

Evolución de la biomasa de los grupos taxonómicos y funcionales de plantas en comunidades pascícolas pirenaicas*

M^a Teresa Sebastià y Rosa M^a Canals

Departament Producció Vegetal. ETSEALL. Av. Rovira Roure, 177. 25006 Lleida

Key words: chamaephytes, graminoids, grassland structure, Leguminosae, non graminoids, plant productivity.

Resumen. Analizamos las estrategias de desarrollo de los principales grupos funcionales de plantas de algunos pastos subalpinos pirenaicos (gramíneas, otras graminoides, leguminosas, otras no graminoides) a lo largo del período de crecimiento. Comparamos dichas estrategias en diferentes comunidades y bajo condiciones ambientales diversas. Las gramíneas constituyen en todos los casos la familia más abundante y diversificada, y en las parcelas mesofíticas parece que su dinámica de crecimiento determina el crecimiento de la hierba. En cambio, en la comunidad xerofítica de *Carex humilis* existe una codominancia entre graminoides y no graminoides, aunque su diversidad es comparable a la del resto de las comunidades. En esta comunidad existe una biomasa aérea preexistente al inicio del período de crecimiento, debido a su gran proporción de caméfitos. Existe una repartición temporal del pasto; las graminoides en general presentan un desarrollo más temprano que las no graminoides, lo cual puede relacionarse con la forma de crecimiento, la presión selectiva de los herbívoros rumiantes y el tipo de polinización. La proporción de leguminosas no presenta diferencias significativas entre comunidades o parcelas, ni en el peso seco, ni en la frecuencia, ni en la diversidad de especies.

Abstract. *Distribution and biomass dynamics of plant functional groups from Pyrenean grasslands.* We analyse the developmental strategies of the principal plant functional groups (Gramineae, other graminoids, Leguminosae, other non graminoids) during a growing season. We compare these strategies in different communities, and under different environmental conditions. Gramineae are the most abundant and diversified family in all cases, and in mesic plots their growing dynamics determines grassland growth. In the xeric community of *Carex humilis* it exists a codominance between graminoids and non graminoids, although their diversification is comparable to the other grasslands. In that community there is an extant aboveground biomass at the beginning of the growing season, because of its high chamaephytes ratio. There is a spacial and temporal distribution of the ground; graminoids develop earlier than non graminoids, and that can be related to growing form, selective pressure from the ruminants and pollination mode. Leguminosae ratio does not present significant differences among communities or plots in dry weight, frequency and species diversification.

Introducción

Los prados subalpinos pirenaicos están constituidos por plantas que pertenecen a grupos taxonómicos de características morfológicas y funcionales dife-

*Trabajo parcialmente presentado en las III Jornadas de Ecología Terrestre, León.

rentes (Sebastià 1991). Entre ellos, son muy abundantes las gramíneas, como en todas las comunidades pratenses, pues se trata de una familia que en general prefiere ambientes con poca sombra, y cuya difusión y expansión están muy relacionadas con la acción de los herbívoros y con las actividades agrícolas del hombre (Stebbins 1981; Clayton 1981; Heywood 1985).

Las gramíneas presentan la capacidad de reiniciar el crecimiento después del pastoreo a partir de las yemas laterales supervivientes, teniendo lugar, incluso, un aumento de la productividad como consecuencia de esta perturbación, suponiendo que no haya sido excesivamente intensa (Kelting 1954; Gounot & Yu 1980; McNaughton 1984). Por otro lado, las gramíneas perennes —que son mayoritarias en los ecosistemas considerados— reconstituyen su nivel de reservas antes de la floración, con lo cual la retirada de material vivo no representa un impedimento serio para su crecimiento, si la explotación no se realiza excesivamente pronto (Moule, 1980). En cultivos mixtos con dicotiledóneas, la disposición erecta de las hojas de las gramíneas permite una utilización óptima de la luz por el dosel y la coexistencia entre ambos tipos de plantas (Monsi et al. 1973; Schulze 1982). En cuanto a su polinización, anemófila, se ve favorecida en ambientes abiertos, con período vegetativo corto y baja densidad de polinizadores, condiciones que se dan en las comunidades mencionadas (Whitehead 1969, 1983; Stebbins 1970; Proctor & Yeo 1975; Regal 1982; Sebastià en prensa).

Otro grupo taxonómico importante, de características funcionales específicas, es el de las leguminosas, también preferentemente heliófilas y de distribución mundial amplia. Su gran importancia ecológica reside en la muy generalizada capacidad de crear nódulos de simbiosis con las bacterias fijadoras de nitrógeno (Pohlill & Raven 1981) y por enriquecer la hierba en proteína (Ferrer et al. 1976). Las leguminosas se ven más afectadas por el pastoreo, ya que sus reservas son máximas en el momento de la floración, proceso que la acción de los rumiantes tiende a inhibir (Moule 1980).

