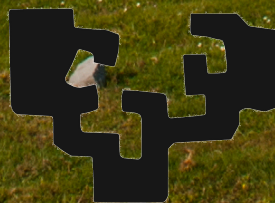


LARRATZEARI UZTEAREN ERAGINA MENDIKO LARRE ATLANTIKOEN FUNTZIONAMENDUAN ETA LANDARE-DIBERTSITATEAN

Iñaki Odriozola Larrañaga
Doktore-Tesia
Leioa, 2016

eman ta zabal zazu



Universidad
del País Vasco

Euskal Herriko
Unibertsitatea

Larratzeari uztearen eragina mendiko larre atlantikoen funtzionamenduan eta landare-dibertsitatean

Iñaki Odriozola Larrañaga

Doktore-Tesia

Leioa, 2016ko maiatza

Arantza Aldezabal Rotetak eta
Gonzalo García-Baquero Moneok zuzendua

Esker Onak–Agradecimientos–Acknowledgements.

Tesi honetan, modu batean edo bestean, jende ugariaren laguntzaz gozatu ahal izan dut. Mendiko lana ezinezkoa izango zen lagundu didan jendetzagatik izan ez balitz. Eskerrik beroenak, beraz, urte hauetan nolabait lagundu didazuen guztioi.

Hasteko, Arantzari, zientziarako atea ireki zenizkidalako. Horrez gain babes osoa eskaini didazu lau urte hauetan zehar eta behar izan dudan guztietan lagundu didazu. A Gonzalo, por haberme enseñado a hacer ciencia. Has sido un gran amigo y maestro estos años, espero que seas amigo y colaborador en adelante. Los dos habéis formado un gran equipo y ha sido un placer hacer la tesis bajo vuestra dirección, y también lo será seguir trabajando con vosotros. Bestalde, unibertsitateko taldekideei, Ana, Maddi, Nere Amaia, eta baita epe laburragotan izan direnei ere, lan-giro bikaina sortzeagatik. Oro har, botanikako laborategian une ederrak eskaini dizkidazuen guztioi, bereziki, Nereari, tesian bidelagun izateagatik.

Enirio-Aralarko mankomunitateari, proiektu hau onartzeagatik. Bereziki, Joxean Irastortza, Enirio-Aralarko mankomunitateko basozainari, bera gabe ezinezkoa izango baitzen ikerketa honetan egin den mendiko lan guztia egitea. Baita Aralarko komunitateari ere, ganaduzaleak, kudeatzaileak nahiz bisitariak, batzutan ulertu ez arren lana errespetatu duzuelako.

I am very grateful to Marie-Josée Fortin, for giving me the opportunity to visit your great group in the University of Toronto. Also thanks to every member of the Fortin LE Lab, for making my internship such a beautiful experience. In particular to Amanda and Alex, for all the moments in the (COLD) winter of Toronto.

Familiari, gurasoei, Nereari eta Mikeli, beti hor egon zaretelako eta egongo zaretelako. Gurasoei gustokoa ikastera bultzatu nauzuelako beti eta bide horretan babes eta bultzada osoa eman didazuelako. Aittitta Rafaeli, gure familiara zientziaren grina ekartzeagatik. Tia Nereari, iloba guztioi ikasten jarraitzeko eman diguzun laguntzagatik.

Zestoako lagunei, urte hauetako ausentziarekin ere ez nauzuelako herritik bidali. Unibertsitateko kuadrilari eta Bilbon urte hauetan egin ditudan lagunei (Izenik jarri gabe lasaiago biziko naiz, norbait ahaztuko baitut, seguru), urte hauetan guztietan, Bilbo bizileku bikain egiteagatik. Aipamen berezia ibai-ekologiako taldeari, taldean adoptatzeagatik (ekintza gastronomikoetarako). Mención especial al grupo de ecología fluvial, por haberme adoptado (para los actos gastronómicos).

Azkenik, nola ez, Lideri. Elkarrekin egin dugun bide guztiagatik, une txarretan ni aguantatzeagatik eta une onak nirekin gozatzeagatik. Baita etorkizunean egiteko dugun bide guztiagatik ere.

Thank you very much to Maik Bartelheimer and Jonathan Silvertown for reviewing the thesis.

This study was supported by an FPI-EHU grant (4597/2011), and funded by UNESCO-EHU research project (UNESCO09/18), the Basque Government (grant reference: IT299-10), and by the Ministry of Economy and Competitiveness of the Spanish Government (grant reference: AGL2013-48361-C2-1-R).

Aurkibidea

Laburpena.....	1
1. Kapituluua. Sarrera Orokorra eta helburuak.....	3
1.1. Larratzearen historia	5
• Larratzaile-angiospermo elkarrekintzaren jatorria	
• Larre epelen jatorria	
• Larre erdinaturalak	
• Europako paisaia erdinaturalaren gainbehera	
• Larratze estentsiboa Euskal Herri atlantikoan	
1.2. Larratzearen ekologia: herbiboro handien funtzio gakoa	9
• Larratzea eta ekosistemen funtzionamendua	
• Larratzea eta biodibertsitatea	
• Espezieen koexistentziaren teoria berria	
• Larratzea: asaldura ekualizatzailea	
1.3. Helburu orokorrak eta tesiaren egitura	16
1.4. Ikerketa-area	17
1.5 Bibliografia	20
2. Kapituluua. Ganadu-larratzeak ingurumen-faktoreen eta, lurzoruko ur-edukiaren eta tenperaturaren arteko erlazioa moldatzen du larre tenperatu batean	25
2.1 Sarrera.....	27
2.2 Materialak eta metodoak.....	30
2.3 Emaitzak	32
2.4 Eztabaida.....	35
2.5 Ondorioak	41
2.6 Bibliografia	42

3. Kapitula. Larratze-esklusioak landareen lehiatzko-elkarrekintzak pizten ditu mendiko larre atlantikoetan.....	47
3.1 Sarrera.....	50
3.2 Materialak eta metodoak.....	52
3.3 Emaidzak.....	56
3.4 Eztabaida.....	64
3.5 Ondorioak.....	69
3.6 Bibliografia.....	70
4. Kapitula. Lehiatzko-esklusioak sortutako espezieen erlazio-patroiak nitxo-egonkortzearen menpekoak dira: ebidentzia larre atlantikoetan.....	77
4.1 Sarrera.....	80
4.2 Materialak eta metodoak.....	83
4.3 Emaidzak.....	87
4.4 Eztabaida.....	96
4.5 Ondorioak.....	101
4.6 Bibliografia.....	102
5. Kapitula. Eztabaida Orokorra.....	107
5.1. Emaidzen errepassoa.....	109
5.2. Larre atlantikoen etorkizuna.....	110
5.3. Etorkizuneko aukerak.....	111
5.4. Bibliografia.....	114
6. Kapitula. Ondorio Orokorrak.....	117

LABURPENA

Doktore-tesi honek, larratze misto (ardiak, behorrak eta behiak) estentsiboaren abandonamenduak dituen ondorioak aztertu ditu Aralar Natur Parkeko mendiko larre produktiboetan, Euskal Herrian. Aipaturiko herbiboroen larratzea esperimentera ekiditeko 50 × 50 m²-ko lau itxitura eraiki ziren (esklusio-gunea). Larratze-gune bana ezarri zen eskusio-gune bakoitzaren ondoan, non herbiboroek libreki bazkatzen duten landare-hazkuntza sasoiaren zehar (maiatzetik azarora).

Larratzeak elikagaien zikloa eta mineralizazioa bizkortu ohi ditu larre emankorretan. Lurzoruaren baldintza fisikoak eta landare-bazkaren propietateak neurtu ziren gune esperimentaletan, ulertzeko larratzeak nola eragiten dien lurzoruko prozesuei. Neurketa guztiak 8-10 urteko larratze-uztearen ondoren egin ziren. Larratzeak larreko elikagaien zikloari eragin zion bazkaren kalitatea hobetuz, eta lurzoruko tenperatura-erregimena zein lurzoruko ur-edukia aldaraziz. Larratzeak lurrean orbela pilatzea ekidin zuen, ondorioz lurraren isolamendua murriztu zen eta tenperaturaren batez bestekoa eta aldakortasuna areagotu ziren.

Ondoren, larratzearen eragina aztertu zen landare-komunitatearen egituraren eta landare-dibertsitatearen. Herbiboro handien asaldurak landare-dibertsitatearen maila altuak mantentzen ditu larre emankorretan, seguruenik, larratzea ekualizazio-mekanismo gisa aritzen delako, eta, espezie dominatzaileek espezie ahulak lehiaz kanporatzea ekiditen duelako. Espezieen arteko lehia eskala finetan gertatzen denez, eskala fineko ikerketa-diseinu espazialki esplizitua erabili zen. 10 urteko larratze-esklusioaren ondoren, hau da, aurrez zegoen mekanismo ekualizatzaile sendoa epe luzez kendu ondoren, espezie lehiakorrek adabaki espazial handiak sortu zituzten eta lehiaz espezie ahulagoak kanporatu zituzten, horrela landare-dibertsitatea jaitsiz.

Lehiazko eskusio nabarmena gertatzen da larre emankorretan, nitxo-egonkortzea ahula izaten delako (baliagaietan aberatsak baitira). Halere, gune esperimentaletako batean pH-ak aldakortasun handia erakutsi zuen, eta horrek egonkortze sendoa eragin zuen landare-komunitatean. Nitxo-egonkortze

kontrajarriak dituzten bi gune esperimental erabiliz, nitxo-egonkortzeak lehiazko eskusioari egiten dion kontrako indarra aztertu zen. Erabilitako teknika estatistikoak, egitura filogenetikodun landare-atributuak (*traits*) eta espazialki egituratutako lurzoru-aldagaiak konbinatzen ditu, espezie-ugaritasun matrize baten bitartez. Nitxo-egonkortze ahularekin, lehiatze-gaitasun altuko gramineoek (altuak eta lateralki hedatzeko gaitasunarekin) lehiatze kanporatu zituzten zuhaitz filogenetikoaren adar guztietako dikotiledoneoak, ondorioz, galera handia eraginez espezie-dibertsitatean eta dibertsitate filogenetikoan. Aldiz, nitxo-egonkortze ertain-sendoak lehiazko eskusioa ahuldu egin zuen eta, ondorioz, galera txikiagoa izan zen espezie-dibertsitatean eta dibertsitate filogenetikoan.

Amaitzeko, 10 urteko larratze-esklusioak elikagaien zikloa eta mineralizazioa moteldu zituenez eta, landare-konposizioaren heterogeneotasun espaziala eta dibertsitatea galtzea eragin zuenez, ganadu mistoak (ardiak, behorrak eta behiak) eginiko larratze tradizionala funtsezko faktore ekologikoa da larre atlantikoetako lurzoruaren funtzionamendua eta landare-dibertsitatea mantentzeko.

1. KAPITULUA. Sarrera Orokorra



1. Kapitulu

1.1 Larratzearen historia

Munduaren azken 66 milioi urteetan (Aro Zenozoikoa), plaka kontinentalek egungo konfigurazioa hartu zuten. Tarte horretan, duela 35-25 milioi urte (Mu), gerriko alpetar-himalaiarra altxatu zen (orogenesi alpetarra) (Condie eta Sloan 1998). Iberiar Penintsularen iparraldean, orogenesi alpetarrak Kantauriar Mendizerra, Pirinioak eta Euskal Mendiak altxarazi zituen. Aralar mendigunea Euskal Mendietan dago eta bertan egin dira lan honetako landa-lanak. Kontinenteen konfigurazioaren aldaketa historikoek aldaketak eragin zituzten ozeanoen zirkulazioan eta, atmosferako karbono dioxidoaren kontzentrazioa eta temperatura globala jaitsi ziren (Pagani et al. 2011). Ingurumen-aldaketa horiekin batera gertatu zen gramineoen (eta beste hainbat angiospermoren) dibertsifikazioa eta eboluzioa, eta larre-ekosistemak hedatu ziren urtaroko lehortedun baldintzetan (Tallis 1991).

LARRATZAILE-ANGIOSPERMO INTERAKZIOAREN JATORRIA

Ebidentzia molekularrek iradoki dute lehen landare loredunak (angiospermoak) duela 183–147 Mu sortu zirela, baina, lehen makrofossil-ebidentzia duela 140 Mu-koa da (Kretazeo goiztiarra) (Friis et al. 2011). Aldi berean, herbiboro erlatiboki handi batek (ankilosauroa) angiospermo bat jan izanaren lehen ebidentzia ere oso aspaldikoa da (Kretazeoa) (Molnar eta Clifford 2000); horrek aditzera ematen du herbiboroak angiospermoak jaten aritu direla duela 140 Mu-tik. Epe luze horretan, herbiboroak nahiz angiospermoak adaptatu egin dira herbiboria-prozesura: adibidez, hipotesi batek dio, ugaztunek eta gramineoek (Poaceae) koeboluzionatu egin dutela Kretazeo-Paleogeno trantsizioan (hau da, Mesozoiko-Zenozoikoa) sortu zirenetik (Janis 1993), duela 70–60 Mu. Ugaztun unglatuen fosiletan aurkituriko hortzaduraren eta eskeleto-egituren moldaerek egiaztatu dute hipotesi hori (Stebbins 1981; Strömberg 2011). Gainera, ebidentzia paleoekologikoa dago hausnarkarien arbasoa basoko espezie txiki bat zatekeela, karbohidrato intrazelularretan aberatsa den dietara moldatua, hau da, kimuak jatera moldatua. Miozeno amaierako larreen hedapenarekin batera, elikadura mistodun espezieak eta larratzaileak dibertsifikatu ziren, eta hausnarkariak moldapenak garatu zituzten zuntza modu eraginkorragoan liseritzeko (Pérez-Barbería et al. 2004).

LARRE TENPERATUEN JATORRIA

Miozenoko (duela 20 Mu inguru) flora- eta fauna-ebidentziek adierazi dute larre-habitat irekiak Eurasia mendebaldean garatu zirela (Strömberg 2005). Ez dago argi larre ireki haiek egungo larre epelekin zein antzekotasun izango zuten, baina, dauden ebidentzien arabera, “benetako” larre tenperatuak ez ziren agertu duela 2 Mu arte (Pleistozenoa) (Janis 1993; Strömberg 2011).

Holozenoan zehar (gutxi gorabehera, azken 12000 urteak barne hartzen ditu garai honek) habitat irekiek Europan izandako hedadurak (estaldura erlatiboa) eta eboluzioak eztabaida sutsuak piztu ditu zientzialarien artean (Hejcman et al. 2013). Litekeena da Europa basoz estalia egotea Holozenoko klima hobereneko momentuan (hau da, garai Atlantikoa), baina, ez ziren erabat baso itxiak izango Europa osoan zehar, baizik eta baso irekiak, estepa-erako (irekia) irla tartekatuekin lur beheretan (Hejcman et al. 2013). Erdialdeko Europako ebidentzien arabera, habitat irekiak nahiko egonkor mantendu ziren garai horretan zehar Europan, %12–30 tartean mugituz (Kuneš et al. 2015). Beraz, nekazaritza estentsiboa sartu aurretik, Europako paisaia mosaiko-erakoa zatekeen, habitat irekiak eta itxiak tartekatuz (Hejcman et al. 2013). Herbiboro handien presentziari esker, basoak irekita mantenduko ziren ziren larratzearen eta alatzearen bidez (Vera 2000): zaldi basatiak (*Equus sp.*), orkatzak (*Capreolus capreolus*), oreinak (*Cervus elaphus*), uroak (*Bos primigenius*), bisonte europarrak (*Bison bonasus*)...

LARRE SEMINATURALAK

Aldaketa sakonak iritsi ziren nekazari goiztiarrek etxekotu zituztenean ardiak, ahuntzak, behiak, basasto asiarrak (*Equus hemionus*) eta astoak Ekialde Ertainean, dromedarioak (*Camelus dromedarius*) Arabiar Peninsulan, zaldiak Errusia hegoaldean, gameluak (*Camelus bactrianus*) eta jakak (*Bos mutus*) erdialdeko Asian, llamak (*Lama glama*) Hego Amerikan, bufalo asiarra (*Bubalus bubalis*) eta zebua (*Bos indicus*) Asia hegoaldean, gaurra (*Bos gaurus*), gaiala (*Bos frontalis*) eta bantenga (*Bos javanicus*) Asia hego-ekialdean, eta elur-oreina (*Rangifer tarandus*) Eskandinavia iparraldean eta Siberia iparraldean (Prins eta Gordon 2008). Lehen

1. Kapitulu

nekazari horiek jatorriko guneetatik barreiatu ziren eta, euren abereak hartuta, nekazaritza zabaldu zuten Mundu Zaharrean barrena (Prins eta Gordon 2008).

Nekazariak Ekialde Hurbiletik Europan zehar banatu zirenean nekazaritza zabaldu zuten eurekin (lehenengo, duela 7000 urte inguru eta, beranduago, duela 4600 urte inguru): nekazari horiek baso primarioak garbitu zituzten eta uzta-landaketak sartu zituzten, eta, gradualki, jatorrizko herbiboro basatiak etxekotutako abereekin ordeztuz joan ziren (Bakker eta Londo 1998). Paisaia irekiaren zati handi bat berria zen, baina agertzen ari ziren larre eta sastrakadiak osatzen zituzten landare-espezie gehienak lehenetik ere bertan zeuden baso irekietan, irekiguneetan, ibai-ertzetan, zingiretan eta paduretan, eta kostan zeharreko irekigune handiagoetan (Bakker eta Londo 1998). Ondorioz, paisaia seminatural hori jatorrizko florak eta faunak osatzen zuen, baina jatorrizko komunitate biologikoak sakonki aldatu zituen giza jarduerak (Bakker eta Londo 1998).

EUROPAKO PAISAIA SEMINATURALAREN GAINBEHERA

XIX. mendearen erdialderako, nekazaritzaren mekanizazioaren eta ongari industrialen erabilera masiboaren bidez, intentsiboki landatutako egungo paisaia sortu zen Europan. Floran eta faunan sakonki eragin zuen gizakiak: hainbat espezie (belar txar ugari) ia desagerrarazi ziren pestiziden eraginez, eta espezie exotiko ugari sartu ziren (Westhoff 1983). Halere, egungo paisaia landatuak baditu paisaia seminaturalaren arrastoak, bereziki Europa hegoaldean. 1996an, nekazaritza estentsiboko sistemek nekazaritza-azaleraren %82 osatzen zuten Espainian, %61 Grezian, %60 Portugalen, %35 Irlandan, %31 Italian, %25 Frantzian, %23 Hungarian, %14 Polonian, eta %11 Erresuma Batuan (Bignal eta McCracken 1996).

Larratze-sistema estentsiboak intentsitate baxuko nekazaritza-sistemen adibide egokiak dira. Larratze-sistemok ezaugarri dute larre-azalera zabalak, txilardien eta baso irekien erabilera jasangarria eta jarraitua. Europan geratzen diren kontserbazio-balio altuko ia larre guztiak larratze-sistema estentsiboei lotuta daude (Bignal eta McCracken 1996). Ordea, larratze-sistema estentsiboak mantentzen dituzten larre iraunkorrak gainbeheran doaz (Pe'er et al. 2014).

Gainera, beherakada hori areagotzea espero da agro-ekosistema atlantiko estentsiboetan (Rounsevell et al. 2006), bereziki Europar Batasuneko diru-laguntzen murrizketek eragin dieten guneetan (Strijker 2005).

LARRATZE ESTENTSIBOA EUSKAL HERRI ATLANTIKOAN

Euskal Herrian dago Aralar Natur Parkea eta bertan egin ziren doktore-tesi honetako esperimentuak. Europa hego-mendebaldeko gune honetan tradizio luzea du ganadu-bidezko larratzeak, izan ere, kudeatutako abereak (ardiak, behorrak eta basa-behiak) Neolitikotik aritu dira Euskal Herriko mendiguneetan bazkatzen (Caro Baroja 1971). Gune honetan, garai Naeolitikoaren ezaugarri bat da trikuharri izeneko hileta-eraikinen presentzia; inguruko artzainen talde-lurperaketak ziren trikuharriak eta euren erabilera dokumentatuta dago duela 5300 urtetik (Moraza 2010). Egun, oraindik ohikoa da larratze-sistema tradizionala trikuharriak ugariak diren mendiguneetan; aldiz, altitude baxuagotan, larre landatuak eta behien ustiaketa intentsiboak dira nagusi paisaian (Caro Baroja 1971).

Ganadu-larratzea jarduera ekonomiko garrantzitsua izan da Euskal Herrian, eta hizkuntzan ere utzi du bere arrastoa. Beste hainbat hizkuntzatan bezala, “aberats” hitzak “abere” hitza barneratzen du: abere ugari duten horiek dira, beraz, aberatsak. Euskal Mendiek Euskal Herri atlantikoari ematen dioten orografia malkarra dela eta, oraindik ere aktibo dago abere hausnarkarien abeltzaintza eta, bereziki, ardien ekoizpena. Hala ere, lehen sektoreak gaur egun euskal ekonomian duen eragina oso baxua da, Barne Produktu Gordinaren %1 baino gutxiago (EUSTAT 2011). Aitzitik, garrantzi kuantitatiborik ez duen arren, abere-larratzeak eta, bereziki, artzaintzak, beste balio sozial eta kalitate-balio batzuk ditu: ardi-larratzeak nekazaritza-sistema lokala osatzen du eta lotura sendoa du lurralde-nortasunarekin (Batalla 2015). Horren adibide da legez erregulatutako Idiazabal gaztaren ekoizpena, bertako ardi-arrazaren, Latxaren esnearekin egina (Batalla 2015); gaztaren %59 inguru artzainek egiten dute baserrietan bertan (EUSTAT 2013). Artzaintzari loturiko balio tradizional altuko beste jarduera batzuk dira transhumantziak, distantzia luzeko urtaroko mugimenduak. Horietako batek urtero lotzen ditu Erronkari Piriniotan eta Bardeak Nafarroa hegoaldean; beste

1. Kapitulu

batzuk Piriniotako hainbat gune eta Frantziako Landak lotu ohi zituzten. Badirudi transhumantzia horiek guztiek Erdi Aroan dutela jatorria (Caro Baroja 1971).

Halere, abere-larratze tradizionalik zabalduena transhumantzia laburra da Euskal Herri atlantikoan: altitude baxuetako baserriak (neguan erabiliak) bertako mendiguneeekin (udan erabiliak modu estentsiboan) lotzen dituena. Mugimendumota horiek Euskal Herri atlantiko osoan zehar egiten dira, Behe Nafarroan, Erronkaritik mendebalderako bailaretan (Aezkoa, Zaraitzu...) eta Gorbea, Aizkorri, Entzia, Andia, Aralar eta Urbasako mendizerretan (Caro Baroja 1971). Duela 600 urte baino gehiagotik, Aralarko mendigunerako distantzia laburreko transhumantziak legalki erregulatuta daude eta, bertako mankomunitateak (Enirio-Aralar mankomunitatea) kudeatzen ditu (Moraza 2010).

Europar zehar gertatzen ari den moduan (Pe'er et al. 2014), mendiko larreen erabilera apurka beherantz doa piriniar-euskal-kantauriar larre-sistematan ere (Ruiz et al. 2009). Gainera aldaketa nabarmenak behatu dira –mendian egonaldi laburragoa, larratze-intentsitatearen jaitsiera eta artzainen kontrolaren murrizpena– Euskal Mendietako larratze-sistema estentsiboetan, non historikoki artzaintzapeko ganaduak maiatzetik azarora larratu duen (Aldezabal et al. 2015). Beheranzko joera hori etorkizunean areagotzea aurriztatu da, artzainen batzbesteko adin altuari (45-50 urte) eta populazioaren landa-eremuak uzteko joerari erreparatuta (Ruiz et al. 2009).

1.2. Larratzearen ekologia: herbiboro handien funtzio gako

Goian aipatu bezala, nekazaritza-aurreko paisaia Europar mosaiko-erakoa zatekeen, gune irekiekin (Hejcman et al. 2013) eta herbiboro basatien presentziarekin, gune horiek irekita mantentzen zituztenak larratzearen eta alatzearen bidez (Vera 2000). Egun, herbiboro basati gehienak desagertuta daudenez Europar, estentsiboki kudeatutako larratze-sistemak funtsezko bilakatu dira Europako larreen kontserbaziorako (Sutherland 2002). Izan ere, badago nahiko ebidentzia baieztatzen duena herbiboroek hainbat gako-funtzio betetzen dituztela ekosistema naturaletan nahiz seminaturaletan. Larratzeak zuzenean eragiten die landare-komunitateen egiturari eta konposizioari eta, funtsezkoa da

hainbat espezieren biziraupenerako, batez ere, habitat irekietako espezieen biziraupenerako. Are gehiago, larratzeak eragin zuzenak ditu defoliazioaren, zapalketaren eta gorotz eta gernuaren deposizioaren bitartez, horiek eragina baitute ekosistemako hainbat prozesutan; hala nola, elikagaien birziklapenean eta banaketan, bai eta ekoizpenean ere.

LARRATZEA ETA EKOSISTEMEN FUNTZIONAMENDUA

Herbiboro ornodun handiek parte hartzen dute ekosistemen ekoizpenean eta funtzionamenduan, eragina baitute lurzoruko mikroorganismoen aktibitatean, elikagaien zikloan eta lurreko elikagaien eskuragarritasunean (Bardgett eta Wardle 2003). Mekanismo garrantzitsua da herbiboroek eragindako aldaketa, gorotz, gernu eta orbel moduan lurzorura itzultzen diren baliagaien kalitatean eta kantitatean (McNaughton et al. 1997; Bardgett eta Wardle 2003). Larre produktiboetan herbiboroek nitrogenoaren (N) mineralizazioa areagotzen dute batetik, gernuaren eta gorotzen deposizioaren bitartez, eta bestetik, hazkunde azkarreko eta palatabilitate altuko (karbono (C)/N proportzio baxua) espezieak eta birsortzea bultzatuz. Kontrara, larre ez-emankorretan larratzeak defentsadun, bazka-kalitate baxuko (C/N proportzio altua) landare-espezieak bultzatzen ditu, horrela, orbelaren kalitatea eta N mineralizazioa murriztuz (Bardgett eta Wardle 2003).

Herbiboroek baliagaien kalitatean eta kantitatean eragindako aldaketetan oinarritzen den ikuspegi klasiko horrek, hainbat kasutan ongi aurrezaten ditu larratzearen eraginak elikagaien mineralizazioan; baina, hainbat emaitza kontraesankor ere argitaratu dira (Schrama, Veen, et al. 2013). Muga horiek gainditzeko asmoz, Schrama et al. (2013)-ek testuinguru teoriko berri bat proposatu zuten; testuinguru berrian larratzaileek N zikloari eragiten diote, baliagaien kalitatean eta kantitatean eragindako aldaketen bitartez eta, lurzoruaren baldintza fisikoetan eragindako aldaketen bidez. Izan ere, larratzeak eragin nabarmena du lurzoruaren baldintza fisikoetan, esaterako, lurzoruko tenperaturan eta ur-edukian (Greenwood eta McKenzie 2001; Gass eta Binkley 2011). Herbiboroen zapalketak lurzoruko geruza organikoa konpaktatzen du, horrela lurrareneko isolamendua murriztuz eta tenperatura-erregimenean eraginez

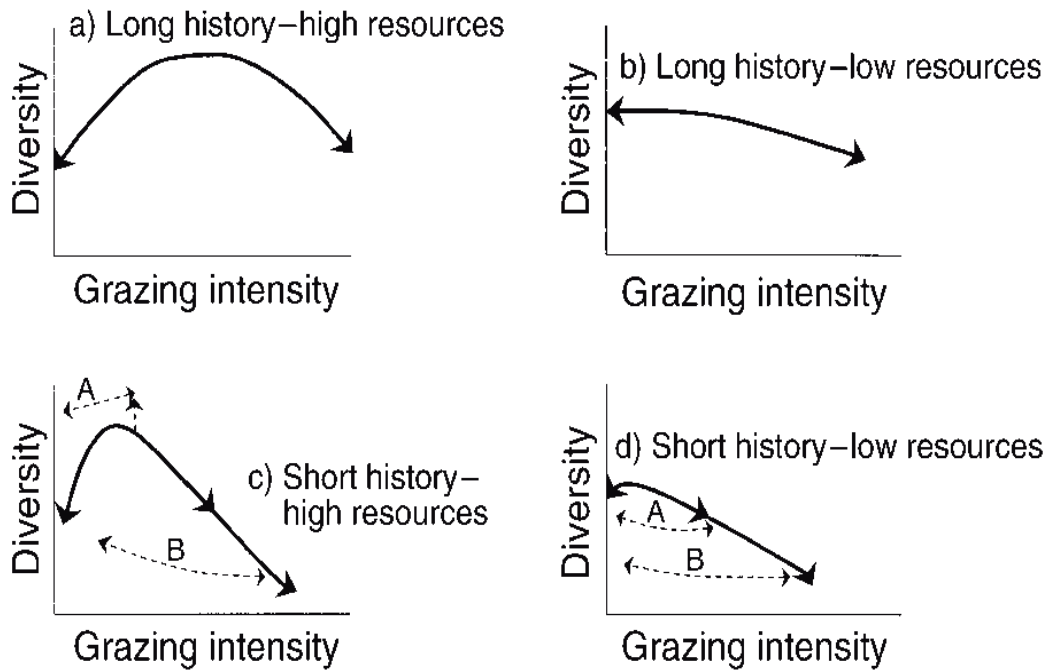
1. Kapitulu

(Aalto et al. 2013). Temperaturak berriz, bere aldetik, eragiten dio mikroorganismoen aktibitateari, materia organikoaren deskonposizio-tasari eta elikagaien zikloari (Butenschoen et al. 2011). Lurzoruko temperaturak eta ur-edukiak mikroorganismoen aktibitatean duten eragina elkarrekiko dependentea da (Poll et al. 2013), eta, larratzeak eragiten dio lurzoruko ur-edukiari ere: defoliazioak eta zapalketak lurzoruko geruza organikoa murrizten dute eta, lurrunketa areagotzen dute; ordea, larratzeak transpirazioa gutxitu ere egiten du, hostoek jasotzen duten eguzki-irradiazio kopurua murrizten baitu (Bremer et al. 2001). Horrez gain, larratzeak ur-edukiari eragiten dio lurzoruko infiltrazio-tasei eraginez (Schrama, Heijning, et al. 2013). Lurzoruko prozesuetan eta elikagaien zikloan herbiboroek eragin ditzaketen bideak oso konplexuak diren arren, urriak dira baliagaien kalitatea eta lurzoruko baldintza fisikoak uztartzen dituzten ikerketak (Schrama, Veen, et al. 2013).

LARRATZEA ETA BIODIBERTSITATEA

Tansley eta Adamson (1925)-ek ezagutzen den lehen larratzaileen esklusio-esperimentuaren emaitzak aurkeztu zituztenetik, larratzeak larreen dibertsitatean duen eraginak eztabaida luzeak eragin ditu ekologoen artean. Ikusirik larratzeak landare-dibertsitatean eragin kontrajarriak zituela hainbat ekosisteman (adb. Hyder et al. 1966; McNaughton 1983; Sala et al. 1986), Milchunas et al. (1988)-ek larratzearen eredu orokortu bat proposatu zuten. Eredua asaldura ertainaren hipotesian oinarritzen da (Grime 1973; Connell 1978) eta itxuraz kontrajarriak ziruditen hainbat erantzun azaltzeko gai da. Ereduaren arabera (Milchunas et al. 1988), larratzeak dibertsitatean duen eragina ondoko faktoreen menpekoa da: zorugaineko ekoizpen primarioa, larratzearen historia ebolutiboa eta larratze-intentsitatea. Adibidez, larre atlantikoen moduko larre emankorretan eta, larratzearen historia ebolutibo luzea dutenetan, landare-dibertsitatea eta larratze-intentsitatearen arteko erlazioa kanpai-itxurakoa litzateke, dibertsitate altuenekin intentsitate ertainetan. Gainera, halako baldintzetan espero da larratzeak eragin handia izatea landare-dibertsitatean. Hautespene dibergentea eragingo zuketean larratzea jasateko presioak eta argiagatik lehiatzeko presioak, eta, ondorioz, espezie altuen eta baxuen konbinazioak osatutako landare-komunitatea esperoko litzateke larreotan; hala, larratzearen uzte hipotetiko baten ondorioz, espezie

altuek baxuak lehiak azkar kanporatzea espero da (Milchunas et al. 1988). Milchunas et al. (1988)-en eredu orokortuaren garai berean, Westoby et al. (1989)-ek egoera-eta-trantsizio eredu (*state-and-transition model*) garatu zuten. Eredu horren arabera, larre-sistemek oreka-egoera ugari izan ditzakete, atalaseen bidez bananduta. Larratze-erregimenaren (edo beste edozein aldagai abiotikoren) aldaketa baten ostean, dibertsitate-aldaketak atalase bat gaindituko balu, aldaketa hori atzeraezina izan liteke. Nahiz eta jatorrizko larratze-intentsitatea berrezarri, dibertsitatea oreka-egoera berri batera iritsi liteke, jatorrizkoarekiko desberdina. Milchunas et al. (1988)-en eredu orokortuaren indargunea iragarpen unibertsalak egiten saiatzean datza, eta, Westoby et al. (1989)-en ereduarena, egoera desberdinetarako moldaerretasun eta aplikagarritasunean. Hori dela eta, Cingolani et al. (2005)-ek goiko bi ereduak moldatu eta konbinatu zituzten, hala, moldagarriagoa den testuinguru teorikoa sortuz. Cingolani et al. (2005)-ek iradoki



1.1. Irudia. Irudia Cingolani et al. (2005)-etik hartu da. Landare-dibertsitatearen erantzuna larratze-intentsitateari, ekoizpen eta historia ebolutibo desberdinetako egoeretan. Lerro jarraiek jatorrizko ereduaren oreka-kurbak errepresentatzen dituzte (Milchunas et al. 1988), eta lerro etenek Cingolani et al. (2005)-ek proposatutako oreka-kurba gehigarriak. Lan honetan ikertutako moduko larre produktibo eta historia ebolutibo luzekoetan, kanpai-itxurako erantzuna iragartzen da, dibertsitate altuena lortuz larratze-intentsitate ertainean (a Kasua).

1. Kapitulu

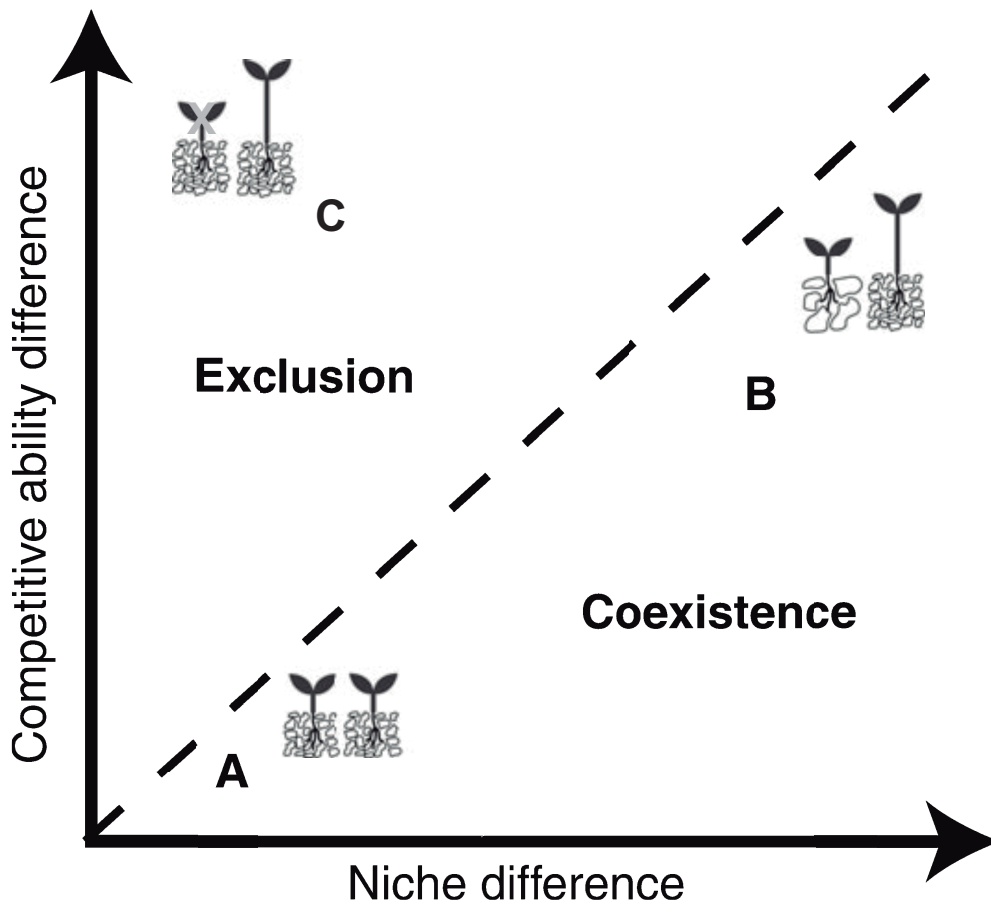
zuten larratzeak, beharbada, aldaketa itzulezinak eragingo zituela historia ebolutibo laburra duten larreetan, landaredia gutxiago moldatuta baitago larratzera. Ondorioz, Cingolani et al. (2005)-ek jatorrizko iragarpenak mantendu zituzten historia ebolutibo luzeko larreentzat, baina, moldapenak proposatu zituzten historia laburrekoentzat (1.1 Irudia). Azkenik, Oosterheld eta Semmartin (2011)-ek azpimarratu zituzten larreen historia ebolutiboa zehazteko dauden arazoak eta, horrez gain, hainbat mekanismo proposatu zituzten ekoizpen primarioaren ardatzean zehar eragin zezaketenak. Milchunas et al. (1988)-en eredu orokortuaren iragarpenek, Cingolani et al. (2005)-ek moldatu bezala, bere horretan jarraitzen dute, beraz. Gainera, eredu erreferentzia da gaur egun ere, larratzeak espezie-konposizioan duen eragina aztertzen duen edozein lanentzat.

