

EFFECTES DE LA DEPRDACIÓ DELS UNGULATS SALVATGES EN LA CONSERVACIÓ DE PLANTES RARES: DOS CASOS DELS PIRINEUS ORIENTALS

Pere AYMERICH¹

ABSTRACT

Effects of wild ungulates predation in the conservation of rare plants: two study cases of the Eastern Pyrenees

We have studied the impact of predation of two ungulates (*Rupicapra pyrenaica* Bonaparte and *Ovis ammon* L.) on two narrow endemic plants that inhabit the Eastern Pyrenees screes (*Delphinium montanum* DC. and *Xatardia scabra* (Lapeyr.) Meissn.). In areas with high density of ungulates the incidence of predation is strong and it especially affects the reproductive structures (flowers and fruits). The loss of fruits has been estimated at 98.9 % of production for a extremely predated *D. montanum* population. Despite the spectacularity of predation and the strong decrease in the seed production, it seems this consumption does not affect recruitment or viability of populations. Comparison between structures of populations with different ungulates incidence (very predated or little predated) shows that the number of young plants is not related to the number of produced seeds. A very important factor in the rate of seedlings seems disponibility of suitable substratum to germinate. Young plants mortality –probably due to intraspecific competence– should finally lead to adult population structures (non-reproductive/reproductive rates) characteristic for each species and very similar in populations which have very different rates of seedlings. Both species populations dynamics should be basically regulated by abiotic factors and intraspecific competence; related to these factors, the effect of ungulates predation seems negligible.

Key words: Ungulates, Rare plants, High mountain, Conservation, Recruitment, Population structure

RESUM

Hem estudiat l'impacte de la depredació de dos ungulats (*Rupicapra pyrenaica* Bonaparte i *Ovis ammon* L.) sobre dues plantes endèmiques d'àrea restringida que habiten les tarteres dels Pirineus orientals (*Delphinium montanum* DC. i *Xatardia scabra* (Lapeyr.) Meissn.). En sectors amb alta densitat d'ungulats la incidència de la depredació és forta i afecta molt especialment les estructures reproductores de les plantes. En un cas extrem, la pèrdua de fruits ha estat estimada en un 98,9 % de la

¹ Comte Oliba, 23. E-08600 Berga.

producció per a una població de *D. montanum*. Malgrat l'espectacularitat de la depredació i la gran disminució en la producció de granes que comporta, no sembla que aquest consum afecti el reclutament ni la viabilitat de les poblacions. La comparació entre les estructures de poblacions amb diversa incidència dels ungulats (molt depredades i poc depredades) indica que el nombre de plantes juvenils no està relacionat amb el nombre de granes produïdes. Un factor determinant en el percentatge de plàntules sembla la disponibilitat de substrats adequats per a germinar. La mortalitat de les plantes joves –probablement per competència intraespecífica– conduiria finalment a unes estructures poblacionals adultes (relació reproductors-no reproductors) característiques per a cada espècie, molt semblants en poblacions que tenen percentatges molt diferents de plàntules. La dinàmica de les poblacions d'ambdues plantes estaria regulada bàsicament pels factors abiòtics i per la competència intraespecífica; en relació amb aquests factors, l'efecte de la depredació dels ungulats sembla menyspreable.

Mots clau: Ungulats, Plantes rares, Alta muntanya, Conservació, Reclutament, Estructura poblacional

1. Introducció

El consum excessiu per part dels ungulats –salvatges o domèstics– és una causa freqüent de regressió o, en casos extrems, d'extinció d'espècies vegetals rares. És ben conegut l'impacte negatiu de la introducció d'ungulats a les illes oceàniques, on la sobrepastura és un dels factors de risc més importants per a la conservació de la diversitat vegetal (e.g. FRANKEL *et al.* 1995). En zones continentals, on hi ha una coadaptació entre ungulats i vegetació, aquestes situacions són rares, però es poden arribar a produir quan la densitat d'herbívors supera la capacitat de càrrega del medi; un exemple d'això és la problemàtica existent a la serra de Cazorla (Andalusia), on la sobre població d'ungulats compromet la supervivència de diverses plantes rares (GÓMEZ 1987, HERRERA 1990, BENAVENTE & LUQUE 1998).

Als Pirineus, durant les darreres dècades hi ha hagut un increment progressiu en les poblacions d'ungulats salvatges, paral·lel a la disminució experimentada pel bestiar domèstic. Als ambients d'alta muntanya l'espècie habitual és l'isard (*Rupicapra pyrenaica* Bonaparte), autòctona de la serralada, al qual acompanya en alguns sectors el mufló (*Ovis ammon* L.), introduït. Les poblacions d'ambdues espècies han crescut molt a partir de la dècada de 1980, arribant a tenir densitats locals molt elevades. En les nostres zones d'estudi, per exemple, el cens d'isards de la Reserva Nacional de Caça del Cadí s'ha doblat en deu anys (1.103 individus el 1990 i 2.320 el 2000, segons dades facilitades per la RNC).

La creixent població d'ungulats i els seus possibles efectes negatius en la conservació d'algunes espècies vegetals rares o endèmiques ha estat motiu de preocupació per als gestors d'alguns espais protegits pirinencs, així com per a alguns sectors conservacionistes i científics. Concretament, al Parc natural del Cadí-Moixeró s'havia suggerit (SIMON *et al.* 2001) que existia un conflicte de gestió entre

els isards i *Delphinium montanum* DC., i a la Reserva natural de la Vall d'Eina es temia que els ungulats (isards i muflons) estiguessin perjudicant algunes poblacions de *Xatardia scabra* (Lapeyr.) Meiss. A causa d'aquesta preocupació, els responsables administratius d'aquests espais protegits van encarregar una sèrie d'informes tècnics, els resultats dels quals han estat l'origen d'aquest article.