Analizamos las estrategias de desarrollo seguidas por los principales grupos funcionales de plantas (gramíneas, otras graminoides, no graminoides leguminosas, otras no graminoides) a lo largo del período de crecimiento y comparamos dichas estrategias en distintas comunidades y bajo condiciones microambientales diferentes.

Métodos

En el Pla de Rus (coordenadas UTM 31T DG08, municipio de Castellar de N'Hug, provincia de Barcelona, en los Pirineos Orientales) se establecieron cuatro parcelas protegidas del ganado, de características microambientales diferentes, todas a 2100 m de altitud y sobre roca carbonatada. En una de las parcelas, la vegetación estaba constituida por prados mesofíticos con dominancia de *Nardus stricta*; en otras dos, por prados de *Festuca nigrescens*; y la cuarta correspondía a un pasto xerofítico de *Carex humilis* (véase tabla 1 para

Tabla 1. Frecuencias centesimales de las especies sobre los transectos lineales realizados sobre cada una de las parcelas analizadas. 1) parcela de *Festuca nigrescens* (NE); 2) parcela de *Nardus stricta* (NE); 3) parcela de *F. nigrescens* (SE); 4) parcela de *Carex humilis* (SE).

Especies	1	2	3	4
<i>Achillea millefolium</i>	0	33	0	0
<i>Agrostis capillaris</i>	81	81	13	0
<i>Androsace villosa</i>	0	0	0	1
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	2	11	0	0
<i>Anthyllis vulneraria</i>	0	0	1	1
<i>Avenula pratensis</i>	4	2	5	11
<i>Briza media</i>	0	0	21	0
<i>Bupleurum ranunculoides</i>	3	0	5	2
<i>Carex caryophyllea</i>	2	0	50	0
<i>Carex ericetorum</i>	42	3	0	0
<i>Carex humilis</i>	0	0	0	42
<i>Cirsium acaule</i>	9	3	7	0
<i>Deschampsia flexuosa</i>	3	0	0	0
<i>Dianthus monspessulanus</i>	11	6	0	0
<i>Endressia pyrenaica</i>	6	15	7	0
<i>Euphorbia cyparissias</i>	24	2	0	0
<i>Euphrasia</i> sp.	0	0	0	6
<i>Festuca airoides</i>	0	11	0	0
<i>Festuca gautieri</i>	0	0	0	9
<i>Festuca nigrescens</i>	51	37	66	7
<i>Festuca</i> gr. <i>rubra</i>	0	0	0	7
<i>Galium pumilum</i>	0	15	0	0
<i>Galium verum</i>	4	6	2	0
<i>Globularia cordifolia</i>	0	0	5	0
<i>Helianthemum oelandicum</i> ssp. <i>italicum</i>	0	0	6	26
<i>Hieracium</i> gr. <i>pilosella</i>	0	0	2	0
<i>Hippocrepis comosa</i>	0	0	0	2
<i>Hypochoeris maculata</i>	0	6	0	0
<i>Koeleria macrantha</i>	31	28	6	0
<i>Koeleria vallesiana</i>	0	0	0	4
<i>Lotus corniculatus</i>	7	10	5	5
<i>Luzula campestris</i>	29	26	3	0
<i>Myosotis alpestris</i>	0	12	0	0
<i>Nardus stricta</i>	0	48	0	0
<i>Paronychia kapela</i> ssp. <i>serpyllifolia</i>	0	0	0	10
<i>Phyteuma hemisphaericum</i>	4	1	0	0
<i>Plantago media</i>	0	0	1	0
<i>Plantago monosperma</i>	0	0	1	0
<i>Poa alpina</i>	1	0	1	2
<i>Potentilla crantzii</i>	7	2	14	13
<i>Ranunculus bulbosus</i>	2	2	1	1
<i>Ranunculus montanus</i>	0	7	0	0
<i>Sedum acre</i>	0	0	1	0
<i>Seseli nanum</i>	0	0	2	4
<i>Stellaria media</i>	0	8	1	0
<i>Taraxacum dissectum</i>	3	1	2	0
<i>Thymus nervosus</i>	0	1	0	1
<i>Thymus pulegioides</i>	21	3	4	0
<i>Trifolium pratense</i>	2	0	0	0
<i>Trifolium repens</i>	2	4	0	0
<i>Viola tricolor</i> ssp. <i>subalpina</i>	0	1	0	1

mayor detalle sobre su composición florística). Las tres comunidades mencionadas, junto con las de *Festuca gautieri*, son las más frecuentes en los pastos subalpinos sobre calizas de la zona (Sebastià 1991), aunque la vegetación original estaba formada por bosques de *Pinus uncinata*.