ESPEZIEEN KOEXISTENTZIAREN TEORIA BERRIA

Ekologian azken urteetan izan diren aurrerapen teoriko eta metodologikoen, larratzeak biodibertsitatean dituen eraginak hobeto ulertzen lagun dezakete. Azken hamarkadan aurrerapen nabarmenak izan dira analisi estatistiko espazial, multibariante eta eskala anitzekoetan (Dray et al. 2012). Aurrerapen metodologiko horiek balio paregabea dute komunitate-ekologiaren testuinguruan, jakinik espezie-komunitateak, naturalak zein seminaturalak, izatez direla multibarianteak; eta, asanblamendu-prozesuak (lehia interespezifikoa, esaterako) espazioan gertatzen direla. Horrez gain, duela nahiko gutxi agertutako espezieen koexistentziaren teoria berriak, euskarri teoriko berria (Chesson 2000; Adler et al. 2007) eskaini du espezieen koexistentzia eta, ondorioz, biodibertsitatearen mantentzea ulertzeko.

Ekologia-lan gehienek inplizituki onartzen dute espezieek nitxo desberdinak dituztela. Are gehiago, demostratuta dago espezieek desberdintasunak izan ditzaketela hainbat baliagai mugaturen erabileran (Tilman 1982). Chesson (2000)-ek proposatu zuen paradigma berriak dioenez, komunitatea osatzen duten espezieen koexistentzia, euren arteko nitxo-desberdintasunaz gain, lehiatze-gaitasunean duten desberdintasunak ere mugatzen du. Testuinguru horretan (Chesson 2000; Adler et al. 2007) bi mekanismo daude koexistentzia bultzatu dezaketenak: (1) egonkortze-prozesuak, espezieen nitxo-desberdintasunak kasu,

espezieek euren espeziekideen hazkundera gehiago mugatzea eragiten baitute beste espezieetakoena baino; eta (2) ekualizazio-prozesuak, larratzea kasu, espezieen lehiatze-gaitasunak parekatzen baititu. Espezieen arteko nitrodesberdintasunak eragiten du lehia intraespezifiko gogorragoa izatea interespezifiko baino: espezie bat ugaritzen denean, bere buruari egiten dion lehiatzeko presioa ere hazi egiten da; ondorioz, bere *per capita* hazkunde-tasa murriztu egiten da beste espezieenekin alderatuz. Horren eraginez, espezieen lehiatzeko esklusioa mugatu egiten da: fenomeno honi maiztasun-dependentsia negatiboa deritzo (Chesson 2000; Adler et al. 2007). Bestalde, espezieen arteko lehiatze-gaitasun desberdintasunak lehiatzeko esklusioa areagotzen du,



1.2. Irudia. Mayfield eta Levine (2010)-tik hartuta. Koexistentzia gertatzen da nitrodesberdintasunen bidezko egonkortzeak lehia-gaitasunen aldeak gainditzen dituenean. A Kasuan koexistentzia gertatzen da, nitro-egonkortze ahulak lehiakortasun-diferentzia ahula gainditzen duelako. B Kasuan koexistentzia gertatzen da, nitro-egonkortze sendoak lehiakortasun-diferentzia handia gainditzen duelako. Lehiatzeko esklusioa gertatzen da C Kasuan (ez dago koexistentziarik), nitro-egonkortzearen ausentzian espezie lehiakorrek espezie ahula kanporatzen duelako.

1. Kapitulu

lehiakortasun altuko espezieek baxukoak kanporatzea bultzatzen baitu (Mayfield & Levine 2010). Prozesu ekualizatzaileek lehiatzeko eskusioa indargetzen dute, espezieen arteko lehiatze-gaitasunen aldeak murrizten baitituzte (Chesson 2000). Laburbilduz, koexistentzia baldintzatzen du bi prozesuen balantzeak: batetik, nitxoan oinarritutako egonkortze-prozesuak (hau da, espezieen nitxo-desberdintasuna) eta, bestetik, lehiatze-gaitasunen desberdintasunak (Chesson 2000; Adler et al. 2007; Mayfield & Levine 2010) (1.2 Irudia).

LARRATZEA: ASALDURA EKUALIZATZAILEA

Larreetan, hautespenik gabeko zorugaineko larratzea (bereziki larratzaile hausnarkari nahiz ez-hausnarkariek egiten dutena) mekanismo ekualizatzaile gogorra da (Wilson 2011), espezieen altuera eta hedadura lateralerako gaitasunak parekatzen baititu (Deléglise et al. 2011) eta ondorioz, espezieen gaitasunak argiatatik eta espazioagatik lehiatzeko. Aurrez aipatu bezala, espezieek desberdintasunak izan ditzakete hainbat baliagai mugatzailearen erabileran (Tilman 1982), eta baliagai mugatzaile horiek egonkortze-presioa eragiten duten nitxoaren dimentsio gisa uler daitezke (Harpole & Tilman 2007). Larre txiro, ez-emankorretan espero da baliagai mugatzaileak ugari izatea, eta nitxo-prozesuen bidezko egonkortzea sendoa izatea. Alderantziz, larre aberats eta emankorretan nitxo-egonkortzea oso ahula izatea espero da (Harpole & Tilman 2007) eta, espezie lehiakorrek espezie ahulagoak kanporatzea argiatatiko lehiaren bidez (Hautier et al. 2009). Beraz, emankortasun altuko larreetan, tesi honetan lagindu direnen modukoetan, larratzeak eragindako asalduraren gisako mekanismo ekualizatzaileak espezieen koexistentzian garrantzi handia izatea espero da (Wilson 2011), nitxo-egonkortzearekin alderatuz.

1.3. Helburu orokorrak eta tesiaren egitura

Doktore-tesi honen helburu orokorra da mendiko larre atlantikoetan larratze-sistema misto (ardiak, behorrak eta behiak), tradizionalaren eragina hobeto ulertzea, lurzoruko funtzionamenduaren eta landare-dibertsitatearen mantentzean. Zehazki, ondokoak dira helburu nagusiak:

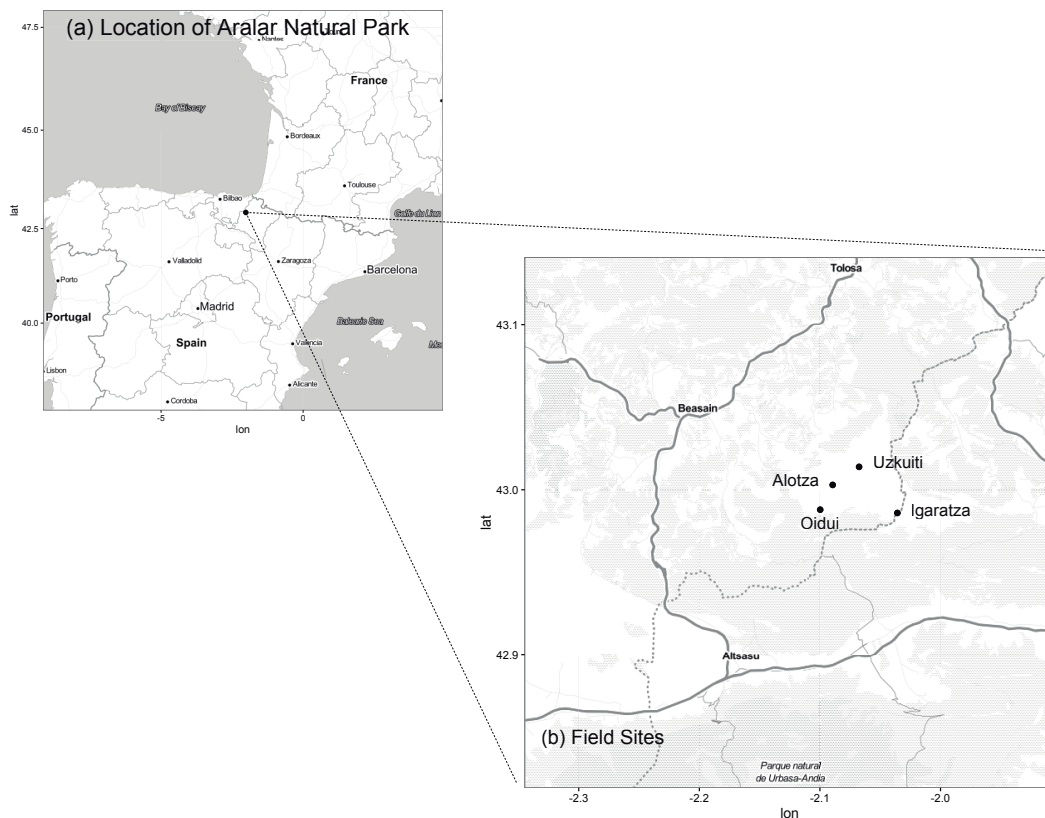
1. Lehen helburua da argitzea lurzoruko baldintza fisikoetan eta, lurrera itzultako baliagaien kalitatean eta kantitatean, larratzeak dituen eraginen arteko elkarrekintza konplexuak; horiek, era berean, aldaketak eragiten baitituzte lurzoruaren funtzionamenduan eta elikagaien zikloan. Helburu hau 2. Kapitulan garatu da (*Ganadu-larratzeak ingurumen-faktoreen eta lurzoruko ur-edukiaren eta tenperaturaren arteko erlazioa moldatzen du larre tenperatu batean*).
2. Bigarren helburua da herbiboroen asalduraren ausentzian, espezie dominatzaileek espezie ahulagoak lehiaz kanporatzeko erabiltzen dituzten mekanismoak ulertzea. Helburu hau 3. Kapitulan garatu da (*Larratze-esklusioak landareen lehiazko elkarrekintzak pizten ditu mendiko larre atlantikoetan*).
3. Hirugarren helburua da aztertzea, larre atlantikoetan, espezieen koexistentziarako ondorengo bi mekanismoek jokatzen duten papera: espezieen arteko lehiatze-gaitasunen desberdintasunek eta nitxo-desberdintasunek. Helburu hau 4. Kapitulan garatu da (*Lehiazko esklusioak sortutako espezieen ahaidetasun-patroiak nitxo-egonkortzearen menpekoak dira: ebidentzia larre atlantikoetan*).

Azkenik, tesiaren amaieran aurkeztu dira Eztabaida Orokorra (5. Kapitula) eta Ondorio Orokorrak (6. Kapitula).

1. Kapitulu

1.4 Ikerketa-area

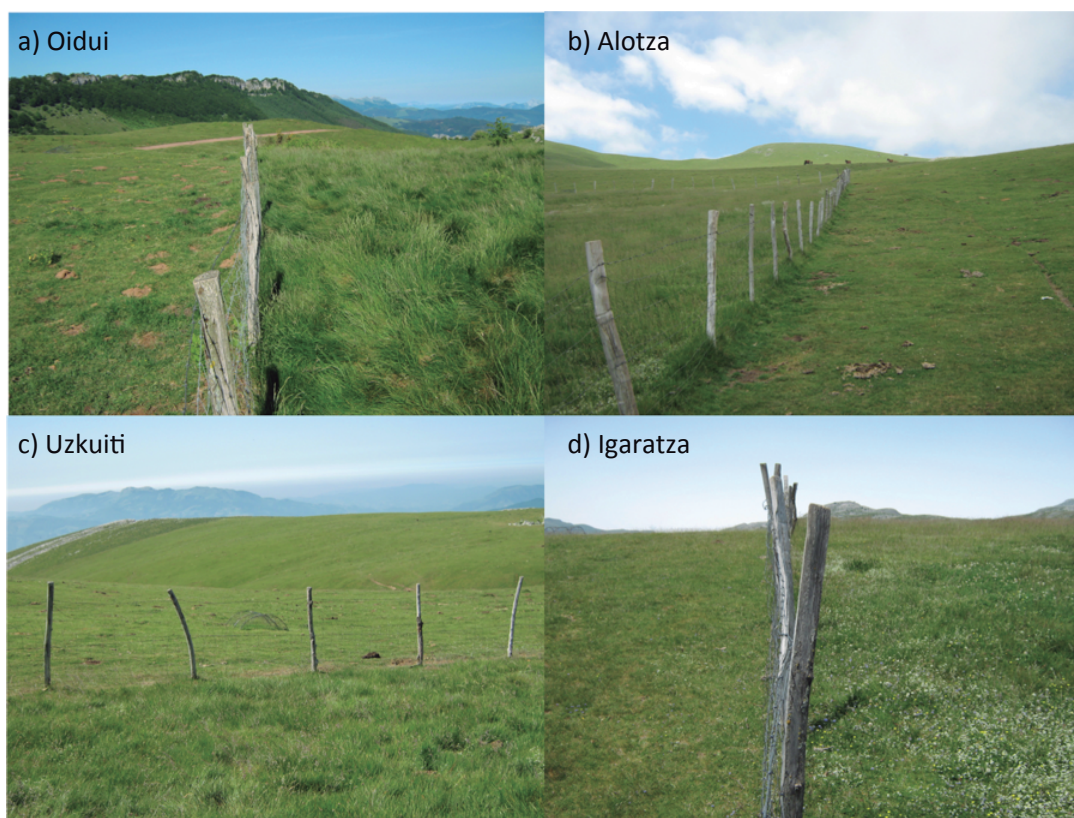
Larratze-esklusio esperimientua Aralar Natur Parkean egin zen, Euskal Herrian, Gipuzkoa eta Nafarroa artean. Lau gune experimental hautatu ziren, aldaparik gabeko lur-sailetan: Oidui ($42^{\circ} 59' 16.6''$ N, $2^{\circ} 5' 59.4''$ W; 876 m), Alotza ($43^{\circ} 0' 10.6''$ N, $2^{\circ} 5' 22''$ W; 1223 m), Uzkuiti ($43^{\circ} 0' 50''$ N, $2^{\circ} 4' 3''$ W; 1300 m), eta Igaratza ($42^{\circ} 59' 9.25''$ N, $2^{\circ} 2' 9.7''$ W; 1247 m) (Fig. 1.3). Larratzearen abandonamendua simulatzeko lau itxitura (bakoitzak 50×50 m²) eraiki ziren 2005eko maiatzean. Esklusio-gune bakoitzaren ondoan larratze-gune bat ezarri zen, non ardiek, behorrek eta behiek libreki bazkatzen duten landare-hazkunde sasoiaren zehar (maiatzetik azarora) (1.4).



1.3. Ikerketa-arearen mapa: a) Aralar Natur Parkea, Euskal Herrian; b) Parkeko lau gune hautatu ziren larratze-esklusio esperimientua egiteko.

Aralar Natur Parkea 11000 ha-ko eremu babestua da. Bertako klima ozeanikoa da, batez besteko tenperatura $12,4^{\circ}\text{C}$ eta urteko prezipitazioa 1400 mm-tik gorakoa. Tradizionalki urtaroko (maiatzetik azarora) ganadu-larratzerako (ardiak, behorak eta behiak) erabilitako eremuak 2077 ha ditu (parkearen azaleraren %18,9). Mendiko larre atlantiko gehienetan ez bezala, Aralarren ganadu-karga ia

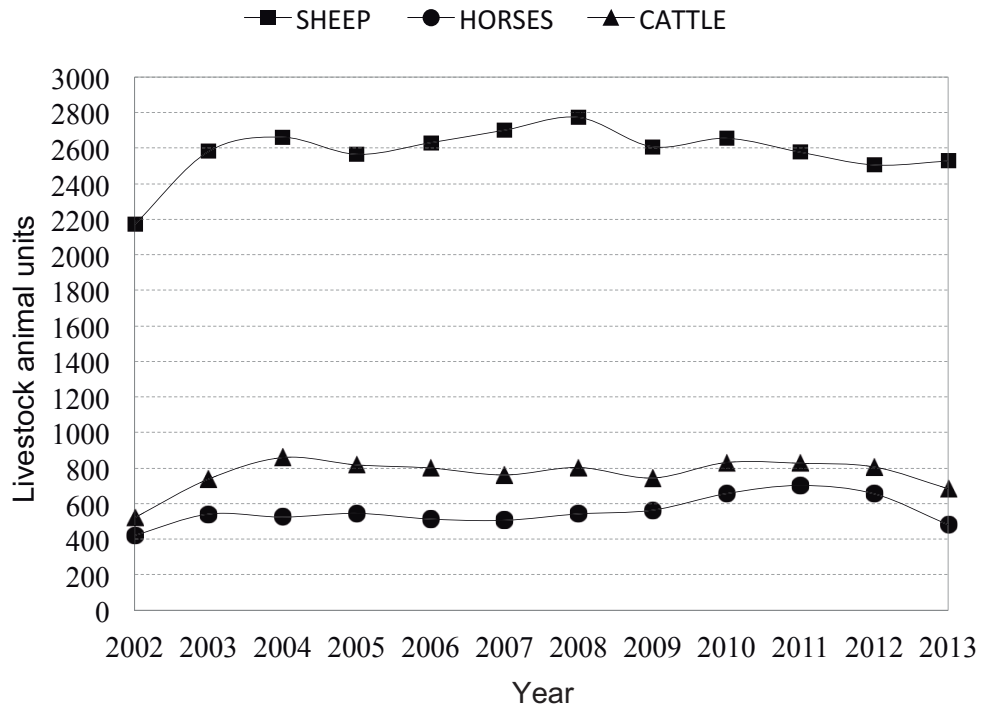
egonkor mantendu da azken hamarkadan (1.5 Irudia) eta, ondorioz, leku egokia da larratze-esklusio esperimentuak egiteko. Landaredi-mota nagusia da substratu kalkareoko, emankortasun altuko bertako larrea (batez besteko zorugaineko ekoizpen primarioa 3,37 t masa lehor ha⁻¹ urte⁻¹ 0,88 errore estandarrarekin), nagusiki espezie iraunkorrez osatua (Loidi 1982); Habitat Zuzentarauko “*Nardus* larre, espezieetan aberatsa” lehentasunezko habitatean (6230 kodea) sailkatuta dago (92/43/EEC, Europar Komisioa 2013).



1.4. Gune esperimentalak Aralar Natur Parkean: a) Oidui, b) Alotza, c) Uzkuiti, d) Igaratza.

1. Kapitulu

ENIRIO-ARALAR COMMUNITY



1.5. Irudia. Ardi-, behor- eta behi-ugaritasunaren eboluzioa Aralar Natur Parkean, azken 14 urteetan.

1.5. Bibliografia

- Aalto, J., Roux, P.C., & Luoto, M. 2013. Vegetation Mediates Soil Temperature and Moisture in Arctic-Alpine Environments. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 45: 429–439.
- Adler, P.B., HilleRisLambers, J., & Levine, J. 2007. A niche for neutrality. *Ecology Letters* 10: 95–104.
- Aldezabal, A., Moragues, L., Odriozola, I., & Mijangos, I. 2015. Impact of grazing abandonment on plant and soil microbial communities in an Atlantic mountain grassland. *Applied Soil Ecology* 96: 251–260.
- Bakker, J.P., & Londo, G. 1998. Grazing for conservation management in historical perspective. In WallisDeVries, M.F., Bakker, J.P., & van Wieren, S.E. (eds.), *Grazing and conservation management*, pp. 23–54. Kluwer, Boston.
- Bardgett, R.D., & Wardle, D.A. 2003. Herbivore mediated linkages between aboveground and belowground communities. *Ecology* 84: 2258–2268.
- Batalla, M.I. 2015. *Opportunities and challenges of sheep milk systems towards sustainability*. PhD Thesis. University of the Basque Country. Leioa.
- Bell, C.D., Soltis, D.E., & Soltis, P.S. 2010. The age and diversification of the angiosperms re-revisited. *American Journal of Botany* 97: 1296–1303.
- Bignal, E.M., & McCracken, D.I. 1996. Low-Intensity Farming Systems in the Conservation of the Countryside. *Journal of Applied Ecology* 33: 413–424.
- Bremer, D.J., Auen, L.M., Ham, J.M., & Owensby, C.E. 2001. Evapotranspiration in a Prairie Ecosystem : Effects of Grazing by Cattle. *Agronomy Journal* 93: 338–348.
- Butenschoen, O., Scheu, S., & Eisenhauer, N. 2011. Interactive effects of warming, soil humidity and plant diversity on litter decomposition and microbial activity. *Soil Biology and Biochemistry* 43: 1902–1907.
- Caro Baroja, J. 1971. *Los vascos*. Ediciones Istmo. Madrid.
- Chesson, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 343–66.
- Condie, K.C., & Sloan, R.E. 1998. *Origin and Evolution of Earth: Principles of Historical Geology*. New Jersey. Prentice Hall.
- Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302–1310.

1. *Kapitulua*

- Deléglise, C., Loucougaray, G., & Alard, D. 2011. Spatial patterns of species and plant traits in response to 20 years of grazing exclusion in subalpine grassland communities. *Journal of Vegetation Science* 22: 402–413.
- Dray, S., Pelissier, R., Couteron, P., Fortin, M.J., Legendre, P., Peres-Neto, P.R., Bellier, E., Bivand, E., Blanchet, F.G., De Caceres, M., Dufour, A.B., Heegaard, E., Jombart, T., Munoz, F., Oksanen, J., Thioulouse, J., & Wagner, H.H. 2012. Community ecology in the age of multivariate multiscale spatial analysis. *Ecological Monographs* 82: 257–275.
- EUSTAT 2011. Agricultural census. <http://en.eustat.eus/>
- EUSTAT 2013. Agricultural census. <http://en.eustat.eus/>
- Friis et al. 2011. *Early Flowers and Angiosperm Evolution*. Cambridge. Cambridge University Press.
- Gass, T.M., & Binkley, D. 2011. Soil nutrient losses in an altered ecosystem are associated with native ungulate grazing. *Journal of Applied Ecology* 48: 952–960.
- Gibbons, W., & Moreno M.T. 2002. *The geology of Spain*. The Geological Society, London.
- Greenwood, K.L., & McKenzie, B.M. 2001. Grazing effects on soil physical properties and the consequences for pastures: a review. *Animal Production Science* 41: 1231–1250.
- Grime, J.P. 1973. Competitive Exclusion in Herbaceous Vegetation. *Nature* 242: 344–347.
- Harpole, W.S., & Tilman, D. 2007. Grassland species loss resulting from reduced niche dimension. *Nature* 446: 791–793.
- Hautier, Y., Niklaus, P.A., & Hector, A. 2009. Competition for light causes plant biodiversity loss after eutrophication. *Science* 324: 636–638.
- Hejcman, M., Hejcmanová, P., Pavlu, V., & Benes, J. 2013. Origin and history of grasslands in central europe - A review. *Grass and Forage Science* 68: 345–363.
- Hyder, D.N., Bement, R.E., Remmenga, E.E., & Terwilliger Jr., C. 1966. Vegetation-soils and vegetation-grazing relations from frequency data. *Journal of Range Management* 19: 11–17.
- Janis, C.M. 1993. Tertiary Mammal Evolution in the Context of Changing Climates,

- Vegetation, and Tectonic Events. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 467–500.
- Karhu, K., Auffret, M.D., Dungait, J.A.J., Hopkins, D.W., Prosser, J.I., Singh, B.K., Subke, J.-A., Wookey, P.A., Agren, G.I., Sebastia, M.-T., Gouriveau, F., Bergkvist, G., Meir, P., Nottingham, A.T., Salinas, N. & Hartley, I.P. 2014. Temperature sensitivity of soil respiration rates enhanced by microbial community response. *Nature* 513: 81-84.
- Kuneš, P., Svobodova-Svitavska, H., Kolar, J., Hajnalova, M., Abraham, V., Macek, M., Tkac, P., & Szabo, P. 2015. The origin of grasslands in the temperate forest zone of east-central Europe: Long-term legacy of climate and human impact. *Quaternary Science Reviews* 116: 15–27.
- Loidi, J. 1982. Datos sobre la vegetacion de Guipuzcoa (Paıs Vasco). *Lazaroa*. 4: 63-90.
- Mayfield, M.M., & Levine, J.M. 2010. Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecology Letters* 13: 1085–1093.
- McNaughton, S.J. 1983. Serengeti Grassland Ecology: The Role of Composite Environmental Factors and Contingency in Community Organization. *Ecological Monographs* 53: 291–320.
- McNaughton, S.J., Zuniga, G., McNaughton, M.M., & Banyikwa, F.F. 1997. Ecosystem catalysis: soil urease activity and grazing in the ecosystem Serengeti. *Oikos* 80: 467–469.
- Milchunas, D.G., Sala, O.E., & Lauenroth, W.K. 1988. A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *The American Naturalist* 132: 87–106.
- Molnar, R.E., & Clifford, T.H. 2000. Redescription of the Skull of Saurosuchus Galilei (Archosauria : Rausuchidae). *Journal of Vertebrate Paleontology* 20: 302–316.
- Moraza, A., 2010. *600 aniversario de la mancomunidad de Enirio-Aralar (1409-2009)*. Gipuzkoako Foru Aldundia.
- Oosterheld, M., & Semmartin, M. 2011. Impact of grazing on species composition: Adding complexity to a generalized model. *Austral Ecology* 36: 881–890.
- Pagani, M., Huber, M., Liu, Z., Bohaty, S.M., Henderiks, J., Sijp, W., Krishnan, S., & DeConto, R.M. 2011. The Role of Carbon Dioxide During the Onset of Antarctic Glaciation. *Science* 334: 1261–1265.

1. Kapituluua

- Pe'er, G., Dicks, L.V., Visconti, P., Arlettaz, R., Báldi, A., Benton, T.G., Collins, S., Dieterich, M., Gregory, R.D., Hartig, F., Henle, K., Hobson, P.R., Kleijn, D., Neumann, R.K., Robijns, T., Schmidt, J., Schwartz, A., Sutherland, W.J., Turbé, A., Wulf, F., & Scott, A.V. 2014. EU agricultural reform fails on biodiversity. *Science* 344: 1090–1092.
- Pérez-Barberia, F.J., Elston, D.A., Gordon, I.J., & Illius, A.W. 2004. The evolution of phylogenetic differences in the efficiency of digestion in ruminants. *Proc. R. Soc. Lond.* 271: 1081–1090.
- Poll, C., Marhan, S., Back, F., Niklaus, P. a., & Kandeler, E. 2013. Field-scale manipulation of soil temperature and precipitation change soil CO₂ flux in a temperate agricultural ecosystem. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 165: 88–97.
- Prins, H.H.T., & Gordon, I.J. 2008. Introduction: grazers and browsers in a changing world. In Gordon, I.J. & Prins, H.H.T. (eds.), *The Ecology of Browsing and Grazing*, pp. 1–20. Springer, Heidelberg.
- Rounsevell, M.D.A., Reginster, I., Araújo, M.B., Carter, T.R., Dendoncker, N., Ewert, F., House, J.I., Kankaanpää, S., Leemans, R., Metzger, M.J., Schmit, C., Smith, P., & Tuck, G. 2006. A coherent set of future land use change scenarios for Europe. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 114: 57–68.
- Ruiz, R., Díez-Unquera, B., Beltrán de Heredia, I., Mandaluniz, N., Arranz, J., Ugarte, E. 2009. The challenge of sustainability for local breeds and traditional systems: dairy sheep in the Basque Country. *Proc. of the 60th Annual Meeting of the EAAP, TN WAP*. Barcelona.
- Sala, O.E., Oesterheld, M., León, R.J.C., & Soriano, A. 1986. Grazing effects upon plant community structure in subhumid grasslands of Argentina. *Vegetatio* 67: 27–32.
- Schrama, M., Heijning, P., Bakker, J.P., van Wijnen, H.J., Berg, M.P., & Olf, H. 2013. Herbivore trampling as an alternative pathway for explaining differences in nitrogen mineralization in moist grasslands. *Oecologia* 172: 231–43.
- Schrama, M., Veen, G.F.C., Bakker, E.S.L., Ruifrok, J.L., Bakker, J.P., & Olf, H. 2013. An integrated perspective to explain nitrogen mineralization in grazed ecosystems. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 15: 32–44.

- Stebbins, G.L. 1981. Coevolution of grasses and herbivores. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 68: 75–86.
- Strijker, D. 2005. Marginal lands in Europe—causes of decline. *Basic and Applied Ecology* 6: 99–106.
- Strömberg, C.A.E. 2005. Decoupled taxonomic radiation and ecological expansion of open-habitat grasses in the Cenozoic of North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102: 11980–11984.
- Strömberg, C. a. E. 2011. Evolution of Grasses and Grassland Ecosystems. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 39: 517–544.
- Sutherland, W.J. 2002. Conservation biology: openness in management. *Nature* 418: 834–835.
- Tallis, J.H. 1991. *Plant Community History: Long-Term Changes in plant distribution and diversity*. London. Chapman & Hall.
- Tansley, A.G., & Adamson, R.S. 1925. Studies of the vegetation of the English chalk: III. The chalk grasslands of Hampshire-Sussex border. *Journal of Ecology* 13: 177–223.
- Tilman, D. 1982. *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press, Princeton.
- Vera, F.W.. 2000. *Grazing Ecology and Forest History*. CABI, Wallingford, UK.
- Westhoff, V. 1983. Man's attitude towards vegetation. In Holzner, W., Werger, M.J.A., & Ikusima, I. (eds.), *Man's Impact on Vegetation*, pp. 7–24. Springer, Den Haag.
- Westoby, M., Walker, B., & Noy-Meir, I. 1989. Opportunistic management for rangelands not at equilibrium. *Journal of range management* 42: 266–274.
- Wilson, J.B. 2011. The twelve theories of co-existence in plant communities: The doubtful, the important and the unexplored. *Journal of Vegetation Science* 22: 184–195.

**2. KAPITULUA. Ganadu-larratzeak ingurumen-faktoreen eta, lurzoruko ur-
edukiaren eta tenperaturaren arteko erlazioa moldatzen du larre tenperatu batean**



Odriozola, I., García-Baquero, G., Laskurain, N.A. & Aldezabal, A.

***Geoderma* (2014) 235/236: 347-354**

2. Kapitulu

Laburpena

Herbiboro handien larratzeak moldatu egiten du lurzoruko tenperatura, ur-edukia eta lurzorura itzultzen diren baliagaien kalitatea. Ondorioz, larratzeak lurzoruko elkarrekintza konplexuetan duen eragina aztertzeke beharrezkoa da hurbilketa integratu bat erabiltzea. Ikerketa honen hipotesi nagusia da larratzeak elikagaien zikloa azeleratzen duela ondorengo mekanismoen bidez: 1) lurzoruko tenperaturaren batez bestekoa eta gorabeherak areagotuz, 2) lurzoruaren ur-atxikimendua handituz eta, 3) bazkaren kalitatea hobetuz. Hipotesi biologiko hori testatzeko, landa-esperimentu bat egin zen, larratze-uztea simulatuz itxitura iraunkorren bidez Aralar Natur Parkeko larre seminaturaletako (ganaduaren larratzeari esker mantentzen direnak) lau lekutan. Emaitzek baieztatu dute, larratzeak lehen aipaturiko hiru mekanismoen bidez azeleratzen dituela lurzoruko prozesuak. Larratzeak lurzoruko geruza organikoa meheago mantentzen du lurzoruaren isolamendua gutxituz. Ondorioz, lurzoruko tenperatura altuagoak eta gorabeheratsuagoak neurtu ziren larratze-guneetan; eguneko gorabehera horiek larratu gabeko (esklusio) guneetako urtaroko aldaketan parekoak izan ziren. Lurzoruko ur-edukia eta larratzearen arteko erlazioa konplexua behatu zen. Oro har, larratze-uzteak lurzoruko ur-edukia baxuagoa izatea eragin zuen, bereziki ehundura larriko lurzoruetan, baina joera hori alderantzikatu zen eguzki-irradiazio altuko garaitan (lurrunketa altua). Bazkaren kalitatea jaitsi egin zen larratzerik gabeko gune esperimental guztietan. Larratzea modu errealean simulatu nahi duten esperimentuentzat garrantzitsuak izan daitezke lan honetako aurkikuntzak, bereziki larre produktiboetan, non lurzoruko geruza organikoa oso azkar hazten den larratzeari uztean.

Gako-Hitzak: lurzoruko tenperatura-erregimena, urtarokotasuna, lurzoru-hezetasuna, geruza organikoa.

2.1. Sarrera

Herbiboro handien larratzeak lurzoruko prozesu nagusiei eragiten die, hala nola, elikagaien zikloari eta mikroorganismoen jarduerari eta, baita ekoizpen primarioari ere (McNaughton, Banyikwa & McNaughton 1997a; Guitan & Bardgett

2000; Bardgett & Wardle 2003). Eragin hori defoliazioaren, zapalketaren eta gorotzen eta gerneraren bitartez gertatzen da. Eragin horien mekanismoa da lurzoruaren ezaugarri fisikoak aldatzea (temperatura eta ur-edukia) (Gass & Binkley, 2011; Greenwood and McKenzie, 2001) eta lurzorura itzultzen diren baliagaien kalitatea moldatzea (McNaughton *et al.* 1997b; Bardgett & Wardle 2003). Arrazoi horiengatik, larratzeak lurzoruko prozesuetan eta larreen ekoizpenean duen eragina aztertzeko beharrezkoa da hurbilketa integratuak erabiltzea (Schrama, Veen, et al., 2013; Butenschoen et al., 2011). Ziurrenik, larre tenperatutan larratze-baldintzetan neurtu izan diren elikagaien zikloen tasa altuak, goian aipaturiko mekanismoen efektu konbinatuen ondorioa dira (Frank & Evans 1997; McNaughton *et al.* 1997a; Bardgett, Wardle & Yeates 1998; Semmartin *et al.* 2004); baina, konplexutasun hori barneratzen duten ikerketa orokorrak urriak dira (Schrama *et al.* 2013b).

Larratzeak (ganaduak egiten duen landare-biomasaren kontsumoak), denboran zeharreko lurzoruko tenperatura moldatzen du, eta horrek, era berean, eragina du lurzoruko mikroorganismoen jardueran, materia organikoaren deskonposizio-tasan eta elikagaien zikloan (Butenschoen, Scheu & Eisenhauer 2011). Horren arrazoia da lurzoruko geruza organikoaren lodierak tenperaturari eragiten diola, geruza lodiagoa izateak isolamendua eskaintzen baitio lurriari (Aalto, Roux & Luoto 2013). Intentsitate ertain edo altuko larratze-tasarekin, zorugaineko biomasa ugari kontsumitzen da eta lurriera itzultzen diren landare-hondakinen kopurua murrizten da (Bilotta, Brazier & Haygarth 2007). Hala, materia hilaren pilaketa eragozten da eta geruza organiko finagoa sortzen da eta, lurra isolamendu eskasagoarekin geratzen da. Beraz, larratze-baldintzetan, lurzoruko tenperatura aldakorragoa eta inguruko tenperaturarekiko dependenteagoa izatea espero da, eskusio-eremuekin alderatuz (Zhao *et al.* 2011; Gan *et al.* 2012).

Lurzoruko tenperaturak mikroorganismoen biomasan eta jardueran duen eragina, lurzoruko ur-edukiak baldintzen du (Poll *et al.* 2013). Landare-biomasa kontsumitzeak lurzoruko ur-edukiari ere eragiten dio, lurrunketa areagotzea eta transpirazioa murriztea eragiten baitu. Batetik, isolamendu eskasagoko lurri-eguzki-irradiazio gehiago iristen zaie eta, horrek lurra berotzea eta lurrunketa

2. Kapitulu

areagotzea eragiten du; baina, bestetik, defoliazioak hostoek jasotzen duten irradiazioa gutxitzea eragiten du, eta transpirazioa murrizten du (Bremer *et al.* 2001). Horiez gain, lurzorua iragazkortasunak ere eragina du lurzoruko ur-educian. Larratzeak, bere osotasunean, lurzoruko uraren zirkulazioari, iragazte-tasari eta eskuragarritasunari nola eragiten dion baldintzatuta dago lurzoruko baldintza fisiko-kimikoekin eta ingurumen baldintzekin (Greenwood & McKenzie 2001). Esaterako, zapaltzearen ondoriozko konpaktazioa handiagoa izaten da ehundura fineko lur hezeetan, ehundura larriko lur lehorrekin alderatuz (Schrama *et al.* 2013a). Ondorioz, larratzeak lurzorua ura atxikitze gaitasuna handitzea espero da, batik bat ehundura larriko lurretan.