El possible impacte negatiu dels ungulats havia estat intuït per la constatació d'un consum molt elevat de flors, que comportava una pèrdua important en la producció de fruits i granes. Aparentment, aquesta reducció en el nombre de granes podia provocar una caiguda en el reclutament de noves plantes, comproment així la renovació de les poblacions i a llarg terme la seva viabilitat. Malgrat aquestes suposicions, no s'havia realitzat cap estudi per tal d'avaluar si aquesta disminució esperada en el reclutament era certa. L'objectiu del nostre treball va ser veure si efectivament existia una relació entre depredació i reclutament en dues poblacions (una de *D. montanum* i una de *X. scabra*) fortament depredades per isards i muflons, per tal de conèixer l'impacte real dels ungulats en la viabilitat de les poblacions. Davant la impossibilitat d'abordar un seguiment a llarg terme, es van utilitzar les estructures poblacionals com a indicadors de l'impacte, utilitzant les poblacions d'una localitat on la depredació és feble com a testimonis.

2. Material i mètodes

2.1. Espècies estudiades

Les espècies vegetals estudiades són *Delphinium montanum* DC. i *Xatardia scabra* (Lapeyr.) Meissn. Es tracta de dos endemismes dels Pirineus orientals que habiten els ambients rocallosos –sobre calcàries o esquists– de l'alta muntanya. Totes dues tenen un període d'activitat anual curt, d'uns quatre mesos.

Delphinium montanum (Ranunculàcies) és un hemicriptòfit de 15-70 cm d'alçada, amb fulles palmades i laciniades disposades en rosetes basals, de les quals surten inflorescències racemoses amb flors de color blau; cada planta pot produir des d'una fins a unes quantes desenes (màxim observat 61) de rosetes i tiges floríferes, segons la seva edat i la disponibilitat de recursos. Viu sobretot a l'estatge subalpí (1.600-2.280 m), en tarteres mòbils o fixades orientades al N. Les parts aèries de la planta rebroten el juny, floreix al llarg del juliol i la primera meitat d'agost, fructifica l'agost, i a primers d'octubre les fulles i tiges ja estan seques. És un endemisme d'àrea restringida només conegut de 9-10 localitats (BLANCHÉ 1991, SIMON *et al.* 2001, dades inèdites) de les muntanyes situades als marges de la fossa de la Cerdanya-Conflent (Cadí, Pedraforca, Puigmal i Madres). La seva població global és petita i ha estat estimada entorn dels 4.000 individus per SIMON *et al.* (2001) o en menys de 10.000 individus per AYMERICH & SÁEZ (2001). La restricció geogràfica i la reduïda mida poblacional han fet que es consideri un tàxon Vulnerable d'acord amb els criteris de la UICN (SÁEZ *et al.* 1998, DD.AA. 2000, SIMON *et al.* 2001, AYMERICH & SÁEZ 2001).

Xatardia scabra (Umbel·líferes) també és un hemicriptòfit, de 10-40 cm d'alçada, amb fulles pinnatisectes i laciniades disposades en roseta basal. Es tracta d'una espècie monocàrpica, que mor després de produir una inflorescència en umbel·la; l'edat de la florida depèn dels recursos acumulats als òrgans subterranis, ja que només les plantes amb una biomassa suficient aconseguixen desenvolupar estructures reproductores (DAJOZ 1989). A banda d'aquesta diferència essencial en l'estratègia reproductora, presenta moltes afinitats ecològiques i corològiques amb *D. montanum*. Viu als estatges subalpí i alpí (1.600-2.800 m), on està limitada a les tarteres mòbils amb terra fina sota la capa de roques. El període d'activitat anual també va de juny a setembre, però té una florida més tardana que l'espècie anterior, concentrada a la primera meitat d'agost. Es distribueix per un bon nombre de localitats, disperses des del Casamanya (Andorra) i el massís del Port del Comte per l'oest fins al massís del Puigmal per l'est (BOLÒS *et al.* 1999). La població global no ha estat estimada, però és molt superior a la de *D. montanum*, ja que es troba en un gran nombre de localitats i sol tenir poblacions locals denses; la major part de les poblacions, però, es concentren al vessant nord de la serra del Cadí i als dos vessants del Puigmal. Es considera que és una espècie no amenaçada (SÁEZ *et al.* 1998).

2.2. Àrees d'estudi

Les localitats on s'han desenvolupat els treballs han estat tres: (A) una de la serra del Cadí on hi havia un possible conflicte fauna-flora amb *D. montanum*, (B) una de la vall d'Eina on el possible conflicte era amb *X. scabra* i (C) una de la serra del Cadí on existeixen poblacions d'ambdues plantes sense cap conflicte aparent amb la fauna i que va ser utilitzada com a testimoni. La localització i les característiques bàsiques de les àrees estudiades es descriuen a continuació.

A) *Serra Pedregosa-Cortils*: Al sector SE de la serra del Cadí (UTM 31T CG98), 2.190-2.290 m, dins els límits del Parc natural del Cadí-Moixeró. *D. montanum* hi té una població estimada en 1000-1300 individus reproductors (AYMERICH & SÁEZ 2001) que creixen sobretot en un vessant orientat al N, ocupat per una extensa tartera calcària amb predomini de pedres de dimensions centimètriques; un nucli secundari es troba en un aflorament rocós situat al vessant oposat. La densitat de *Rupicapra pyrenaica* hi és molt elevada durant els mesos d'estiu, amb densitats habituals de 40-60 animals per km² en la zona immediata a la població de *D. montanum* i màxims puntuals de 100. La depredació dels isards sobre *D. montanum* és molt intensa i ha estat observada anualment en la darrera dècada.

B) *Vall d'Eina*: A la Coma de la Bassa, situada a la part alta de la vall (UTM 31T DG39), 2.400 m, dins els límits de la Reserva natural de la vall d'Eina. La població de *X. scabra* estudiada creix en una petita tartera de blocs esquistosos de dimensions decimètriques orientada al NE, i hi ha d'altres poblacions en indrets propers. En aquesta localitat hi conviuen *Rupicapra pyrenaica* i *Ovis ammon* —el segon una mica més abundant que el primer— amb unes densitats estivals conjuntes de 40-50 animals per km² en la zona immediata a la població de *X. scabra* estudiada, i màxims puntuals d'uns 70 individus. La depredació dels isards sobre les estructures

reproductores de *X. scabra* té una incidència notable i ha estat observada repetidament els darrers anys.