La parcela con *Nardus stricta*, de suelo profundo (más de 90 cm) y descarbonatado, se situaba en una ligera concavidad del terreno expuesta hacia el nordeste. Una de las parcelas con la comunidad de *Festuca nigrescens* estaba situada por encima de la anterior, en una pequeña vaguada, con la misma exposición y con suelo un poco menos profundo (40 cm hasta el horizonte 2C), también descarbonatado y con pH de cerca de 6. La otra parcela con *Festuca nigrescens*, situada en la parte baja de una formación coluvial superficial de ladera, tenía orientación sureste, con un suelo de profundidad semejante al anterior, que también estaba descarbonatado, aunque el pH era algo superior (entre 6 y 7, según el horizonte). El pasto xerofítico de *Carex humilis*, sobre suelo poco profundo (unos 20 cm como máximo) y muy pedregoso, que reaccionaba al HCl al 10%, indicando presencia de carbonatos, se ubicaba sobre un pequeño montículo con orientación sureste.

Se realizó un seguimiento de la producción de la hierba en las cuatro parcelas a lo largo de una estación de crecimiento, que duró de mayo a octubre, durante el año 1990. El rigor del clima en la zona hace que la estación de crecimiento sea corta y las plantas tengan que desarrollar su ciclo en medio año (Sebastià, en prensa).

Se llevaron a cabo tres siegas mensuales de 0.108 m² de superficie de hierba por parcela. Sobre las muestras frescas se procedió a la separación de los grupos taxonómicos de mayor significación ecológica, como las gramíneas y otras gramínoideas (ciperáceas, principalmente) y las no gramínoideas, entre las que se diferenciaron las leguminosas. Una vez separadas las muestras, se secaron en la estufa de aire forzado a 60°C durante 48 h, se pesaron posteriormente y así se obtuvo el peso seco de cada uno de los grupos mencionados.

En otro estudio paralelo se realizaron 120 censos de vegetación en los pastos subalpinos de las sierras interiores del Pirineo oriental calizo, mediante transectos lineales de 10 m de longitud, sobre los cuales se hallaba la frecuencia centesimal de las especies (Sebastià 1991). Además de las tres comunidades mencionadas, se reconoció la comunidad de *Festuca gautieri*, desarrollada principalmente en laderas pedregosas afectadas por procesos de soliflucción, y en las que se desarrollan también especies como *Sesleria coerulea*, *Avenula pratensis*, *Helianthemum oelandicum* ssp. *italicum* y *Thymus nervosus*. En las comunidades de *Nardus stricta* eran comunes *Carex caryophyllea*, *Koeleria macrantha*, *Trifolium repens* y *Endresia pyrenaica*, entre otras. En las de *Festuca nigrescens* abundaban *Carex caryophyllea*, *Koeleria macrantha*, *Agrostis capillaris*, *Lotus corniculatus* y *Avenula pratensis*. Finalmente, en las de *Carex humilis* se encontraban comunmente *Helianthemum oelandicum* ssp. *italicum*, *Globularia cordifolia* y *Koeleria vallesiana*.

Resultados

Espectro de los principales grupos taxonómicos y funcionales

A partir de las 211 especies identificadas en los 120 transectos efectuados, se deduce que, de las 34 familias encontradas, las gramíneas son no sólo las más diversificadas sino también las más frecuentes en todos los casos (Fig. 1). No obstante, existe una desigualdad en su importancia proporcional, según la comunidad considerada. Las comunidades de *N. stricta* y las de *F. gautieri* son

