situa en ambients on la intensitat de llum no supera el 8 % i amb una disponibilitat d'aigua no inferior a 500 l/m² anuals (Retana et al., 1999). Aquesta importància de la llum i l'estrès hídric com a factors limitants per al reclutament de l'alzina s'ha vist corroborada per treballs de camp en els quals s'ha observat que la major supervivència de les plàntules es dona en microllocs en forma de depressió, amb fullaraca, en comparació de llocs de sòls pedregosos, nus o en forma de monticle (Retana et al., 1999). La importància de la disponibilitat d'aigua ha quedat palesa també en les observacions de camp, en les quals s'ha constatat un clar increment en la densitat de plàntules d'alzina amb l'altitud i en les obagues.

El requeriment d'una elevada humitat per a les plàntules d'alzina s'explica pel reduït control de les pèrdues d'aigua per transpiració, mentre que la seva tolerància a l'ombra estaria relacionada amb una gran capacitat per mantenir elevades quantitats de pigments fotosintètics en aquestes condicions i, per tant, una bona capacitat d'assimilació. Aquestes caracte-

rístiques són les que ens expliquen que aquesta espècie pugui mantenir un banc de plàntules «estacionades» sota el vol del bosc, amb una supervivència que pot abastar nombrosos anys, però sense creixement. No obstant això, els mateixos estudis citats anteriorment han indicat que si bé, l'òptim per a la supervivència dels plançons se situa al voltant del 8 % de llum, el seu creixement augmenta notablement quan la radiació arriba al 36 %, equivalent a la llum present en boscos amb un vol mig tancat. Aquests resultats palesen que perquè hi hagi un reclutament efectiu de plançons d'alzina i que aquests progressin cap a nous estadis de creixement juvenil (arbrissons) cal, en un bosc que presenta una estructura força madura (elevat recobriment, fullaraca al sòl, etc.), que es doni un règim de perturbacions moderat (trencadissa d'algunes branques, mort d'alguns arbres vells, etc.).

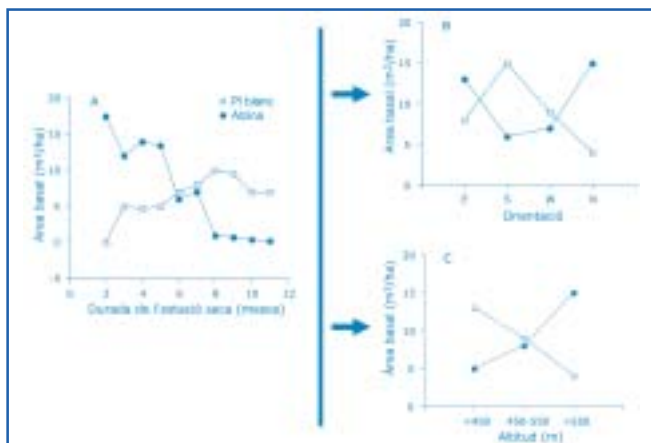
Tal com s'ha comentat anteriorment, la presència de boscos madurs és escassa a Catalunya. Així doncs, la major part d'alzinars, fruit bàsicament d'una antiga gestió centrada en la producció de carbó i actualment de llenya, presenten una estructura de bosc jove, amb una elevada densitat de peus, de mida petita (vegeu capítol 4), en els quals es practiquen aclarides de selecció cada 20-30 anys. En aquests casos la «renovació» del bosc està centrada i dominada per la vigorosa capacitat de rebrotar d'aquesta espècie. Tal com han constatat diferents estudis, la tallada fa que el nivell de radiació augmenti molt (fins al 80 % aproximadament), fet que suposa unes condicions poc favorables per a la germinació de les aglans i la supervivència dels plançons d'alzina, a banda de la gran competència que representen els individus ja instal·lats i que estan rebrotant. En aquests casos, doncs, s'ha observat que el reclutament de nous individus és pràcticament nul i que el bosc es reconstrueix bàsicament a partir dels individus que rebroten. Com s'ha posat de manifest en estudis d'aclarides d'alzinars en el Montseny, el primer any després de la pertorbació el nombre de rebrots per individu arriba a ser de 167 per disminuir fins a 3,5 peus arboris al cap de 30 anys, a causa de la progressiva competència per la llum entre els rebrots d'un mateix individu (Retana et al., 1992). Diferents autors han alertat que, tot i que encara no s'ha constatat una disminució en la capacitat de rebrotada d'aquests boscos amb l'edat, no és descartable que es produeixi a mitjà o llarg termini (vegeu capítol 7). Si fos així, el nul reclutament de nous individus, a banda d'induir alguns problemes per la manca de renovació dels recursos genètics, podria comprometre la continuïtat per rebrotada d'aquests boscos.