C) *Capçalera de la vall de Bastanist*: Al vessant N de la serra del Cadí (UTM 31T CG98), 1.750-2.100 m, dins els límits del Parc natural del Cadí-Moixeró. *D. montanum* hi té la població global més nombrosa, estimada en 2.500-3.100 individus reproductors (AYMERICH & SÁEZ 2001) i *X. scabra* hi és abundant. Ambdues espècies creixen en grans tarteres calcàries orientades al N, amb predomini de pedres de dimensions centimètriques, que ja estan parcialment fixades a la part baixa. En aquest medi, *Rupicapra pyrenaica* hi té una densitat feble i s'observa només en forma d'individus solitaris o de petits grups (2-6). S'hi ha constatat també la depredació dels isards sobre *D. montanum* i *X. scabra*, però és poc important.

2.3. Metodologia

Les diverses parts del treball de camp s'han realitzat els anys 1998 (efectes de la depredació en *D. montanum*) i 2000 (efectes de la depredació en *X. scabra* i estudis complementaris –mortalitat de plàntules, viabilitat de les granes– en *D. montanum*). La significació estadística de les diferències observades entre poblacions s'ha validat utilitzant el test de Khi–quadrat.

2.3.1. Depredació

La incidència (% d'individus afectats) de la depredació sobre la població de *D. montanum* a la localitat A es va realitzar per recompte directe de totes les plantes de la població. Per tal d'estimar la pèrdua ocasionada en fruits i granes, es van comparar les produccions a la localitat A (producció real) i a la localitat C (considerant la producció potencial en absència de depredació). A la localitat C es van comptar els fruits de 161 plantes de diverses dimensions (57 d'1-5 tiges, 51 de 6-10 i 53 de més de 10), mentre que a la localitat A se'n van comptar 173 (62 d'1-5 tiges, 45 de 6-10 i 66 de més de 10). Les dades obtingudes amb aquestes mostres es van extrapol·lar a tota la població, considerant la seva estructura per talles.

Per a *X. scabra*, la incidència de la depredació a la localitat B es va estudiar visitant la localitat 8 vegades entre la fi de juliol i mitjan setembre. En cada visita es feia un mostreig de la intensitat del consum en una part significativa de la població, sobre superfícies de 16-37 m² i observant directament entre 57 i 227 individus; s'anotaven les umbel·les i les fulles menjades (més detalls a AYMERICH & BARACETTI 2001).

2.3.2. Estructura de les poblacions

En *D. montanum* es va estudiar la distribució per classes en una mostra de 1284 plantes de la localitat A i 1367 de C. Es van establir 3 grups principals: juvenils (peus molt petits, amb una sola tija molt feble i màxim 2-3 fulles), no reproductors (individus sense flors, però amb una roseta i una tija ben desenvolupades) i reproductors (individus que van produir flors). La major part de la classe «juvenils» deuen ser veritables plàntules de l'any, però també deu entrar-hi un nombre no menysprea-

ble d'individus de 2-3 anys, ja que el creixement inicial sembla molt lent en aquesta espècie. De manera similar, es pot considerar que els «no reproductors» deuen ser majoritàriament plantes que encara no han arribat a l'edat o a les dimensions suficients per reproduir-se, bé que no es pot excloure que també hi hagi reproductors potencials que aquell any van restar latents. Dins la classe «reproductors», a més, es van diferenciar els individus en 3 subclasse en funció del nombre de tiges basals (1-5; 6-10; >10); el nombre de ramificacions es pot considerar una aproximació, de fiabilitat poc coneguda, a l'edat. A més d'estudiar la distribució per classes en el conjunt de les dues poblacions, aquesta també va ser analitzada separatament per a 4 nuclis de cada població establerts en ambients diferenciats.

En *X. scabra* les mostres estudiades van ser 283 plantes de la localitat B i 1012 de C, que creixien en superfícies poc diferents (49 i 32 m² respectivament). Es van establir també les mateixes classes (juvenils, no reproductors i reproductors) però sense distingir subclasse entre els reproductors, ja que aquests moren quan acaben de fructificar. En aquest cas considerem que gairebé tots els «juvenils» deuen ser plantes nascudes aquell mateix any. Els no reproductors, òbviament, no hauran florit mai.

2.3.3. Estudis complementaris

Per a *D. montanum*, a més de la depredació i l'estructura poblacional, també es van estudiar la viabilitat de les granes, la presència de granes velles al sòl i la mortalitat de les plàntules. La viabilitat va ser analitzada per tinció amb solució a l'1 % de clorur de trifenil de tetrazoli (TTC) –seguint el protocol de MOORE (1987)– d'una mostra de 103 llavors de la localitat A i 102 de C, procedents de 24 i 31 plantes respectivament. Aquesta tècnica avalua l'activitat de les deshidrogenases, però no la viabilitat global de les llavors, atès el retard en el desenvolupament dels embrions de les *Delphinieae* (BOSCH 1999). La presència de granes velles (d'una sèrie d'anys anteriors) a la localitat A es va estudiar per l'anàlisi de 15 mostres –cadascuna amb un volum de 0,5 l– del substrat a 2-20 cm de fondària i a una distància no superior a 1,3 m d'individus reproductors, recollides el 27 de juliol, una data en la qual la gran majoria de les llavors del sòl ja havien germinat i en la qual encara no hi havia llavors de l'any. Finalment, la mortalitat de plàntules es va estimar pel seguiment en tres visites al llarg del període vegetatiu d'11 parcel·les d'1 m² en cada localitat, en les quals es van detectar 79 plàntules a A i 23 a C.

3. Resultats

3.1. *Delphinium montanum*

3.1.1. Depredació

El consum d'estructures reproductores va afectar gairebé el 100 % de les plantes de la localitat A (a la fi d'agost només es van trobar 6 plantes intactes), així com també un percentatge no quantificat però majoritari de les de la localitat C. Les inflorescències van ser depredades quan tenien flors obertes o fruits verds, però no

pas quan només tenien ponzelles; els fruits que van aconseguir madurar, quan ja eren secs tampoc van ser menjats. Bé que els primers casos de consum es van detectar la primera setmana de juliol, la màxima incidència es dona durant la segona meitat d'aquest mes –coincidint amb el màxim de la floració– a la localitat A i una mica més tard –la primera meitat d'agost– a la localitat C. El consum selectiu de noves flors i de fruits verds va continuar encara fins a primers de setembre. El responsable d'aquest consum massiu d'estructures reproductores és l'isard, ja que en parcel·les tancades als ungulats però accessibles als rosegadors no es va observar cap planta depredada.