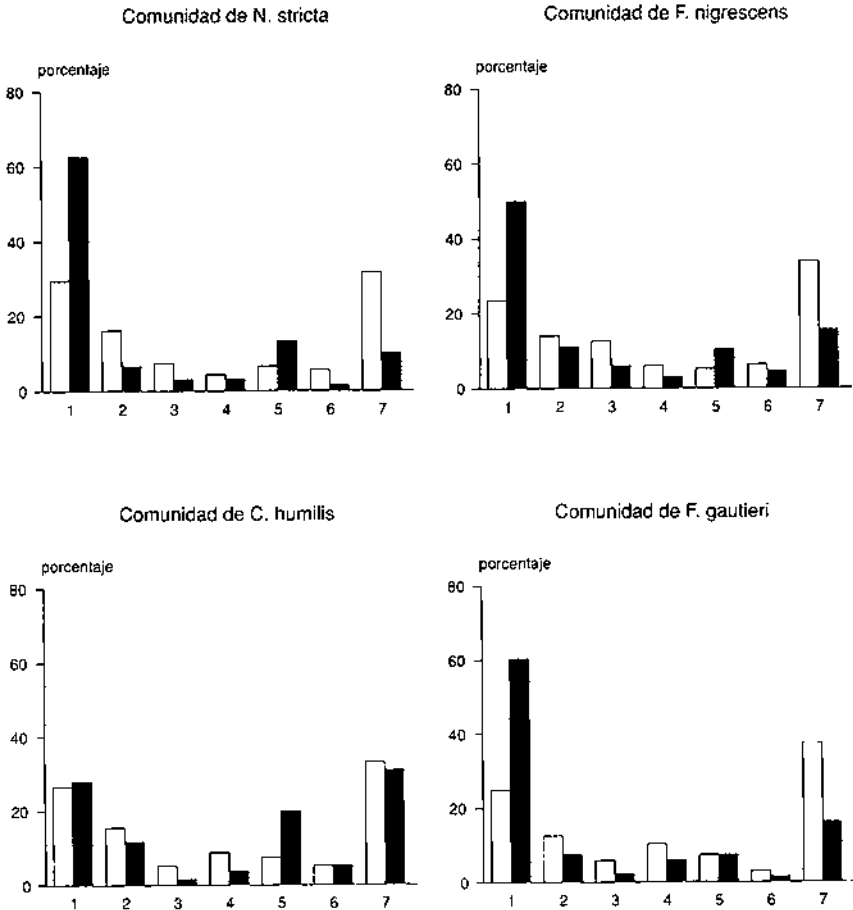


Figura 1. Espectro de familias de las cuatro comunidades estudiadas. (□) porcentaje de especies; (■) frecuencia en que se encuentran las especies en las comunidades. 1) gramíneas; 2) fabaceae; 3) compositae; 4) labiatae; 5) cyperaceae; 6) rosaceae; 7) otras.

las que presentan una frecuencia más alta de gramíneas (sobre un 60%), aunque en la primera comunidad presentan la mayor diversidad. En la comunidad de *C. humilis*, la abundancia de gramíneas es muy inferior a la del resto de comunidades, aunque su diversidad resulta comparable; en esta misma comunidad, las ciperáceas resultan más abundantes que en el resto.

Las leguminosas están muy diversificadas en todos los pastos considerados, pero su importancia cuantitativa es menor que la de las gramíneas; esto puede estar en relación con la dinámica de sus reservas, que las hace poco aptas al pastoreo, con algunas excepciones (Nösberger 1983), aunque al parecer nunca son dominantes en casi ningún ecosistema (Herrera 1984), a pesar de su relación con el ciclo del nitrógeno.

Si comparamos la distribución de compuestas y labiadas en las diferentes comunidades, observamos que en las dos mesofíticas (las de *N. stricta* y las de *F. nigrescens*) la proporción de compuestas es superior a la de labiadas, mientras que en las dos xerofíticas (las de *C. humilis* y de *F. gautieri*) sucede al revés. Las labiadas constituyen una familia muy diversificada en las zonas mediterráneas (Heywood 1985), de clima cálido y seco, y parece que en nuestras montañas se refugian en los lugares más secos y soleados. Las rosáceas constituyen la siguiente familia en cuanto a número de representantes en todos los casos, aunque su frecuencia varía según la comunidad (Fig. 1).

Finalmente, la proporción de representantes de otras familias es similar en todas las comunidades, en cuanto a la diversidad. Sin embargo, en cuanto a la frecuencia, son superiores en la comunidad de *C. humilis*, seguramente por la menor dominancia aquí de las plantas gramínoideas, lo que permite la entrada de especies diferentes.

Variación de la biomasa de los principales grupos funcionales en las distintas comunidades

Los resultados de la variación de la biomasa a lo largo de la estación de desarrollo confirman la dominancia de las gramíneas en la mayor parte de las parcelas (Fig. 2), excepto en la de *C. humilis*. En las otras tres, la evolución de la hierba en el pasto viene determinada por la evolución de la biomasa de esta familia.

Las demás gramínoideas (ciperáceas y juncáceas) presentan un desarrollo discreto en todos los casos. La mayor frecuencia de las ciperáceas en la comunidad de *C. humilis* (Fig. 1) no parece reflejarse en la biomasa obtenida en esta parcela, pero esto puede estar en relación con la gran heterogeneidad en la composición y el recubrimiento de la comunidad. Localmente, las especies de *Carex* pueden no ser muy abundantes en este pasto, aunque generalmente sean dominantes.

Las diferencias entre gramínoideas y no gramínoideas según la parcela o la comunidad son significativas, tanto para el peso seco en el conjunto de los cor-

tes como para la frecuencia ($\chi = 30.93$, $p < 0.001$ y $\chi = 18.95$, $p < 0.001$, respectivamente, para 3 grados de libertad); sin embargo, no hay diferencias en la proporción de especies de cada categoría por comunidad, es decir, la diversidad es similar en todas las comunidades ($\chi = 2.0$, $p > 0.5$, g.l. = 3).