Tenperatura eta ur-eduki altuagoek mikroorganismoen biomasa eta jarduera areagotzen dute, lurzoruan elikagaiak mugatzaileak ez direnean (Frey *et al.* 2008). Larratzeak, orbelaren kalitateari ere eragin diezaioke (Bardgett *et al.* 1998; Wardle *et al.* 2004). Ekoizpen altuko larre epeletan (hemen ikertu direnak bezala), larratzeak nitrogeno-kopuru altuko eta lignina-kopuru baxuko espezieak ugaritzea eragiten du (Milchunas & Lauenroth, 1993; Semmartin, Aguiar, Distel, Moretto, & Ghera, 2004). Normalean, karbonoarekiko nitrogeno-proporzio altuek elikagaiak askatzea eta elikagaien zikloa azkartzea eragiten dute; aldiz, proporzio baxuek mikroorganismoen immobilizazioa eragin dezakete (Semmartin *et al.*, 2004). Eragin horiek oso garrantzitsuak dira ekosistema hauen funtzionamendurako: lurzorura landare-orbeletik iristen den nitrogeno-kopurua, gorotz eta gernutik iristen dena baino 2 edo 8 bider altuagoa izan daiteke (Holland *et al.* 1992; Chaneton, Lemcoff & Lavado 1996). Horrenbestez, espero da larratzeak C-rekiko N-proporzio altuko espezieak faboratzea eta bazkaren kalitatea hobetzea.

Larratzeak elikagaien zikloa azeleratzen duenez larre epel eta produktiboetan (Frank & Evans 1997; McNaughton *et al.* 1997a; Bardgett *et al.* 1998; Semmartin *et al.* 2004), gure hipotesia da bizkortze hori eragiten duen mekanismoa dela ondorengo prozesuen eragin konbinatua: lurzoruko tenperaturaren batez bestekoa eta gorabeherak areagotzea, lurzorua ura atxikitze gaitasuna handitzea eta bazkaren kalitatea hobetzea. Hipotesi biologiko hori testatzeko “in situ” esperimentu bat egin zen historikoki larratutako Aralar Natur Parkeko lau

larre erdinaturaletan, larratze-uztea simulatuz; horrela, larratzearen eragina aztertu zen lurzoruko geruza organikoaren lodieran, temperatura-erregimenean, ur-edukian eta bazkaren kalitatean.

2.2. Materialak eta Metodoak

ESPERIMENTUAREN DISEINUA

Lan honetarako, 1. Kapituluaren deskribatutako lau gune esperimentalak erabili ziren: Oidui (42° 59' 16.6" N, 2° 5' 59.4" W), Igaratza (42° 59' 9.25" N, 2° 2' 9.7" W), Alotza (43° 0' 10.6" N, 2° 5' 22" W) eta Uzkuiti (43° 0' 50" N, 2° 4' 3" W). 2010etik 2013ra (larratzaileak bost eta zortzi urte bitartean eskudituta izan ondoren) neurtu ziren lurzoruko geruza organikoaren lodiera (A horizontearen eta orbel freskoaren batura), temperatura, ur-edukia (ur-eskuragarri moduan neurtua m³ m⁻³-tan) eta bazkaren kalitatea. Urtaroei eragin handia dute Parkean (1. Taula) eta horregatik barneratu ziren analisietan: urtarrila eta otsaila erabili ziren negua errepresentatzeko eta, uztaileak eta abuztuak errepresentatu zuten uda. Geruza organikoa 2012an neurtu zen eta horretarako 20 neurketa egin ziren unitate esperimental bakoitzean, pala batekin lurra zulatuz eta zuzenean geruza neurtuz metalezko erregela batekin. Lurzoruko temperatura eta ur-edukia 15 cm-ko sakoneran neurtu ziren bi orduko denbora-tarteetan 2011ko apiriletik 2013ko martxora, Em50 datu-erregistratzailea, RT-1 motako sentsoareak eta ECH2O Utility softwarea erabiliz (Decagon Devices Inc., Pullman, WA, USA). Lurzoruko temperatura bi gune esperimentaletan soilik neurtu zen (Oidui eta Igaratza). Bazkaren kalitatea 2010eko uztailean neurtu zen, biomasarik ugarieneko momentuan: gune esperimental bakoitzean zoriz hautatutako hiru lagin hartu ziren (bakoitza 1 m²-koa). Ondorengo aldagaiak neurtu ziren % Materia Lehor⁻¹-etan: Fosforoa (P), kolorimetriazko determinazio-teknika bat erabiliz; proteina gordina (*crude protein*, CP), Kjeldahl-en nitrogenuko edukia 6,25ekin biderkatuta; zuntz neutro detergentea (*neutral detergent fibre*, NDF), Wendee metodoaren bidez neurtua; eta liserigarritasun entzimatikoa (*enzymatic solubility of NDF in cellulose*, NDFcel). Lehenengo hirurak bazka-kalitatearen indikatzaileak dira eta azkena liserigarritasunaren neurketa zuzena.

2. Kapitulu

2.1. Taula. Batez besteko tenperatura, prezipitazioa eta eguzki-irradiazioa ikertutako urte eta urtaroetan. Datuak Aralarko San Migeleko estazio meteorologikotik hartu ziren (Nafarroako Gobernu, 2013), ikerketa-areatik hurbil baitago.

Urtea	Urtaroa	Temperatura (°C)	Prezipitazioa (l/m ²)	Eguzki-irradiazioa (W/m ²)
2011-12	Uda	13,4	85,4	191,1 ^b
2011-12	Negua	-0,6	205,4	73,52
2012-13	Uda	14,5	86,3	206,2
2012-13	Negua	0,8	759,8 ^a	60,8

Oharra: ^a 2012–13ko negua oso euritsua izan zen eta, ondorioz, prezipitazio altuak neurtu ziren. ^b 2011–12ko uda oso lainotsua izan zen, azken 11 urtetako eguzki-irradiazio baxuena neurtu zen.

DATUEN ANALISIA

Lurzoruko tenperaturaren batez bestekoa eta eguneko aldakortasuna, gune larratuen eta larratu gabeen artean konparatzeko, lau denbora-serie deskonposatu ziren, joeran (une oroko batez besteko tenperatura), zati erregularrean (eguneko gorabehera erregularra) eta zati irregularrean (eguneko gorabehera irregularra), serie tenporalak deskonposatzeko eredu batukorra erabiliz (Montgomery et al. 1990; Makridakis et al. 1997). Serie bakoitza, lekua (Igaratza eta Oidui) eta urtearen (2011 eta 2012) konbinazio bati dagokio eta larratze-garaira mugatzen da, bat egiten baitu landareen hazkunde-garaiarekin. Larratze-uzteak lurzoruko ur-edukian eraginik ez duela dioen hipotesi nulua testatzeko eredu linealak eraiki ziren, neguko (urtarrila eta otsaila) eta udako (uztaila eta abuztua) ur-edukia erantzun-aldagai gisa erabiliz, eta lekua (lau mailako bloke-faktorea: Oidui, Igaratza, Alotza eta Uzkuiti), tratamendua (bi mailako faktore finkoa: larratzea eta esklusioa) eta urtea (bi mailako faktore finkoa: 2011-12 eta 2012-13) aldagai esplikatzaile gisa erabiliz. Eredu horiek ausazkotutako bloke osoen diseinua (*randomised complete block*, RCB) (Casella 2008) jarraitzen dute. Larratze-uzteak lurzoruko geruza organikoaren lodieran eraginik ez duelako hipotesi nulua testatzeko, eredu lineala erabili zen geruza organikoaren lodiera erantzun-aldagai gisa hartuz eta, lekua (bloke-faktorea) eta tratamendua (faktore finkoa) aldagai esplikatzaile gisa erabiliz (RCB klasikoa) (Casella 2008). Azkenik, bazka-kalitatean larratze-uztearen eragina aztertzeko, unitate esperimentalak ordenatu ziren

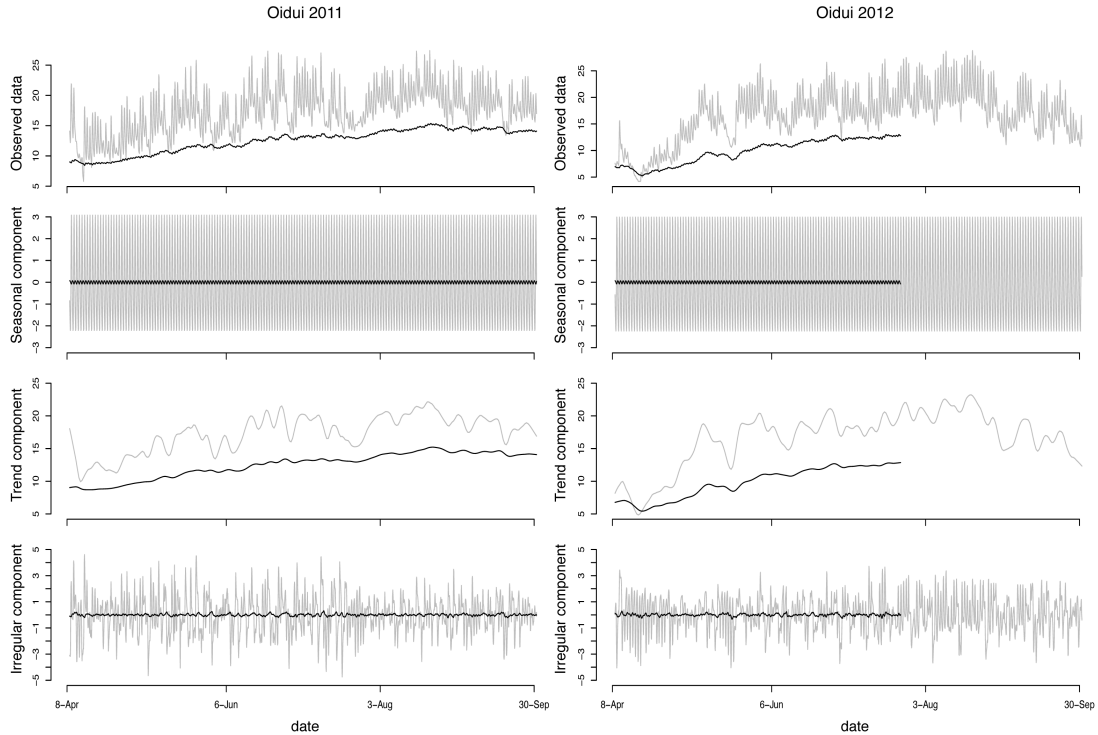
neurtutako bazkaren ezaugarrien arabera. Horretarako, eskalamendu multidimentsional ez metrikoa (nMDS) (Legendre & Legendre 2012) erabili zen, bideratu gabeko ordenamendu-teknika. Analisi guztiak R software askea erabiliz egin ziren (R Core Team 2012).

2.3. Emaitzak

Desberdintasun nabarmenak behatu ziren lurzoruko tenperaturaren aldagarritasunean tratamentuen artean (larratua eta larratu gabea) (1. eta 2. Irudiak). Lurzoruko tenperaturak (2011n eta 2012an) askoz egonkorragoak izan ziren larratu gabeko guneeetan larratutakoetan baino; 23 bider egonkorrago Oiduin eta zazpi bider egonkorrago Igaratzen. Larratze-guneetan, tenperaturaren osagai erregularraren (egunekoa) tarteak $1,8^{\circ}\text{C}$ -koa izan zen gutxi gorabehera, eta osagai irregularrarena $1,3^{\circ}\text{C}$ ingurukoa. Ostera, ez zen egon ia tenperatura-gorabeherarik Oiduiako larratu gabeko gunean, eta Igaratzen aldagarritasunaren osagai erregularra $0,4^{\circ}\text{C}$ -koa izan zen eta irregularra $0,1^{\circ}\text{C}$ -koa baino ez (1. eta 2. Irudiak; deskonposizioaren osagai erregularrak eta irregularrak). Batez besteko tenperaturak altuagoak izan ziren gunee larratuetan larratu gabekoetan baino, ia ikerketa-aldi osoan zehar: Oiduin, gunee larratuan 5°C altuagoa izan zen tenperatura aztertutako bi urteetan eta Igaratzen 2°C altuagoa (1. eta 2. Irudiak; deskonposizioaren joera-osagaia).

Oro har, larratze-esklusioak lurzoruko ur-edukia gutxitu zuen, baina baieztapen honek hainbat ñabardura ditu. Udan, larratze-esklusioak esangarriki jaitsi zuen ur-edukia $0,285 \text{ cm}^3/\text{cm}^3$ -tik $0,195 \text{ cm}^3/\text{cm}^3$ -ra $0,015$ eko errore estandarrarekin; %30eko aldaketa da hori. Alabaina, neguan $3,373 \text{ cm}^3/\text{cm}^3$ -tik $3,323 \text{ cm}^3/\text{cm}^3$ -ra jaitsi zen ur-edukia, $0,006$ errore estandarrarekin, %1,5-eko aldaketa baino ez. Gainera, lurzoruko ur-edukia $0,11 \text{ cm}^3/\text{cm}^3$ baxuagoa izan zen bigarren udan lehenengoan baino $0,015$ -eko errore estandarrarekin (3. Taula). Udako ereduak tentuz interpretatu behar da, ordea. Larratze-esklusioaren efektua ziurtasunez interpretatu ahal izateko, RCB eredu honek eskatzen du larratze-esklusioa inkluditzen duten interakzioak ez izatea esangarriak, eta 'lekua \times esklusioa' interakzioaren esangarritasuna mugakoa da; bestela, F -test-eko zenbakitzailea puztu daiteke eta esangarritasun faltsua baieztatzeke arriskua dago (3. Taula).

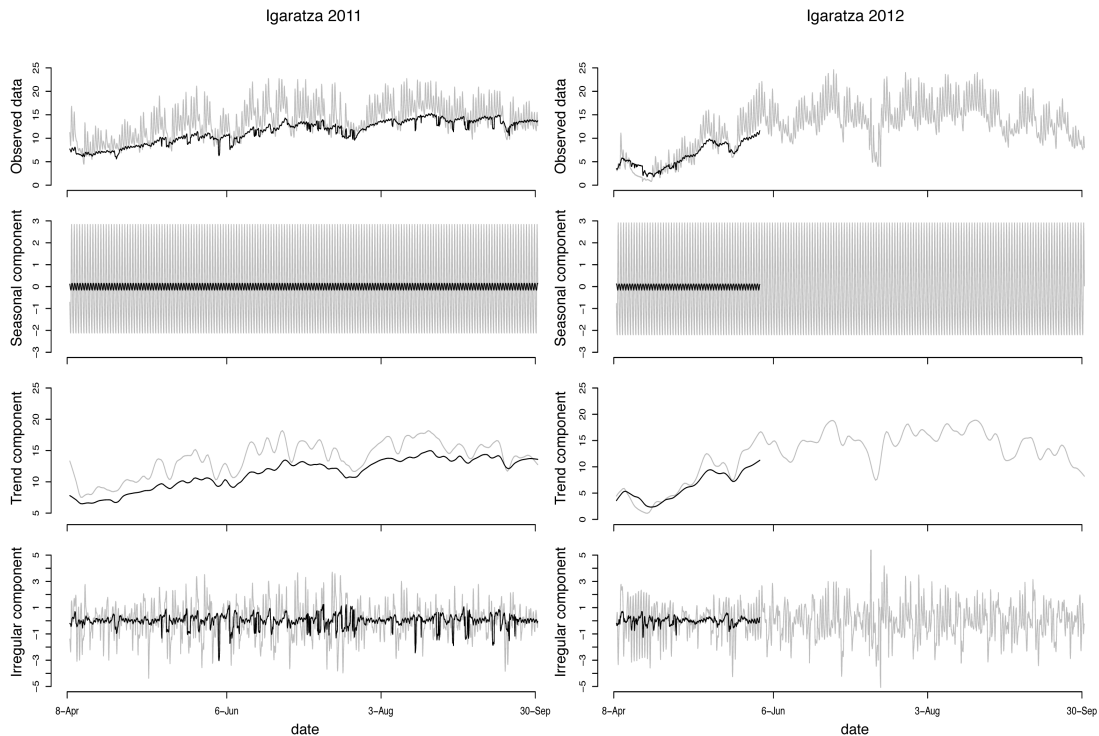
2. Kapitulu



2.1. Irudia. Eguneko tenperaturaren deskonposizioa Oiduin 2011n (ezkerrean) eta 2012an (eskuinean). Jatorrizko serie tenporala (goian), osagai erregularra (bigarrena), joera-osagaia (hirugarrena) eta osagai irregularra (azpian), larratze-gunean (lerro grisa) eta eskusioan (lerro beltza). Ikusi Oiduioko eskusioko tenperaturaren aldakortasuna ia zero dela. Bigarren urteko eskusioko denbora-seriea laburragoa da datu-erregistratzaileak huts egin zuelako.

Datuei erreparatuz, badirudi bigarren udan (bietan lehorrena) larratze-esklusioak lurzoruko ehundurarekin interakzionatu zuela. Gune larratuetan ur-eduki altuagoa izatearen joera alderantzikatu zen Alotzan (batez besteko ur-edukia: Larratzea = 0,14; Esklusioa = 0,164) eta Uzkuitin (Larratzea = 0,272; Esklusioa = 0,356), bi gune limotsu-buztintsuetan (2. Taula). Gertaera hori izan liteke 'lekua×esklusioa' interakzioaren mugako p -balioaren erantzulea.

Geruza organikoaren batez besteko lodiera 7 cm-koa izan zen eskusioan eta 2,75 cm-koa larratzean. Larratze-esklusioak 4,3 cm emendatu zuen geruza organikoaren lodiera modu esangarrian, 0,624-ko errore estandarrarekin (4. Taula).



2.2. Irudia. Eguneko tenperaturaren deskonposizioa Igaratza 2011n (ezkerrean) eta 2012an (eskuinean). Jatorrizko serie tenporala (goian), osagai erregularra (bigarrena), joera-osagaia (hirugarrena) eta osagai irregularra (azpian), larratze-gunean (lerro grisa) eta eskusioan (lerro beltza). Bigarren urteko eskusioko serie tenporala laburragoa da datu-erregistratzaileak huts egin zuelako.

Bazka-kalitateari dagokionez, nMDS-aren emaitzek adierazi zuten larratze-esklusioak bazka-kalitatea jaisten duela (3. Irudia). Eskusio- eta larratze-guneek ordenamenduaren lehenengo ardatzean zehar banatzeko joera azaldu zuten; ordenamendu-diagraman lerro bertikal bat marraztuta, ezkerrean geratuko lirateke eskusio-guneak eta eskuinaldean larratze-guneak (3. Irudia). Eskusio-guneko landareak izpitsuagoak (NDF altua) dira eta proteina gutxiago dute eta, larratze-guneko landareak deskonposagarriagoak dira (NDF_{cel} altua). Itxuraz, larratze-esklusioak ez zion eragin landareen P-edukiari; lekuaren arabera gehiago aldatu zen tratamenduaren artean baino.

2. Kapitulu

2.3. Taula. ANOVA taula, neguko eta udako ur-educiek dagokiena.

	Udako lurzoruko ur-educia					Neguko lurzoruko ur-educia				
	D.f	SS	MS	F	p	df	SS	MS	F	p
urtea	1	0,046	0,046	24,481	0,016	1	0,001	0,001	3,181	0,216
lekua	3	0,059	0,02	10,482	0,043	2	0,011	0,006	25,622	0,025
(blokeak)										
esklusioa	1	0,032	0,032	17,399	0,025	1	0,008	0,008	34,749	0,028
urtea:lekua	3	0,004	0,001	0,72	0,603	2	<0,001	<0,001	1,106	0,475
lekua:eskl	3	0,034	0,011	6,134	0,085	2	0,002	0,001	5,075	0,165
urtea:eskl	1	0,002	0,002	1,336	0,33	1	<0,001	<0,001	0,292	0,643
erresiduala	3	0,006	0,002			2	<0,001	<0,001		
R ² -Adj: 0,847						R ² -Adj: 0,894				

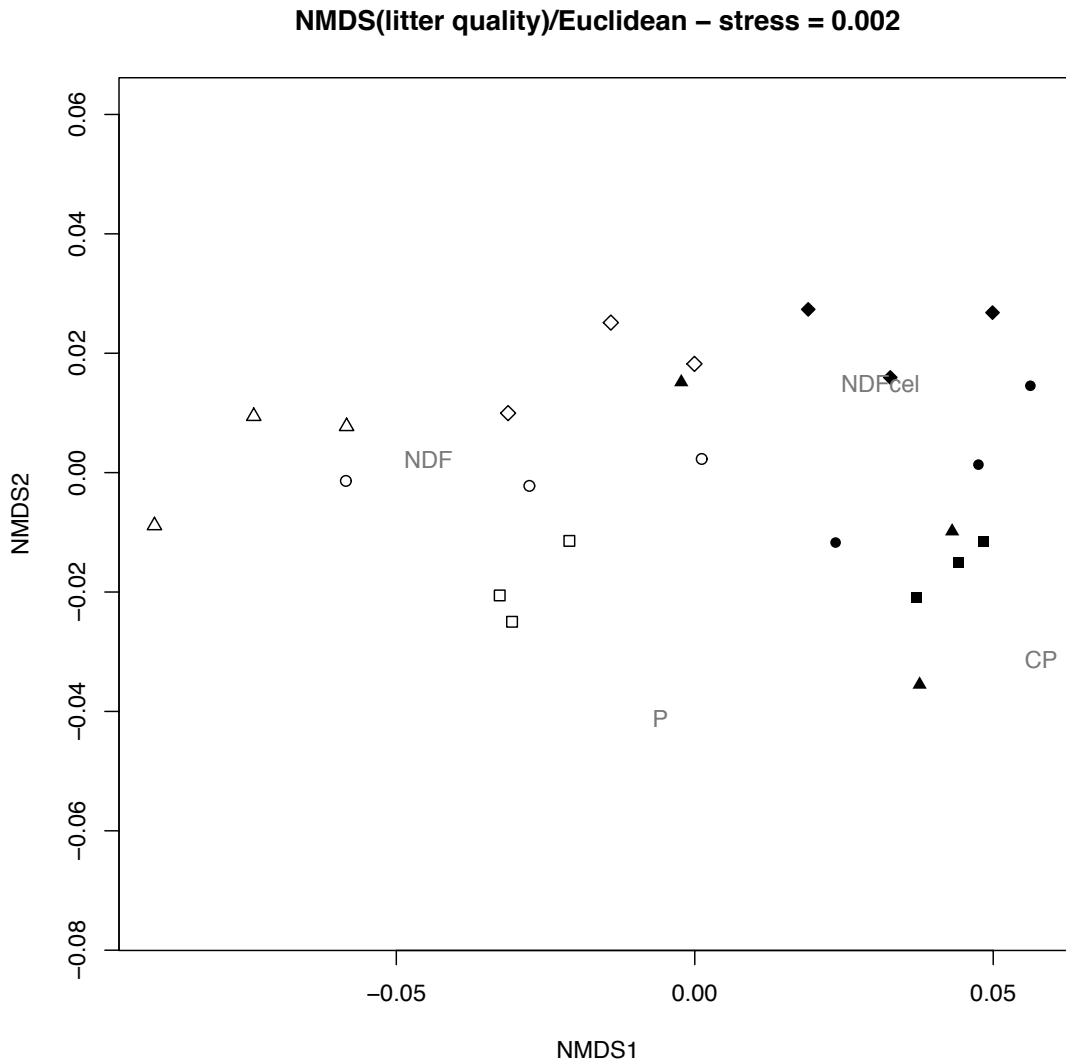
2.4. Taula. ANOVA taula, geruza organikoaren lodierari dagokiona.

Geruza organikoaren lodiera					
	df	SS	MS	F	p
leku (blokeak)	3	0,711	0,237	0,304	0,822
esklusioa	1	37,195	37,195	47,769	0,006
erresiduala	3	2,336	0,779		
R ² -Adj: 0,865					

2.4. Eztabaida

Ikerketa honetan, ganaduaren esklusioa esperimentalki simulatu zen ebaluatzeko larratzeak nola moldatzen duen bazka-kalitatea, eta, aztertzeke prezipitazioaren eta eguzki-irradiazioaren eragina lurzoruko tenperatura-erregimenean eta ur-educian (zeinak aldi berean lurzoruaren ehundurarekin elkarrekiten duen). Nahiz eta erabilitako erreplika-kopurua baxua den, larratze-esklusioaren eraginak atzeman ahal izan ziren. Izan ere, analisi estatistiko baten boterea ez du soilik erreplika-kopuruak ezartzen, baita efektuaren tamainak eta zorizko

aldakortasunaren tamainak ere (Underwood 1997); behatutako efektu-tamaina itzelek erabilitako datu-kopuru baxua konpentsatu zuten.



2.3. Irudia. Unitate esperimentalen eskalamendu multidimentsional ez metrikoa (nMDS) bazkaren kalitate-aldagaietan oinarrituta. Larratze-guneak (ikur beteak) eta esklusio-guneak (ikur hutsak), Uzkuitin (karratuak), Alotzan (borobilak), Oiduin (triangeluak) eta Igaratzen (diamanteak). Kalitate-aldagaien zentroideak ere ageri dira: P: fosforoa, CP: proteina gordina, NDF: zuntz neutro detergentea (NDF), NDFcel: liserigarritasun entzimatikoa.

LARRATZEAREN ERAGINA LURZORUKO TENPERATURAN

Emaitzetan ikus daiteke larratze-guneetako lurzoruko tenperaturaren eguneko gorabeherak, esklusio-guneetako urtaroko gorabeheren parekoak direla. Dakigula, larreei buruzko oso lan gutxik neurtu dute lurzoruko tenperatura longitudinalki eta maiztasun altuaz (Gan et al., 2012; Zhao et al., 2011); eta neurtu dutenek ez diote garrantziarik eman eguneko gorabeherari. Udan, orokorrean larratzeak

2. Kapitulu

lurzoruko tenperatura igotzen duela uste da, lurzorura iristen den eguzki-irradiazio kopurua areagotzen baitu (Risch, Jurgensen & Frank 2007; Zhao *et al.* 2010, 2011; Shan *et al.* 2011; Gan *et al.* 2012); hala baieztatu dute gure emaitzek ere. Halere, gure datuek iradoki dute epe laburreko tenperatura-gorabeheren handitzea ere eragiten duela larratzeak.

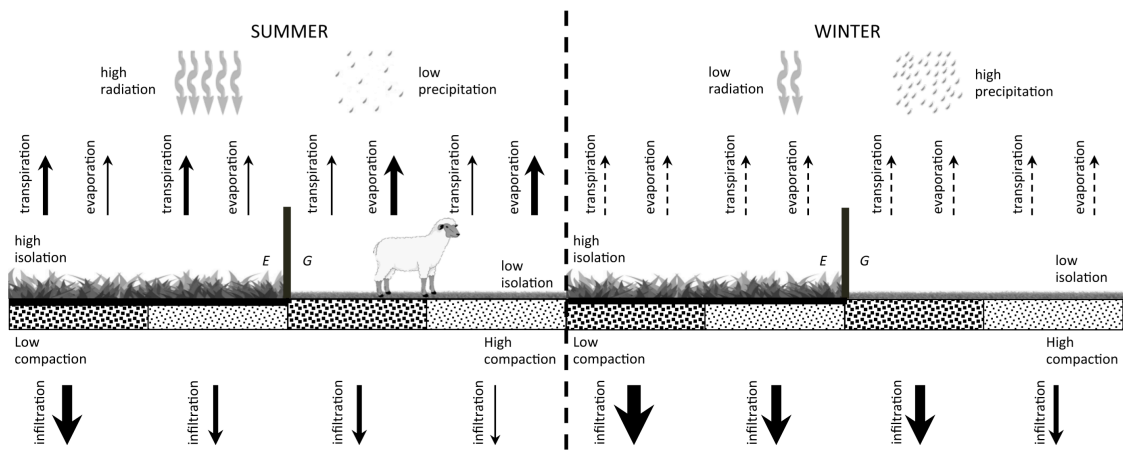
Espero bezala, geruza organikoaren lodiera haztea eragin zuen larratze-esklusioak, horrela, itxituren barruko lurzorua ingurunetik isolatuago dagoela baieztatu da. Hori gertatzen da, seguruenik, larratzaileen bazka-kontsumoak eta zapalketak, lurrera itzultzen diren landare-hondakinen kopurua murrizten dutelako eta geruza organikoa konpaktatzen dutelako, hurrenez hurren (Bilotta *et al.* 2007). Aalto *et al.*, (2013)-k frogatu zuten espazialki egituratutako geruza organikoaren lodierak lurzoruko tenperaturaren aldakortasunari eragiten diola. Gure emaitzek bat egin dute baieztapen horrekin eta erakutsi dute geruzaren lodiera areagotzen dela larratzaileak eskluditzean.



Temperatura-erregimen erabat desberdinak behatu ziren larratzepean eta larratze-esklusioan. Isolamenduak, eguneko tenperaturek ia gorabeherarik ez izatea eragin zuen eskusio-guneetan eta, aldiz, gorabehera itzelak neurtu ziren larratze-guneetan. Lurzoruko tenperaturak hiru aldakortasun-iturri ditu nagusiki: epe motzeko aldakortasun erregularra (ziklo zirkadianoa), epe motzeko aldakortasun irregularra edo aurrean ezin dena (adb. eguneko tarte edo egun lainotuak edo eguzkitsuak), eta urtaroko aldakortasuna. Osagai erregular bat erabili dugunez eguneko tenperaturaren gorabeherak atzemateko, joera-osagaiarekin modelizatzen da egiazko urtaroko gorabehera, gure datuetan hilabete gutxi batzuk errepresentatzen dutena eta ez urte osoek. Joera-osagai hori izan zen, urtaroko aldakortasunari dagokiona, ia aldakortasun-iturri bakarra eskusio-guneetan; epe laburreko tenperatura oso egonkorra izan baitzen eta ia konstante mantendu baitzen epe motzeko ingurumen-gertaeren aurrean. Bestalde, larratze-guneetan epe motzeko tenperaturaren aldakortasun-tartea urtaroko aldakortasun-tartea bezain handia izan zen. Tratamentuen arteko desberdintasun horiek nabarmenagoak izan ziren Oiduin (altitude baxueneko lekua). Bertan, ekoizpena

altuagoa da eta, ondorioz, biomasa gehiago pilatzen da (geruza organiko lodiagoa) eta landare-estaldura gehiago garatzen da (Aldezabal et al., 2010).

LARRATZEAREN ERAGINA LURZORUKO UR-EDUKIAN

Larratzeak ur-edukian duen eragina oso konplexua da, eta eragin kontrajarriak behatu dira ingurumen-baldintza eta larratze-tratamentu desberdinetan. Frogatu izan da larratzeak lurzoruko ur-edukia igo dezakeela (Chanasyk & Naeth 1995; Bremer *et al.* 2001; Li *et al.* 2011), jaitsi dezakeela (Day & Detling 1994; Donkor *et al.* 2002) edo posible dela eraginik ez izatea ere (Coronato & Bertiller 1996). Larratze-intentsitatearekin interakzioak ere behatu dira (Gan *et al.* 2012). Argitaratutako emaitzen aniztasunak agerian uzten du interakzioen konplexutasuna, eta hala baieztatu dute gure emaitzek ere: larratzeak ur-edukian duen eragina ingurumen-aldagaien eta lurzoruaren propietateen arabera izan zen. Lurzoruaren ehundura eta larratze-intentsitatea nahasita daude gure esperimentuan, eta ezin da bakoitzaren efektu potentziala bereizi. Dena den, larratze-intentsitatea moderatua denez kasu guztietan, emaitzak ehunduren arabera interpretatu dira.



2.4. Irudia. Lurrunketaren, transpirazioaren eta iragazketaren arteko erlazioak ilustratzen dituen irudia udan (summer) eta neguan (winter), larratze-guneetan (G) eta esklusioetan (E), eta ehundura desberdineko lurzoruetan (ehundura larria , ehundura fina ). Gezien egitura desberdinek prozesu bakoitzaren garrantzia erlatiboa adierazten dute; zenbat eta gezi lodiagoa, are garrantzia erlatibo handiagoa. Lerro etenak adierazten du eraginik xumeena. Gezien lodiera desberdinak, teoria bibliografikoan oinarritzen diren arren, subjektiboki hautatu dira emaitzak grafikoki adierazteko.

2. Kapitulu

4. Irudian fluxu-diagrama bat aurkeztu da larratzearen, ingurumen-aldagaien eta lurzoruaren ezaugarrien arteko interakzio garrantzitsuenak ilustratzeko: bertan, geziak erabili dira prozesu garrantzitsuenak (adb. lurrunketa, transpirazioa eta iragazkortasuna) eta euren eragin erlatiboak irudikatzeko. Nahiz eta, oro har, larratze-esklusioak ur-edukia jaitea eragin zuen, ziurrenik eragina larratzearen, lurzoruaren ehunduraren eta eguzki-irradiazioaren arteko interakzioaren menpekoa da (Bremer *et al.* 2001; Greenwood & McKenzie 2001; Schrama *et al.* 2013a). Lurzoruaren ehundura gakoa izan da larratzea eta ur-edukiaren arteko erlazioa ulertzeko. Bi leku hareatsuetan (Oidui eta Igaratza, 2. Taula), larratze-esklusioan ur-eduki baxuagoa neurtu zen eta horrek aditzera ematen du ehundura larriko lurzoruaren iragazkortasuna izan zela faktore garrantzitsua ur-galeran, ingurumen-baldintzekiko independenteki. Habitat horretan, larratzeak lurzoruaren ura atxikitze ahalmena areagotu zuen, ziurrenik lurraren konpaktazio moderatu baten bidez lurzoruko poroen tamaina txikituz (Gan *et al.* 2012; Schrama *et al.* 2013a). Alabaina, lurzoru buztintsu-limotsuetan iragazkortasuna ez da hain garrantzitsua eta, erlazioak konplexuagoak izan ziren: neguan, eguzki-irradiazioa eta landare-aktibitatea oso baxuak direnez, lurrunketa eta transpirazioa ere oso baxuak dira, eta ur-edukia iragazkortasunaren menpe egon daiteke. Aldiz, udan, irradiazioa eta landare-aktibitatea altuak direnean, lurrunketa eta transpirazioaren arteko balantzeak erabaki dezakete ur-edukia (Bremer *et al.* 2001). Lehenago aipatu bezala, larratzeak lurrunketa areagotzen du eta transpirazioa murrizten du defoliazioaren bidez (Bremer *et al.* 2001). Gure emaitzek adierazi dute eguzki-irradiazioa gogorragoa izan zenean, 2012-2013ko udan gertatu bezala (1. Taula), larratze-guneetako lurrunketak (isolamendu eskasagoa) eskusiotako transpirazioa gaititu zuela (landare-biomasa gehiago), eskusiotan ur-eduki altuagoa izatea eraginez. Kontrara, irradiazioa baxua izan zenean, 2011-2012ko udan bezala, oso lainotsua izan baitzen eta irradiazio oso baxuak neurtu baitziren (azken 11 urteetako baxuenak, 1. Taula), larratze-guneetan ur-eduki altuagoa neurtu zen eskusioan baino. Irradiazio baxuko baldintzetan, ziurrenik garrantzi handiagoa hartzen du eskusiotako transpirazio altuagoak (landare-biomasa gehiago) larratze-guneko lurrunketak baino (isolamendu eskasagoa), eta ondorioz, larratzearen eraginak alderantzikatzen dira.

LARRATZEAREN ERAGINA BAZKA-KALITATEAN

Bazka-kalitatea, espero bezala (Bardgett *et al.* 1998; Wardle *et al.* 2004), baxuagoa izan zen eskusio-baldintzetan. Hori gerta liteke, C/N-proporzio altua duten espezie lehiakorrek C/N-proporzio baxua duten espezie ahulagoak ordeztu dituztelako (Milchunas & Lauenroth 1993; Semmartin *et al.* 2004) eta, baita espezieek larratzeari emandako erantzun fisiologikoagatik ere (Bardgett *et al.* 1998). Ikerketa honetan ikusitako eraginak bi mekanismoen konbinazioa dira seguruenik.

IKUSPEGI BATERATUA

Larratzeak lurzoruko prozesuak bizkortzen ditu, lurzoruko tenperaturaren eta gorabeheretan, ur-edukian (Butenschoen *et al.* 2011; Poll *et al.* 2013; Schrama *et al.* 2013b) eta bazka-kalitatean (Bardgett & Wardle 2003) duen eraginaren bidez. Efektu horiek guztiak behatu ziren gure ikerketan. Lurzoruko tenperatura altuagoak elikagaien zikloa eta mikroorganismoen jardura areagotzen ditu, ur-eskuragarritasuna eta bazka-eskuragarritasuna mugatzaile ez direnean (Frey *et al.* 2008; Poll *et al.* 2013). Gainera, leku esperimental berean eginiko ikerketa batek frogatu du mikroorganismoen aktibitate entzimatikoa altuagoa eta koefiziente metaboliko (qCO_2) baxuagoa dela larratze-baldintzetan. Horietan lehena, elikagaien zikloa eta mineralizazio bizkorragoarekin erlazionatuta dago eta, bigarrena, baliagaien erabilera efizienteagoarekin (Anderson & Domsch 2010).