Si es compara amb el model descrit per a l'alzina, el pi blanc necessita les condicions ambientals oposades per a la seva regeneració. Tal com han constatat diferents estudis, les llavors d'aquesta espècie necessiten sols minerals lliures de fullaraca per iniciar la seva germinació. Aquestes condicions rarament es donen sota la coberta del bosc, on la mateixa pinassa difi-

culta el contacte dels pinyons amb el sòl i l'arrelament de les plàntules en néixer. A banda, l'ombra que produeixen les capçades dels arbres dificulta el creixement dels plançons. En aquest sentit, tot i que gràcies a la gran plasticitat morfològica i fisiològica d'aquesta espècie, algunes vegades es poden observar petits plançons recentment germinats en el bosc, la seva supervivència és incerta. En estudis complementaris als anteriorment esmentats per a l'alzina, s'ha observat com la supervivència dels joves pinetons és excel·lent sota nivells d'intensitat de llum del 80 %, fins i tot amb una disponibilitat hídrica de 450 l/m² anuals. La intolerància a l'ombra de l'espècie s'atribueix al fet que, tant bon punt augmenta la quantitat de tija i branquillons que suporten la capçada d'aquests pinetons, probablement les despeses en el manteniment d'aquestes estructures depassen la minsa assimilació fotosintètica que es produeix en aquestes condicions. Aquest fet, unit a la competència exercida pels arbres més grans, condueix a la mortalitat de plàntules i arbrissons. En canvi, la supervivència de les plàntules de pi blanc en condicions d'elevada intensitat de llum i dèficit hídric és possible gràcies a eficaços mecanismes de control de les pèrdues d'aigua, tant fisiològics (control estomàtic, ajust osmòtic) com morfològics (reducció de l'àrea foliar i, fins i tot, senescència d'una part de les fulles). Totes aquestes característiques fan que la regeneració es vegi afavorida després de perturbacions severes que disminueixen dràsticament la coberta arbòria, o bé quan es tracta de colonitzar nous espais oberts (p. e. camps de conreu abandonats).

Una situació particular i força interessant s'esdevé quan analitzem la regeneració d'aquestes dues espècies en boscos mixtos, molt abundants en nombroses comarques de Catalunya (vegeu capítol 4). En aquest cas com assenyalen Zavala et al. (2000), comparant resultats d'experiments en condicions controlades amb observacions de camp i models de simulació de la dinàmica forestal, la composició d'aquests boscos mixtos estarà determinada per la interacció de dos elements: les característiques climàtiques i el règim de perturbacions, amb un balanç entre les situacions de coexistència d'ambdues espècies o bé una progressiva dominància de l'alzina o el pi blanc (figura 6.4). A una escala regional, l'efecte de la durada de l'estació seca és altament significativa. En l'extrem més sec (més de vuit mesos de sequera), el pi blanc forma bosquets monoespècífics. En aquest punt, fins i tot la presència de regenerat disminueix en passar d'obaga a solana, seguint la dràstica disminució de la disponibilitat hídrica imposada per l'orientació. En l'altre extrem del gradient (menys de quatre mesos de sequera), l'alzina esdevé l'espècie dominant. En les situacions amb una durada de l'estació seca intermèdia (entre quatre i vuit mesos), trobem les dues espècies seguint un gradient d'abundància marcat per l'altitud i l'orientació, amb una major presència de l'alzina en alçada i en les obagues i del pi blanc a la terra baixa i en les solanes.

Figura 6.4. Factors que determinen la dominància d'alzina o pi blanc



El gràfic mostra l'evolució de l'àrea basal mitjana (en m²/ha) d'alzina (punts negres) i pi blanc (punts blancs) segons el nombre de mesos que dura l'estació seca a Catalunya (A), i segons l'orientació (B) i l'altitud (C) al Figaró. A mesura que augmenta la durada de l'estació seca, augmenta la presència de pi blanc, mentre que l'alzina mostra el patró invers. Pel que fa a l'orografia el pi blanc es troba majoritàriament a les exposicions sud i oest i a una menor altitud, mentre que l'alzina domina en els vessants nord i est i a més altitud.

Font: Modificat de Zavala et al., 2000.

Juntament amb aquest efecte climàtic i topogràfic, la dinàmica dels boscos mixtos de pi blanc i alzina està condicionada pels canvis temporals en l'obertura i tancament del bosc per efecte de les perturbacions (figura 6.5). En les zones més perturbades, amb nivells de radiació solar més elevats incidint en el sòl, la presència de pi blanc s'incrementa, mentre que, en les zones amb una menor intensitat de perturbació, l'alzina troba les condicions òptimes per al seu establiment.