Respecto a las leguminosas, las diferencias entre comunidades o parcelas no son significativas, ni en cuanto al peso seco total para el conjunto de los

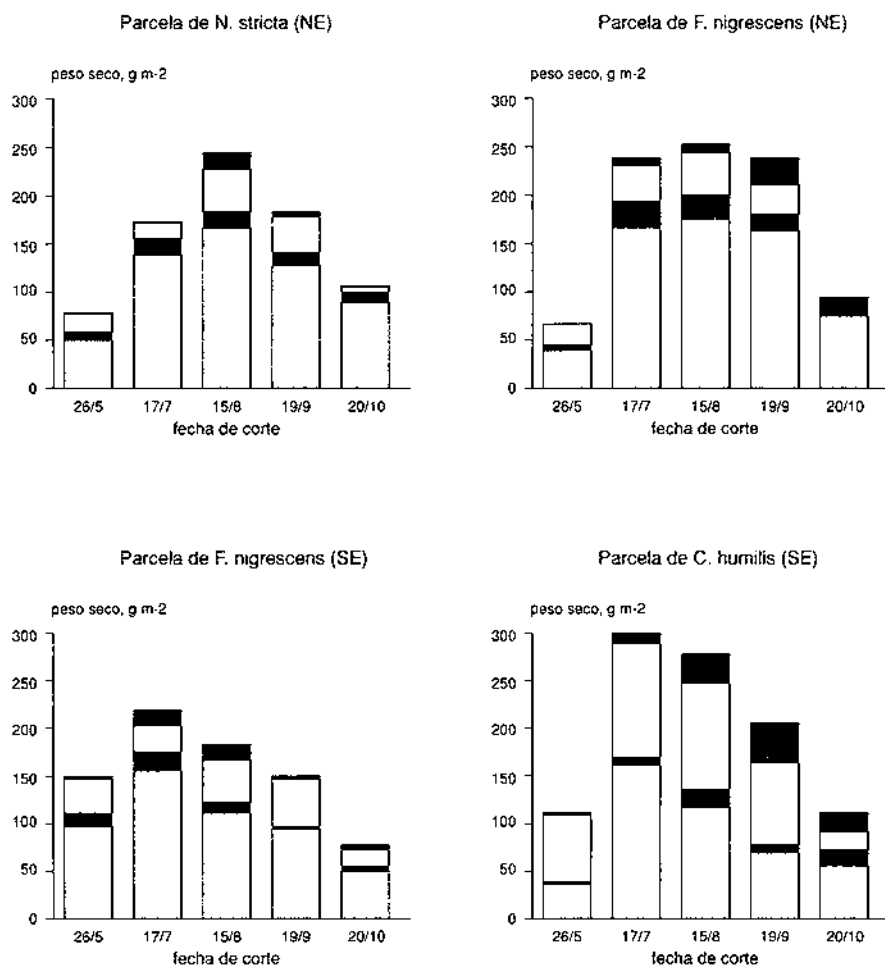


Figura 2. Evolución de la biomasa de los principales grupos funcionales durante 1990 en las cuatro parcelas estudiadas: (□) gramíneas, (■) otras gramínoideas, (□) otras no gramínoideas y (■) leguminosas.

cortes, ni en cuanto a la frecuencia ni la presencia de especies ($\chi = 5.08$, $p > 0.1$, $\chi = 2.04$, $p > 0.1$; $\chi = 0.7$, $p > 0.9$, respectivamente, para g.l. = 3). Sin embargo, en el caso de la comunidad de *Carex humilis*, las leguminosas que se encuentran muchas veces son poco aprovechables por los rumiantes, pues son espinosas (*Astragalus sempervirens*) o están muy lignificadas (*Anthyllis montana*) lo cual repercute en una menor calidad del pasto y un bajo aprovechamiento,