Ezaguna da batez besteko tenperaturaren gorabeherak lurzoruko prozesuetan eta mikroorganismoen jarduran duten eragina (Butenschoen *et al.* 2011; Dell *et al.* 2012; Liu 2013). Hala ere, tenperaturaren aldakortasunak prozesuetan izan dezakeen eragina latitude altuetako lanetan soilik hartu da aintzat, eta izozte-urtutze zikloen testuinguruan (Yergeau & Kowalchuk 2008). Halako latitudetan, ikusi da izozte-urtutze zikloek desnitrifikazioa eta mineralizazioa areagotzen dutela (De Luca, Keeney & McCarty 1992). Nahiz eta izozte-urtutze zikloak ez diren oso ohikoak mendi-larre epeletan, behatutako eguneko eta urtaroko tenperatura gorabehera handiek antzeko efektuak izan ditzakete lurzoruko prozesuetan, hau da, elikagaien zikloa eta mineralizazioa azeleratzea. Beharrezkoa da epe laburreko tenperaturaren gorabeheretan ikusitako desberdintasun handiak sakonago

2. Kapitulu

aztertzea, euren ondorio biologikoak zehazteko. “Kontinental-gisako” aldaketa gogorragoak gertatzen dira larratze-guneetako lurzoru-tenperaturan eta, aldiz, eskusiotan “ozeaniko-gisako” tenperatura-erregimen egonkorragoa dago.

Kontuan izanik larratze-intentsitatearen eta lurzoru-ezaugarrien arteko erlazio konplexuak, ez da harrizkoa behatutako erantzunen ezberdintasuna ekosistema desberdinetan (van Wijnen, van der Wal & Bakker 1999; Su *et al.* 2004; Wang, Han & Xing 2010; Gass & Binkley 2011; Shan *et al.* 2011). Ikerketa honetan, ur-edukiaren erantzuna da neurtutako aldagaien artean konplexuena. Larratzearen erantzun orokorra alderantzikatu egin zen bigarren udan, lurzoruko ur-edukiak baxuagoak baitira larratze-gunean (isolamendu baxua). Horrek iradokitzen du ura mugatzaile bilaka litekela prezipitazio baxuko eta eguzki-irradiazio altuko garaietan. Aldaketa klimatikoaren aurrikuspenek iragartzen dituzten muturreko beroaldiek (Tank & Konnen 2003), ondorioak areagotuko lituzkete. Halere, aldaketa globalaren testuinguruan, ganaduaren jaitsiera progresiboa aurrikusten da agro-ekosistema atlantikoetan (Rounsevell *et al.* 2006). Hortaz, fenomeno hori kontuan hartzea komeni da etorkizuneko ikerketan eta kudeaketan.

2.5. Ondorioak

Larratzaileen eskusioak elikagaien zikloa moteltzen du bazka-kalitateari, lurzoruko ur-edukiari eta, bereziki, lurzoruko tenperatura-erregimenari eraginez. Halere, prozesuotan parte hartzen duten mekanismoak oso konplexuak dira eta ikerketa gehiago eskatzen dute ondo ulertu ahal izateko. Gure aurkikuntzek erakutsi dute, ekosistema produktiboetan larratzea simulatu nahi duten esperimenduetan gomendagarria dela euren diseinuetan epe motzeko tenperaturaren fluktuazioak sartzea, oraino kontuan hartu ez bada ere, larratzearen efektu garrantzitsua baita.

2.6. Bibliografia

- Aalto, J., Roux, P.C. & Luoto, M. (2013) Vegetation Mediates Soil Temperature and Moisture in Arctic-Alpine Environments. *Arctic, Antarctic and Alpine Research*, **45**, 429–439.
- Anderson, T.-H. & Domsch, K.H. (2010) Soil microbial biomass: The eco-physiological approach. *Soil Biology and Biochemistry*, **42**, 2039–2043.
- Bardgett, R.D. & Wardle, D.A. (2003) Herbivore mediated linkages between aboveground and belowground communities. *Ecology*, **84**, 2258–2268.
- Bardgett, R.D., Wardle, D.A. & Yeates, G.W. (1998) Linking above-ground and below-ground interactions: how plant responses to foliar herbivory influence soil organisms. *Soil Biology and Biochemistry*, **30**, 1867–1878.
- Bilotta, G.S., Brazier, R.E. & Haygarth, P.M. (2007) The impacts of grazing animals on the quality of soils, vegetation, and surface waters in intensively managed grasslands. *Advances in Agronomy*, **94**, 237–280.
- Bremer, D.J., Auen, L.M., Ham, J.M. & Owensby, C.E. (2001) Evapotranspiration in a Prairie Ecosystem: Effects of Grazing by Cattle. *Agronomy Journal*, **93**, 338–348.
- Butenschoen, O., Scheu, S. & Eisenhauer, N. (2011) Interactive effects of warming, soil humidity and plant diversity on litter decomposition and microbial activity. *Soil Biology and Biochemistry*, **43**, 1902–1907.
- Casella, G. (2008) *Statistical Design* (eds G Casella, S Fienberg, and I Olkin). Springer, Gainesville.
- Chanasyk, D.S. & Naeth, M.A. (1995) Grazing impacts on bulk density and soil strength in the tobthills fescue grasslands of Alberta , Canada. *Canadian Journal of Soil Science*, **75**, 551–557.
- Chaneton, E.J., Lemcoff, J.H. & Lavado, R.S. (1996) Nitrogen and Phosphorus Cycling in Grazed and Ungrazed Plots in a Temperate Subhumid Grassland in Argentina. *Journal of Applied Ecology*, **33**, 291–302.
- Coronato, F.R. & Bertiller, M.B. (1996) Precipitation and landscape related effects on soil moisture in semi-arid rangelands of Patagonia. *Journal of Arid Environments*, **34**, 1–9.
- Day, T.A. & Detling, J.K. (1994) Water relations of *Agropyron smithii* and *Bouteloua gracilis* and community evapotranspiration following long-term grazing by

2. Kapituluua

- prairie dogs. *American Midland Naturalist*, **132**, 381–392.
- Dell, E.A., Carley, D.S., Rufty, T. & Shi, W. (2012) Heat stress and N fertilization affect soil microbial and enzyme activities in the creeping bentgrass (*Agrostis Stolonifera* L.) rhizosphere. *Applied Soil Ecology*, **56**, 19–26.
- Donkor, N.T., Gedir, J.V., Hudson, R.J., Bork, E.W., Chanasyk, D.S. & Naeth, M.A. (2002) Impacts of grazing systems on soil compaction and pasture production in Alberta. *Canadian Journal of Soil Science*, **82**, 1–8.
- Frank, D.A. & Evans, R.D. (1997) Effects of native grazers on grassland N cycling in Yellowstone National Park. *Ecology*, **78**, 2238–2248.
- Frey, S.D., Drijber, R., Smith, H. & Melillo, J. (2008) Microbial biomass, functional capacity, and community structure after 12 years of soil warming. *Soil Biology and Biochemistry*, **40**, 2904–2907.
- Gan, L., Peng, X., Peth, S. & Horn, R. (2012) Effects of grazing intensity on soil thermal properties and heat flux under *Leymus chinensis* and *Stipa grandis* vegetation in Inner Mongolia, China. *Soil and Tillage Research*, **118**, 147–158.
- Gass, T.M. & Binkley, D. (2011) Soil nutrient losses in an altered ecosystem are associated with native ungulate grazing. *Journal of Applied Ecology*, **48**, 952–960.
- Greenwood, K.L. & McKenzie, B.M. (2001) Grazing effects on soil physical properties and the consequences for pastures: a review. *Animal Production Science*, **41**, 1231–1250.
- Guitan, R. & Bardgett, R.D. (2000) Plant and soil microbial responses to defoliation in temperate semi-natural grassland. *Plant and Soil*, **220**, 271–277.
- Holland, E.A., Parton, W.J., Detling, J.K. & Coppock, D.L. (1992) Physiological responses of plant populations to herbivory and their consequences for ecosystem nutrient flow. *The American naturalist*, **140**, 685–706.
- Legendre, P. & Legendre, L. (2012) *Numerical Ecology*, 3rd ed. Elsevier, Montréal.
- Li, W., Huang, H.-Z., Zhang, Z.-N. & Wu, G.-L. (2011) Effects of grazing on the soil properties and C and N storage in relation to biomass allocation in an alpine meadow. *Journal of soil science and plant nutrition*, **11**, 27–39.
- Liu, H. (2013) Thermal response of soil microbial respiration is positively associated with labile carbon content and soil microbial activity. *Geoderma*, **193-194**, 275–281.

- De Luca, T.H., Keeney, D.R. & McCarty, G.W. (1992) Effect of freeze-thaw events on mineralization of soil nitrogen. *Biology and Fertility of Soils*, **14**, 116–120.
- Makridakis, S.G., Wheelwright, S.C. & Hyndman, R.J. (1997) *Forecasting: Methods and Applications*. Wiley.
- McNaughton, S.J., Banyikwa, F.F. & McNaughton, M.M. (1997a) Promotion of the Cycling of Diet-Enhancing Nutrients by African Grazers. *Science*, **278**, 1798–1800.
- McNaughton, S.J., Zuniga, G., McNaughton, M.M. & Banyikwa, F.F. (1997b) Ecosystem catalysis: soil urease activity and grazing in the ecosystem Serengeti. *Oikos*, **80**, 467–469.
- Milchunas, D.G. & Lauenroth, W.K. (1993) Quantitative Effects of Grazing on Vegetation and Soils Over a Global Range of Environments. *Ecological Monographs*, **63**, 327–366.
- Montgomery, D.C., Johnson, L.A. & Gardiner, J. (1990) *Forecasting and Time Series Analysis*. McGraw-Hill Inc.,US.
- Poll, C., Marhan, S., Back, F., Niklaus, P. a. & Kandeler, E. (2013) Field-scale manipulation of soil temperature and precipitation change soil CO₂ flux in a temperate agricultural ecosystem. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **165**, 88–97.
- Risch, A.C., Jurgensen, M.F. & Frank, D. (2007) Effects of grazing and soil microclimate on decomposition rates in a spatio-temporally heterogeneous grassland. *Plant and Soil*, **298**, 191–201.
- Rounsevell, M.D.A., Reginster, I., Araújo, M.B., Carter, T.R., Dendoncker, N., Ewert, F., House, J.I., Kankaanpää, S., Leemans, R., Metzger, M.J., Schmit, C., Smith, P. & Tuck, G. (2006) A coherent set of future land use change scenarios for Europe. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **114**, 57–68.
- Schrama, M., Heijning, P., Bakker, J.P., van Wijnen, H.J., Berg, M.P. & Olf, H. (2013a) Herbivore trampling as an alternative pathway for explaining differences in nitrogen mineralization in moist grasslands. *Oecologia*, **172**, 231–43.
- Schrama, M., Veen, G.F.C., Bakker, E.S.L., Ruifrok, J.L., Bakker, J.P. & Olf, H. (2013b) An integrated perspective to explain nitrogen mineralization in grazed ecosystems. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **15**, 32–44.

2. Kapituluua

- Semmartin, M., Aguiar, M.R., Distel, R.A., Moretto, A.S. & Ghera, C.M. (2004) Litter quality and nutrient cycling affected by grazing-induced species replacements along a precipitation gradient. *Oikos*, **107**, 148–160.
- Shan, Y., Chen, D., Guan, X., Zheng, S., Chen, H., Wang, M. & Bai, Y. (2011) Seasonally dependent impacts of grazing on soil nitrogen mineralization and linkages to ecosystem functioning in Inner Mongolia grassland. *Soil Biology and Biochemistry*, **43**, 1943–1954.
- Su, Y.-Z., Zhao, H.-L., Zhang, T.-H. & Zhao, X.-Y. (2004) Soil properties following cultivation and non-grazing of a semi-arid sandy grassland in northern China. *Soil and Tillage Research*, **75**, 27–36.
- Tank, A.M.G.K. & Konnen, G.P. (2003) Trends in Indices of Daily Temperature and Precipitation Extremes in Europe, 1946–99. *Journal Of Climate*, **16**, 3665–3680.
- Underwood, A.J. (1997) *Experiments in Ecology: Their Logical Design and Interpretation Using Analysis of Variance*. Cambridge University Press.
- Wang, C., Han, X. & Xing, X. (2010) Effects of grazing exclusion on soil net nitrogen mineralization and nitrogen availability in a temperate steppe in northern China. *Journal of Arid Environments*, **74**, 1287–1293.
- Wardle, D.A., Bardgett, R.D., Klironomos, J.N., Setälä, H., van der Putten, W.H. & Wall, D.H. (2004) Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science*, **304**, 1629–1633.
- van Wijnen, H.J., van der Wal, R. & Bakker, J.P. (1999) The impact of herbivores on nitrogen mineralization rate: consequences for salt-marsh succession. *Oecologia*, **118**, 225–231.
- Yergeau, E. & Kowalchuk, G.A. (2008) Responses of Antarctic soil microbial communities and associated functions to temperature and freeze-thaw cycle frequency. *Environmental microbiology*, **10**, 2223–35.
- Zhao, Y., Peth, S., Horn, R., Krümmelbein, J., Ketzer, B., Gao, Y., Doerner, J., Bernhofer, C. & Peng, X. (2010) Modeling grazing effects on coupled water and heat fluxes in Inner Mongolia grassland. *Soil and Tillage Research*, **109**, 75–86.
- Zhao, Y., Peth, S., Reszkowska, A., Gan, L., Krümmelbein, J., Peng, X. & Horn, R. (2011) Response of soil moisture and temperature to grazing intensity in a *Leymus chinensis* steppe, Inner Mongolia. *Plant and Soil*, **340**, 89–102

**3. KAPITULUA. Larratze-esklusioak
landareen lehiatzko interakzioak
pizten ditu mendiko larre
atlantikoetan**



Odriozola, I., García-Baquero, G., Fortin, M.J., Laskurain, N.A. &

Aldezabal, A.

Applied Vegetation Science-n errebisiopean.

3. Kapitulu

Laburpena

Galderak: Larratzeari utzi ostean, ekualizazio-mekanismoen ausentziak bultzatzen al ditu espezie dominatzaileak adabaki handiak sortzera landare-komunitatean? Adabaki horiek baztertzen al dituzte espezie ahulagoak, horrela landare-dibertsitatea murriztuz?

Lekua: Aralar Natur Parkeko larre atlantikoak, Euskal Herrian. Hiru leku (Igaratza, Alotza eta Uzkuiti).

Metodoak: Herbiboro handien ausentzia esperimentalki simulatu zen larre seminatural, emankor eta larratzearen historia ebolutibo luzedun bateko hiru lekutan. Larratze-gune parekatuak ezarri ziren kontrol esperimental moduan, guztira sei gune esperimental sortuz. Bederatzi urteko larratze-esklusioaren ostean, 100 karratu sistematikoki ezarri ziren sei guneetako bakoitzean, laginketa-diseinu espazialki esplizitu bat erabiliz. Konposizio floristikoa eta ugaritasunak, eta zortzi lurzoru-aldagai kimiko eta hidrologiko neurtu ziren karratu bakoitzean. Espezie lehiakorrek sortutako egitura espazialak analizatu ziren erredundantzia analisia erabiliz (RDA) Moranen Autobektore Mapekin (*Moran Eigenvector Maps, MEM*) eta ingurumen-ereduekin konbinazioan, horrela ingurumen-aldagaiei dagokien eragina baztertu ahal izateko. Lehiazko esklusioa sakonago aztertu zen espezie-aberastasuna eta espezie lehiakorren arteko erregresio linealak erabiliz.

Emaitzak: Larratze-uzteak *Festuca rubra* eta *Agrostis capillaris* edo *Trifolium repens* moduko espezie lehiakorrak sustatu zituen. Espezie horiek esklusio-guneetatik nagusitu ziren eta adabaki handiak sortu zituzten. Gainera, espezie-aberastunaren eta espezie lehiakorren ugaritasunaren arteko erlazio lineal negatiboa behatu zen leku guztietan. Horrek baieztatzen du larratzeak ekualizazio-mekanismo moduan jokatzen duela, espezie lehiakorren taldekamendu handiak ekiditen dituela eta espezieen koexistentzia ahalbidetzen duela, horrela landare-dibertsitatea mantenduz.

Ondorioak: Lan honek frogatu du herbiboroek eragindako asaldura jarraia ezabatzeak (ekualizazio-mekanismo boteretsua) espezie lehiakorrak sustatzen dituela larre emankorretan. Espezie lehiakor horiek, era berean, adabaki handiak sortzen dituzte eta espezie ahulak kanporatzen dituzte, ondorioz, landare-dibertsitatea murriztuz. Bestelako ekosistemetan eginiko etorkizuneko lanek eta larratzearen ekologia bestelako diziplina ekologikoekin uztartzeak lagun lezakete

larratzearen eraginak hobeto ulertzen espezieen arteko interakziotan eta biodibertsitatean.

Gako-Hitzak: koexistentzia; lehiazko esklusioa; asaldura; herbiboria; landare-dibertsitatea; ekoizpena; Moranen Autobektore Mapak; egitura espaziala.

3.1. SARRERA

Duela ia 100 urte, Tansley & Adamson (1925)-ek ezagutzen den lehen larratzearen esklusio-esperimentuaren emaitzak argitaratu zituzten. Bertan itxiturak erabili ziren esperimentalki herbiboroak (untxiak eta ardiak) larre-sailetatik kanporatzeko Ingalaterrako kareharri gaineko larre emankorretan. 11 urteko larratze-esklusioaren ondoren, Tansley & Adamson (1925)-ek behatu zuten ardi eta untxiak kanporatzeak landare-espezie dominatzaile batzuen hedapena eragin zuela eta, aldiz, beste espezie ahulago batzuen beherakada. Ordutik, larratzearen eraginak larreen dibertsitatean behin eta berriro testatuak izan dira eta luze eta zabal eztabaidatuak. Azkenik, esfortzu ugariaren ostean (Milchunas et al. 1988; Westoby et al. 1989; Cingolani et al. 2005; Oosterheld eta Semmartin 2011), marko teorikoa eraiki da larratzeak testuinguru ekologiko eta ebolutibo desberdinetan dituen efektu kontrajarriak azaltzen dituen.

Esfortzu horiei esker, ulermen sakona lortu da munduko landaredi desberdinek larratzeari ematen dizkioten erantzunen inguruan. Zehazki, Milchunas et al. (1988)-ek proposatu zuten larratzearen eredu orokortua, asaldura ertainaren hipotesian oinarritzen dena (Grime 1973; Connell 1978). Eredu horren arabera, larratzearen eragina landare-dibertsitatean eta espezie-konposizioan ondoko faktoreen araberakoa da: hezetasuna (edo zorugaineko ekoizpena), historia ebolutiboa eta larratze-intentsitatea. Milchunas et al. (1988)-en eredu orokortua, beranduago Cingolani et al. (2005)-ek moldatu zuten, Westoby et al. (1989)-en 'egoera-eta-trantsizio' eredia barneratzeke. Aldaketa horrek, Milchunas et al. (1988)-en eredu orokortua esplikatzaileago eta aplikagarriago bihurtu zuen – bereziki, larratzearen historia ebolutibo laburreko larreentzat. Halako sistemetan, ez da larratzearekiko hautespenik izan eta espero daiteke larratzeak aldaketa

3. Kapitulu

itzulezinak eragitea. Nagusiki teorikoa den eredu hori, ondoren frogatua izan da bi meta-analisiren (Milchunas & Lauenroth 1993; Proulx & Mazumder 1998) eta hainbat ikerketa enpirikoren bitartez (Frank 2005; Bakker et al. 2006; Lezama et al. 2014). Ereduaren arabera, larre emankor eta historia ebolutibo luzekoetan, hautespen dibergentea gertatu da, larratzearekiko erresistentzia eskaintzen duten atributuak garatzea eragin duena batetik, eta argiagatik lehiatzeko atributuak garatzea, bestetik; ondorioz espezie garai eta baxuen presentzia espero da landare-komunitatean. Egoera horretan, lehia larratze-intentsitatearekiko oso dependentea da: dibertsitatea eta larratze-intentsitatearen arteko erlazioa kanpai-itxurakoa izatea espero da (dibertsitate altuena erdietsiz intentsitate ertainetan) eta, larratze-presioak eragin handia izatea espero da espezie-konposizioan eta komunitatearen egiturean (Milchunas *et al.* 1988; Cingolani *et al.* 2005).

Larre emankorretan, elikagai ugarirekin eskuragarri eta, elikagai mugatuak (hau da, nitxoaren dimentsioak) gutxi direnean, nitxo-egonkortzearen mekanismoak ahulak izatea espero da (Harpole & Tilman 2007), eta, espezie lehiakorrek ahulak eskluditzea argiagatik lehiaren ondorioz (Hautier et al. 2009). Halako baldintzetan, mekanismo ekualizatzaileak, hautespenik gabeko zorugaineko larratzea bezala, eragin handia izatea espero da espezieen koexistentzian (Wilson 2011). Izan ere, larratzeak landare-espezieen altuerak eta lateralki hedatzeko gaitasunak parekatzen ditu (Deléglise et al. 2011), eta ondorioz, euren gaitasunak argiagatik eta espazioagatik lehiatzeko. Halere, landare-komunitateetan mekanismo egonkortzaile eta ekualizatzaileek eragiten dute (Chesson 2000). Koexistentzia pluralista da (Adler et al. 2007); nitxo-prozesuen eta prozesu neutralen ekarpen erlatiboak, kontsideratzen diren espezieen eta, eskala tenporal (Stokes & Archer 2010) eta espazialen (Chase 2014) arabera dira.

Larratzeak, elkarrekintza interespezifiko eta intraespezifikoeraginez, larreen heterogeneotasun espazialari eragiten dio (Adler et al. 2001; Deléglise et al. 2011; Zhang et al. 2013; Meyers et al. 2014), eta, era berean, espezieen elkarrekintzek eragindako egiturek erlazio zuzena dute landare-dibertsitatearekin (Chesson 2000). Adibidez, espezie berekoen taldekamendu handiak sortarazten dituzten prozesuek lehiatzeko eskusioa eragin dezakete (He & Legendre 2002). Larre

bizikorretan, zehazki, larratzaileek eragindako defoliazioak eta zapalketak hainbat modutan muga ditzakete hedapen klonala eta espeziekideen taldekamendu espazialakak: mugikortasun klonala murriztuz (Bullock et al. 1994; Tamm et al. 2002), hedapen lateraleko distantziak murriztuz (Smit et al. 2010; Benot et al. 2011), adabegien arteko luzeera mugatuz (Amiaud et al. 2008) eta, adabaki klonalak zatikatuz (Charpentier et al. 1998). Ondorioz, larratze-esklusioak prozesu horiek susta ditzake, espezieen arteko elkarrekintza negatiboak areagotuz espezie barnekoekin alderatuta (Zhang et al. 2013) eta, beraz, espezie ahulen lehiazko esklusioa eragin dezake.

Nahiz eta gero eta gehiago jakin dibertsitatearen eta espezie-interakziotan izaera espazialaz (Gardner & Engelhardt 2008), lan experimental gutxik aztertu dituzte larratzearen efektuak espezie-interakziotan eta landare-dibertsitatean diseinu espazialki esplizituak erabiliz (Adler & Lauenroth 2000; Deléglise et al. 2011; Zhang et al. 2013). Lan honetan, ezagumendu-gabezia hori landu da espazialki esplizitua den esperimentu bat erabiliz, non herbiboro handi guztiak eskluditu ziren larre emankor, seminatural eta historia ebolutibo luzedun bateko hiru lekutatik. Zehazki, ondoko hipotesia testatu da: larratze-esklusioak espezie lehiakorrek faboratzen ditu eta horiek, taldekamendu espazial handiak eratzen dituzte, horrela espezie ahulagoak baztertuz eta landare-dibertsitatea jaitsiz. Hipotesi horretatik hurrengo aurrikuspenak atera dira: (1) Larratzeari uztean, asaldura amaitzen da eta, ekualizazio-mekanismoak gabe, espezie lehiakorrek libratzen dira eta adabaki handiak sortzen dituzte; (2) espezie lehiakor horiek espezie ahulagoak baztertu eta eskluditzen dituzte, landare-dibertsitatea murriztuz. Ingurumen-eredu bat erabili zen nitxo-prozesuak kontrolatzeko eta eredu espazial bat landarediaren egiturak detektatzeko. Horrek ahalbidetu zuen prozesu biotikoak isolatzea, hots, herbiboroen asaldurak eragindako ekualizazio-mekanismoa kentzeak soilik sortutako prozesuak.

3.2. MATERIALAK ETA METODOAK

ESPERIMENTUAREN DISEINUA

Lan honetarako hiru leku erabili ziren: 1 lekua edo Igaratza (42° 59' 9.25" N, 2° 2' 9.7" W), 2 lekua edo Alotza (43° 0' 10.6" N, 2° 5' 22" W) eta 3 lekua Uzkuiti (43° 0'

3. Kapitulu

50" N, 2° 4' 3" W). Hiru leku × bi tratamendu, guztira sei gune esperimental erabili ziren: Site 1 G (Igaratza larratzea), Site 1 E (Igaratza esklusioa), Site 2 G (Alotza larratzea), Site 2 E (Alotza esklusioa), Site 3 G (Uzkuiti larratzea), and Site 3 E (Uzkuiti esklusioa) (Site=Lekua, G=larratzea, E=esklusioa). Itxiturak eraiki zirenean (2005) landare-talde funtzionalen konposizioa (graminoideak, dikotiledoneo ez leguminosoak eta leguminosoak) ez zen estatistikoki desberdina G- eta E-guneen artean (3.1 Taula). Gune bakoitzean 100 laginketa-puntu ezarri ziren diseinu espazialki esplizitua erabiliz: puntuak elkarrengandik 2 m-ra kokatu ziren, horrela 18 m × 16 m hedadura eta 2 m-ko tarte konstantedun eremuak sortuz.

3.1. Taula. Gune esperimentaletako landare-talde funtzionalen konposizioa itxiturak eraiki zirenean (2005). E- eta G-guneen artean egindako Wilcoxon-testek (*W* estatistikoa) ez dute desberdintasun esangarririk adierazi tratamenduen artean, hiru lekuetan. Igaratza: *W* = 135; *p-balioa* = 0,36 (graminoideak); *W* = 97; *p-balioa* = 0,53 (dikot. ez leguminosoak); *W* = 118,5; *p-balioa* = 0,82 (leguminosoak). Alotza: *W* = 74; *p-balioa* = 0,45 (graminoideak); *W* = 95; *p-balioa* = 0,83 (dikot. ez leguminosoak); *W* = 92; *p-balioa* = 0,94 (leguminosoak). Uzkuiti: *W* = 156; *p-balioa* = 0,07 (graminoideak); *W* = 100,5; *p-balioa* = 0,63 (dikot. ez leguminosoak); *W* = 79,5; *p-balioa* = 0,18 (leguminosoak). BB=batzbestekoa; DE=desbiderazio estandarra.

Lekua	Tratamendua	Urtea	Df	Graminoide (%)		Dikot. ez-legum. (%)		Leguminoso (%)	
				BB	DE	BB	DE	BB	DE
Igaratza	G	2005	14	71,5	7,3	26,2	7,1	2,3	2,4
Igaratza	E	2005	14	67,7	10,9	27,9	10,5	4,4	7
Alotza	G	2005	14	64	5,6	23,7	9,5	12,3	9
Alotza	E	2005	11	66,5	10,8	22,2	9,1	11,3	6,2
Uzkuiti	G	2005	14	70,6	8	23,1	11,1	6,3	6,4
Uzkuiti	E	2005	14	66,6	7,2	23,2	8,5	10,2	7,3

LANDAREDIAREN ETA LURZORUAREN LAGINKETA

2014ko hazkunde-garaian egin ziren laginketak, bederatzi urteko larratze-esklusioa eta gero. Laginketa-puntu bakoitzean landare-konposizioa eta lurzoru-aldagai garrantzitsuenak neurtu ziren. Landare-konposizioa eta egitura neurtzeko bi ugaritasun-mota erabili ziren laginketa-puntuetan ezarritako 0,5 m × 0,5 m-ko karratuetan: (i) espezieen maiztasuna 0,07 m × 0,07 m-ko 49 azpikarratutan (espezie arrunt baina tamaina txikikoak azpiestimatzeko) eta, (ii) espezieen ehuneko estaldura (espezieen dentsitate lokalak atzemateko). Landare-espezieen nomenklatura ohiko floratan (Castroviejo 1986–2012; Tutin et al. 1964–

1980) oinarritu da. Lurzoru-aldagaien artean neurtu ziren pH-a, ur-edukia, eta makroelikagaiak, hala nola: Kjeldahl nitrogeno totala (N) (mg L^{-1}), fosforo eskuragarria (P) (mg L^{-1}), potasio eskuragarria (K) (mg L^{-1}), kaltzioa (Ca) (mg L^{-1}) eta, magnesioa (Mg) (mg L^{-1}). Karratu bakoitzean lurzoruko ur-edukia neurtu zen denbora-tarte konstanteetan (Astean behin), Delta-T SM 150 Soil Moisture Kit erabiliz. Lurzoruko batez besteko ur-edukia (MSWC) gero kalkulatu zen karratu bakoitzerako, kurbaren azpiko azalera kalkulatu, R software askeko (R Core Team 2013) pracma paketeko (Borchers 2015) trapz() funtzioa erabiliz.

ANALISI ESTADISTIKOAK

Analisi estatistiko guztiak bereiztuta egin ziren gune esperimental bakoitzerako, eta E-guneko emaitzak ondoz ondoko G-gunekoekin alderatu ziren leku bakoitzean (konparaketa parekatuak).

Lehen aurrikuspena testatzeko -zeinaren arabera, espezie lehiakorrek adabaki handiak sortzen baitituzte larratzaileak eskluditzean-, landare-konposizioaren aldakortasuna hiru zatitan banatu zen: eskala handiko zati espazialean (landare-taldekamendu handiak errepresentatzen ditu), eskala ertain/txikiko zati espazialean (landare-taldekamendu txikiak errepresentatzen ditu) eta, ingurumen-zatian (ingurumen-aldagaiak sortutako egiturak errepresentatzen ditu; hau da, aldakortasun espazial indutua) (Peres-Neto et al. 2006). Nitxo-efektuak kontrolatzeko ingurumen-ereduak erabiltzeak, ekualizazio-prozesuak azaleratzea ahalbidetzen du (Legendre & Legendre 2012). Bariantzaren partizioa egiteko erredundantzia-analisia erabili zen (RDA) (Legendre & Legendre 2012). Erantzun-aldagai gisa, Hellinger bidez transformatutako (Legendre & Gallagher 2001) maiztasunen espezie-matrizeak erabili ziren, soilik karratuen %5 baino gehiagotan azaldu ziren espezieak kontuan hartuta. Zati espazialak aldagai espazial independente sortak erabiliz modelatu ziren, Moranen Autobektore Mapak (MEM) teknika erabiliz eraikiak (Dray et al. 2006; Legendre & Legendre 2012). MEM-aldagai espazialek autokorrelazio espazial positiboa eta negatiboa modelatzen dute, konektibitate-matrize ponderatuak erabiliz (Borcard et al. 2011). Gune bakoitzerako eredu espazialik egokiena hautatzeko Akaikerren informazio-irizpide zuzendua (AICc) erabili zen. Aldagai espazialak begi bistaz sailkatu ziren eskala

3. Kapitulu

handikoetan eta eskala ertain/txikikoetan (Borcard et al. 2011). Ingurumen-ereduak eredu sinplifikatuak doituz eraiki ziren (eredu bat gune esperimentaleko), geldialdi bikoitzeko, aldagaien aurreranzko hautespen-irizpidea erabiliz (Blanchet et al. 2008). Aldagaien hautespenetik eredu desberdinak eratorri ziren gune bakoitzerako, ziurrenik lurzoru-aldagaien artean zeuden korrelazio altuengatik.

Bigarren aurrikuspena testatzeko —zeinaren arabera, larratze-esklusioan, espezie dominatzaileen taldekamendu handiek espezie-aberastasuna murrizten baitute espezie ahulak eskludituz—, analisia hiru pausotan egin zen. Lehenengo, espezie aberastasuna zatitu zen RDA erabiliz, zati biotikoan (espezie dominatzaileen ugaritasun lokalek zehaztua), ingurumen-zatian eta zati espazialean. Jarraian, eredu linealak erabili ziren espezie-aberastasunaren eta aldagai biotikoaren arteko erlazioa aztertzeko, autokorrelazio espazialaren eta ingurumen-aldagaien eraginak kontrolatu ostean. Aldagai biotikoa kalkulatzeko, espezie potentzialki dominatzaileen estaldurak gehitu ziren: lau espezie ugari, herrestadarren bidez lateralki hedatzeko gaitasuna dutenak (*Festuca rubra* L., *Agrostis capillaris* L., *Galium saxatile* L. and *Trifolium repens* L.), eta bi gramineo multzo-eratzaila (*Deschampsia flexuosa* L. and *Avenula marginata* (Lowe) Holub subsp. *sulcata* (J.Gay ex Delastre) Franco), taldekamendu txikiak baina oso dentsuak osatzen dituztenak. Kasu honetan, helburua autokorrelazio espaziala kontrolatzea zenez eta, ondorioz, I. motako erroreak puztutzea ekiditea esangarritasun-test egokiak egiteko (Peres-Neto & Legendre 2010), autokorrelazio espazial positibodun MEM aldagaiak soilik erabili ziren eta eskala desberdinetan sailkatu gabe. Espezie-aberastasuna eta aldagai biotikoaren arteko erregresioa egin aurretik, autokorrelazio espaziala eta ingurumen-aldagaien eragina ezabatzeko, bi aldagaiak ingurumen-ereduaren eta eredu espazialaren aurka testatu ziren, hurrenez hurren. Gero, erregresioak eraiki ziren aurreko erregresio horien erresidualen artean eta, beraz, bigarren erregresioek eragin biotikoak soilik errepresentatzen dituzte. Ereduen erresidualek betetzen dituzte bariantzaren homogeneotasuna eta errorearen normaltasuna. Azkenik, espezie-aberastasun eta aldagai biotikoen arteko erregresioen malden estiman (β), esklusioaren eraginik ezaren hipotesi nulua testatu zen, aldagai esplikatzaila gisa lekua (bloke-faktorea,

hiru mailekin: Site1, Site2, Site3) eta tratamendua (faktore finkoa, bi mailekin: G, E) erabilia.

Goian deskribatutako analisi estatistiko guztiak R-ren 3.0.2 bertsioa (R Core Team 2013) erabilia egin ziren eta, ondoko pakete espezifikoak erabili ziren: ade4 (Dray and Dufour 2007), ggplot2 (Wickham 2009), gridExtra (Auguie 2012), gstat (Pebesma 2004), Matrix (Bates and Maechler 2015), packfor (Dray 2013), permute (Simpson 2014), sp (Pebesma and Bivand 2005), spacemakeR (Dray 2013), spdep (Bivand 2014), vegan (Oksanen et al. 2015), and VennDiagram (Chen 2014).