Aquest model de dinàmica forestal, basat en la interrelació de variables climàtiques i topogràfiques amb el règim de perturbació, és aplicable, amb matisos, al que succeeix amb altres espècies de coníferes i planifolis de Catalunya les quals presenten àrees de distribució sobreposades, com el pi roig (intolerant a l'ombra) amb el roure o amb el faig (tolerants a l'ombra). També en el cas que es tracti únicament de coníferes és produïen situacions semblants, controlades pel grau de tolerància a l'ombra de les espècies presents. Per exemple, a la Catalunya central els boscos de pi blanc se situen als vessants solana i a una altitud més baixa que la pinassa, localitzada preferentment en orientacions nord i a major altitud. En la zona on les dues espècies coexisteixen, la pinassa, relativament més tolerant a l'ombra que el pi blanc, el substitueix si el règim de perturbaci-

Figura 6.5. Dinàmica dels alzinars, boscos mixtos i pinedes segons l'estrès hídric i el règim de perturbació



El gràfic mostra una representació idealitzada de la transició i dinàmica entre els alzinars, els boscos mixtos i les pinedes de pi blanc on en abcises es mostra l'estrès hídric i en ordenades el temps des de la darrera perturbació. Noteu que un major temps des de la darrera perturbació implica un major recobriment i per tant una menor intensitat de llum a l'interior del bosc.

Font: Modificat de Zavala et al., 2000.

ons és moderat. De manera semblant, a l'alta muntanya dels Pirineus, pi roig, avet i pi negre es distribueixen seguint un gradient altitudinal, modificat localment per l'orientació i el relleu. Tal com han assenyalat estudis fets a la Mata de València, la major tolerància a l'ombra de l'avet permet el reclutament d'aquesta espècie en les zones de bosc més tancat, la regeneració del pi roig es localitza preferentment a les grans clarianes, mentre que el pi negre presenta un comportament intermedi. En el cas dels planifolis rebrotadors (p. e. alzina, roure, castanyer, faig) la diferent tolerància a l'ombra durant les fases juvenils també condiciona la regeneració dels boscos mixtos d'aquestes espècies. En comparar el comportament de l'alzina i el roure cerrioide (*Quercus cerrioides*), Cortés (2003) ha observat una major capacitat de supervivència de les plàntules de roure a baixes intensitats de llum en contrast amb l'alzina que, en aquest cas, seria comparativament menys tolerant. Aquests resultats es confirmen en estudis de camp on s'ha detectat una major presència de plàntules de roure en els boscos mixtos de les dues espècies amb major cobertura arbòria. No obstant això, en aquest cas la dinàmica també estarà condicionada per possibles diferències en la capacitat de rebrotar de les dues espècies. En concret, s'observa una major capacitat en la producció de rebrots en l'alzina, el que indicaria una millor aptitud

d'aquesta espècie sobre el roure per resistir perturbacions severes o reiterades (Espelta et al., 2003).

Tot i que tenim un coneixement relativament bo dels factors que controlen la distribució i dinàmica de bona part de les espècies d'arbres de Catalunya dominants a escala de paisatge, queden algunes importants qüestions obertes que necessiten un continuat esforç de recerca experimental, de camp i a partir de models de simulació. En particular, desconeixem força quin pot ser l'efecte sobre els nostres boscos d'un canvi climàtic més que probable (vegeu però, els capítols 9 i 10) com també altres esdeveniments directament o indirecta relacionats amb l'home: augment de la contaminació atmosfèrica (especialment l'ozó troposfèric), recessió de la gestió de les masses forestals, augment de la fragmentació d'algunes zones boscoses (carreteres, urbanitzacions, etc.) i també la reiteració de perturbacions ca-

tastròfiques (p. e. grans incendis). A banda d'aquests reptes, cal també millorar el coneixement dels factors que controlen la dinàmica de les altres espècies arbrades de Catalunya no abundants a escala de paisatge, ja que 75 de les gairebé 90 espècies trobades en l'Inventari Ecològic i Forestal de Catalunya (88 en total, vegeu quadre 4.1) no arriben a l'1 % de la superfície forestal arbrada de Catalunya. Aquestes espècies són «rars», en el sentit que es troben localitzades en àrees geogràfiques restringides o que es distribueixen més àmpliament per Catalunya però sempre presents amb un nombre petit de peus. Tanmateix, tot i ser poc rellevants pel que fa al paisatge o a l'estructura del rodal, poden tenir un elevat valor en termes de la diversitat de la comunitat vegetal *per se* i per al funcionament general de tot l'ecosistema forestal. Aquest és el cas de nombroses espècies com el teix, les moixeres, etc., que moltes vegades forneixen recursos importants a la fauna, i de les quals encara avui en tenim un escàs coneixement.