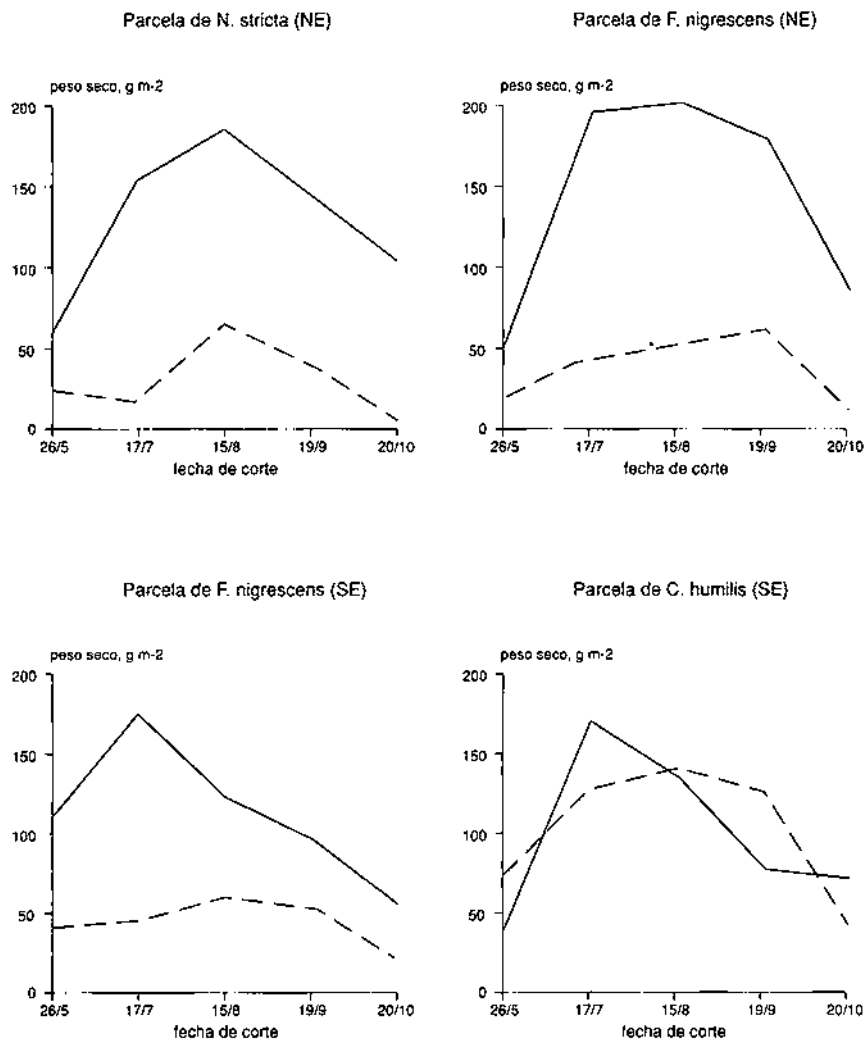


Figura 3. Variación de la biomasa del conjunto de especies gramíneas (—) y no gramíneas (---) en las cuatro parcelas estudiadas.

con las repercusiones estructurales y funcionales que esto comporta para el pasto (menor productividad, menor fertilidad).

Cabe señalar que, en general, el crecimiento de la hierba se adelanta en la parcela xerofítica, e incluso en la de *F. nigrescens* de solana (Fig. 2). En las parcelas mesofíticas, las especies gramíneas presentan un desarrollo importante muy temprano, mientras que las dicotiledóneas se desarrollan algo más tarde. En la parcela de *C. humilis*, en cambio, la proporción de no gramíneas es mayor al inicio de la temporada, mientras que la proporción de gramíneas no supera a la anterior hasta algo más tarde, aunque su desarrollo máximo también se produce tempranamente (Fig. 3). Este hecho puede estar en relación con la proporción relativa de formas biológicas en las distintas comunidades (Fig. 4), lo que podría explicar también la elevada biomasa de las no gramíneas en esta comunidad xerofítica respecto a las mesofíticas (que se desarrollan en situaciones más favorables). En efecto, de los 120 censos realizados en los pastos subalpinos pirenaicos, se deduce que la proporción de caméfitos es mucho mayor en las comunidades xerofíticas (de *C. humilis* y de *F. gautieri*) que en las mesofíticas (de *F. nigrescens* y de *N. stricta*), aunque en todos los casos son los hemicriptófitos la forma biológica predominante. En la comunidad de *C. humilis*, sobre todo, los caméfitos no sólo están muy diversificados sino que también son muy frecuentes. Los caméfitos, que en estos pastos son dicotiledóneas y, por tanto, no gramíneas, se caracterizan por conservar una parte de su biomasa aérea durante la época desfavorable para