3.3 Emaitzak

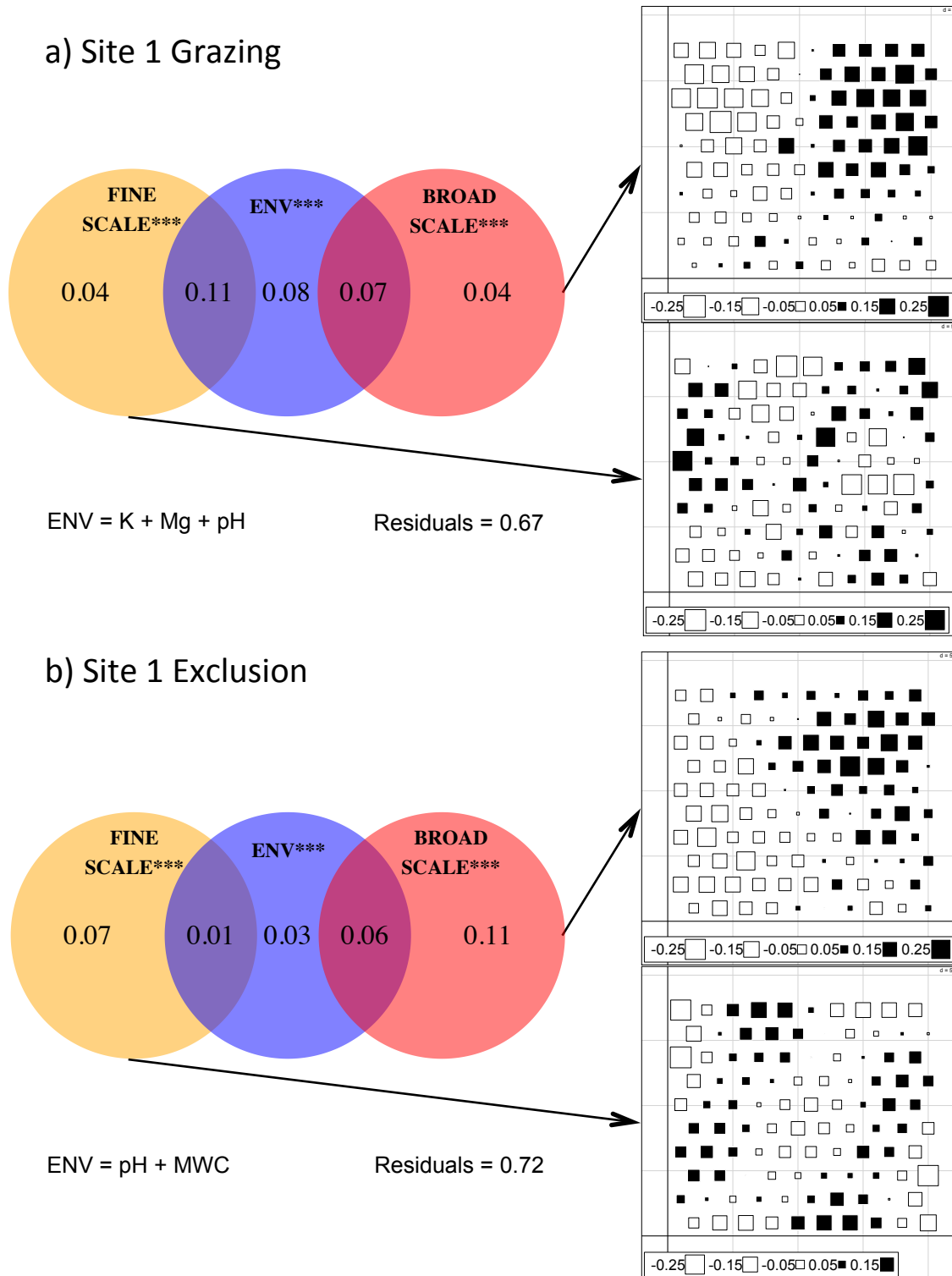
Lan honetan sei espezie (*Agrostis capillaris*, *Avenula marginata*, *Deschampsia flexuosa*, *Festuca rubra*, *Galium saxatile*, eta *Trifolium repens*) kontsideratu ziren potentzialki dominatzaile, baina, berezitasun lokalak medio, guztiak ez ziren dentsitate altuan agertu gune experimental guztietan. Adibidez, Igaratza E-n *F. rubra* soilik agertu zen dentsitate altuan, %90 arteko karratu-estaldurekin; aldiz, Alotza E-n izan zen partekatuen dominantzia, sei espezieek izan baitzituzten dentsitate lokal altuak: *F. rubra* (%66 arte), *T. repens* (%33), *A. capillaris* (%63), *G. saxatile* (%34), *D. flexuosa* (%80) eta *A. marginata* (%32).

Espero bezala, faktore biotikoek eragindako eta espazialki egituratutako espezie-konposizioaren aldakortasuna garrantzitsuagoa izan zen eskusio-guneetan larratze-guneetan baino (3.1, 3.2, 3.3 Irudiak; 3.2 Taula). Zehazki, eskala handiko MEM-ek ingurumen-aldagaiekin erlaziorik gabeko (hots, prozesu biotikoek sortutako) bariantza gehiago esplikatzen zuten E-guneetan ondoz ondoko G-guneetan baino, hiru lekuetan: ia hiru bider gehiago Igaratza (3.1 Irudia), eta bi bider gehiago Alotza (3.2 Irudia) eta Uzkuitin (3.3 Irudia). Alotza E-n eta Uzkuiti E-n, espero bezala, agertutako egitura handiak espezie dominatzaileen presentziarekin eta espezie ahulen ausentziarekin erlazionatu ziren (3.2 Taula). Alotza E-n, eskala handiko egitura ez ambientala, nagusiki hurrengo hauek determinatu zuten: *A. capillaris* espezie dominatzaile, estolonifero eta hedadura zabalekoaren presentziak, eta *Jasione laevis*, *Potentilla erecta*, *P. montana* eta *Veronica officinalis*-en ausentziak (3.2 Taula). Uzkuiti E-n, eskala handiko egitura

3. Kapitulu

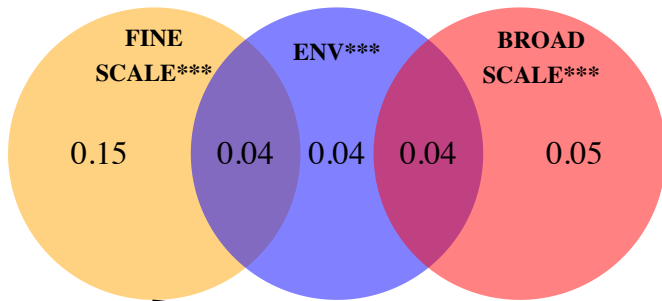
3.2. Taula. Espezieen ekarpenak ardatz kanonikoei. Espezieen ekarpena prozesu biotikoek sortutako eta espazialki egituratutako komunitate-konposizioari, gune esperimental bakoitzean (eskala handiko zati ez-ambientalen lehen ardatz kanonikoa). 3.1, 3.2 eta 3.3 Irudietan grafikaturako komunitate-konposizioaren bariantza-partiziotik eratorritako balioak. Grisez markaturako laukitxoak ekarpenik handienei dagozkie.

Espezieak	Igaratza (Site 1)		Alotza (Site 2)		Uzkuiti (Site 3)	
	G	E	G	E	G	E
<i>Achilea millefolium</i>	-0,03	-	-	-	0,4	-
<i>Agrostis capillaris</i>	0,17	-0,13	0,19	0,62	0,04	0,43
<i>Aphanes arvensis</i>	-0,01	-	-	-	-	-
<i>Avenula marginata</i> <i>subsp. sulcata</i>	-	-	-	-0,01	-0,12	0,06
<i>Bellis perennis</i>	-0,3	-	0,03	-	-	-
<i>Campanula scheuchzeri</i>	-	-	0,07	-0,09	-0,08	0,02
<i>Carex caryophylla</i>	-0,48	-0,03	0,12	-	0,04	-0,02
<i>Cerastium fontanum</i>	0,12	0,13	-0,07	-0,08	-0,51	-0,09
<i>Crocus nudiflorus</i>	0,09	0,08	-	-	-	-
<i>Danthonia decumbens</i>	-0,07	0,25	-0,03	-0,02	0,47	-0,01
<i>Deschampsia flexuosa</i>	-	-	-	-0,14	-	-
<i>Erica vagans</i>	0,05	-	-	-	-	-
<i>Festuca heterophylla</i>	-	-	-	-	-0,13	-
<i>Festuca rubra</i>	-0,03	0,07	0,09	0,05	0,01	0,23
<i>Galium saxatile</i>	0,33	-0,01	0	0,05	-0,24	-0,75
<i>Hieracium pilosella</i>	-0,29	-0,05	0,11	0,04	0,1	-
<i>Hypochoeris radicata</i>	-	0,05	-	0,01	-	-
<i>Jasione laevis</i>	0,32	0,17	-0,59	-0,31	0,45	-0,07
<i>Lotus corniculatus</i>	-0,42	-0,25	-	-0,03	0,1	-
<i>Luzula campestris</i>	-0,05	0,11	-0,11	0	0,02	-0,16
<i>Merendera montana</i>	0	0,01	-	-	-	-
<i>Moenchia erecta</i>	-0,01	-	-	-	-	-
<i>Moehringia trinervia</i>	-0,06	-	-	-	-	-
<i>Poa annua</i>	-	-	0,02	-	0,03	-
<i>Poa pratensis</i>	-	-	-	-	-0,04	0,02
<i>Polygala serpyllifolia</i>	0,02	0,14	0,11	-	-0,02	-
<i>Potentilla erecta</i>	0,12	0,16	0,04	-0,52	-0,01	-0,24
<i>Potentilla montana</i>	-0,1	-0,39	0,2	-0,4	0	-
<i>Ranunculus bulbosus</i>	-0,05	-0,02	0,02	-	0,02	-
<i>Rumex acetosella</i>	0	-0,06	-	-	-	-
<i>Sagina procumbens</i>	-0,07	-	-	-	0,01	-
<i>Stellaria graminea</i>	0,19	-0,74	-	-	-	-0,14
<i>Trifolium repens</i>	0,26	0,14	0,02	0,07	-0,12	-0,28
<i>Veronica arvensis</i>	0	-	0,01	-	-	-
<i>Veronica officinalis</i>	-0,04	0,03	-0,7	-0,21	-0,1	0,03



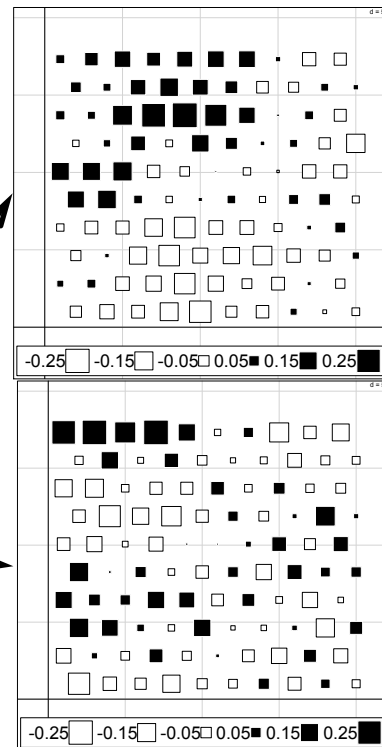
3.1. Irudia. Espezie-konposizioaren RDA bariantza-partizioa irudikatzen duten Venn diagramak. Irudikatutako zatiak: eskala handiko zati espaziala (landareen adabaki handiak errepresentatzen), eskala ertain/txikiko zati espaziala (landareen adabaki txikiak errepresentatzen), eta ingurumen-zatia. a) Igaratza larratze-gunea eta, b) Igaratza esklusioa. Zati espazialen eta ingurumen-zatiaren gainezarpenak, espazialki egituratutako aldakortasun ambientala adierazten du. Zati espazial ez-ambientalek berriz, prozesu biotikoek sortutako espezie-konposizioaren egitura espazialak adierazten dituzte. Zenbakiak R² doituak dira.

a) Site 2 Grazing

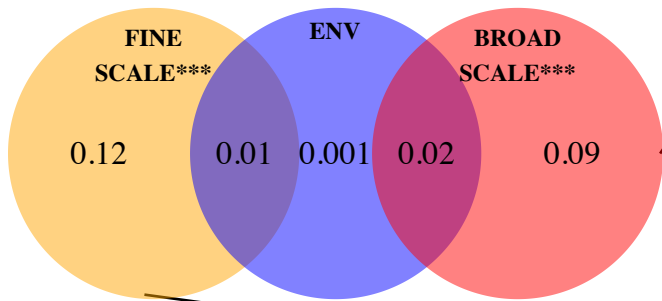


ENV = K + P + pH + MWC

Residuals = 0.69

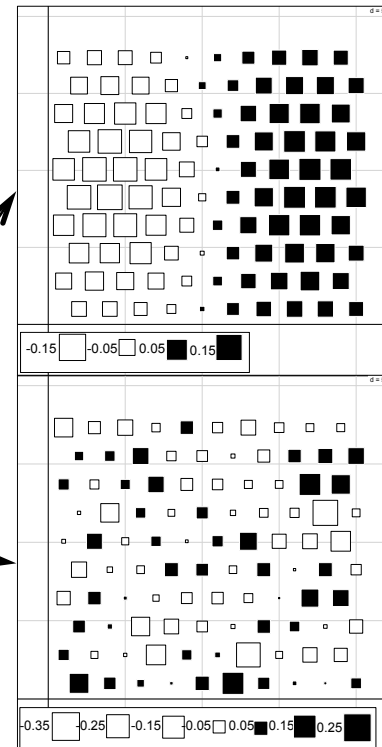


b) Site 2 Exclusion



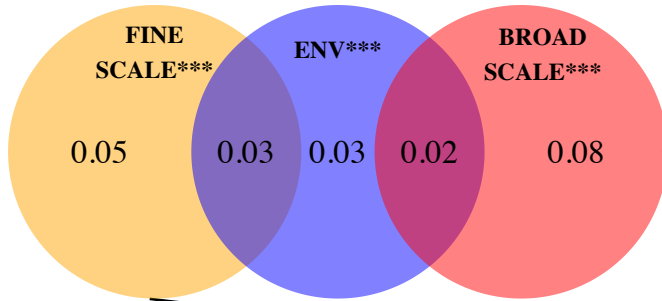
ENV = K

Residuals = 0.77



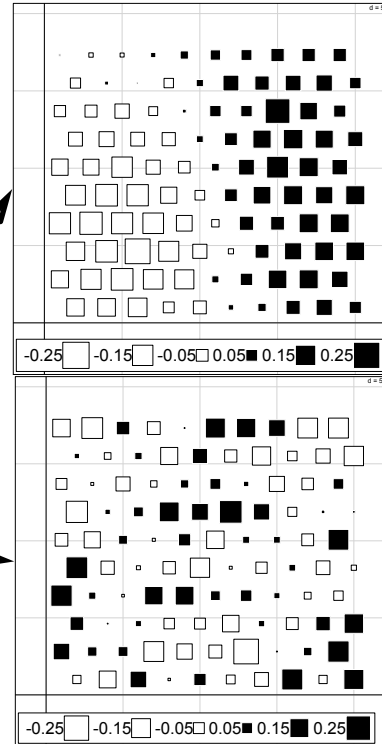
3.2. Irudia. Espezie-konposizioaren RDA bariantza-partizioa irudikatzen duten Venn diagramak. a) Alotza larratze-gunea eta, b) Alotza esklusioa.

a) Site 3 Grazing

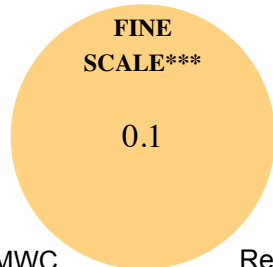
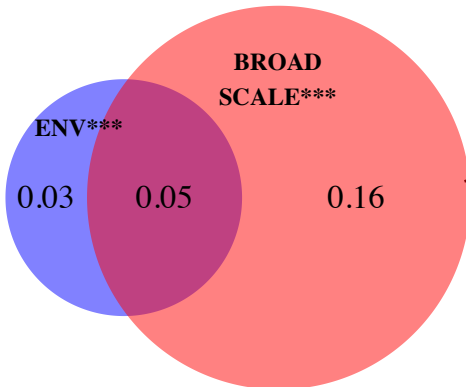


ENV = pH + MWC

Residuals = 0.79

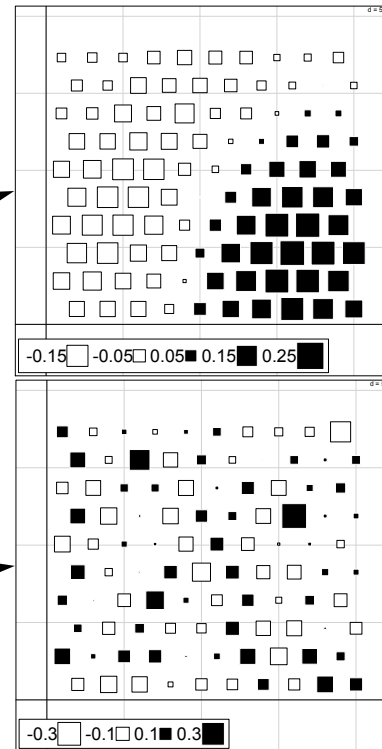


b) Site 3 Exclusion



ENV = N + P + MWC

Residuals = 0.68



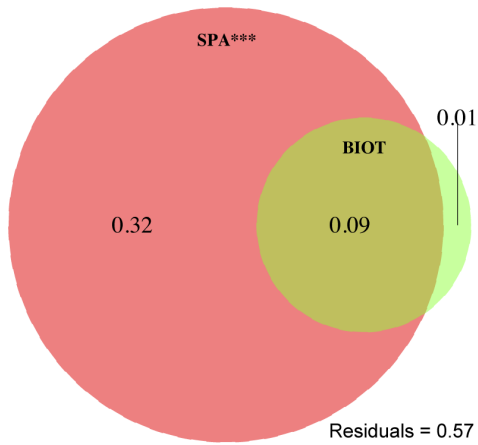
3.3. **Irudia.** Espezie-konposizioaren RDA bariantza-partizioa irudikatzen duten Venn diagramak. a) Uzkuiti larratze-gunea eta, b) Uzkuiti esklusioa.

3. Kapitulu

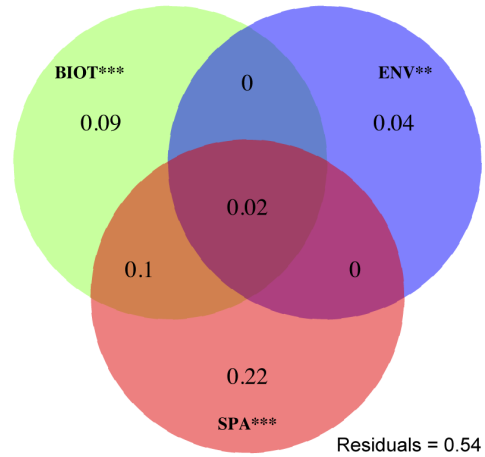
espaziala erlazionatu zen *F. rubra* eta *A. capillaris* espezie dominatzaileen presentziarekin, eta *G. saxatile*, *T. repens*, eta *P. erecta*-ren ausentziarekin (3.2 Taula). Igaratza E-n eta hiru larratze-guneetan, aldiz, eskala handiko egitura espazialak beste espezie batzuen kontrasteek determinatu zituzten; esaterako, Uzkuiti G-n, *Danthonia decumbens* eta *J. laevis*-en presentziak, eta *Cerastium fontanum* eta *G. saxatile*-ren ausentziak definitu zuten eskala handiko egitura espaziala.

Aurresan bezala, ikusi zen eskusioetan espezie lehiakorrek espezie-aberastasuna murriztu zutela, espezie ahulagoen espazioa inbadituz eta horiek lehiak kanporatuz (3.4, 3.5, 3.6 Irudiak; 3.3 Taula). Espezie lehiakorren estaldurak batuz sortutako aldagai biotikoak bariantza gehiago esplikatzen zuten E-guneetan G-guneetan baino. Igaratza G-n (3.4a Irudia) eta Alotza G-n (3.4c Irudia), zati biotiko purua 0,01 izan zen eta ereduak ez ziren esangarriak; aldiz, Igaratza E-n (3.4b Irudia) eta Alotza E-n (3.4d Irudia) zati biotiko puruak bariantzaren 0,09 eta 0,06 esplikatzen zuten, hurrenez hurren. Zati biotikoa esangarria izan zen Uzkuitikiko G- eta E-guneetan, baina E-tratamentuan 1,8 bider bariantza gehiago esplikatzen zuten G-tratamentuan baino (3.4e, f Irudia). Bestalde, espezie-aberastasuna eta aldagai biotikoa erlazionatzen dituzten eredu linealek erlazio lineal negatiboa erakutsi zuten bi aldagaien artean, E-gune guztietan eta Uzkuitikiko G-gunean (3.5b, d, e, f Irudia). Uzkuitin ere, erlazioa sendoagoa izan zen E-gunean G-gunean baino: erregresioak 2,2 bider bariantza gehiago azaldu zuten eta malda 2,3 bider handiagoa izan zen (3.5e, f Irudia). Ez zen erlazio esangarririk behatu Igaratza G-n eta Alotza G-n (3.5a, c Irudia). Aurreko erlazioetan (hau da, erregresioen β malden b estiman) E-tratamentuak duen eraginaren analisiak, ebidentzia moderatua agertu zuten hipotesi nuluen (eraginik ezaren) kontra ($F_{1,2} = 13,6$; p -balioa = 0,066), hau da, maldak esangarriki handiagoak izan ziren E-tratamentuan G-tratamentuan baino (3.3 Taula). Efektuaren tamainuaren balio absolutua $0,04 \pm 0,01$ izan zen, (0,02; 0,06) %95eko konfidantza-tartearekin (3.6 Irudia).

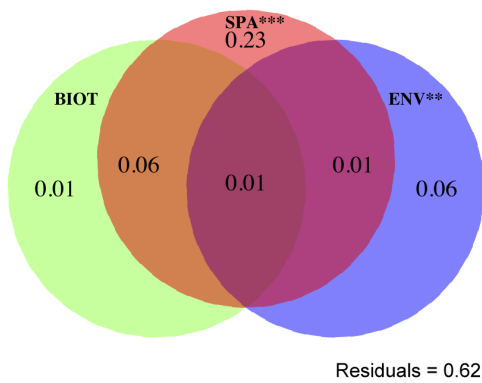
a) Site 1 Grazing



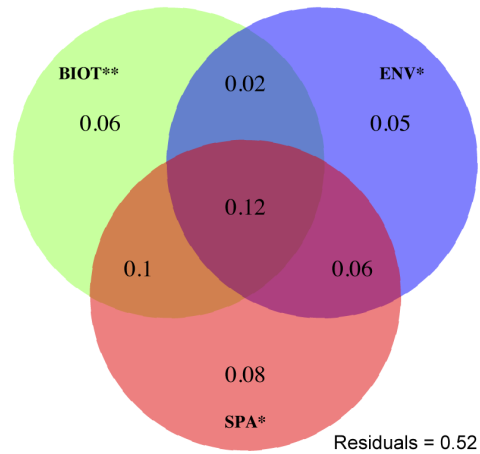
b) Site 1 Exclusion



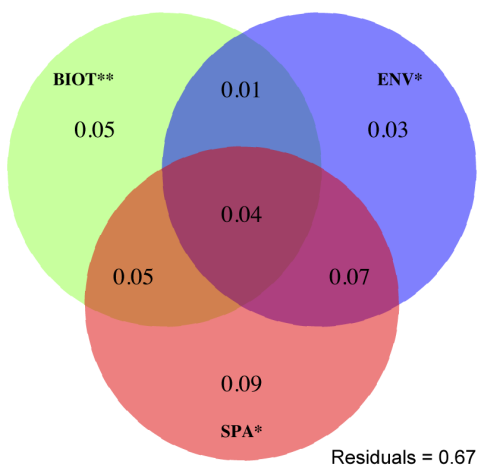
c) Site 2 Grazing



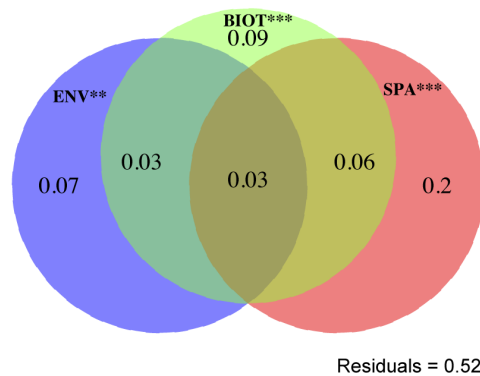
d) Site 2 Exclusion



e) Site 3 Grazing



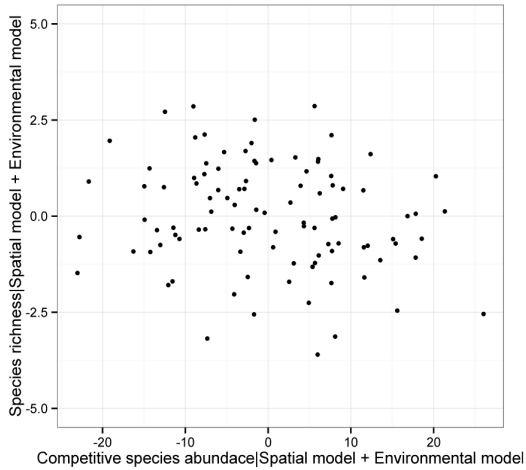
f) Site 3 Exclusion



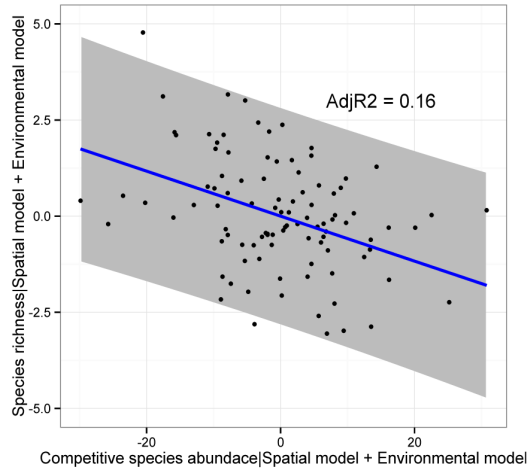
3.4. Irudia. Espezie-aberastasunaren RDA bariantza-partizioa irudikatzen duten Venn diagramak gune esperimental guztietan a), b), c), d), e) eta f). Irudikatutako zatiak: zati biotikoa (espezie lehiakorren ugaritasuna), ingurumen-zatia eta zati espaziala. Zati biotiko puruak errepresentatzen du espezie lehiakorren eragina, behin autokorrelazio espaziala eta ingurumen-faktoreen eragina ezabatuta.

3. Kapitulu

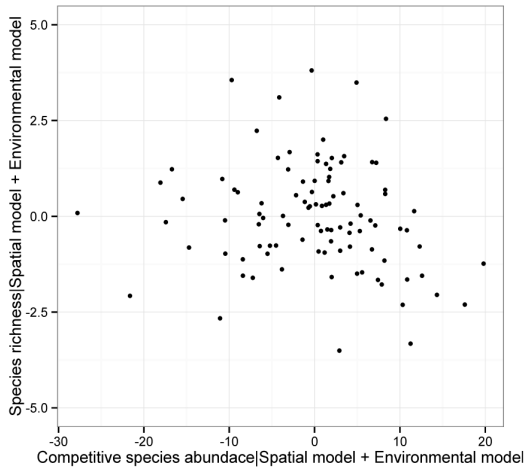
a) Site 1 Grazing



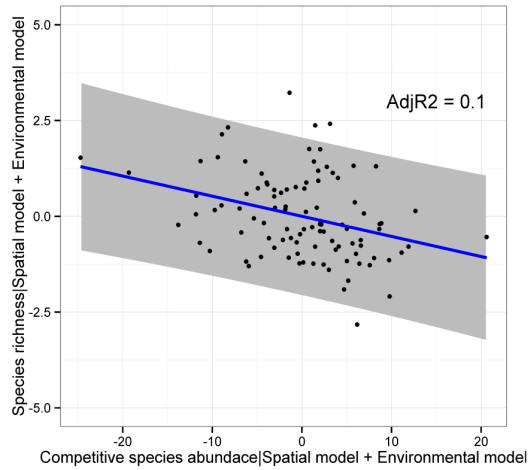
b) Site 1 Exclusion



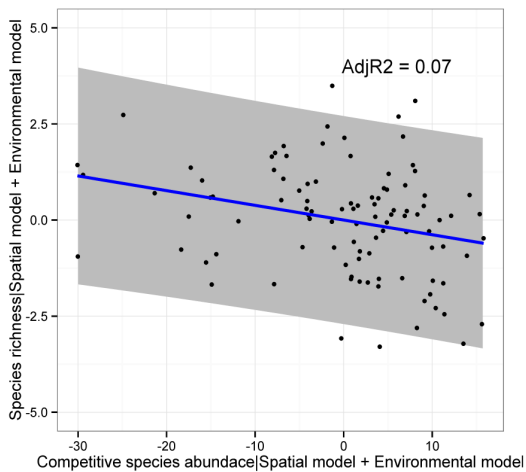
c) Site 2 Grazing



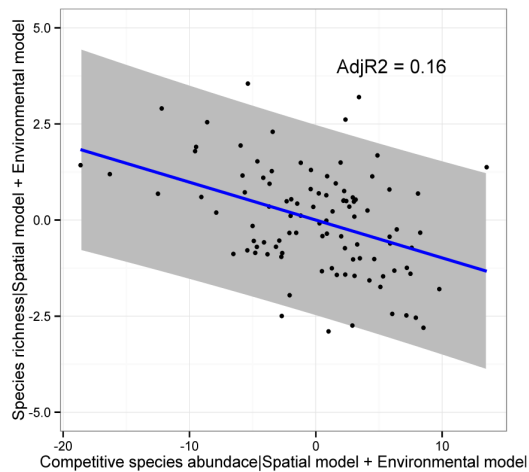
d) Site 2 Exclusion



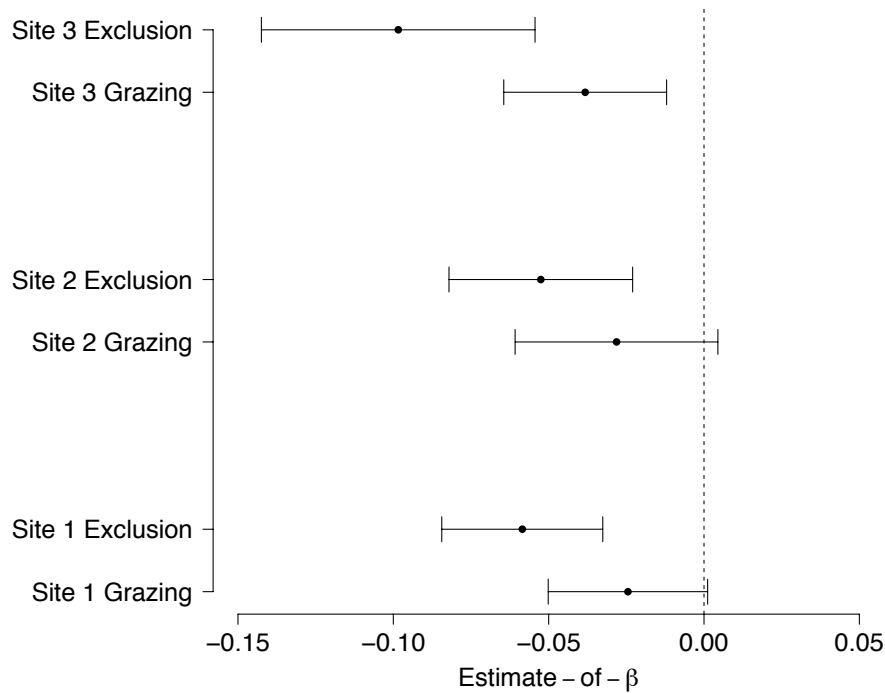
e) Site 3 Grazing



f) Site 3 Exclusion



3.5. Irudia. Espezie-aberastasuna eta aldagai biotikoaren (espezie lehiakorren ugaritasuna) arteko erregresio linealak gune esperimental guztietan a), b), c), d), e) eta f). Espezie-aberastasuna eta aldagai biotikoaren arteko erregresioa egin aurretik, autokorrelazio espazialaren eta ingurumen-aldagaien eraginak ezabatu ziren erantzun-aldagaitik (espezie-aberastasuna) eta aldagai esplikatzaitetik (aldagai biotikoa).



3.6. Irudia. 3.5 Irudian grafikaturako erregresioen malda parametroen (β) estimak (b), %95eko konfidantza-tarteekin.

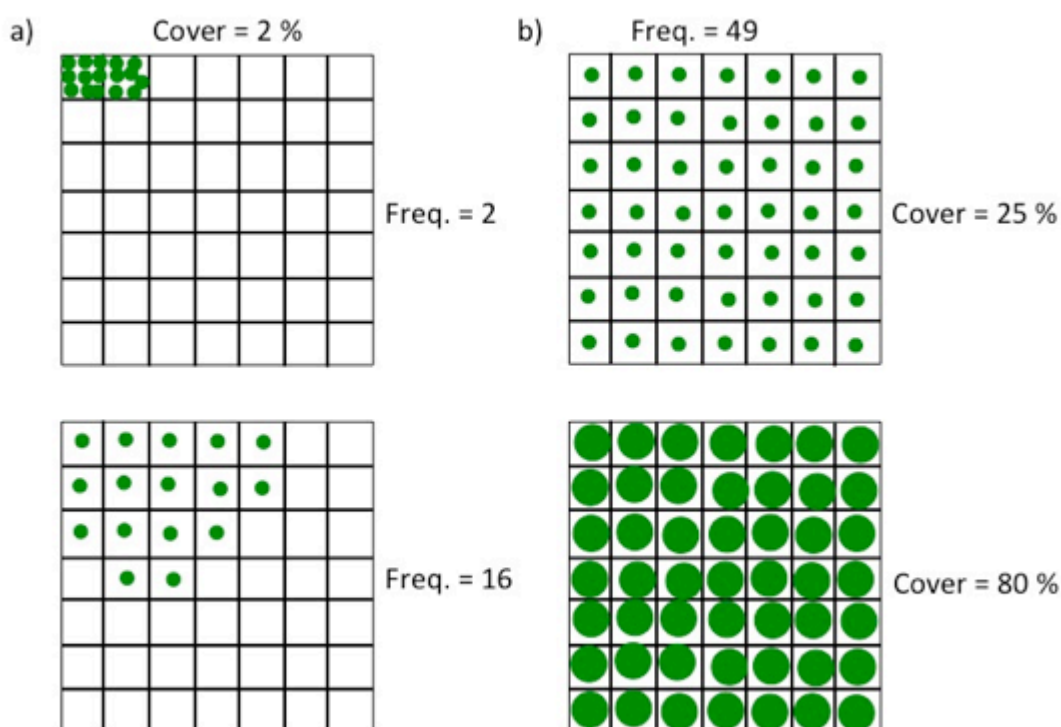
3.4. Eztabaida

Aralar Natur Parkeko larre emankorretan, larratzeari uzteak (hau da, larratzeak eragiten duen ekualizazio-mekanismoarekin amaitzeak) hedatzeko gaitasuna duten espezie estolonifero gutxi batzuen hazkundera faboratu zuen; bereziki, *F. rubra* eta *A. capillaris* gramineo altuak, zeintzuek espezie txikiagoak kanporatu zituzten epe laburrean. Eraitza hauek, Tansley eta Adamson (1925)-ek argitaratutakoen antzekoak dira, bertan, espezie dominatzaileak eskusio-guneetaz jabetu baitziren espezie txikiago eta ahulagoen kalterako. Eraitza guztiak bat datoz larre emankorretarako larratzearen eredu orokortuaren aurrikuspenekin (Milchunas et al. 1988; Cingolani et al. 2005) eta asaldura ertainaren hipotesiarekin (Grime 1973; Connell 1978); larratzearen ekualizazio-mekanismoarekin amaitzean, lehiazko eskusioa eragiten baitute gramineo altuek. Nahiz eta larratze-dibertsitate erlazioa (adb. Milchunas et al. 1988; Milchunas & Lauenroth 1993; Hickman et al. 2004; Lezama et al. 2014) eta koexistentziaren ekologia (adb. Chesson 2000; Adler et al. 2007; Stokes & Archer 2010; Chase 2014)

3. Kapitulu

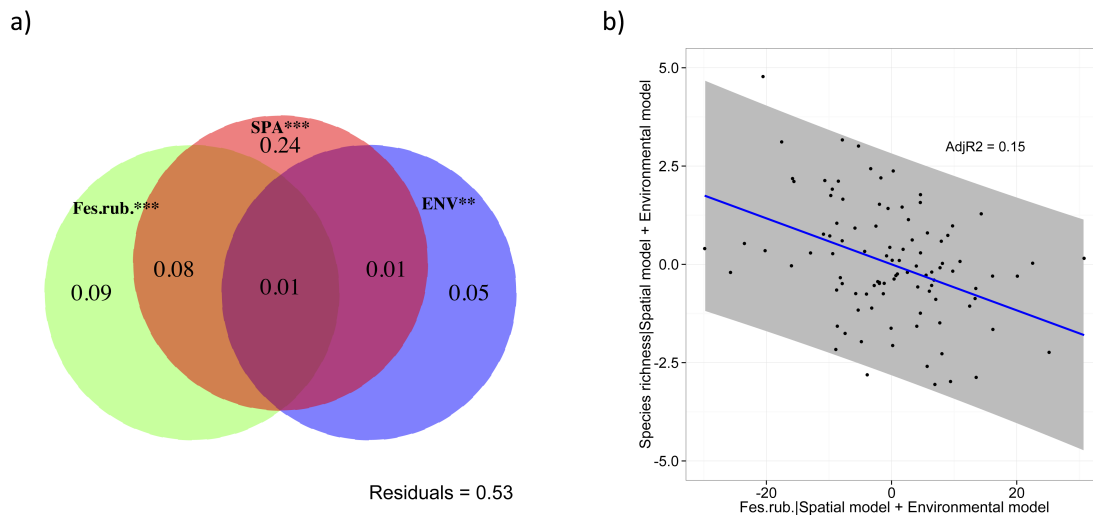
sakonki ikertu diren, larratzearen ekologia espaziala askoz gutxiago ikertu da (Adler & Lauenroth 2000; Adler et al. 2001; Deléglise et al. 2011; Zhang et al. 2013; Meyers et al. 2014). Horregatik, lan honetan larratzearen eragina zehaztu da landarediaren egitura espaziala kontutan hartuta eta, gainera, aztertu da egitura espazial horiek duten erlazioa espezieen arteko elkarrekintza biotikoekin, zehazki, lehiatzeko eskusioarekin.