A la localitat C la major part de les plantes van ser afectades pel consum, però únicament van ser brostejades unes quantes flors o fruits per cada inflorescència. En canvi, a la localitat A el consum va afectar pràcticament tota la inflorescència. Només es van escapar de ser menjats alguns fruits que es trobaven a la base de la tija floral, amagats entre les fulles. A finals d'agost la producció de fruits esperada a la localitat A es va estimar en uns 120.000 i l'observada en 1.370. Partint d'aquestes dades, la reducció provocada pel consum dels isards va ser estimada en un 98,9 % dels fruits anuals. El nombre mitjà de granes per fruit, obtingut a partir d'una mostra de 52 (25 d'A i 27 de C), és de 44,2 (desviació típica = 9,4). Per tant, malgrat la davallada espectacular del nombre de fruits, l'1,1 % que va restar sense ser menjat podia contenir encara fins a 60.000 granes; aquesta quantitat és sensiblement superior a les 18.500 granes supervivents estimades per SIMON *et al.* (2001), però la davallada en la producció estimada en aquest treball és similar (97 %).

A més de la depredació d'estructures reproductores, a la localitat A també hi va haver un consum important de fulles, que va tenir lloc únicament a partir de la segona meitat de juliol. No hem quantificat aquest consum –que és realitzat tant per l'isard com per un rosegador, el talpó de tartera (*Chionomys nivalis* Martins)– però les fulles de *D. montanum* semblen un recurs molt utilitzat per ambdós mamífers durant la segona meitat de juliol i l'agost. En aquesta època es troba amb freqüència als rebosts de *C. nivalis*, amb un màxim observat de 14 fulles tallades acumulades en un únic cau.

3.1.2. Estructura de les poblacions

La distribució de les plantes en les tres classes bàsiques (juvenils, no reproductors i reproductors; taula 1) mostra grans diferències entre localitats, significatives en la proporció de peus juvenils (Khi-quadrat = 13,84615, $p < 0,000199$).

Taula 1. *Delphinium montanum*: percentatges (%) de les tres classes principals.
Delphinium montanum: rates (%) of the main classes.

Localitat	Mostra (n)	Juvenils (%)	No reproductors (%)	Reproductors (%)
A	1284	20,7	22,9	56,4
C	1367	2,7	21,4	75,9

Taula 2. *Delphinium montanum*: percentatges (%) d'adults reproductors/no reproductors i de les classes de talla dels reproductors, segons el nombre de tiges basals.

Delphinium montanum: reproductive/non-reproductive adult rates and rates of the different size classes (stems number) of reproductives (%).

Localitat	No reproductors	Suma rep.	Rep. 1-5	Rep. 6-10	Rep. > 10
A	28,9	71,1	38,5	15,2	17,4
C	22,0	78,0	50,9	14,2	12,9

Taula 3. *Delphinium montanum*: percentatges (%) de les tres classes principals en 8 nuclis.

Delphinium montanum: rates (%) of the three main classes in 8 groups of the 2 sites.

Nucli	Individus (n)	Juvenils	No reproductors	Reproductors
A1	201	14,4	22,4	63,2
A2	317	28,1	27,8	44,1
A3	370	18,9	15,7	65,4
A4	396	19,6	26,0	54,4
C1	733	3,3	25,3	71,4
C2	86	0	20,9	79,1
C3	338	0,9	16,0	83,1
C4	210	4,8	17,6	77,6
Mitj. ± Desv.		11,3±10,4	21,5±4,7	67,3±13,3

La taula 2 presenta la distribució per classes considerant únicament les plantes no juvenils (sense aspecte de plàntula). Totes dues poblacions mostren una relació reproductors-no reproductors no gaire diferent, amb un 70-80 % dels primers i un 20-30 % dels segons. L'aplicació del test de Khi-quadrat no evidencia diferències significatives entre localitats (per als no reproductors Khi-quadrat = 0,9353635, df = 1 $p < 0,333480$; per als reproductors Khi-quadrat = 0,3210948, $p < 0,570954$).

Dins els individus reproductors, l'estructura de les dues localitats també és força similar, sense diferències estadísticament significatives (l'aplicació del mateix test, per a les classes 1-5, 6-10 i >10, respectivament, dona els valors: 1,719911, $p < 0,189714$; 0,0340136, $p < 0,853679$; 0,6683168, $p < 0,413645$). Hi predomina de manera clara la classe de mida inferior, que deu correspondre aproximadament a les plantes de menys edat. Les plantes més grans, i possiblement més velles, representen percentatges notablement més petits.

Les dades anteriors són referides als valors mitjans observats en les dues poblacions, però dins de cadascuna d'elles hi ha una notable heterogeneïtat en l'estructura dels diversos nuclis (taules 3 i 4), bé que es manté en tots els casos l'escassa representació percentual dels individus juvenils a C i també una relació d'adults reproductors-no reproductors sempre dominada àmpliament pels primers

Taula 4. *Delphinium montanum*: percentatges (%) d'adults no reproductors/reproductors i de les classes de talla dels reproductors en 8 nuclis.

Delphinium montanum: reproductive/non-reproductive adult rates and rates of the different size classes (stems number) of reproductives in 8 groups of the 2 sites (%).