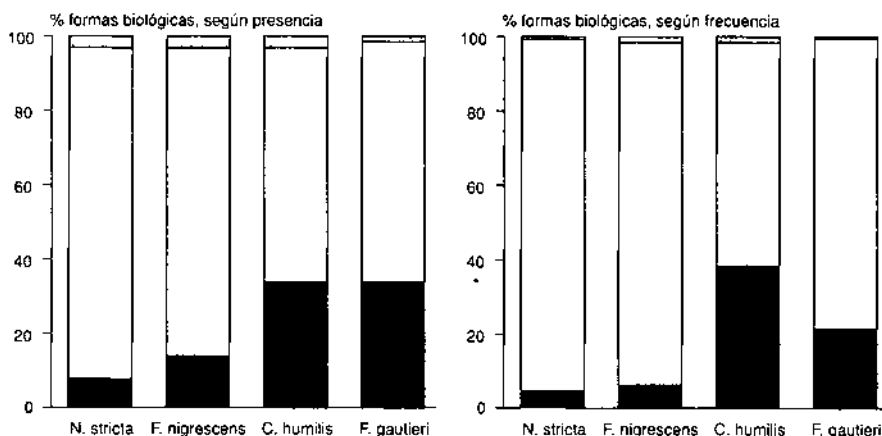


Figura 4. Espectro de formas biológicas para las cuatro comunidades estudiadas. En la gráfica de la izquierda, según la presencia de las especies; a la derecha, ponderado por la frecuencia en que se encuentran las especies en las comunidades. (■) Caméfitos, (□) hemicriptófitos, (□) otros.

el desarrollo vegetal, de manera que la biomasa obtenida no corresponde únicamente a la producción del año, sino a la acumulada en años anteriores. En cambio, en el caso de las gramíneas, fundamentalmente hemicriptófitas, todo el crecimiento aéreo parte de las yemas protegidas a ras de suelo y de las reservas acumuladas. Las diferencias entre los espectros de formas biológicas (caméfitos o no caméfitos) según la comunidad son significativas ($\chi = 33.53$, $p < 0.001$, g.l. = 3 según la presencia; $\chi = 54.87$, $p < 0.001$, g.l. = 3 según la frecuencia), y también si consideramos comunidades mesofíticas frente a xerofíticas ($\chi = 161$, $p < 0.001$, g.l. = 1, según la presencia; $\chi = 244.66$, $p < 0.001$, g.l. = 1, según la frecuencia).

Discusión y conclusiones

Las gramíneas constituyen la familia más abundante y diversificada de los pastos subalpinos pirenaicos. En las parcelas mesofíticas, su dinámica de crecimiento determina el crecimiento de la hierba. En cambio, en las comunidades xerofíticas de *C. humilis* existe una codominancia entre plantas gramíneas y no gramíneas.

En la comunidad de *C. humilis* hay una biomasa aérea preexistente, a menudo leñosa, debido a la gran proporción de caméfitos, con lo que, al inicio de la temporada, el peso seco total es muy alto en comparación con las otras comunidades, y la proporción de no gramíneas es algo superior a la de gramíneas, aunque estas últimas parecen desarrollarse antes en todos los casos (Fig. 3).

Dicho de otra manera, en las comunidades mesofíticas toda la biomasa, o al menos la mayor parte de la misma, es creada *ex novo* en cada estación de crecimiento (aunque el sistema guarda memoria de períodos anteriores, representada por el nivel de reservas subterráneas) mientras que en la comunidad de *C. humilis* permanece una estructura aérea, que le permite alcanzar una cierta biomasa con rapidez. Esto parece ventajoso en estas comunidades situadas en lugares expuestos y soleados, libres de la nieve tempranamente, pero poco protegidos por ésta de los rigores invernales y sometidos a cambios bruscos de temperaturas en cortos períodos de tiempo (incluyendo el ciclo hielo-des-hielo); por otra parte, por situarse a menudo en vertientes inclinadas y desarrollarse sobre suelos delgados y pedregosos, presentan menor disponibilidad hídrica y de nutrientes (Sebastià 1991). Además, la mayor lignificación del prado condiciona que el peso seco sea proporcionalmente más elevado que en el caso de las estructuras tiernas y más hidratadas de las demás comunidades; el peso fresco en la parcela de *C. humilis* es sensiblemente inferior al del resto de las localidades (Canals inédito).

La fragmentación en que se encuentran los micrositios favorables para esta comunidad puede favorecer la heterogeneidad florística de la misma (Ware 1990). Los afloramientos rocosos interrumpen la continuidad de las especies dominantes, a menudo clonales. Los procesos aleatorios asociados a la llegada de

los propágulos pueden adquirir entonces un mayor protagonismo en el establecimiento de las plantas, siempre que reúnan los requerimientos fisiológicos que les permitan desarrollarse bajo las condiciones reinantes (Sebastià 1991).