Aurrean bezala, E-guneak dominatu zituzten espezieek taldekamendu espazial handiak sortu zituzten. Esaterako, *F. rubra* eta *A. capillaris* sendoki erlazionatuta daude eskala handiko egitura espazialekin Alotza E-n eta Uzkuiti E-n (3.2 Taula). Halere, Igaratza E-n eskala handiko egitura espazialak ez daude hipotetikoki lehiakorak diren espezieetako bati ere erlazionatuta, eta erlazio negatiboak dira nagusi ardatzean (3.2 Taula). Erabilitako ugaritasun-motek azaldu lezakete ustekabeko emaitza hori. Nahiz eta maiztasunek tamaina txikiko espezieen banaketa espazialaren informazio xeheagoa eman (karratu barneko banaketa ere



3.7. Irudia. Lan honetan erabilitako bi ugaritasun-moten (% estaldurak eta maiztasunak) arteko desberdintasunak ilustratuta: a) Estaldura berak maiztasun desberdinak isla ditzake; b) maiztasun berak estaldura desberdinak isla ditzake.

islatzen baitute), oso ugariak diren eta ia azpikarratu guztietan agertzen diren espezieen bariantza azpiestima lezakete (3.7 Irudia). Adibidez, *F. rubra* izan zen estaldura lokal handiko espezie bakarra Igaratza E-n (%90 arte), baina, azpikarratuen ia %100ean ageri da (4900etik 4897tan); ondorioz, bere bariantza espaziala oso baxua da maiztasunari dagokionez. Hala ere, beste espezie batzuek eskala handiko egiturekin duten erlazio negatiboa izan liteke *F. rubra*-k eraginiko lehiazko esklusioaren ondorio. Izan ere, *F. rubra*-k eskluditzen ditu espezie ahulagoak Igaratza E-n. Espezie-aberastasunean aldagai biotikoak duen eraginaren analisiak errepikatuta, baina, aldagai esplikatzaile moduan *F. rubra*-ren ugaritasuna soilik erabiliz (sei espezie lehiakorren ugaritasunen ordeztuz), emaitzak bere horretan mantendu ziren (3.8 Irudia).



3.8. Irudia. Igaratza E-ko espezie-aberastasunean *Festuca rubra*-ren ugaritasunaren eragina, potentzialki lehiakorrek diren sei espezieen ugaritasunen baturaren ordeztuz: a) Espezie-aberastasunaren bariantza-partizioa zati biotikoan (*Festuca rubra*-ren ugaritasuna), ingurumen-zatian eta zati espazialean, 3.4b irudian bezala; b) Eredu lineala espezie-aberastasuna eta *Festuca rubra*-ren ugaritasunaren artean, 3.5b irudian bezala.

Nitxo-egonkortze ahuleko larre emankorren kasuan, baliagai ugari dituztenak (Harpole & Tilman 2007), teoria ekologikoak aurrezaten du (Hautier *et al.*, 2009) asaldura-bidezko ekualizaziorik gabe (larratzerik gabe) espezie lehiakorrek ahulenak eskludituko dituztela argiagatik lehiatzean. Larratzeari uzteak lehia interespezifiko gogorragoa eragiten duenez, gure emaitzek bat egiten dute teoriarekin. Erlazio lineal negatiboa behatu zen espezie-aberastasuna eta espezie lehiakorren ugaritasunaren artean, hiru lekuetan (3.4, 3.5, 3.6 Irudiak); horrek

3. Kapitulu

baieztatu du larratze-esklusioak espezie ahulenen eskusioa eragin dezakela (Pavlu et al. 2007; Mayer et al. 2009). Emaidza horiek iradoki dute nitxo-egonkortzea ahula dela eta larratzeak eragindako ekualizazioa sendoa dela Aralarko emankortasun altuko larreetan. Gure emaitzek, beraz, baieztatu dute ekualizazio-mekanismoen garrantzia larre emankorretan, baina, era berean, espezie-koexistentziaren izaera pluralista erakutsi dute (Adler et al. 2007). Nitxo-efektuak, normalean, eskala espazial handitan agertzen dira, habitat-heterogeneotasun handiagoak barne hartzen direnean (Chase 2014), baina, nahiz eta lan honetan oso eskala espazial txikiak landu, ingurumen-eredu esangarriak doitu ziren sei guneetatik bostetan. Igaratzen, zehazki, ingurumen-ereduek espezie-konposizioaren nahiko bariantza kopuru handiak esplikatzen zituzten (3.1 Irudia). Guneen hedadura txikia gora-behera, pH-ak aldakortasun handia erakutsi zuen Igaratzen (4,3 eta 7,6 artekoa) eta eragin nabarmena izan zuen landare-konposizioan.

Eskusioaren eraginak nabarmenagoak izan ziren Uzkuitin. Analisi guztietan, Uzkuiti E-n daude taldekamendu intraespezifikoko handienak eta lehiatzko eskusioaren zantzurik argienak, eta *F. rubra* eta *A. capillaris* ez beste espezie guztiak baztertuak edo oso kopuru txikitara murriztuak izan ziren. Larratzeak dibertsitatean duen eragina, lekuko ekoizpenaren arabera da (Milchunas & Lauenroth 1993; Proulx & Mazumder 1998; Frank 2005; Bakker et al. 2006; Lezama et al. 2014). Duela gutxiko ikerketek erakutsi dute lurzoruko ur-edukia (Odriozola et al. 2014) eta zorugaineko ekoizpena (NDVI-n oinarrituta, *Normalized Difference Vegetation Index*) (Aldezabal et al. 2010a) altuagoak direla Uzkuitin, Alotza eta Igaratzarekin alderatuz; gainera, ekoizpena eta lurzoruko ur-edukiaren arteko erlazio positiboa ere frogatu da (Aldezabal et al., 2010b). Are gehiago, lan honetako neurketek ere adierazi dute batez besteko lurzoruko ur-eduki altuagoa Uzkuitin (%58), Alotzan (%51) eta Igaratzen (%38) baino. Uzkuiti itsasoari begira dago, aldiz, mendigunearen topografiak itsasoko ekaitzak beste bi lekuetara ez iristea eragin lezake, bereziki Igaratzara. Horrek azal litzake neurtutako ur-eduki eta NDVI altuak Uzkuitin. Halere, ustekabeen, taldekamenduak eta lehiatzko eskusioa nabarmenagoak izan ziren Uzkuiti G-n beste bi lekuetako G-guneekin alderatuz. Larre emankorretan lehiatzko eskusioa argiatatik lehiagatik gertatzen

dela auresaten da (Hautier et al. 2009), baina lehia hori larratzeak neutralizatu beharko luke. Emaitza horrek iradokitzen du, argiagatik lehiaz gain beste mekanismoren bat egon litekela tartean.

Espezieen ugaritasun erlatiboak eta banaketak gakoak dira espezie-dibertsitatea ulertzeko (He eta Legendre 2002). He eta Legendre (2002)-k proposatu zuten mekanismo batek espezieen banaketa espazial erregularrak eragiten baditu, mekanismo horrek koexistentzia bultzatuko duela; aldiz, mekanismo batek espezieen taldekamendu intraespezifikoak eta banaketa espazial taldekatuak sortzen baditu, koexistentzia ekidingo duela. Gure emaitzak bat datoz horrekin, larratzea kendu ondoren, espezie lehiakorren adabaki handiek espezie ahulen lehiazko esklusioa eragin baitzuten. Gure emaitzetan ez bezala, larratze-esklusioak taldekamendu intraespezifiko handiak ekidin zituen Tibeteko lautadako eta Ipar Dakotako larreetan (Zhang et al. 2013; Meyers et al. 2014). Mekanismoa desberdina izan arren, emaitza horiek ere bat egiten dute goiko hipotesiarekin; kasu horietan gainlarratzea jasateko gai diren espezieen taldekamendu handiek, larratzea jasan ezin duten espezieak baztertu baitzituzten, horrela landare-dibertsitatea jaitziz (Zhang et al. 2013; Meyers et al. 2014). Larratze-asaldura kentzeak dibertsitate-galera eragin zuen lan honetan; aldiz, larratzearen intentsitate altuak eragin zuen dibertsitate-galera Tibeteko lautadako eta Ipar Dakotako larreetan. Interesgarria dena da, larratze/asaldura ardatzaren bi muturretan, non dibertsitatea galtzen den (Grime 1973; Connell 1978; Milchunas et al. 1988; Cingolani et al. 2005), behatzen den prozesua antzekoa izatea: espezie altu eta lehiakorren taldekamendu handiak asaldura-maila baxuenetan, eta gainlarratzea jasaten duten espezie txikien taldekamendu handiak asaldura-maila altuenetan (He & Legendre 2002). Tibeteko lautadako larreak gainlarratuta daude eta ekoizpen baxukoak dira, tenperatura eta prezipitazio baxuen ondorioz (Zhang et al. 2013); Ipar Dakotan, berriz, larratzepean espezie inbaditzaileak hedatzea (Meyers et al. 2014) larratzearen historia ebolutibo laburraren adierazlea da (Milchunas et al. 1988). Horrek azal lezake bi lekuetan larratzeak espezie-galera eragin izana. Bestalde, Deléglise *et al.* (2011)-ek ez zuten desberdintasunik atzeman espezieen taldekamendu-ereduetan, larratze-guneen eta epe luzeko esklusio-guneen artean. Halere, gure analisisetan ez bezala, lan horrek, eta Meyers

3. Kapitulu

et al. (2014)-en eta Zhang *et al.* (2013)-en lanek ere, ez zituzten espezifikoki nitxoaren efektuak kontrolatu ingurumen-ereduak erabiliz. Horregatik, ingurumen-aldagaiak eragindako gradientek, larratze-esklusioan prozesu biotikoek sortutako egiturak atzematea ekidin lezakete.

Larratze-esklusioak egitura espazial markatuagoak sor ditzake espezieen banaketa espazialean, horrela heterogeneotasun espaziala areagotuz (Adler & Lauenroth 2000; Adler *et al.* 2001). Gure emaitzek ere dependentzia espazial handiagoa erakutsi dute larratze-esklusioan, zati espazial puruek bariantza gehiago esplikatzen baitute E-guneetan G-guneetan baino (3.1, 3.2, 3.3 Irudiak). Halere, espezie lehiakor gutxi batzuk izan ziren eskala handiko egitura espazialak sortu zituztenak, eta gainontzeko espezieak alboratu zituzten larrea homogeneousuz eta dibertsitatea murriztuz.

3.5. Ondorioak

Laburbilduz, lan honetan ikus daiteke larratze-bidezko asaldura kentzeak, mekanismo ekualizatzaile indartsua, espezie lehiakorrak faboratu zituela; horiek, era berean, taldekamendu espazial handiak sortu zituzten eta espezie ahulagoak eskluditu zituzten, horrela landare-dibertsitatea murriztuz. Ondorioz, baieztatu da larratzea faktore garrantzitsua dela mendi-larre atlantikoetan eskala txikiko heterogeneotasun espaziala eta landare-dibertsitatea mantentzeko. Batetik, bestelako ekosisteman burutu daitezkeen etorkizuneko lanek, eta bestetik larratzearen ekologia bestelako diziplina ekologikoekin uztartzeak, lagun dezakete larratzeak espezieen arteko interakzioetan eta biodibertsitatean dituen eraginak hobeto ulertzen.

3.6. Bibliografia

- Adler, P.B., HilleRisLambers, J., & Levine, J. 2007. A niche for neutrality. *Ecology Letters* 10: 95–104.
- Adler, P.B., & Lauenroth, W.K. 2000. Livestock exclusion increases the spatial heterogeneity of vegetation in Colorado shortgrass steppe. *Applied Vegetation Science* 3: 213–222.
- Adler, P.B., Raff, D., & Lauenroth, W.K. 2001. The effect of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation. *Oecologia* 128: 465–479.
- Aldezabal, A., Mandaluniz, N., Campos, A., Azpiroz, M., & Uriarte, L. 2010. Evaluación del Índice de Vegetación de la Diferencia Normalizada (NDVI) como indicador de la biomasa aérea del pasto denso (hábitat 6320). In: Calleja, A., García, R., Ruiz, A., Peláez, R. (Eds.) *Pastos: fuente natural de energía*, pp. 197-202. Universidad de León, León.
- Aldezabal, A., Mandaluniz, N., Laskurain, N.A., Azpiroz, M., Uriarte, L., & Etxeberria, A. 2010. Modelling the aboveground productivity in Cantabrian mountain grassland: the effect of available moisture and grazing. In: Schnyder, H., Isselstein, J., Taube, F., Awerswald, J., Schellberg, M., Wachendorf, M., Herrmann, A., Gierus, M., Wrage, N., Hopkins, A. (Eds.) *Grassland in a Changing World*, pp. 14–15. Universität Göttingen, Göttingen.
- Amiaud, B., Touzard, B., Bonis, A., & Bouzillé, J.B. 2008. After grazing exclusion, is there any modification of strategy for two guerrilla species: *Elymus repens* (L.) Gould and *Agrostis stolonifera* (L.)? *Plant Ecology* 197: 107–117.
- Augue, B. 2012. gridExtra: functions in Grid graphics. R package version 0.9.1.
- Bakker, E.S., Ritchie, M.E., Olf, H., Milchunas, D.G., & Knops, J.M.H. 2006. Herbivore impact on grassland plant diversity depends on habitat productivity and herbivore size. *Ecology Letters* 9: 780–788.
- Bates, D., Maechler, & M. 2015. Matrix: Sparse and Dense Matrix Classes and Methods. R package version 1.1-5.
- Benot, M.-L., Mony, C., Merlin, A., Marion, B., Bouzillé, J.-B., & Bonis, A. 2011. Clonal Growth Strategies Along Flooding and Grazing Gradients in Atlantic Coastal

3. *Kapitulua*

- Meadows. *Folia Geobotanica* 46: 219–235.
- Bivand, R. 2014. spdep: Spatial dependence: weighting schemes, statistics and models. R package version 0.5-71.
- Blanchet, G., Legendre, P., & Borcard, D. 2008. Forward selection of spatial explanatory variables. *Ecology* 89: 2623–2632.
- Borcard, D., Gillet, F., & Legendre, P. 2011. *Numerical Ecology with R* (R. Gentleman, K. Hornik, & G. G. Parmigiani, Eds.). Springer, New York.
- Borchers, H.W. 2015. pracma: Practical Numerical Math Functions. R package version 1.8.3.
- Bullock, J.M., Hill, B.C., & Silvertown, J. 1994. Tiller dynamics of two grasses--responses to grazing, density and weather. *Journal of Ecology* 82: 331–340.
- Castroviejo, S. (ed.) 1986–2013. *Flora Iberica*. Real Jardín Botánico. C.S.I.C, Madrid, ES.
- Charpentier, A., Mesléard, F., & Thompson, J.D. 1998. The effects of rhizome severing on the clonal growth and clonal architecture of *Scirpus maritimus*. *Oikos* 83: 107–116.
- Chase, J.M. 2014. Spatial scale resolves the niche versus neutral theory debate. *Journal of Vegetation Science* 25: 319–322.
- Chen, H. 2014. VennDiagram: Generate high-resolution Venn and Euler plots. R package version 1.6.9.
- Chesson, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 343–66.
- Cingolani, A.M., Noy-Meir, I., & Díaz, S. 2005. Grazing Effects on Rangeland Diversity: a Synthesis of Contemporary Models. *Ecological Applications* 15: 757–773.
- Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302–1310.
- Deléglise, C., Loucougaray, G., & Alard, D. 2011. Spatial patterns of species and plant traits in response to 20 years of grazing exclusion in subalpine grassland

- communities. *Journal of Vegetation Science* 22: 402–413.
- Dray, S. 2013. spacemaker: Spatial modelling. R package version 0.0-5/r113.
- Dray, S., & Dufour, A.B. 2007. The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software* 22(4): 1-20.
- Dray, S., Legendre, P., & Peres-Neto, P.R. 2006. Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). *Ecological Modelling* 196: 483–493.
- Dray, S. with contributions of Legendre, P. & Blanchet, G. 2013. packfor: Forward Selection with permutation (Canoco p.46). R package version 0.0-8/r109.
- European Commission, D.E. 2013. Interpretation manual of European Union habitats. EUR 28. DG-ENV, Luxemburg, LU.
- Frank, D.A. 2005. The interactive effects of grazing ungulates and aboveground production on grassland diversity. *Oecologia* 143: 629–634.
- Gibbons, W., & Moreno, M.T. 2002. *The geology of Spain*. The Geological Society, London.
- Gardner, R.H., & Engelhardt, K.A.M. 2008. Spatial processes that maintain biodiversity in plant communities. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 9: 211–228.
- Grime, J.P. 1973. Competitive Exclusion in Herbaceous Vegetation. *Nature* 242: 344–347.
- Harpole, W.S., & Tilman, D. 2007. Grassland species loss resulting from reduced niche dimension. *Nature* 446: 791–793.
- Hautier, Y., Niklaus, P.A., & Hector, A. 2009. Competition for light causes plant biodiversity loss after eutrophication. *Science* 324: 636–638.
- He, F., & Legendre, P. 2002. Species diversity patterns derived from species-area models. *Ecology* 83: 1185–1198.
- Hickman, K.R., Hartnett, D.C., Cochran, R.C., & Owensby, C.E. 2004. Grazing management effects on plant species diversity in tallgrass prairie. *Rangeland Ecology & Management* 57: 58–65.

3. Kapituluua

- Jackson, E., Farrington, D.S., & Henderson, K. 1986. *The analysis of agricultural materials: a manual of the analytical methods used by the Agricultural Development and Advisory Service*. Ministry of Agriculture, Fisheries and Food.
- Legendre, P., & Gallagher, E.D. 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129: 271–280.
- Legendre, P., & Legendre, L. 2012. *Numerical Ecology*. Elsevier, Montréal.
- Lezama, F., Baeza, S., Altesor, A., Cesa, A., Chaneton, E.J., & Paruelo, J.M. 2014. Variation of grazing-induced vegetation changes across a large-scale productivity gradient. *Journal of Vegetation Science* 25: 8–21.
- Loidi, J. 1982. Datos sobre la vegetación de Guipúzcoa (País Vasco). *Lazaroa* 4: 63–90.
- Mayer, R., Kaufmann, R., Vorhauser, K., & Erschbamer, B. 2009. Effects of grazing exclusion on species composition in high-altitude grasslands of the Central Alps. *Basic and Applied Ecology* 10: 447–455.
- Meyers, L.M., DeKeyser, E.S., & Norland, J.E. 2014. Differences in spatial autocorrelation (SAC), plant species richness and diversity, and plant community composition in grazed and ungrazed grasslands along a moisture gradient, North Dakota, USA (P. Adler, Ed.). *Applied Vegetation Science* 17: 53–62.
- Milchunas, D.G., & Lauenroth, W.K. 1993. Quantitative Effects of Grazing on Vegetation and Soils Over a Global Range of Environments. *Ecological Monographs* 63: 327–366.
- Milchunas, D.G., Sala, O.E., & Lauenroth, W.K. 1988. A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *The American Naturalist* 132: 87–106.
- Odriozola, I., García-Baquero, G., Laskurain, N.A., & Aldezabal, A. 2014. Livestock grazing modifies the effect of environmental factors on soil temperature and water content in a temperate grassland. *Geoderma* 235-236: 347–354.
- Oesterheld, M., & Semmartin, M. 2011. Impact of grazing on species composition: Adding complexity to a generalized model. *Austral Ecology* 36: 881–890.

- Oksanen, J. F., Blanchet, G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Henry M., (...) & Wagner, H. 2015. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.2-1.
- Pavlu, V., Hejcman, M., Pavlu, L., & Gaisler, J. 2007. Restoration of grazing management and its effect on vegetation in an upland grassland. *Applied Vegetation Science* 10: 375–382.
- Pebesma, E.J. 2004. Multivariable geostatistics in S: the gstat package. *Computers & Geosciences* 30: 683-691.
- Pebesma, E.J., & Bivand, R.S., 2005. Classes and methods for spatial data in R. *R News* 5 (2).
- Peres-Neto, P.R., & Legendre, P. 2010. Estimating and controlling for spatial structure in the study of ecological communities. *Global Ecology and Biogeography* 19: 174–184.
- Peres-Neto, P.R., Legendre, P., Dray, S., & Borcard, D. 2006. Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology* 87: 2614–2625.
- Proulx, M., & Mazumder, A. 1998. Reversal of grazing impact on plant species richness in nutrient-poor vs. nutrient-rich ecosystems. *Ecology* 79: 2581–2592.
- R Core Team 2013. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Simpson, G.L. 2014. *permute: Functions for generating restricted permutations of data*. R package version 0.8-3.
- Smit, C., Bakker, E.S., Apol, M.E.F., & Olf, H. 2010. Effects of cattle and rabbit grazing on clonal expansion of spiny shrubs in wood-pastures. *Basic and Applied Ecology* 11: 685–692.
- Stokes, C.J., & Archer, S.R. 2010. Niche differentiation and neutral theory: An integrated perspective on shrub assemblages in a parkland savanna. *Ecology* 91: 1152–1162.

3. Kapituluua

- Tamm, A., Kull, K., & Sammul, M. 2002. Classifying clonal growth forms based on vegetative mobility and ramet longevity: A whole community analysis. *Evolutionary Ecology* 15: 383–401.
- Tansley, A.G., & Adamson, R.S. 1925. Studies of the vegetation of the English chalk. III. The Chalk Grasslands of the Hampshire-Sussex border. *Journal of Ecology* 8: 177-223.
- Tutin, T.G., Heywood, V.H., Burges, N.A., Moore, D.M., Valentine, D.H., Walters, S.M., & Webb, D.A. (eds.) 1968–1980. *Flora Europaea*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Westoby, M., Walker, B., & Noy-Meir, I. 1989. Opportunistic management for rangelands not at equilibrium. *Journal of range management* 42: 266–274.
- Wickham, H. 2009. *ggplot2: elegant graphics for data analysis*. Springer, New York.
- Wilson, J.B. 2011. The twelve theories of co-existence in plant communities: The doubtful, the important and the unexplored. *Journal of Vegetation Science* 22: 184–195.
- Zhang, H., Gilbert, B., Wang, W., Liu, J., & Zhou, S. 2013. Grazer exclusion alters plant spatial organization at multiple scales, increasing diversity. *Ecology and Evolution* 3: 3604–3612.

**4. KAPITULUA. Lehiazko esklusioak
sortutako espezieen ahaidetasun-patroiak
nitxo-egonkortzearen menpekoak dira:
ebidentzia larre atlantikoetan**



Odriozola, I., García-Baquero, G., Etxeberria, A. & Aldezabal, A.

Laburpena

1. Normalki, ahaide hurbilak diren espezieek nitxo antzekoagoak dituztela uste izan da ahaide urrunagoekin alderatuz; ondorioz, beraien koexistitzeko gaitasuna mugatua dela eta lehiatzeko eskusioak patroia filogenetiko gain-dispersatuak eragiten dituela iragarri izan da. Kontrara, azken urteotako aurrerapen teorikoek iradoki dute lehiatzeko eskusioak sortu ditzakeela bai egitura filogenetiko gain-dispersatuak, taldekatuak, eta baita zorizko egiturak ere, espezie arteko nitxo-desberdintasunen eta lehiatze-gaitasunen desberdintasunen garrantzia erlatiboen arabera.

2. Ikerketa honetan, komunitate erdinaturalak (mendi-larreetaoak) erabili ziren *in situ* testatzeko ondoko hipotesia: lehiatzeko eskusioak sortutako espezieen ahaidetasun-patroiak nitxo-egonkortzearen araberaoak direla.

3. Lehiatzeko eskusioaren eraginak testatzeko, prozesuak behaturiko patroietatik inferitu orde, esperimentalki manipulatu ziren larre-guneak. Konparatu ziren larratze-guneak (non larratzeak ekualizazio-mekanismo gisa jardun zuen eta zorugaineko lehia ezabatu zuen) ondoz ondoko eskusio-guneekin (non herbiboro handien larratzea esperimentalki eragotzi zen bederatzi urtetan zehar eta, beraz, zorugaineko lehia ez zen ekidin). Analisisirako **RLQ** metodoaren bertsio hedatu bat erabili zen, aldagai espazialak eta filogeniak kontuan hartzeko aukera ematen duena. Horrez gain, patroia-analisiak egin ziren komunitateko batez besteko bikotekako distantzietan oinarrituta.

4. Espero bezala, nitxo-egonkortze ahularen eraginpean lehiatzeko eskusioak patroia filogenetiko taldekatua (hots, azpi-dispersatua) eragin zuen landare-komunitatean. Patroia taldekatu hori sortu zen, egitura filogenetikoa duten bi atributu funtzionalek, alegia landare-altuerak eta lateralki hedatzeko gaitasunak, lehiatze-gaitasun handiagora eman zitelako gramineoei eta horiek, dikotiledoneoak kanporatu zituztelako lehiatze, zuhaitz filogenetikoaren adar guztietan. Gainera, aurrean bezala, nitxo-egonkortzea moderatua zeneko kasuetan lehiatzeko eskusioak zorizko patroia filogenetikoa sortu zuen landare-komunitatean (hau da, ez azpi-dispersatua eta ez gain-dispersatua ere). Hori gertatu zen nitxo-desberdintasunek partzialki indargetu zutelako poazeoen lehiatze-gaitasun handiagora.

5. *Sintesia*: Larre-komunitate erdinaturaletan eginiko ikerketa hau, dakigunez, lehen landa-esperimentua da ebidentziak eskaini dituen lehiatzeko esklusioak sortutako espezieen ahaidetasun-patroiak nitxo-egonkortzearen menpekoak diren hipotesiaren alde. Lan honek frogatu du lehiatzeko esklusioak askotariko patroiak sor ditzakeela asanblamendu filogenetikoan, eta horrek, baieztatzen du ondorio okerretara eraman dezakeela espezie-komunitateetan behatutako patroietatik elkar baztertzen duten lehiatzeko esklusio edo ingurumen-iragazki prozesuak bereizteak.

Gako-hitzak: elkarrekintza biotikoak; komunitate-asanblamendua; lehiatze-ahaidetasun hipotesia; taldekatze filogenetikoak; gain-dispersio filogenetikoak; landare-atributuak; **RLQ**-analisiak; espezie-koexistentzia.

4.1. Sarrera

Hainbat prozesu ekologiko (espeziazioa, dispersioa, ingurumen-faktoreak eta elkarrekintza biotikoak) nahasten dira espezieen koexistentzian eta asanblamenduan (Götzenberger *et al.* 2012). Halere, lehiatzeko interakzioak eta, horiek nitxoen bidez eragiten duten egonkortze potentziala, eskala finean gertatzen diren prozesuetan garrantzitsuenetakoak dira (HilleRisLambers *et al.* 2012). Lehiatzeko interakzioek espezieen asanblamenduan duten eragina ulertzeko, hainbatetan proposatu izan da (Webb *et al.* 2002; Dayan eta Simberloff 2005; Cavender-Bares *et al.* 2009) lehiatze-ahaidetasun hipotesia (*competition-relatedness hypothesis, CRH*) (Cahill *et al.* 2008). Hipotesi horrek dio, ahaide hurbilagoak diren espezieek nitxo antzekoagoak partekatzen dituztela ahaide urrunekin alderatuz, horrela, euren koexistitzeko gaitasuna mugatuz.

Are gehiago, hainbat autorek (Webb *et al.* 2002; Swenson *et al.* 2006; Cavender-Bares *et al.* 2009) proposatu dute, CRH-an oinarrituta eta espezieen nitxoak filogenetikoki kontserbatuta egonez gero, lehiatzeko esklusioak patroik filogenetiko gain-dispersatua (edo errepulsioa) sortuko lukeela komunitate lokaletan. Beraz, komunitateko espezieek, lehiarako garrantzitsuak diren ezaugarriak filogenetikoki kontserbatuta balituzte, lehia interespezifiko gogorak eragin beharko luke ahaide hurbilek koexistitzea, zoriz esperoko litzatekeena baino gutxiagotan (gain-

4. Kapitulu

dispertsio filogenetiko). Bestalde, nitxoa filogenetikoki kontserbatzen bada, ingurumen-iragazkiak nagusi direnean, patroï filogenetiko taldekatua sortuko litzateke espezie-komunitatean (azpi-dispertsio filogenetiko), espezie-ahaideek antzeko ezaugarriak izango bailituzkete aldi berean eta ingurumen-baldintza jakin batzuetan bizitzeko. Hainbat autorek proposatu zuten (Swenson *et al.* 2006; Helmus *et al.* 2007; Mayfield eta Levine 2010) komunitate biologikoen patroï filogenetikoak erabil zitezkeela zehazteko espezie-komunitate baten asanblamenduan zein prozesu izan diren nagusi: lehiazko eskusio-prozesuak (gain-dispertsio filogenetikoak hori adieraziko luke) edo ingurumen-iragazki prozesuak (taldekatze edo azpi-dispertsio filogenetikoak hori adieraziko luke). Hori baieztatzeke, ordea, ontzat eman zuten asanblamendu-prozesuak behatutako espezieen agerkidetzat-patroïetatik inferitu daitezkeela –eta izatez, hori ez da segurua (García-Baquero eta Crujeiras 2015)– eta CRH betetzen dela.

Mayfield eta Levine (2010)-k egindako berrikuspenaren arabera, CRH-arekin bat datorren ebidentzia enpirikoa landare-sistemetan mugatua da. Espezie-anitzeko bost esperimendu barneratu zituen meta-analisi batek, guztira 142 landare baskular erabilia, babes ahula eman zion CRH-ri (Cahill *et al.* 2008). Ondorioz, Mayfield eta Levine (2010)-k eta, beranduago, HilleRisLambers *et al.* (2012)-ek, Chesson (2000)-en koexistentziaren teoria erabili zuten marko teoriko gaurkotua eraikitzeke eta, lehiazko eskusioaren eraginak auresateke komunitateen patroï filogenetikoetan. Zehazki, autore horiek proposatu zuten lehiazko eskusioak patroï filogenetikoetan duen eragina baldintzatzen duten eragileak, nitxo-egonkortzearen mailak eta espezie arteko lehiatze-gaitasun desberdintasunak (neurituriko atributu funtzional garrantzitsuek zehaztuak) direla. Nitxo-desberdintasun garrantzitsuak, distantzia filogenetikoarekin positiboki korrelazionatuta egonez gero (nitxo-egonkortze sendoa), eragingo luke ahaide hurbilek (nitxo antzekoagokoek) urrunekoek baino gogorrago lehiatzea, ahaide urrunen koexistentzia sustatuz eta patroï filogenetiko gain-dispertsatua sortuz. Aldiz, desberdintasun nabarmenak espezieen lehiatze-gaitasunetan, distantzia filogenetikoarekin positiboki korrelazionatuta egonez gero, eragingo luke ahaide hurbilek (lehiatze-gaitasuna eskaintzen duten antzeko ezaugarriak dituztenak) zoriz esperoko litzatekena baino sarriago koexistitzea eta, ondorioz, patroï

filogenetiko taldekatuak sortzea (Mayfield eta Levine 2010). Beraz, lehiatze-gaitasunak filogenetikoki kontserbatuta egonez gero, lehiatzeko eskklusioak sorturiko patroi filogenetikoak hurrengoetako bat izan liteke: 1) taldekatua (nitxo-egonkortzerik ez balego) edo 2) taldekatua, gain-dispertsatua, edo zorizkoa (nitxo-egonkortzearen eta lehiatze-gaitasun desberdintasunen garrantzia erlatiboen arabera) (Mayfield eta Levine 2010).

Mayfield eta Levine (2010)-ren marko teorikoa aurrez erabili izan da behaketa bidezko ikerketetan (Muscarella *et al.* 2016), *in silico* ikerketetan (Herben & Goldberg 2014), landa-esperimentuetan (Bennett *et al.* 2013) eta mesokosmos-esperimentuetan (Godoy, Kraft eta Levine 2014). Bennet *et al.* (2013)-ek eta Godoy *et al.* (2014)-ek testatu zuten ahaidetasun filogenetikoaren eragina lehiatzeko eskklusioak patroi filogenetikoetan duen efektuan; baina, ez zuten testatu landare-nitxoek eragindako egonkortzeak erlazio horretan izan lezakeen eragin potentziala. Erakutsi zuten, lehia interespezifiko gogorak ez duela zertan patroi filogenetiko gain-dispertsaturik sortu (Bennett *et al.* 2013) eta lehiatze-gaitasun desberdintasunak filogenetikoki kontserbatuta egon daitezkeela (Godoy *et al.* 2014). Ikerketa horiek baieztatu zuten, asanblamendu-prozesuak espezieen agerkidetzat-patroietatik inferitzen saiatzen diren hurbilketa enpirikoek, zalantzan jar daitezkeen emaitzak sortzen dituztela, espezieak nola asanblatzen diren eta nola koexistitzen duten argitzeko orduan. Beraz, badirudi oraindik testatu gabe dagoela nitxo-egonkortzearen eragina lehiatzeko esklusioan eta, horrekin erlazionaturiko patroietan.

HilleRisLambers *et al.* (2012)-ek proposatu zuten, ahal izanez gero, ondoko hiru estrategien konbinazioan oinarritutako ikerketa-programak martxan jartzea: Ingurumen biotiko edo abiotikoaren manipulazio esperimentalak, 'atributu-filogenia-ingurumen' erlazioak aztertzea, eta populazio-hazkunde maiztasun-dependenteak ikertzea. Ikerketa honetan testatu da lehiatzeko eskklusioak sortutako espezieen ahaidetza-patroiak nitxo-egonkortzearen arabera diren hipotesia; oraino testatu ez den Mayfield eta Levine (2010)-ren proposamen garrantzitsua. Esperimetu honek landare-komunitate osoak erabiltzen ditu (larre atlantikoak) eta HilleRisLambers *et al.* (2012)-ek proposaturiko lehen bi strategiak konbinatu

4. Kapitulu

ditu. Batetik, larratze-esklusiorako itxiturak eraiki ziren duela bederatzi urte (Odriozola *et al.* 2016), ekoizpen altuko larre atlantiko bateko bi lekutan; hala, larratzearen ekualizazio-mekanismoa eten zen eta zorugaineko lehia baimendu zen eskusio-guneetan (hemendik aurrera, E-guneak). Aldi berean, larratze-guneak (hemendik aurrera, G-guneak) ezarri ziren E-guneen parean, non zorugaineko lehia ekidin zen larratzearen bidez. Horrez gain, Pavoine *et al.* (2011)-en **RLQ** ordenamendu-metodoa erabilia, posible izan zen espazialki egituratutako ingurumen-aldagaiak (**R**-matrizea) filogenetikoki egituratutako espezieen atributuekin (**Q**-matrizea) erlazionatzea, espezieen ugaritasun-matrize baten (**L**-matrizea) bitartez. Landare-komunitate seminatural horietan nitxo-egonkortzearen eragina aztertzeko, nitxo-egonkortze desberdinak dituzten bi leku hautatu ziren (oso ahula batean eta moderatuki sendoa bestean, Odriozola *et al.* 2016). G-guneetan, larratzaileen mekanismo ekualizatzaileak (Chesson 2000), espezie lehiakorrek ahulagoak lehiatze kanporatzea ekidin zuen. G-guneen eta E-guneen (non lehia ez zen ekidin larratzearen bidez) arteko konparaketa eginez bi lekutan, aztertu zen lehiatzeko eskusioaren eragina nitxo-egonkortzearen arabera denentz (Mayfield & Levine 2010). Lehiatze-gaitasuna eskaintzen duten atributuek seinale filogenetikoak zuten testatzeko, landare-altuera eta klonaltasuna izan ziren hautatutako atributu funtzionalak, frogatuta baitago lehiarako atributu garrantzitsuak direla larre emankorretan (Craine *et al.* 2001; Grime 2001; Gough *et al.* 2012; Dickson *et al.* 2014). Ondoko aurrikuspenak definitu ziren goiko hipotesitik: 1) Nitxo-egonkortze oso ahuleko lekuan, lehiatze-gaitasun altuagoa duten (landare-altuerak eta klonaltasunak eskainita) kladoetako espezieek klado ahulagoetako espezieak kanporatuko dituzte lehiatze eta, patroiz filogenetiko taldekatua duen espezie-sortak biziraungo du; eta 2) nitxo-egonkortzea moderatuki sendoa den lekuan, klado lehiakorretako espezieek eragindako lehiatzeko eskusioa nitxo-desberdintasunek arinduko dute eta, zorizko patroiz filogenetikoak duen espezie-sortak biziraungo du.