Nucli	No reproductors	Total reproductors	Rep. 1-5	Rep. 6-10	Rep.>10
A1	26,2	73,8	26,7	18,0	29,1
A2	38,6	61,4	42,1	10,1	9,2
A3	19,4	80,6	45,8	16,4	18,4
A4	32,4	67,6	35,6	16,0	16,0
C1	26,1	73,9	52,1	11,2	10,6
C2	20,9	79,1	30,2	25,6	23,3
C3	16,1	83,9	41,8	20,6	21,5
C4	18,5	81,5	69,5	9,5	2,5
Mitj. $\pm$ Desv.	24,8 $\pm$ 7,7	75,2 $\pm$ 7,7	43,0 $\pm$ 13,5	15,9 $\pm$ 5,6	16,3 $\pm$ 8,6

(60-85 % contra 40-15 %). L'heterogeneïtat observada és més gran quan es compara la distribució percentual de les diverses classes d'individus reproductors. Aquesta diversitat d'estructures probablement està relacionada amb la localització dels diferents nuclis i les característiques del medi ocupat. És interessant destacar el fet que els dos nuclis de C que presenten un menor percentatge de juvenils (C2 i C3) són els que tenen un percentatge més elevat de plantes de grans dimensions, i que aquesta mateixa situació s'insinua atenuada a la localitat A amb el nucli A1. Aquests tres nuclis amb menor regeneració –en relació amb la mitjana de cada localitat– són els únics que no estan establerts en tarteres amb materials mòbils: C2 i C3 es troben a la base de dues tarteres, on els blocs rocósos ja estan completament fixats i el sòl té una cobertura de vegetació densa, mentre que A1 es localitza en un aflorament rocós carstificat sense blocs mòbils.

3.1.3. Viabilitat de les granes i banc de granes del sòl

La tinció amb tetrazoli de les llavors obtingudes de les plantes fructificades va donar resultats positius molt alts i similars en totes dues localitats: 90,3 % per a A (n = 103) i 92,2 % per a C (n = 102). D'acord amb aquests resultats, la major part de les llavors de *D. montanum* serien potencialment viables.

En les mostres de sòl recollides a la fi de juliol no va ser possible localitzar cap llavor de *Delphinium*. Com que molt poques plàntules noves van aparèixer el mes d'agost a les parcel·les de control, considerem que aquestes provenen de granes caigudes l'any anterior i no pas del banc de granes del sòl, ja que en aquest cas hauríem trobat llavors sense germinar a les mostres de sòl.

3.1.4. Mortalitat de les plàntules

Al conjunt de parcel·les de la localitat A es van comptabilitzar 79 plàntules, mentre que a C només se n'hi van detectar 23 en la mateixa superfície. La densitat mitjana

—sumant totes les plàntules aparegudes al llarg del seguiment, incloses les que van morir— va ser de 7,2 (2-13) per m² a A i de 2,5 (1-5) a C.

La germinació de les plàntules es va concentrar en ambdues localitats a l'inici del període vegetatiu anual (fi de juny): el 81,0 % de les plàntules de A i el 82,6 % de C havien aparegut en aquesta època. La resta van germinar al llarg de juliol i d'agost.

Taula 5. *Delphinium montanum*: densitats inicials i finals de plàntules a les parcel·les de seguiment.

Delphinium montanum: initial and final seedling densities on control plots.

Localitat	Dates	Densitat inicial (plàntules/m ²)	Densitat final (plàntules/m ²)
A	11.7.00; 5.9.00	5,8	2,3
C	27.6.00; 22.9.00	1,7	1,0

La mort de plàntules es va poder apreciar en totes les visites, sense concentrar-se en cap període particular. La mortalitat conjunta va ser del 65,8 % a A i del 52,2 % a C, amb grans diferències entre parcel·les (0-85,7 % a A, 0-100 % a C) i sense que es poguessin detectar diferències estadísticament significatives entre localitats.

Les densitats inicials i finals de plàntules es mostren a la taula 5. És interessant observar que, encara que a A la densitat final continua essent superior, sembla mostrar-se una tendència cap a l'homogeneïtzació: a l'inici de la temporada la densitat de A és 3,4 vegades superior a la de C, mentre que al final només ho és 2,3 vegades. És molt possible que la diferència final fos encara inferior, ja que la darrera visita a A va ser dues setmanes anterior a la de C, i en aquest període seguien morint plàntules però ja en neixien ben poques.

3.2. *Xatardia scabra*

3.2.1. Depredació

El consum d'estructures reproductores de *X. scabra* a la localitat B va afectar també les flors i els fruits verds. Es va començar a detectar a la fi de juliol i es va anar fent més freqüent al llarg d'agost, coincidint amb el període de màxima floració i amb l'inici de la maduració dels fruits. El consum era anecdòtic a la fi de juliol, afectava el 30 % de les plantes el 22 d'agost i ja s'havia estès al 50 % el 18 de setembre (n = 33 individus reproductors). Aquesta depredació va ser poc intensa, ja que només va afectar tota la tija floral en un 5,5 % de les plantes, mentre que en la resta només va haver-hi un consum parcial (algunes umbel·les o parts d'umbel·les). Els efectes en la producció de fruits no són, doncs, tan grans com en el cas de *D. montanum* a la localitat A, ja que en la major part de les plantes resta intacta una part important de la inflorescència. Per les marques de les mossegades es veu que els responsables principals del consum d'estructures reproductores són els ungu-

Taula 6. *Xatardia scabra*: percentatges (%) de les tres classes principals.*Xatardia scabra*: rates (%) of the three main classes

Localitat	Mostra (n)	Juvenils (%)	No reproductors (%)	Reproductors (%)
B	283	35,9	59,9	4,2
C	1012	79,9	18,4	1,7

Taula 7. *Xatardia scabra*: percentatges (%) dels adults no reproductors/reproductors.*Xatardia scabra*: rates (%) of reproductive and non-reproductive adults.

Localitat	No reproductors	Reproductors
B	92,9	7,1
C	91,6	8,4

Taula 8. *Xatardia scabra*: densitats totals, de no juvenils i de reproductors (individus/m²).*Xatardia scabra*: densities (total, non-juvenile and reproductive plants; individuals/m²).

Localitat	Superfície (m ²)	Densitat total no-juvenils	Densitat reproductors	Densitat
B	49	5,8	3,7	0,25
C	32	31,6	6,3	0,53

lats, tot i que no es pot excloure que també el rosegador *Chionomys nivalis* en mengi algunes.

No s'ha quantificat quina reducció en el nombre de fruits i de granes representa el consum dels ungulats. Segons una estimació grollera que vam fer-hi, la producció mitjana de granes podria ser d'unes 625 per planta ($n = 8$), bé que hi ha molta variabilitat entre individus (mínim 283 i màxim 1142 granes, per a les 8 plantes). Partint d'aquests valors i considerant els nivells actuals de depredació, encara que el nombre de peus que es reproduïxen anualment és baix, la quantitat de granes que deuen restar intactes deu ser d'uns quants milers, estimats a l'entorn de 10.000.