Se confirma, por tanto, que existen dos tipos de estrategias globales entre las especies de los prados subalpino: la que siguen las plantas gramíneas, de desarrollo temprano, y la de las no gramíneas, que se desarrollan con posterioridad. Esto puede corresponderse con la forma de crecimiento, la presión selectiva de los herbívoros rumiantes y el tipo de polinización. En efecto, en estos prados las especies gramíneas presentan un porte más erecto y en general son más altas (sobre todo las gramíneas) que las no gramíneas, que presentan proporcionalmente portes más postrados y menos tamaño (Sebastià, 1991). Estas características, unidas al hecho de que las gramíneas disponen las hojas en ángulo cerrado, permiten una repartición especial y temporal del terreno entre los dos grupos de plantas. Las gramíneas (fundamentalmente gramíneas) se desarrollan antes y por debajo de ellas pueden crecer posteriormente las no gramíneas, que aún disponen de luz suficiente. Por otro lado, la máxima presión de los rumiantes se produce ya bien entrada la estación vegetativa, de manera que las gramíneas, que sufren menos el efecto del pastoreo, ya están desarrolladas, mientras que muchas de las otras especies, de desarrollo posterior, deben recurrir a diversos tipos de defensa, como lignificación, pubescencia o sustancias químicas que las hacen poco palatables. Finalmente, las especies anemófilas (categoría a la que pertenecen todas las gramíneas censadas) frecuentemente avanzan su floración cuando la vegetación obstaculiza menos la libre circulación del aire. En cambio, para las especies entomófilas (categoría a la cual pertenece la mayoría de no gramíneas), una floración más tardía, cuando hay mayor abundancia de insectos, puede representar una ventaja.

Agradecimientos

Al Dr. Josep Vigo y a Andreu Bonet, del Departament de Biologia Vegetal de la Universidad de Barcelona, por sus comentarios. A la CIRIT por una ayuda económica y al Parc Natural Cadí-Moixeró por facilitarnos infraestructura.

Bibliografía

- Clayton, W.D. 1981. Evolution and distribution of grasses. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 68: 5-14.
- Ferrer, C., Amella, A. & Maestro, M. 1976. Relación entre la composición florística y la ecología de pastos estivales pirenaicos, con su valor nutritivo. *Trabajos de IEPGI* 24. Fac. Veterinaria. Zaragoza.
- Gounot, M. & Yu, O. 1980. Recherches sur l'évaluation de la productivité primaire épigée des graminées prairiales, *Acta Oecol.* 1: 81-102.
- Herrera, C.M. 1984. Tipos morfológicos y funcionales en plantas de matorral mediterráneo del Sur de España. *Studia Oecol.* 5: 7-34.
- Heywood, V.H. 1985. *Las plantas con flores*. Ed. Reverté. Barcelona.

- Kelting, R.W. 1954. Effects of moderate grazing on the composition and plant production of a native tall-grass prairie in Central Oklahoma. *Ecology* 35: 200-207.
- McNaughton, S.J. 1984. Grazing lawns: animals in herds, plant form and coevolution. *Am. Nat.* 124: 863-886.
- Monsi, M., Uchijima, Z. & Oikawa, T. 1973. Structure of foliage canopies and photosynthesis. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 4: 301-327.
- Moule, C. 1980. Fourrages. *Phytotechnie spéciale*. La Maison Rustique. Paris.
- Nösberger, J. 1983. Quelques aspects de la biologie et de la physiologie du trèfle blanc. *Fourrages* 94: 49-59.
- Polhill, R.M. & Raven, P.H. (eds.). 1981. *Advances in legume systematics*. Proceedings of the International Botanic Gardens, Kew, Richmond. Vol. I-II.
- Proctor, M. & Yeo, P. 1973. *The pollination of flowers*. Collins ed. London.
- Regal, P.J. 1982. Pollination by wind and animals. *Ecology of geographic patterns*. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13: 497-524.
- Schulze, E.D. 1982. Plant life forms and their carbon, water and nutrient relations. *In: O.L. Lange, P.S. Nobel, C.B. Osmond & H. Ziegler (eds.)*, *Encyclopedia of Plant Physiology*. Vol. 12 B. Physiological ecology II: Water relations and carbon assimilation. Springer-Verlag. Berlin. pp. 615-676.
- Sebastià, M.T. 1991. Els prats subalpins prepirinencs i els factors ambientals. Tesi doctoral. Universitat de Barcelona. Barcelona.
- Sebastià, M.T. en prensa. Característiques fenològiques, florals i reproductives de les plantes de les pastures subalpines. Ilerda.
- Stebbins, G.L. 1970. Adaptive radiation of reproductive characteristics in Angiosperms. I. Pollination mechanisms. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1: 307-326.
- Stebbins, G.L. 1981. Coevolution of grasses and herbivores. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 68: 75-86.
- Ware, S. 1990. Adaptation to substrate —and lack of it— in rock outcrop plants: *Sedum* and *Arenaria*. *Amer. J. Bot.* 77: 1095-1100.
- Whitehead, D.R. 1969. Wind pollination in the angiosperms: Evolutionary and environmental considerations. *Evolution* 23: 28-35.
- Whitehead, D.R. 1983. Wind pollination: some ecological and evolutionary perspectives. *In: L. Real (ed.)*, *Pollination biology*. Academic Press. Orlando. pp. 97-108.

Manuscrito recibido en noviembre de 1991