4.2. Materialak eta Metodoak

ESPERIMENTUAREN DISEINUA

Lan honetarako bi leku erabili ziren: 1 lekua edo Uzkuiti (43° 0' 50" N, 2° 4' 3" W) eta 2 lekua edo Igaratza (42° 59' 9.25" N, 2° 2' 9.7" W). Bi leku × bi tratamendu,

guztira lau gune experimental erabili ziren: Site 1 G (Uzkuiti larratzea), Site 1 E (Uzkuiti esklusioa), Site 2 G (Igaratza larratzea), eta Site 2 E (Igaratza esklusioa) (Site=Lekua, G=larratzea, E=esklusioa). Itxiturak eraiki zirenean (2005) landare-talde funtzionalen konposizioa (graminoideak, dikotiledoneo ez leguminosoak eta leguminosoak) ez zen estatistikoki desberdina G- eta E-guneen artean (Odriozola et al. 2016). Gune bakoitzean 100 laginketa-puntu ezarri ziren diseinu espazialki esplizitua erabiliz: puntuak elkarrengandik 2 m-ra kokatu ziren, horrela 18 m × 16 m hedadura eta 2 m-ko tarte konstantedun guneak sortuz. Bi lekuetan, frogatu zen pH-ak eta ur-edukiak esangarriki eragiten zuela landare-konposizioan (Odriozola et al. 2016). Halere, bi lekuak desberdinak dira pH-ak, ur-edukiak edo biek espezie-konposizioan esplikatzen duten aldakortasun multibariantean. Uzkuitin, ingurumen-aldagaiak soilik espezie-konposizioaren $R^2=0,08$ azaldu zuten (nitxo-egonkortze oso ahula). Igaratzen, ingurumen-aldagaiak espezie-konposizioaren $R^2=0,26$ azaldu zuten (nitxo-egonkortze moderatuki sendoa) (Odriozola et al. 2016). Landare-espezieen segregazioa gradiente hidrologikoetan zehar aski frogaturiko prozesua da, hainbat kontinente eta ekosistematan (Silvertown et al. 1999; Silvertown, Araya eta Gowing 2015; García-Baquero et al. 2016). Bestalde, pH-ak eskala fineko heterogeneotasun itzela erakutsi zuen Igaratzen, baina, ez Uzkuitin; ondorioz, pH-ak gradiente gogorra sortu zuen Igaratzen eta gradientek dikotiledoneoen (*forbs*), gramineoen (*grasses*) eta, ziperazeo eta junkazeoen (*sedges*) ugaritasunari eragin zion (4.1 Irudia). Lurzoruko pH-a, era berean, negatiboki korrelazionatuta zegoen lurzoruko nitrogeno eta fosforoarekin eta positiboki korrelazionatuta kaltzioa eta magnesioarekin (Odriozola et al. 2016).

LANDAREDIAREN ETA LURZORUAREN LAGINKETA

2014ko hazkunde-garaian egin ziren laginketak, bederatzi urteko larratze-esklusioa eta gero. Laginketa-puntu bakoitzean landare-konposizioa eta lurzoru-aldagaiak neurtu ziren. Landare-konposizioa eta egitura neurtzeko, espezieen ehuneko estaldura erabili zen. Karratu bakoitzean pH-a neurtu zen ohiko protokoloak erabiliz (Jackson, Farrington & Henderson 1986) eta, ur-edukia hazkunde-sasoian zehar neurtu zen denbora-tarte konstantetan (Astean behin), Delta-T SM 150 Soil Moisture Kit (Delta-T Devices, Cambridge, UK) erabiliz. Lurzoruko batez besteko ur-edukia (MSWC) (%) kalkulatu zen, gero karratu

4. Kapitulu

bakoitzerako kurbaren azpiko azalera kalkulatu R software librearen 3.2.2. bertsioan (R Core Team 2015), `pracma` paketeko `trapz()` funtzioaren bidez (Borchers 2015).

FILOGENIAK ETA EZAUGARRI FUNTZIONALAK

Zuhaitz filogenetikoak (4.2 Irudia) Phylomatic softwarea (Webb eta Donoghue 2005) eta azken APG sailkapena (AGP III 2009) erabiliz eraiki ziren. Phylocom softwareko (Webb, Ackerly eta Kembel 2008) `bladj` algoritmoa erabili zen zuhaitzetako adarren luzeerak (adina) ezartzeko.

Hiru atributu funtzional hartu ziren kontuan ikerketa honetan: landare-altuera (H), hazkunde klonalerako organoak (CGO) eta hedapen laterala (LS). H hautatu zen argiagatik lehiatzeko gaitasunaren indikatzaile moduan eta, CGO eta LS hautatu ziren espazioagatik lehiatzeko gaitasunaren indikatzaile moduan; frogatua baitago altuera eta klonaltasunaren konbinazioa garrantzitsua dela lehiatzeko eskusiorako larre emankorretan (Gough *et al.* 2012; Dickson *et al.* 2014). H atributua, atributu numerikoa da eta bere informazioa landa-neurketen bidez eta LEDA atributuen datu-basetik jaso zen (Kleyer *et al.* 2008). Landa-neurketak ohiko protokoloak jarraituz egin ziren (Cornelissen *et al.* 2003). CGO aukera anitzeko (sustrai-zatitzaileak, sustrai arrotzak, bulboak, errizomak eta estoloiak) atributu kategorikoa da eta LEDA (Kleyer *et al.* 2008) eta Ecoflora of British Isles (Fitter eta Peat 1994) datu-baseetatik lortu zen. LS atributu ordinala, aldiz, Ecoflora datu-basearen (Fitter eta Peat 1994) arabera definitu zen: 1) hedapen klonal txikiko edo klonaltasunik gabeko landareak (adabakirik osatzeko gaitasunik ez edo adabaki txikiak osatzeko gaitasuna); 2) espezie adabaki-osatzaileak (tamaina ertaineko adabakiak osatzeko gaitasuna); 3) hedapen zabaleko espezie estolonifero eta errizomadunak (adabaki handiak osatzeko gaitasuna).

DATU-MULTZOA ERAIKITZEN

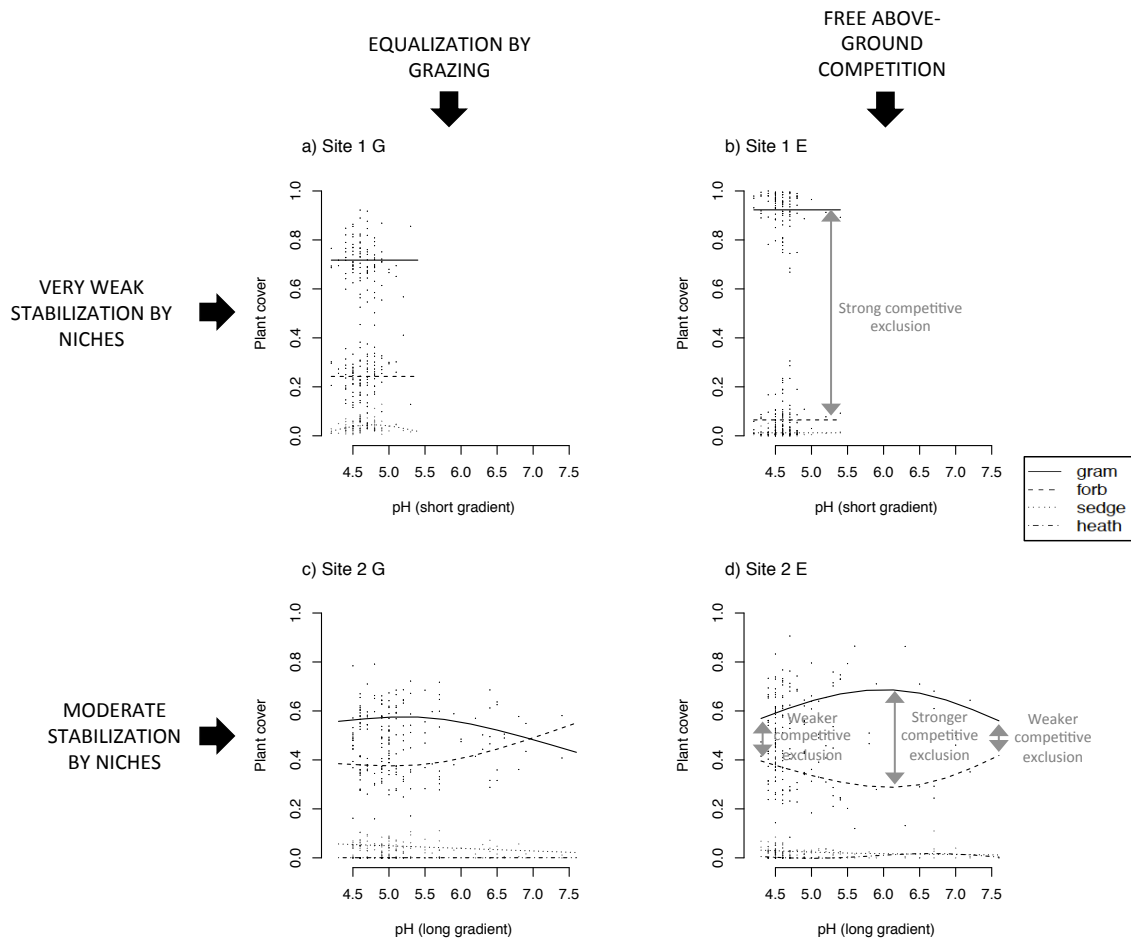
Leku bakoitzerako, bost matrizez osaturiko datu-multzoa erabili zen (Pavoine *et al.* 2011). Lehen matrizea espezie-konposizioari dagokiona (**L**-matrizea); elementu bakoitzak espezie-ugaritasuna (estaldura) adierazten du laginketa-unitate bakoitzerako. Leku bakoitzerako matrize espazial bat ere erabili zen (**S**-matrizea),

laginketa-unitate bakoitzerako koordenatu Cartesiarrekin (X, Y). Ingurumen-aldagaien matrizeak (**E**) pH eta MSWC-balioak ditu laginketa-unitate bakoitzerako. Laugarren matrize batek (**T**), laginketa-unitate bakoitzean agertutako espezieen atributu funtzionalen batez besteko balioak zituen (H, CGO eta LS). Azkenik, zuhaitz filogenetikoak erabili ziren matrize filogenetikoak (**P**) osatzeko: matrizeko elementu bakoitzak espezie-bikoteen arteko distantzia filogenetikoak errepresentatzen ditu.

DATUEN ANALISIA

pH-ak landare-talde nagusien ugaritasunean eraginik ez duen hipotesi nulua testatzeko eredu batukor orokortuak (*generalised additive models, GAM*) (Wood 2006) aplikatu ziren, R software libreko mgcv paketea (Wood 2011) erabiliz. Atributu funtzionalek seinale filogenetikorik zuten testatzeko erro-alboratutasunaren test (*root-skewness test*) bat erabili zen (Pavoine, Baguette & Bonsall 2010). Horrez gain **RLQ** ordenamenduaren (Dodélec *et al.* 1996) bertsio hedatu bat erabili zen. **RLQ** metodoak hiru taulen aldi-bereko ordenamendua egitea ahalbidetzen du; **L** espezie-ugaritasun matrizearekin ponderatutako **R** atributu funtzionalen matrizea erlazionatzen da, **Q** ingurumen-aldagaien matrizearekin. **RLQ** metodoaren bertsio hedatuarekin atributu funtzionalez eta ingurumen-aldagaiez gain, espazioa eta filogeniak sar daitezke ordenamenduan (Pavoine *et al.* 2011). Beraz, lan honetan erlazionatu ziren espazialki egituratutako ingurumen-aldagaiak (**R** matrizea, zeinak barneratzen dituen goiko **E** eta **S** matrizeetako ingurumen-aldagaiak eta aldagai espazialak) filogenetikoki egituratutako atributu funtzionalekin (**Q** matrizea, zeinak barneratzen dituen goiko **T** eta **P** matrizeetako espezieen atributu funtzionalak eta aldagai filogenetikoak), komunitate-konposizioaren eta ugaritasunen bitartez (**L** matrizeak deskribatu bezala). Pavoine *et al.* (2011)-ek deskribatutako teknikak implementatu ziren R software libreko ade4 paketea erabiliz (Dray & Dufour 2007). Azkenik, asanblamendu filogenetikoaren patroiak testatzeko R-ko picante paketeko (Kembel *et al.* 2010) ses.mpd() funtzioa erabili zen.

4. Kapituluia



4.1. Irudia. Eredu batukor orokortuak (GAM) landare-talde nagusiak eta pH-a erlazionatzen dutenak: a) Uzkuiti larratzea, b) Uzkuiti eskusioa, c) Igaratza larratzea eta, d) Igaratza eskusioa. Uzkuitikiko pH-gradiente oso estua zen eta bere egonkortze-eragina oso ahula edo hutsa. Igaratzen pH-gradiente zabalagoa zegoen eta moderatuki indargetu zuen lehiazko eskusioa.

4.3. Emaitzak

Ikusi zen landare-altuera eta klonaltasuna (H, CGO eta LS) filogenetikoki egituratuta zeudela, nahiz eta ez zen seinale esangarririk detektatu LS-rentzat Igaratzen (4.1 Taula). Uzkuitin, pH-aren gradiente laburrak ez zuen eraginik izan landare-taldeen ugaritasunean. Ondorioz, nitxo-egonkortze ahularekin, gramineoek eragindako lehiazko eskusioa gogorra izan zen gradiente guztian zehar (4.1a, b Irudia eta 4.2 Taula). Bestalde, pH-gradiente zabala behatu zen Igaratzen eta landare-taldeak, era berean, gradientean zehar bereizi ziren; ondorioz, gramineoen lehiazko eskusioa gogorragoa izan zen pH-aren balio ertainetan eta, ahulagoa, balio altuenetan eta baxuenetan (4.1c, d Irudia eta 4.2 Taula).

4.1. Taula. Laburpen-taula. Lehiatze-gaitasunarekin erlazionatutako ezaugarri funtzionalen seinale filogenetikoaren testak.

Lekuak	Ezaugarriak	Balore teorikotatik desbiazioa	P-balioa
Uzkuiti	Landare-altuera (H)	-2,89	0,009
	Hazkunde klonaleko organoak (CGO)	-3,209	0,003
	Hedapen laterala (LS)	-1,78	0,045
Igaratza	Landare-altuera (H)	-2,235	0,015
	Hazkunde klonaleko organoak (CGO)	-3,535	0,003
	Hedapen laterala (LS)	-0,772	0,209

4.2. Taula. Eredu batukor orokortuen (GAM) laburpen-taula. Landare-taldean (gramineoak, dikotiledoneoak, junkazeo eta ziperazeoak, eta txilarrak) eta pH-aren arteko analisia, bi lekuetan (Uzkuiti eta Igaratza) eta bi larratze-tratamentuetan (larratzea eta esklusioa).

Lekua eta tratamentua	Erantzuna (landare-taldean % estaldura)	R ² (adj.)	F (edf)	p-balioa
Uzkuiti G	Gramineoak	0,01	2,12 (1)	0,149
Uzkuiti G	Dikotiledoneoak	0	1,4 (1)	0,24
Uzkuiti G	Junkazeo eta ziperazeoak	0,07	3,68 (2,02)	0,024
Uzkuiti E	Gramineoak	0,02	2,1 (1,11)	0,142
Uzkuiti E	Dikotiledoneoak	0,03	2,09 (1,2)	0,139
Uzkuiti E	Junkazeo eta ziperazeoak	0	0,04 (1)	0,849
Igaratza G	Gramineoak	0,04	2,57 (1,82)	0,078
Igaratza G	Dikotiledoneoak	0,07	3,81 (1,83)	0,023
Igaratza G	Junkazeo eta ziperazeoak	0,06	7,66 (1)	0,007
Igaratza G	Txilarrak	0	0,34 (1)	0,561
Igaratza E	Gramineoak	0,08	3,87 (2,02)	0,02
Igaratza E	Dikotiledoneoak	0,06	3 (2)	0,048
Igaratza E	Junkazeo eta ziperazeoak	0,08	5,76 (1,55)	0,006
Igaratza E	Txilarrak	0,12	3,52 (3,11)	0,005

Espazialki egituratutako ingurumena eta filogenetikoki egituratutako atributu funtzionalak erlazionatzen dituzten **RLQ** hedatuen grafikoak (4.3-4.6 Irudiak) izugarri aberatsak dira informazioan eta, hemen, helburu nagusiaren baitan soilik interpretatu dira; hau da, landareak nitxoetan zehar bereizteak lehiatzeko esklusioaren eraginak ahuldu zituen testatzea. Tratamentua (G eta E) ez zen esplizituki barneratu ingurumen-matrizean eta ondorioz, haren efektuak, espazioan oinarritutako mapetan (4.3a, 4.4a, 4.5a eta 4.6a Irudiak) aztertu ziren. Landare-ezaugarrien banaketan biotikoki induzitutako egitura espaziala da tratamentuaren eragina. Uzkuitin, landareen banaketan nitxoen eragina oso ahula

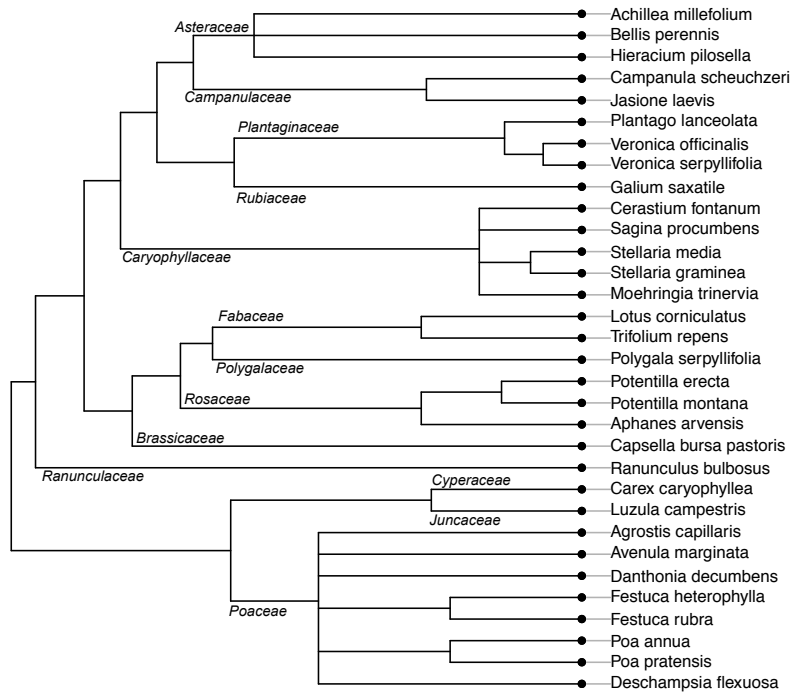
4. Kapitulu

zen lekuan, lehen ardatz kanonikoak bariantza totalaren %59 esplikatzen du (4.3 Irudia) eta, erakusten du, larratze-esklusioan (zorugaineko lehia), gramineo altuak (H altua) eta lateralki hedatzeko joera dutenak (LS altua) nagusitzen direla komunitatean, gainontzeko klado guztiak baztertuz eta, horietako asko eskludituz (4.3a, b, d, e Irudia). Sustrai-zatitzaileak eta sustrai arrotzak dituzten espezieak ardatzaren alde positiboarekin erlazionatuta daude, eta komunitateko espezie askok errizomak eta estoloiak dituzte (4.3a, c Irudia). Ardatz berak korrelazio ahula du ingurumen aldagaiekin, negatiboa pH-arekin eta positiboa MSWC-ekin (4.3a, f Irudia). Uzkuaitiko bigarren ardatzak (4.4 Irudia), bariantzaren %29 azaldu duenak, *Festuca rubra* eta *Agrostis capillaris*-en arteko kontrastea errepresentatzen du nagusiki; bi espezieek elkar kanporatzen dute oso eskala finetan, eta, kontraste hori nabarmenagoa da E-gunean. *Agrostis*-en dominantzian espezie gutxiak bizirauten dute (adb. *Luzula campestris* eta *Trifolium repens*), aldiz, *Festuca*-ren dominantzian zuhaitz filogenetikoko adar osoek (Ranunculaceae, Rosaceae, eta Fabaceae familietako espezieak) koexistitzen dute (4.4b Irudia). Atributu funtzionalen desberdintasunak ez dira garrantzitsuak ardatz honetan, eurretako bat ere ez baitago ardatzarekin korrelazionatuta (4.4c, d, e, f Irudia).

Igaratzako ordenamenduaren lehen ardatzak (bariantzaren %46 esplikatzen du) (4.5 Irudia), nitxo-egonkortze moderatuki sendoko lekua, Uzkuaitiko lehen ardatzaren antzeko prozesua errepresentatzen du; hau da, lehiazeko gaitasuna eskaintzen duten ezaugarriak dituzten gramineoek lehiazzaile ahulagoak kanporatzen dituzte. Nahiz eta lateralki hedatzeko gaitasuna duten espezie altuek E-gunean nagusitzeko joera duten, Uzkuaitin ez bezala, hedapen begetatibo gutxiako espezie txikien orbanak ageri dira (4.5a, b, c, d, e Irudia). Esperotakoaren kontra, lurzoru-aldagaiek oso korrelazio baxua dute ardatzarekin (5f Irudia). Azkenik, Igaratzako ordenamenduko bigarren ardatza (bariantzaren %19), korrelazionatuta dago hedapen zabaleko espezie estolonifero eta errizomadunekin, lateralki hedatzeko gaitasuna dutenak; karratu zuriak G-gunean kokatuta egoteak adierazten du espezie horiek ugariago direla larratze-baldintzetan (4.6a, b, c, e Irudia). Ardatz honek ez du korrelaziorik H eta lurzoru-aldagaiekin (4.6d, f Irudia).

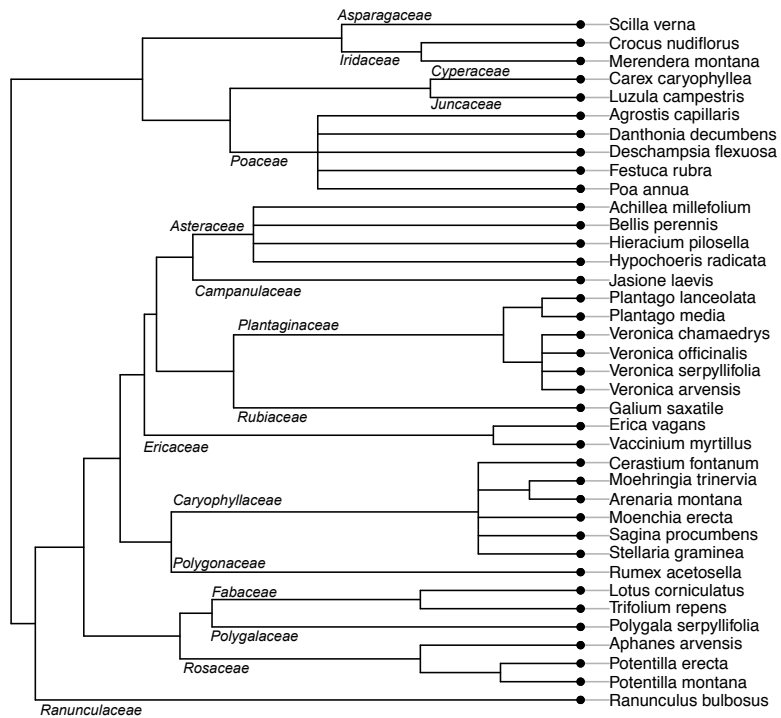
a)

Site 1



b)

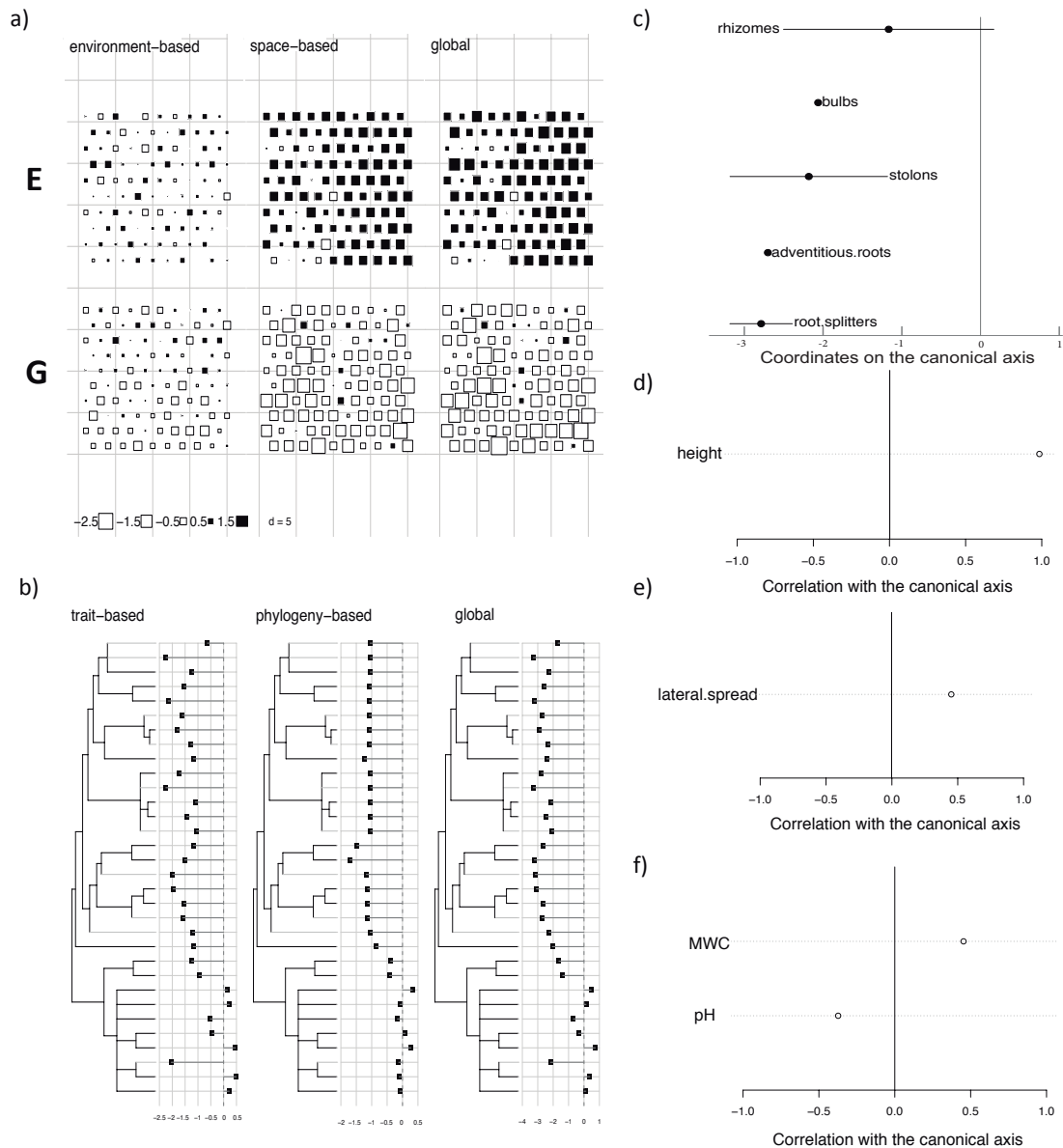
Site 2



4.2. Irudia. Zuhaitz filogenetikoak a) Uzkuiritirako eta b) Igaratzarako.

4. Kapituluua

Site 1 (Uzkuiti, Aralar) – First axis



4.3. Irudia. RLQ hedatuaren emaitzak, Uzkuiti 1. ardatza. a) Lekueta koordenatu globalak dira lurzoru-aldagaien konbinazioaren eta aldagai espazialen konbinazioaren batura. Karratuak euren gune geografikoan kokatuta daude, 20 m × 40 m-ko arearen baitan. Goialdeko 100 karratuak eskusioari (E) dagozkio eta, behealdeko 100 karratuak larratze-guneari (G). Karratuen tamaina euren koordenatuen balio absolutuekiko proportzionala da; karratu zuriek koordenatu negatiboak adierazten dituzte eta karratu beltzek koordenatu positiboak. b) Espezieen koordenatu globalak definitzen dira atributu-aldagaien konbinazioaren eta aldagai filogenetikoen konbinazioaren baturaz. Koordenatuak Clevelanden puntu-grafikoetan daude adierazita zuhaitz filogenetikoen ondoan (Ikus 4.2 Irudia espezieen izenak kontsultatzeko). Adarren punta grisek adierazten dituzte G-guneari ageri diren baina E-gunetik lehiatzen diren espezieak. Hazkunde klonaleko organoak (CGO, aukera anitzeko atributu kategorikoa dena), atributuak kokatuta daude, atributu hori duten espezieen batez besteko koordenatuetan. Atributu bakoitzerako, segmentuaren luzeerak adierazten du atributu hori duten espezieen koordenatuen desbiderazio estandarra. d) Hedapen laterala (LS, atributu ordinala dena), ezaugarriaren eta ardatz kanonikoko espezieen koordenatuen arteko Spearman korrelazioa ematen da. e) Landare-altuera (H, atributu numerikoa dena),

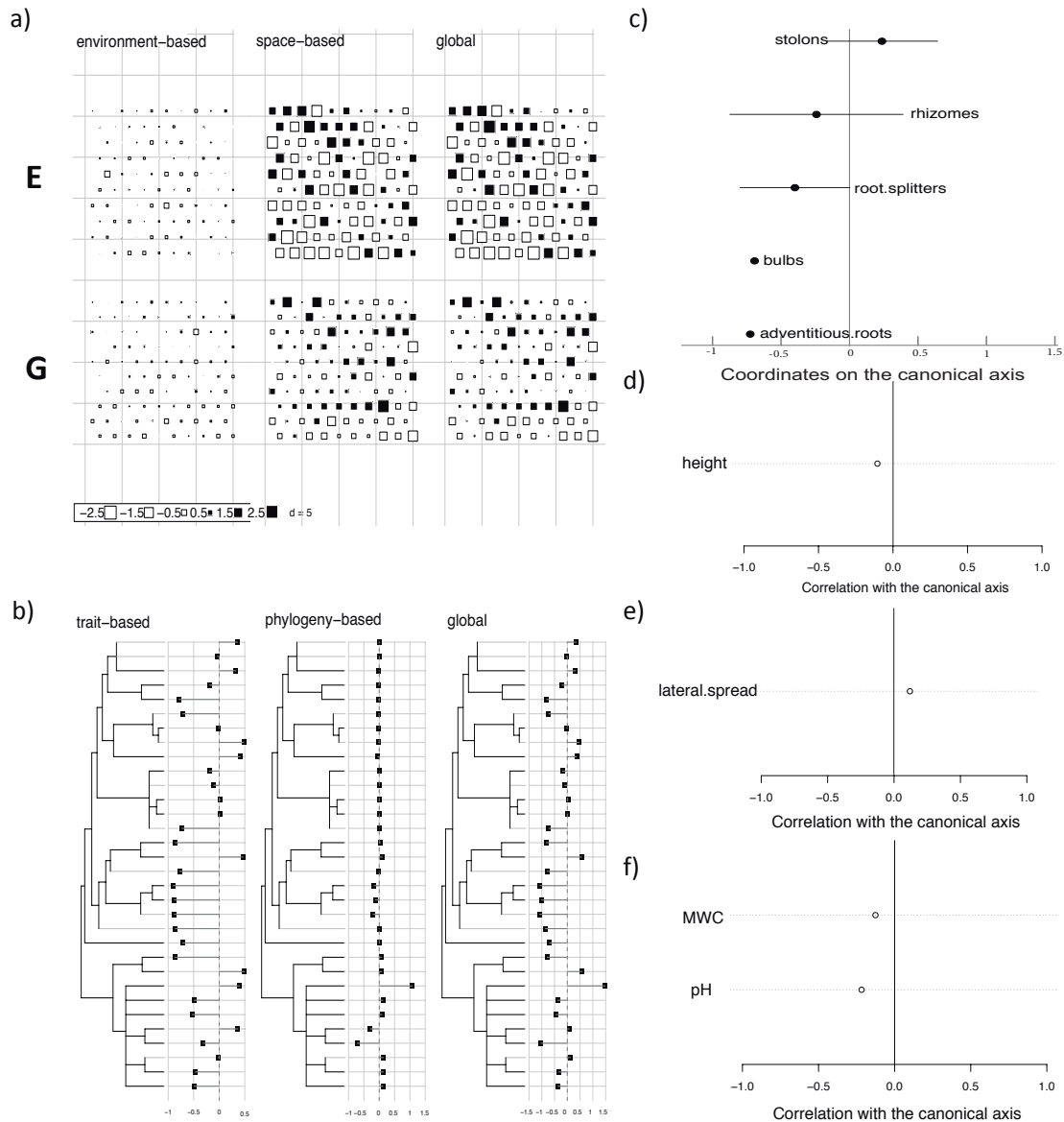
atributuaren eta ardatz kanonikoko espezieen koordinatuen arteko Pearson korrelazioa ematen da. f) Ingurumen-aldagai numerikoen kasuan, aldagaien eta ardatz kanonikoko lekuen koordinatuen arteko Pearson korrelazioak ematen dira. Interpretazio labur moduan, E-guneko karratuek lurzoru azidoago izateko eta ur-eduki (MSWC) altuagoa izateko joera ahula dute. Gainera, karratu horietan, gramineoen familiako espezie altuak eta lateralki hedatzeko joera dutenak nagusitu dira; horiek, ziperazeo eta junkazeoak, eta dikotiledoneoak eskluditzen dituzte.

Ikuspegi orokor bat lortzeko helburuaz, lau ardatzak Mayfield eta Levine (2010)-ren marko teorikoan laburbildu ziren (4.7 Irudia). Uzkuetik lehen ardatzak lehiatzeko eskusio gogorra errepresentatzen du, gramineoen eta beste kladoen arteko lehiatze-gaitasun desberdinak eta nitxo-egonkortze ahula direla eta. Bestalde, Igaratzako lehen ardatzak lehiatzeko eskusio moderatua errepresentatzen du, gramineo lehiatzaileen nagusitasunari nitxo-egonkortze sendoa kontrajartzen baitzaio. Uzkuetik bigarren ardatzak errepresentatzen ditu bi espezie, antzeko lehiatze-gaitasuna dutenak, bata bestea eskluditzen eskala finean. Azkenik, Igaratzako bigarren ardatzak errepresentatzen du, lateralki hedatzeko gaitasuna duten klado guztietako espezieak ezaugarri hori ez duten espezieak eskluditzen dituztela eskala finean.

Amaitzeko, lehiatzeko eskusioak sortutako espezie-asanblamendu patroiak testatu ziren. Uzkuetik E-gunean (nitxoen eragin oso ahula espezieen ugaritasunean), patroia filogenetikoak zorizkoa delako hipotesi nuluen aurkako ebidentzia moderatua aurkitu zen (Estatistikoaren behatutako balioa = 501,71 < esperotako balioa = 504,91; p -balioa = 0,055). Behatutako balioa esperotakoa baino esangarriki baxuagoa denez, behatutako patroia taldekatze filogenetikoari edo azpi-dispersioari dagokio. Zorizko patroia hipotesi nulua ez zen baztertu Igaratzan (behatutako balioa = 515,28 > esperotako balioa = 510,27; p -balioa = 0,995).

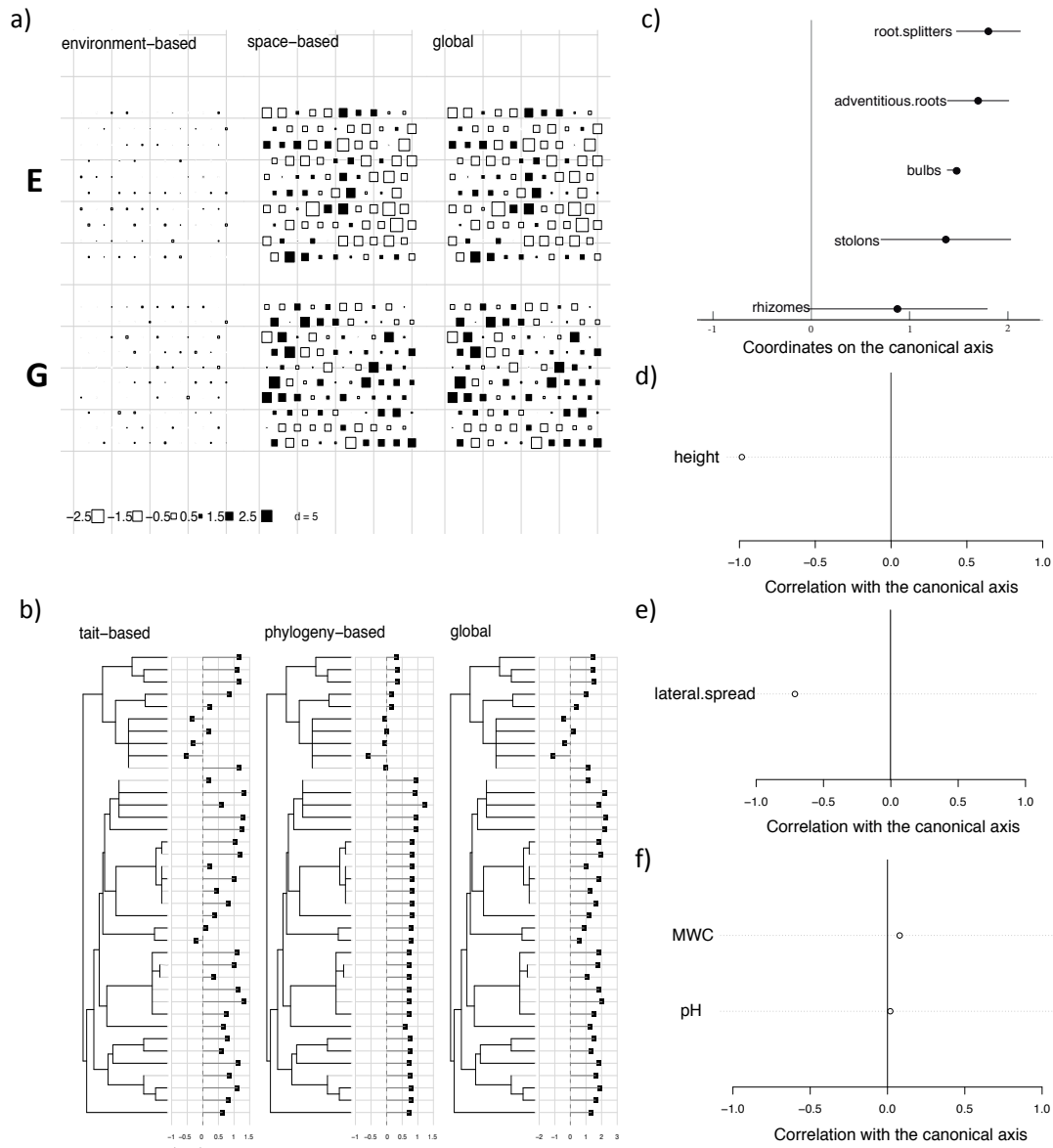
4. Kapituluua

Site 1 (Uzkuiti, Aralar) – Second axis



4.4. Irudia. RLQ hedatuaren emaitzak, Uzkuiti 2. ardatza. a) Lekueta koordenatu globalak dira lurzoru-aldagaien konbinazioaren eta aldagai espazialen konbinazioaren batura. Goialdeko 100 karratuak eskusioari (E) dagozkio eta, behealdeko 100 karratuak larratze-guneari (G). b) Espezieen koordenatu globalak definitzen dira atributu-aldagaien konbinazioaren eta aldagai filogenetikoaren konbinazioaren baturaz. Koordenatuak Clevelanden puntu-grafikoetan daude adierazita zuhaitz filogenetikoaren ondoan (Ikus 4.2 Irudia espezieen izenak kontsultatzeko). Adarren punta grisek adierazten dituzte G-gunean ageri diren baina E-gunetik lehiatzen diren espezieak. c) Hazkunde klonaleko organoen (CGO) atributuak kokatuta daude, atributu hori duten espezieen batez besteko koordenatuetan. d) Hedapen laterala (LS) eta ardatz kanonikoko espezieen koordenatuen arteko Spearman korrelazioa. e) Landare-altuera (H) eta ardatz kanonikoko espezieen koordenatuen arteko Pearson korrelazioa. f) Ingurumen-aldagaien eta ardatz kanonikoko lekuen koordenatuen arteko Pearson korrelazioak. Informazio gehiago eta interpretaziorako xehetasunak 4.3 Irudiaren legendan daude.