No es tenen dades sobre la depredació a la localitat C, ja que no va haver-hi un seguiment com el realitzat a B. Va ser visitada una sola vegada, a l'inici de la floració, i en aquell moment no s'hi va observar cap planta menjada.

També va haver-hi un consum important de fulles, que en la segona meitat de setembre havia afectat fins a un 77 % dels individus de *X. scabra*, amb una mitjana d'unes 3 fulles consumides per planta. Aquesta depredació, segons indiquen les marques de les mossegades, s'ha d'atribuir gairebé del tot a *Chionomys nivalis*.

Una informació més detallada sobre el consum de fulles i també d'estructures reproductores s'exposa a AYMERICH & BARACETTI (2001).

3.2.2. Estructura de les poblacions

Les poblacions de *X. scabra*, a diferència de les de *D. montanum*, estan sempre dominades molt àmpliament pels individus no reproductors, ja siguin immadurs o juvenils (taula 6). Els reproductors –que moriran després de fructificar– no arriben al 5 % del total en cap de les dues localitats d'estudi. Comparant les dades de les localitats B i C, s'observen grans diferències en les estructures quan es consideren totes les classes (taula 6). Les diferències són estadísticament significatives per a les classes juvenils i no reproductors (respectivament Khi-quadrat = 16,71848, $p < 0,000043$; 21,99553, $p < 0,000003$), però no per als reproductors (1,059322, $p < 0,303378$). Cal precisar, però, que aquesta diferència és probable que en realitat no sigui tan marcada com aparenta; el motiu és que a la localitat B els materials de la tartera són de dimensions decimètriques i és possible que un nombre important de plàntules que creixen entre els blocs no hagin estat detectades, mentre que a C els materials són més petits i permeten la detecció de tots els individus presents.

En canvi, si es comparen els percentatges de les dues classes (reproductors i no reproductors) d'individus no juvenils (taula 7), les diferències entre les dues localitats són mínimes, no estadísticament significatives (Khi-quadrat = 0,0091599, $p < 0,923754$ per als no reproductors; 0,1090323, $p < 0,741251$ per als reproductors). Els resultats mostren que en aquesta fase de desenvolupament dels individus hi ha una clara homogeneïtzació de les estructures poblacionals, que segueixen un patró gairebé idèntic en dues localitats molt allunyades.

Aquesta tendència a la homogeneïtzació entre poblacions també s'aprecia, d'una manera no tan evident, en les densitats (taula 8). Considerant totes les classes les dues localitats tenen densitats molt diferents (5,5 vegades superior a C que a B), però aquesta desproporció es redueix notablement quan només es tenen en compte els individus no juvenils (1,7 vegades) o els reproductors (2,1 vegades). Les diferències entre localitats només són estadísticament significatives quan es consideren les densitats de peus juvenils (Khi-quadrat = 17,79786, $p < 0,000025$).

4. Discussió

Hem constatat que existeix un consum habitual d'estructures reproductores de *D. montanum* i de *X. scabra* per part dels ungulats d'alta muntanya, que és especialment intens en algunes localitats. També hi ha un consum important de fulles, exercit tant pels ungulats com pel rosegador *Chionomys nivalis* en el cas de *D. montanum*, i bàsicament per *C. nivalis* en el cas de *X. scabra*. Però aquesta depredació de flors, fruits i fulles sembla normal i perfectament suportable. En cap de les dues espècies no s'han observat diferències estructurals que indiquin una tendència regressiva de les poblacions molt depredades pels ungulats. Les diferències existents en els percentatges de juvenils, que seran comentades més endavant, no semblen

tenir cap relació amb la depredació. Els nostres resultats, doncs, no aporten cap evidència que suporti la hipòtesi d'un efecte negatiu de la depredació dels ungulats en la viabilitat de les poblacions. Malgrat l'impacte evident dels ungulats, el nombre de granes que resten després de la depredació és força elevat, de l'ordre de milers o desenes de milers en els dos casos estudiats, i seria suficient per a garantir la regeneració de les poblacions.

En *D. montanum* creiem que el risc que suposa la depredació és feble. Cal tenir en compte que, en espècies vegetals de vida llarga, la producció total de granes no té necessàriament un paper important en la viabilitat de les poblacions a llarg termini, ja que uns pocs anys amb bona producció poden ser suficients per a garantir el reclutament. LEWIS & EPLING (1959) comenten un cas que il·lustra prou bé l'escassa importància d'una fructificació abundant per al manteniment de les poblacions dels *Delphinium* perennes: una població de *D. gypsophylum* no va florir en tota una dècada i l'onzè any hi havia més flors que abans del període de latència. Manquen dades fiables sobre la longevitat de *D. montanum*, però per la mida d'alguns individus i el lent creixement observat suposem que poden arribar a viure unes quantes dècades. En aquesta situació, malgrat la depredació, la producció de granes de cada individu al llarg de la seva vida serà força elevat, bé que molt inferior a la producció potencial.

El cas de *X. scabra* és diferent, ja que es tracta d'una planta de vida més curta, de pocs anys –seria predominantment biennal o triennal, segons Baudière in AYMERICH & BARACETTI (2001)–, i monocàrpica. La menor longevitat i, sobretot, la baixa producció de llavors per individu, fan que *X. scabra* sigui potencialment molt més sensible que *D. montanum* en casos de depredació extrema per part dels ungulats, que sí podrien arribar a provocar una regressió forta o, fins i tot, l'extinció de les poblacions locals. En tot cas, situacions d'aquest tipus, que suposin la pèrdua de gairebé tota la producció de granes, són altament improbables, ja que és molt difícil que no resti cap fruit intacte.

En la nostra opinió, la influència de la depredació dels ungulats en la viabilitat de les poblacions seria menyspreable en relació a la regulació imposada per les limitacions ambientals i per la competència.

La comparació de les estructures de poblacions de *D. montanum* molt i poc depredades indica que la relació entre el nombre de granes produït i el reclutament de nous individus és nul·la o molt feble. Contràriament al que es podia esperar, el percentatge d'individus juvenils és molt més alt en la població que pateix des de fa anys una pressió intensa dels ungulats (A) que aquella que no presenta cap conflicte aparent (C). Aquestes plantes joves de la localitat A han d'haver nascut necessàriament en els darrers anys, ja que les llavors velles semblen inexistents al sòl. A més, cal dir que no hi ha cap evidència de reproducció vegetativa en aquesta espècie; tots els individus de mida molt petita que es van desarrelar es va poder comprovar que eren veritables plàntules. El reclutament a C, doncs, continua essent elevat després d'uns 10 anys de depredació massiva de les flors i els fruits. En *X. scabra*, d'altra banda, el percentatge de juvenils observat en poblacions del Puigmal va ser molt similar quan la densitat d'ungulats era feble, a la dècada de 1980 (DAJOZ

1989), i l'any 2000, amb densitats ja molt elevades (AYMERICH & BARACETTI 2001), de manera que tampoc sembla que la depredació hagi afectat sensiblement el reclutament.

El principal factor limitant per al reclutament no seria pas la depredació, sinó la disponibilitat de substrats adequats, en els quals les llavors puguin arribar al sòl i germinar sense dificultats. Això és almenys el que suggereix la relació entre el percentatge de plantes joves de totes dues espècies i el medi físic. Per a *X. scabra*—espècie que sempre viu en tarteres i pedrusques mòbils— el indrets més adequats per a la germinació serien els que tenen una capa prima de pedres de petites dimensions, segons es desprèn de les diferències observades en els percentatges de juvenils (taula 6) entre les localitats C (capa prima de pedres centimètriques) i B (capa gruixuda de blocs decimètrics). Per a *D. montanum* els ambients adequats per a la germinació semblen les superfícies de cobertura vegetal molt poc densa, amb amplis espais de terra nua o de pedres de petites dimensions entre les plantes, ja que en cada localitat (taula 3) els nuclis amb percentatges més elevats de juvenils corresponen sempre a tarteres poc o gens estabilitzades (A2, A3 i A4; C1 i C4), mentre que els nuclis que es fan damunt substrats estables com tarteres fixades i afloraments rocosos (A1; C2 i C3), amb cobertura vegetal alta, tenen uns percentatges de plantes joves notablement inferiors a la mitjana. És probable que aquests darrers nuclis, que són també els que tenen un major percentatge de plantes de grans dimensions, estiguin condemnats a desaparèixer si no es produeix cap pertorbació que creï nous llocs aptes per a la germinació. Aquest fet hauria de tenir-se en compte quan s'avaluïn les tendències poblacionals de l'espècie, ja que el manteniment de poblacions importants de *D. montanum* dependria de l'existència de grans extensions de tarteres mòbils o bé de pertorbacions recurrents (lliscaments o desprendiments) en altres medis (AYMERICH & SÁEZ 2001); l'increment notable observat en una petita població just després d'un lliscament (SIMON *et al.* 2001) reforça aquesta hipòtesi.

Però en *D. montanum* la cobertura vegetal del sòl no explica les grans diferències observades en el reclutament entre les localitats A i C, ja que en totes dues hi ha indrets aparentment igual de favorables per a la germinació (tarteres semimòbils). Desconeixem quins són els motius d'aquest fet, en el qual podrien influir dos factors que caldria estudiar amb més detall: 1) La depredació de les granes per larves d'insectes (lepidòpters), que és molt més gran a C (42,2 % dels carpels inutilitzats; n = 289) que a A (11,5 %; n = 139); però malgrat aquest consum la producció total de granes continua essent molt més alta a C que a A, ja que la depredació dels ungulats hi és feble. 2) La competència interespecífica, que també seria més intensa a C que a A, ja que a les tarteres de la primera localitat hi viuen diverses altres plantes de dimensions mitjanes (*X. scabra*, *Senecio pyrenaicus* L., *Doronicum grandiflorum* Lam.), mentre que a la segona *D. montanum* és l'única planta d'aquesta mida; pensem que podria haver-hi competència per l'espai, sobretot amb *X. scabra*, ja que totes dues espècies tenen un aparell radical força similar, adaptat a la mobilitat del substrat.

En ambdues espècies és interessant constatar que, encara que els percentatges d'individus juvenils (taules 1 i 6) difereixin molt entre localitats, les estructures d'individus «adults» (taules 2 i 7) són sempre similars. És a dir que, encara que la germinació estigui molt lligada a les característiques del medi, l'estructura poblacional «adulta» sembla que n'és independent. Aquesta clara tendència a l'homogeneïtzació dels percentatges de reproductors i no reproductors, que conduiria a una «estructura poblacional adulta ideal» per a cada espècie, suggereix que la competència intraespecífica és el factor més important en la mortalitat de les plantes joves. El paper decisiu de la competència intraespecífica en l'estructuració de les poblacions de *X. scabra* ja havia estat apuntat per DAJOZ (1989). Les nostres observacions sobre l'estructura de poblacions distants afegeixen noves evidències en aquest sentit i, a més, indiquen que en *D. montanum* es donen mecanismes d'autoregulació similars.

Encara que l'estructura interna de les poblacions d'ambdues espècies sembla determinada per mecanismes d'autoregulació bàsicament independents del medi i de la competència amb altres plantes, aquests dos factors sí que tindrien importància en les densitats locals o en el desenvolupament relatiu dels individus, que difereixen notablement entre localitats o entre nuclis d'una mateixa localitat (taules 3, 4 i 8). A partir de les dades recollides per a *X. scabra*, i de la simple observació sobre el terreny, sembla força evident que la «qualitat» del medi (disponibilitat de recursos i grau de competència interespecífica, entre altres possibles factors) permet que les densitats locals siguin més o menys altes. No és tan clar que influeixi molt en el desenvolupament dels individus, ja que en aquest hi deu tenir un paper fonamental l'edat, però les grans diferències internes observades entre nuclis de *D. montanum* (taula 4) suggereixen que la disponibilitat de recursos també influeix en la mida de les plantes.

Finalment, creiem oportú comentar un aspecte interessant de la depredació sobre *D. montanum*. Aquesta espècie és menjada en grans quantitats malgrat produir alcaloides similars a l'aconitina i ser, per tant, una planta potencialment tòxica. SIMON *et al.* (2001) suggereixen una possible relació entre el consum i la mort d'algun exemplar d'isard trobat prop de les poblacions de *D. montanum*. En la nostra opinió, la proximitat física entre els cadàvers i les poblacions de la planta ha de ser considerada circumstancial –és corrent trobar isards morts, per causes molt diverses– i pensem que no hi ha cap motiu per creure que es tracta d'una intoxicació. Tenint en compte les grans quantitats de *D. montanum* que mengen els isards, més aviat cal suposar que no es veuen afectats per la toxicitat de la planta, ja sigui perquè hagin desenvolupat algun tipus d'immunitat o, més probablement, perquè la consumeixin quan la concentració d'alcaloides és més baixa. El fet que la depredació només sigui exercida –tant pels isards com pel talpó de tartera– de manera intensa a partir de mitjan juliol i que es centri en tres parts de la planta (flors obertes, fruits verds i fulles ja ben desenvolupades) donaria suport a la segona hipòtesi. OLSEN *et al.* (1990) assenyalen que en algunes espècies de *Delphinium* nord-americanes la toxicitat decreix al llarg del període vegetatiu anual i que les parts més tòxiques acostumen a ser aquelles que tenen un ràpid creixement. Aquestes dades concordarien amb les

nostres observacions: *D. montanum* només és consumit un mes després d'haver-se iniciat el creixement de la planta, quan probablement la toxicitat es deu haver reduït. Per contra, en aquell mateix treball es diu que també les estructures reproductores tenen un nivell elevat de toxicitat, fet pel qual pot sorprendre que en *D. montanum* siguin consumides en grans quantitats. Però les tiges floríferes no són menjades quan únicament tenen ponzelles i això podria indicar que la concentració d'alcaloides es redueix molt quan les flors es van obrint. Afegim que *D. montanum* no és l'única planta tòxica consumida pels isards, ja que hem vist com dues altres ranunculàcies (*Adonis pyrenaica* DC. i *Aconitum vulparia* Rchb.) són objecte d'una depredació molt similar sobre les flors o els fruits verds; en canvi *Aconitum napellus* L., malgrat ser abundant en les mateixes localitats, és rebutjada.

Agraïments

Els treballs de camp en els quals es basa aquest article han estat realitzats per iniciativa del Parc natural del Cadí-Moixeró i de la Réserve Naturelle de la Vallée d'Eyne, els quals han aportat el finançament i el suport logístic necessaris; agraïm en especial la bona disposició dels directors respectius, Jordi Garcia i Michel Baracetti. Agraïm també a Ricardo García González (IPE-Jaca) els comentaris que ens ha fet sobre la primera versió del treball, i a Raimon Mariné l'ajut en el tractament estadístic de les dades.

Bibliografia

- AYMERICH, P. & M. BARACETTI 2001 - L'impact des ongulés sauvages sur *Xatardia scabra* et *Gentiana alpina* dans la Réserve Naturelle d'Eyne (Pyrénées-Orientales). *Le Monde des Plantes* 473: 22-28.
- AYMERICH, P. & L. SÁEZ 2001 - Dades sobre l'estatus d'algunes plantes endèmiques, amenaçades o rares a Catalunya (NE de la península Ibèrica). *Orsis* 16: 47-70.
- BENAVENTE, A. & P. LUQUE 1998 - La gestión *in situ* de la flora amenazada de las sierras de Cazorla, Segura y Las Villas. *Conservación Vegetal* 3: 5-6.
- BLANCHÉ, C. 1991 - Revisió biosistemàtica del gènere *Delphinium* L. a la península Ibèrica i a les illes Balears. *Arx. Sec. Ciènc.* 98. IEC. 291 pp. Barcelona.
- BOLÓS, O., X. FONT & J. VIGO (compil.) 1999 - *Atlas corològic de la flora vascular dels Països Catalans*, vol. 10. IEC. Barcelona.
- BOSCH, M. 1999 - Biologia de la reproducció de la tribu *Delphiniae* a la Mediterrània occidental. *Arx. Secc. Ciènc.* 120. IEC. 375 pp. Barcelona.
- DAJOZ, I. 1989 - Structure dans l'espace et dans le temps des populations de *Xatardia scabra* (Lapeyr.) Meissn., Apiaceae. *Acta Biol. Mont.* 9: 245-252.
- DD.AA. 2000 - Lista roja de la Flora Vascular Española (valoración según categorías UICN). *Conservación Vegetal* 6 (extra): 11-38.
- FRANKEL, O., A. BROWN & J. BURDON 1995 - *The conservation of plant biodiversity*. Cambridge Univ. Press. Cambridge.

- GÓMEZ, C. 1987 – *Libro Rojo de especies vegetales amenazadas de España peninsular e Islas Baleares*. Ministerio Agr., Pesca y Alim. Madrid.
- HERRERA, C.M. 1990 – Enseñanzas de un iceberg. *Quercus* 50: 5-6.
- LEWIS, H. & C. EPLING 1959 – *Delphinium gypsophylum*, a diploid species of hybrid origin. *Evolution* 13: 511-525.
- MOORE, R.P. 1987 – *Manual de ensayos al tetrazolio*. Ministerio Agr., Pesca y Alim. Madrid.
- OLSEN, J.D., G.D. MANNERS & S.W. PELLETIER 1990 – Poisonous Properties of Larkspur (*Delphinium* spp.). *Collect. Bot. (Barcelona)* 19: 141-151.
- SÁEZ, L., J.A. ROSSELLÓ & J. VIGO 1998 - Catàleg d'espècies endèmiques rares i amenaçades de Catalunya. I. Tàxons endèmics. *Acta Bot. Barc.* 45: 309-321.
- SIMON, J., M. BOSCH, J. MOLERO & C. BLANCHÉ 2001 - Conservation biology of the Pyrenean larkspur (*Delphinium montanum*): a case of conflict of plant versus animal conservation?. *Biol. Conserv.* 98: 305-314.