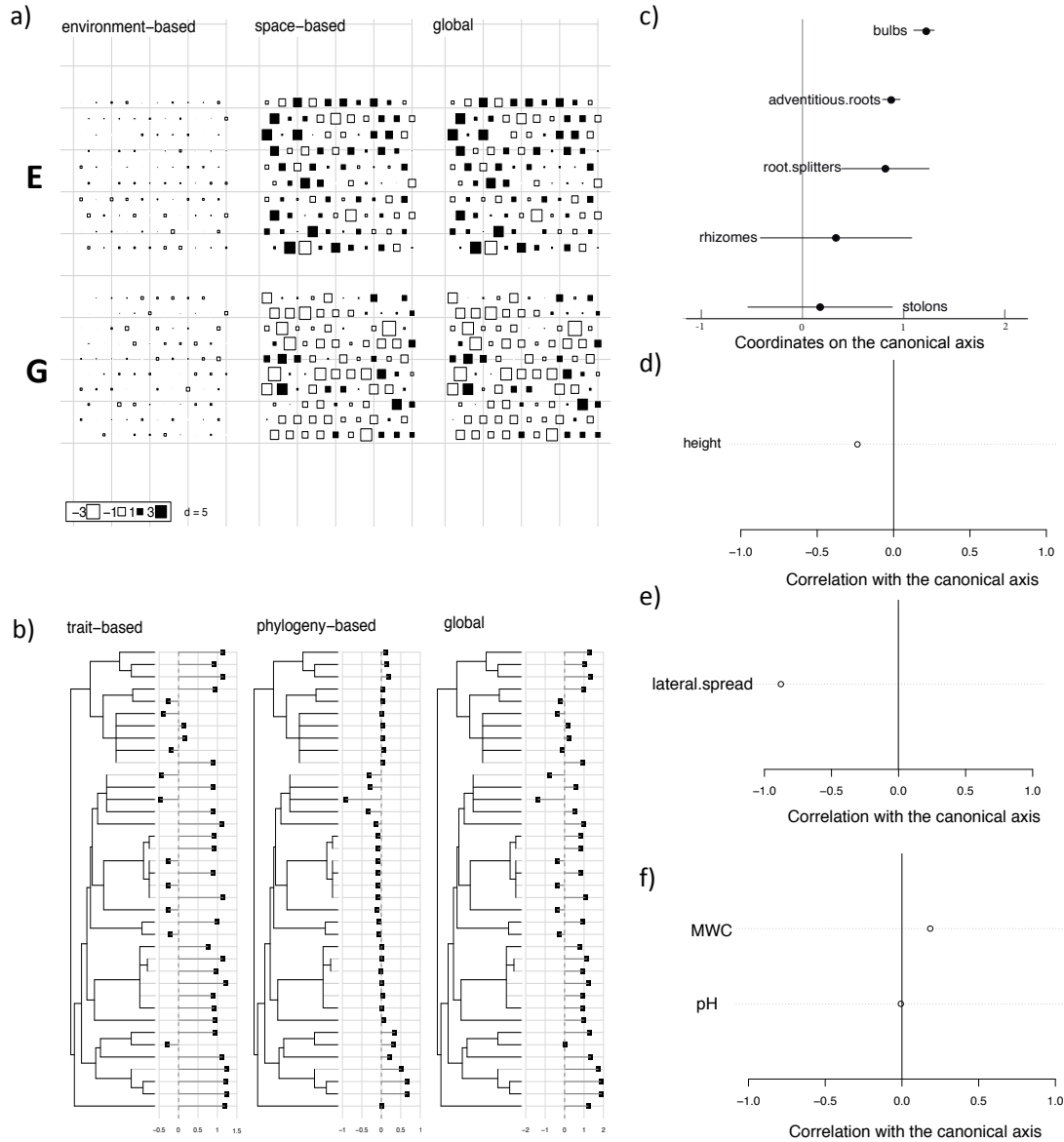
Site 2 (Igaratza, Aralar) – First axis



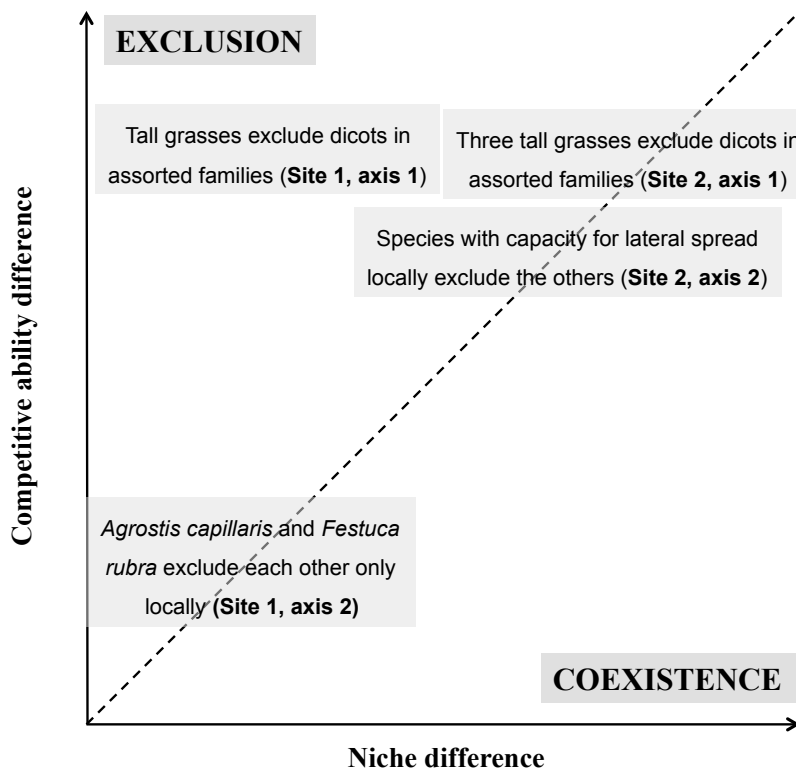
4.5. Irudia. RLQ hedatuaren emaitzak, Igaratza 1. ardatza. a) Lekueta koordenatu globalak dira lurzoru-aldagaien konbinazioaren eta aldagai espazialen konbinazioaren batura. Goialdeko 100 karratuak eskusioari (E) dagozkie eta, behealdeko 100 karratuak larratze-guneari (G). b) Espezieen koordenatu globalak definitzen dira atributu-aldagaien konbinazioaren eta aldagai filogenetikoaren konbinazioaren baturaz. Koordenatuak Clevelanden puntu-grafikoetan daude adierazita zuhaitz filogenetikoaren ondoan (Ikus 4.2 Irudia espezieen izenak kontsultatzeko). Adarren punta grisek adierazten dituzte G-guneari ageri diren baina E-gunetik lehiatuz eskludituak izan diren espezieak. c) Hazkunde klonaleko organoen (CGO) atributuak kokatuta daude, atributu hori duten espezieen batez besteko koordenatuetan. d) Hedapen laterala (LS) eta ardatz kanonikoko espezieen koordenatuen arteko Spearman korrelazioa. e) Landare-altuera (H) eta ardatz kanonikoko espezieen koordenatuen arteko Pearson korrelazioa. f) Ingurumen-aldagaien eta ardatz kanonikoko lekuen koordenatuen arteko Pearson korrelazioak. Informazio gehiago eta interpretaziorako xehetasunak 4.3 Irudiaren legendan daude.

4. Kapitulu

Site 2 (Igaratza, Aralar) – Second axis



4.6. Irudia. RLQ hedatuaren emaitzak, Igaratza 2. ardatza. a) Lekueta koordenatu globalak dira lurzoru-aldagaien konbinazioaren eta aldagai espazialen konbinazioaren batura. Goialdeko 100 karratuak eskusioari (E) dagozkie eta, behealdeko 100 karratuak larratze-guneari (G). b) Espezieen koordenatu globalak definitzen dira atributu-aldagaien konbinazioaren eta aldagai filogenetikoaren konbinazioaren baturaz. Koordenatuak Clevelanden puntu-grafikoetan daude adierazita zuhaitz filogenetikoaren ondoan (Ikus 4.2 Irudia espezieen izenak kontsultatzen). Adarren punta grisek adierazten dituzte G-gunean ageri diren baina E-gunetik lehiatuz eskludituak izan diren espezieak. c) Hazkunde klonaleko organoen (CGO) atributuak kokatuta daude, atributu hori duten espezieen batez besteko koordenatuetan. d) Hedapen laterala (LS) eta ardatz kanonikoko espezieen koordenatuen arteko Spearman korrelazioa. e) Landare-altuera (H) eta ardatz kanonikoko espezieen koordenatuen arteko Pearson korrelazioa. f) Ingurumen-aldagaien eta ardatz kanonikoko lekuen koordenatuen arteko Pearson korrelazioak. Informazio gehiago eta interpretaziorako xehetasunak 4.3 Irudiaren legendan daude.



4.7. Irudia. Lau RLQ ardatzak (4.3-4.6 Irudiak) Mayfield eta Levine (2010)-ri jarraituz interpretatuta. Koexistentzia gertatzen da nitxo-desberdintasunek lehiatze-gaitasun desberdintasunak gaintzen dituztenean. Uzkuiti 1. ardatza: gramineo lehiakorrek dikotiledoneo ahulagoak eskluditzen dituzte nitxo-egonkortze ahula den egoeran. Uzkuiti 2. ardatza: antzeko lehiatzaileek elkar kanporatzen dute eskala finenetan soilik. Igaratza 1. ardatza: gramineo lehiakorrek dikotiledoneo ahulagoak kanporatzen dituzte baina, eskusioa ahulagoa da nitxo-egonkortze moderatuaren ondorioz. Igaratza 2. ardatza: lateralki hedatzeko gaitasuna duten espezieek gainerakoak kanporatzen dituzte lokalki.

4.4. Eztabaida

Mayfield eta Levine (2010)-k (HilleRisLambers *et al.* 2012-ek eztabaidatu bezala) Chesson (2000)-en marko teorikoa erabili zuten argudiatzeko lehiazko eskusioak sortutako espezieen ahaidetasun-patroiak ondorengo menpekoak direla: landare-nitxoen desberdintasunen garrantzia eta lehiatzeko gaitasuna ematen duten ezaugarri funtzionalak filogenetikoki kontserbatzeko (hau da, seinale filogenetikoak izateko) dagoen joera. Lan honetan, manipulazio experimentalaren bidez larratzearen ekualizazio-mekanismoa kentzeak (ondorioz, zorugaineko lehia ekiditea) eta Pavoine *et al.* (2011)-en ordenamendu-teknikak erabiltzeak, ahalbidetu zuten baieztatzea larre atlantikotan lehiazko eskusioak sortzen duen patroi filogenetikoak nitxo-egonkortzearen menpekoa dela. Lan honetako emaitzek argi utzi dute lehiazko eskusioak patroi filogenetiko desberdinak sor ditzakeela,

4. Kapitulu

eta ondorioz, Mayfield eta Levine (2010)-ren proposamenarekin bat datoz; hau da, behatutako patroietatik elkar bazterten duten ingurumen-iragazki eta lehiatzeko eskusio-prozesuak inferitzeak ondorio okerretara eramane dezakela. Lehenagoko ikerketek ikertu dute ahaidetasun filogenetikoaren eragina lehiatik eratorritako patroia filogenetikoetan (Bennett *et al.* 2013; Godoy *et al.* 2014). Halere, dakigunez, ikerketa hau da lehen landa-esperimentua lehiatzeko eskusioak sortutako espezieen ahaidetasun-patroiak nitxo-egonkortzearen menpekoak diren hipotesiaren alde ebidentziak eskaini dituen.

TALDEKATZE FILOGENETIKOA NITXO-EGONKORTZEAREN AUSENTZIAN

Ikerketa honetan, lehiatze-gaitasuna ematen duten atributuek (altuera eta klonaltasuna) egitura filogenetiko esangarria zuten (seinale filogenetiko). Gramineoak altuagoak ziren eta lateralki hedatzeko gaitasun handiagoa zuten bi lekuetan eta, atributu horiek lehiatzeko gaitasuna ematen dute larre emankorretan (Craine *et al.* 2001; Grime 2001; Gough *et al.* 2012; Dickson *et al.* 2014). Aurrean bezala eta, Mayfield eta Levine (2010)-k teorizatu bezala, Uzkuetik E-gunean –hau da, larratzaile handien ekualizazio-mekanismoak gabe eta zorugaineko lehia librearekin, eta, nitxo-egonkortze oso ahularekin– gramineoen nagusitasunak beste ahaide urrunago batzuekin alderatuz, eragin zuen gramineoek gehiagotan koexistitzea beste klado urrunago batzuetako espezieek baino, eta, ondorioz, gramineoen gain-errepresentaziodun espezie-sorta batek bizirautea (hau da, taldekatzeko filogenetiko). Lan honen emaitzak ez datoz bat Bennet *et al.* (2013)-en iradokizunarekin; eurek zioten, zorugaineko lehia gogor eta tamainarekiko asimetrikoak (gure lanean behatu bezala) gain-dispertsio filogenetiko eragingo lukela. Bennet *et al.* (2013)-ek onartu zuten nitxo-desberdintasunak kontserbatuta izatea dela esperotzekoa, aldiz, lehiatze-gaitasun desberdintasunak konbergenteak izaten direla (Grime 2006). Baina, Godoy *et al.* (2014)-ek landare-komunitate esperimentalekin erakutsi bezala, eta lan honetan landare-komunitate seminaturalekin baieztatu bezala, lehiatze-gaitasun desberdintasunak kontserbatuta egon daitezke.

Pavoine *et al.* (2011)-ek deskribatutako metodoek, prozesu nagusien aldi berean gertatzen diren prozesuak atzematea ahalbidetu zuten. Uzkuetik bigarren

ardatzak erakutsi bezala (4.4 Irudia), oso ahaide hurbilak diren bi espeziek (*Festuca rubra* eta *Agrostis capillaris*) elkar eskluditu zuten eskala finean. Lehia horrek xake-taula patroia nabarmena sortu zuen, bereziki, E-gunean. Prozesu nagusian (lehen ardatza), bi espezie horiek bat egiten dute ahaide hurrunagoak diren espezie ahulak kanporatzeko. Ikerketa honetako distantziarik handienak ere oso lokalak diren arren (44 m inguru), behatutako patroiek bat egiten dute beste ikerketa batzuekin, erakusten dutenak taldekatze filogenetikoa nabarmendu egiten dela eskala espaziala handitu ahala. Hala ere, lan honetan frogatu da patroia horren erantzulea ez dela zertan izan lehiazko esklusio gogorra eskala txikienetan eta ingurumen-iragazkia eskala handiagotan (Cavender-Bares *et al.* 2009). Uzkuetik E-gunean, gramineo lehiakorrek iragazki biotiko gogorra ezartzen dute tratamendu-mailan, eta soilik bertan bizirauteko beharrezkoak diren atributuak dituzten espezieak agertzen dira (hau da, gramineo altuak begetatiboki hedatzeko gaitasunarekin); orduan, bizirautean duten espezieek elkar baztertzen dute eskala finetan.

ZORIZKOTASUNA NITXO-EGONKORTZEAREKIN

Mayfield eta Levine (2010)-ren marko teorikoarekin espero bezala, lehiazko esklusioak zorizko patroia filogenetikoa duen espezie-sorta batek bizirautea eragin zuen Igaratzen, non nitxo-egonkortzea moderatuki sendoa den. Uzkuetin bezala, Igaratzen ere lehen ardatzak errepresentatzen du kontrastea espezie altu, lateralki hedatzeko gaitasuna dutenen (gramineoak) eta, atributu horiek ez dituzten zuhaitz filogenetikoko beste adar batzuetako espezieen artean. Gramineo lehiakorrek joera dute E-gunea dominatzeko, baina, atributu horiek ez dituzten espezieen orbanak ere badaude tartekatuta (4.5a Irudia). Orban horien presentziak nitxo-egonkortzea errepresenta lezake; gramineo lehiakorrek esklusio gogorra egingo lukete pH-aren balio ertainetan (4.5a Irudiko karratu zuriak) eta, espezie ahulagoek beren aukera aurkituko lukete pH-gradientearen bi muturretan (4.5a Irudiko karratu beltzak). Lan honetan behatutako patroiek bat egiten dute beste lan batzuekin, esaten dutenak gain-dispersioa eta taldekatzea eragiten duten prozesuek, aldi berean gertatuz gero, zorizko patroia filogenetikoa sor dezaketela (Soliveres, Torices & Maestre 2012; García-Baquero & Crujeiras 2015). Guk uste dugu gramineoen lehiatze-nagusitasunak beste klado batzuen aurrean taldekatze

4. Kapitulu

filogenetikora bultzatzen duela Igaratzen. Aldi berean, nitxoan zeharreko bereizketak gain-dispersioa eragin lezake, eraginez lehia gogorragoa izatea gramineoen artean pH-balio ertainetan (beraiek ugarienak diren baldintzetan), ziperazeo eta junkazeoen artean pH-balio baxuenetan (beraiek ugarienak diren baldintzetan), eta dikotiledoneoen artean pH-balio altuenetan (beraiek ugarienak diren baldintzetan).

Bestalde, lehiatze-gaitasuna eskaintzen duten ezaugarriek seinale filogenetikoak duten arren bi lekuetan, Uzkuitin gramineoen familiakoek (Poaceae) soilik dituzte ezaugarriok, baina, Igaratzen, gramineoetan (Poaceae) eta txilarretan (Ericaceae) agertzen dira ezaugarri horiek. Aurretik zegoen landare-konposizioak zuen patroia filogenetikoak eragin zezakeen lehiatzeko eskusioaren ondoriozko taldekatzea gogorragoa izatea Uzkuitik E-gunean. Azkenik, *Poa annua* urteko espeziea bi lekuetan agertu zen gramineo lehiakorren artean; *P. annua*-k ez ditu gainontzeko gramineoek dituzten atributu lehiakorrak, izan ere, E-guneetatik lehiatze eskuditua da bi lekuetan. Salbuespen horrek ez zuen eragin nabarmenik izan Uzkuitin, espezie-atanblamenduaren patroia filogenetikoak sortzerakoan, bertan, 10 espezie monokotiledoneotik 8 gramineoak baitira. Baina, eragin zezakeen Igaratzen, non 10 espezie monokotiledoneotik 5 soilik diren gramineoak.

RLQ-ANALISIAREN MUGAK

RLQ-analisiaren ustekabeko emaitza bat izan zen lurzoru-aldagaiak oso korrelazio ahula izatea ardatz kanonikoarekin, aldagai horiek espezie-konposizioan eta espezie-taldeen ugartasunean eragina dutela frogatuta baitago (Odriozola *et al.* 2016; 4.1 Irudia). RLQ ordenamenduaren muga bat da ontzat ematen duela osagai desberdinen arteko erlazioak monotonikoak direla. Frogatuta dago hainbat espezieen erlazio ez-lineal, unimodalak dituztela ingurumen-gradienteekin, (Whittaker 1967; Austin 1987; Palmer eta Dixon 1990), beraz, erlazioak monotonikoak direla onartzea ez da zentzuzkoa. Esaterako, García-Baquero *et al.* (2016)-ek aurkitu zuten, eskala finean lurzoruko ur-edukiaren eta espezieen presentziaren arteko erlazioa kanpai-itxurakoa zela testatutako espezieen %35-ean. Hainbat ikerketek huts egin dute nitxoan eraginak detektatzen erlazio linealak onartzeagatik (Austin 2007). Kasu hori izan liteke gurea ere RLQ-ordenamendu

hedatua erabiltzerakoan, izan ere, GAM ereduaren bidez linealtasunaren baldintza erlaxatzean, erlazio ez-monotonikoak behatu baitziren (4.1 Irudia). Aurrez ere ikusi dira erlazio konplexuak lan honetan ikusitakoaren moduko pH-gradienteekiko (Jansen eta Oksanen 2013).

ETORKIZUNA

Ikerketa-komunitate gisa larre atlantiko emankorrak erabiltzeak emaitzak nahiko epe laburrean (bederatzi urte) sortzearen abantaila izan du. Halere, argi dago lehiatzeko eskusioak espezieen asanblamenduan eta patroi filogenetikoetan duen eraginaren ikerketak irabaziko lukeela, biogeografikoki eta ekologikoki desberdinak diren ikerketa-sistemak erabilia. Badirudi, gurearen moduko esperimenduetako datu-multzoak Pavoine *et al.* (2011)-en teknika bikainarekin ber-analizatzeak ebidentzia gehiago eskainiko lukeela gai honetan (baina ikusi teknikaren mugak gorago).

Esperimentu honetan larre-komunitate seminaturalak erabili zirenez, hasierako espezie-konposizioa ez zen manipulatu ikerketa-komunitateetan, beraz. Horren ondorioa da ezin izan zela esperimentalki testatu Mayfield eta Levine (2010)-ren proposamenetako bat: lehiatzeko eskusioak landare-komunitateetan sortutako patroi filogenetikoak, lehiatze-gaitasuna eskaintzen duten atributuek seinale filogenetikoak izatearen arabera dela (Mayfield & Levine 2010; HilleRisLambers *et al.* 2012). Arrazoi horregatik, uste dugu etorkizunean, esperimenduak larre emankorrak ez diren beste ekosistema batzuetan egiteaz gain, mesokosmos-esperimenduak egin beharko liratekeela. Mota horretako esperimenduetan, posible da baldintza esperimentalen gaineko kontrol zorrotzago bat egitea. Beraz, mesokosmos-esperimenduetan eskaini lezakete aukera aztertzeke asanblamendu-prozesuetan eta patroi filogenetikoetan lehiatzeko eskusioak duen eragina. Diseinu esperimentaletan testatuko lirateke nitxo-egonkortze maila desberdinak eta, espezie-arbasoengandik lehiatze-gaitasuna eskaintzen duten ezaugarriak kontserbatzeko joera duten espezieen presentzia/ausentzia.

4.5. Ondorioak

Nitxo-egonkortze desberdineko bi landare-komunitate seminatural esperimentalki manipulatur, lan honek frogatu du lehiatzko eskusioak espezieen ahaidetasun-patrietan duen eragina nitxo-egonkortzearen menpekoa dela larre atlantikoetan. Lehiatze-gaitasun altuagoko gramineoek, zuhaitz filogenetikoaren adar nagusietako espezie baxuak lehiatze kanporatu zituztenez nitxo-egonkortze ahulaz kasuan, lehiatzko eskusioaren ondorioz filogenetikoki taldekatutako espezie-sorta batek biziraun zuen. Bestalde, nitxo-egonkortze moderatuarekin, nitxo-desberdintasunek lehiatze-gaitasun desberdintasunak konpentsatu zituzten, eta espezie-asanblamenduaren zorizko patroia bat behatu zen lehiatzko eskusioaren ostean. Guk proposatzen dugu, interesgarria litzatekeela **RLQ** hedatuaren moduko metodo estatistikoak garatzea gurearen moduko beste datu-multzo batzuk analizatzeko: gai direnak uztartzeko espazioa, ingurumena, atributu funtzionalak eta filogenia, baina, hobeto doituak daudenak erlazio ez linealak atzemateko espezieen (edo atributuen) eta ingurumenaren artean. Amaitzeko, uste dugu interesgarria litzatekeela etorkizunean landa-esperimentuak egitea larre emankorrek ez diren beste ekosistema batzuetan. Horrez gain, mesokosmos-esperimentuak proposatu ditugu, jatorrizko espezie-konposizioa kontrolatuta nitxo-egonkortze maila desberdinen eraginak testatzeko.

4.6. Bibliografia

- AGP III. (2009) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants : APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **161**, 105–121.
- Austin, M.P. (1987) Models for the analysis of species' response to environmental gradients. *Vegetatio*, **69**, 35–45.
- Austin, M. (2007) Species distribution models and ecological theory: A critical assessment and some possible new approaches. *Ecological Modelling*, **200**, 1–19.
- Bennett, J.A., Lamb, E.G., Hall, J.C., Cardinal-McTeague, W.M. & Cahill, J.F. (2013) Increased competition does not lead to increased phylogenetic overdispersion in a native grassland. *Ecology Letters*, **16**, 1168–1176.
- Borchers, H.W. (2015) pracma: Practical Numerical Math Functions. R package version 1.8.3.
- Cahill, J.F., Kembel, S.W., Lamb, E.G. & Keddy, P.A. (2008) Does phylogenetic relatedness influence the strength of competition among vascular plants? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **10**, 41–50.
- Cavender-Bares, J., Kozak, K.H., Fine, P.V.A. & Kembel, S.W. (2009) The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, **12**, 693–715.
- Chesson, P. (2000) Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **31**, 343–66.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., ter Steege, H., Morgan, H.D., van der Heijden, M.G.A., Pausas, J.G. & Poorter, H. (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, **51**, 335–380.
- Craine, J.M., Froehle, J., Tilman, D.G., Wedin, D.A., Chapin, F.S., Craine, I. & Tilman, D.G. (2001) The relationships among root and leaf traits of 76 grassland species and relative abundance along fertility and disturbance gradients. *Oikos*, **93**, 274–285.
- Dayan, T. & Simberloff, D. (2005) Ecological and community-wide character displacement: The next generation. *Ecology Letters*, **8**, 875–894.
- Dickson, T.L., Mittelbach, G.G., Reynolds, H.L. & Gross, K.L. (2014) Height and

4. Kapituluva

- clonality traits determine plant community responses to fertilization. *Ecology*, **95**, 2443–2452.
- Dodélec, S., Chessel, D., Ter Braak, C.J.F. & Champely, S. (1996) Matching species traits to environmental variables: a new three- table ordination method. *Environmental and Ecological Statistics*, **3**, 143–166.
- Dray, S. & Dufour, A.B. (2007) The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software*. **22**, 1–20.
- European Commission, D.E. (2013) Interpretation manual of European Union habitats. EUR 28. DG-ENV, Luxemburg, LU.
- Fitter, A.H. & Peat, H.J. (1994) The Ecological Flora Database. *Journal of Ecology*, **82**, 415–425.
- García-Baquero, G. & Crujeiras, R.M. (2015) Can environmental constraints determine random patterns of plant species co-occurrence? *Ecology and Evolution*, **5**, 1088–1099.
- García-Baquero, G., Silvertown, J., Gowing, D.J. & Valle, C.J. (2016) Dissecting the hydrological niche: soil moisture, space and lifespan. *Journal of Vegetation Science*, **27**, 219–226.
- Godoy, O., Kraft, N.J.B. & Levine, J.M. (2014) Phylogenetic relatedness and the determinants of competitive outcomes. *Ecology Letters*, **17**, 836–844.
- Götzenberger, L., de Bello, F., Bråthen, K.A., Davison, J., Dubuis, A., Guisan, A., Lepš, J., Lindborg, R., Moora, M., Pärtel, M., Pellissier, L., Pottier, J., Vittoz, P., Zobel, K. & Zobel, M. (2012) Ecological assembly rules in plant communities-- approaches, patterns and prospects. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, **87**, 111–27.
- Gough, L., Gross, K.L., Cleland, E.E., Clark, C.M., Collins, S.L., Fargione, J.E., Pennings, S.C. & Suding, K.N. (2012) Incorporating clonal growth form clarifies the role of plant height in response to nitrogen addition. *Oecologia*, **169**, 1053–1062.
- Grime, J.P. (2001) *Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties*, 2nd Edition, 2nd ed. Wiley, London.
- Grime, J.P. (2006) Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science*, **17**, 255–260.
- Helmus, M.R., Savage, K., Diebel, M.W., Maxted, J.T. & Ives, A.R. (2007) Separating

- the determinants of phylogenetic community structure. *Ecology Letters*, **10**, 917–925.
- Herben, T. & Goldberg, D.E. (2014) Community assembly by limiting similarity vs. competitive hierarchies: Testing the consequences of dispersion of individual traits. *Journal of Ecology*, **102**, 156–166.
- HilleRisLambers, J., Adler, P.B., Harpole, W.S., Levine, J.M. & Mayfield, M.M. (2012) Rethinking Community Assembly through the Lens of Coexistence Theory. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, **43**, 227–48.
- Jackson, E., Farrington, D.S. & Henderson, K. (1986) *The Analysis of Agricultural Materials: A Manual of the Analytical Methods Used by the Agricultural Development and Advisory Service*. Ministry of Agriculture, Fisheries and Food.
- Jansen, F. & Oksanen, J. (2013) How to model species responses along ecological gradients -Huisman-Olff-Fresco models revisited. *Journal of Vegetation Science*, **24**, 1108–1117.
- Kembel, S.W., Cowan, P.D., Helmus, M.R., Cornwell, W.K., Morlon, H., Ackerly, D.D., Blomberg, S.P., & Webb, C.O. (2010) Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics* **26**, 1463–1464.
- Kleyer, M., Bekker, R.M., Knevel, I.C., Bakker, J.P., Thompson, K., Sonnenschein, M., Poschlod, P., Van Groenendael, J.M., Klimes, L., Klimesova, J., Klotz, S., Rusch, G.M., Hermy, M., Adriaens, D., Boedeltje, G., Bossuyt, B., Dannemann, A., Endels, P., Götzenberger, L., Hodgson, J.G., Jackel, A.K., Kühn, I., Kunzmann, D., Ozinga, W.A., Römermann, C., Stadler, M., Schlegelmilch, J., Steendam, H.J., Tackenberg, O., Wilmann, B., Cornelissen, J.H.C., Eriksson, O., Garnier, E. & Peco, B. (2008) The LEDA Traitbase: A database of life-history traits of the Northwest European flora. *Journal of Ecology*, **96**, 1266–1274.
- Mayfield, M.M. & Levine, J.M. (2010) Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecology Letters*, **13**, 1085–1093.
- Loidi, J. (1982) Datos sobre la vegetación de Guipúzcoa (País Vasco). *Lazaroa*, **4**, 63–90.
- Muscarella, R., Uriarte, M., Aide, T.M., Erickson, D.L., Forero-Montaña, J., Kress, W.J., Swenson, N.G. & Zimmerman, J.K. (2016) Functional convergence and phylogenetic divergence during secondary succession of subtropical wet forests in Puerto Rico. *Journal of Vegetation Science*, **27**, 283–294.

4. Kapituluua

- Palmer, M.W. & Dixon, P.M. (1990) Small-scale environmental heterogeneity and the analysis of species distributions along gradients. *Journal of Vegetation Science*, **1**, 57–65.
- Pavoine, S., Baguette, M. & Bonsall, M.B. (2010) Decomposition of trait diversity among the nodes of a phylogenetic tree. *Ecological Monographs*, **80**, 485–507.
- Pavoine, S., Vela, E., Gachet, S., de Bélair, G. & Bonsall, M.B. (2011) Linking patterns in phylogeny, traits, abiotic variables and space: a novel approach to linking environmental filtering and plant community assembly. *Journal of Ecology*, **99**, 165–175.
- R Core Team (2015) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Silvertown, J., Araya, Y. & Gowing, D. (2015) Hydrological niches in terrestrial plant communities: A review. *Journal of Ecology*, **103**, 93–108.
- Silvertown, J., Dodd, M., Gowing, D.J. & Mountford, J.O. (1999) Hydrologically defined niches reveal a basis for species richness in plant communities. *Nature*, **400**, 61–63.
- Soliveres, S., Torices, R. & Maestre, F.T. (2012) Environmental conditions and biotic interactions acting together promote phylogenetic randomness in semi-arid plant communities: New methods help to avoid misleading conclusions. *Journal of Vegetation Science*, **23**, 822–836.
- Swenson, N.G., Enquist, B.J., Pither, J., Thompson, J. & Zimmerman, J.K. (2006) The problem and promise of scale dependency in community phylogenetics. *Ecology*, **87**, 2418–2424.
- Vamosi, S.M., Heard, S.B., Vamosi, J.C. & Webb, C.O. (2009) Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure. *Molecular Ecology*, **18**, 572–592.
- Webb, C.O., Ackerly, D.D. & Kembel, S.W. (2008) Phylocom: Software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. *Bioinformatics*, **24**, 2098–2100.
- Webb, C.O., Ackerly, D.D., McPeck, M.A. & Donoghue, M.J. (2002) Phylogenies and Community Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**, 475–505.
- Webb, C.O. & Donoghue, M.J. (2005) Phylomatic: Tree assembly for applied phylogenetics. *Molecular Ecology Notes*, **5**, 181–183.

- Whittaker, R.H. (1967) Gradient Analysis of Vegetation. *Biological Reviews*, **42**, 207–264.
- Wood, S. (2006) *Generalized Additive Models: An Introduction with R*. Chapman and Hall/CRC.
- Wood, S.N. (2011) Fast stable restricted maximum likelihood and marginal likelihood estimation of semiparametric generalized linear models. *Journal of the Royal Statistical Society B*, **73**, 3–36.

5. KAPITULUA. Eztabaida Orokorra



5. Kapituluia

5.1. Emaitzen errepassoa

Tesi honetan, larratze mistoari (ardiak, behorrak eta behiak) uztea simulatu da experimentalki, eta horren eragina ikertu da Aralar Natur Parkeko larre tenperatutako lurzoru-prozesuetan eta landare-dibertsitatean. Bederatzi urtez larratzeari utzi ondoren aldaketa esangarriak gertatu ziren lurzoru- eta bazka-propietateetan (2. Kapituluia), landare-dibertsitatean eta komunitate-egituran (3. Kapituluia). Dibertsitate-galera lehiatzko esklusioagatik nabarmenagoa izan zen nitxo-egonkortze ahula den egoeretan, aldiz, lehiatzko esklusioa arindu egin zen nitxo-egonkortze moderatuan (hau da, eskala txikiko ingurumen-heterogeneotasun handiko kasuetan) (4. Kapituluia).

Larrearen ekoizpena da adierazle nagusia larratzearen eraginak auresateko lurzoru-prozesuetan (Bardgett & Wardle 2003; Schrama et al. 2013), bai eta landare-dibertsitatean ere (Milchunas et al. 1988; Cingolani et al. 2005). Hemen ikertutako larre atlantikoen moduko ekoizpen altuko larreetan espero bezala, larratze-esklusioak elikagaien zikloa eta mineralizazioa moteldu zituen, eta mikroorganismoen baliagai-erabileraren efizientzia jaitsi zuen (Aldezabal et al. 2015). Hori gertatu zen larratze-esklusioak bazkaren kalitatea jaitsi zuelako, eta baita lurzoruko tenperaturaren batezbestekoa eta aldakortasuna ere (2. Kapituluia). Larratzaileek eragindako ekualizazio-mekanismoaren ausentzian, espezie lehiakorrek espezie ahulagoak baztertu zituzten (3. Kapituluia). Espezie lehiakorrak bereziki gramineoak ziren (4. Kapituluia), oro har, C/N-proporzio altua dutenak espezie ahulagoekin alderatuz (argitaratu gabeko datuak), bereziki dikotiledoneoak (4. Kapituluia). Gainera, zenbait espezie arruntek C/N-proporzio altuagoak zituzten E-guneetan G-guneetako espeziekiekin alderatuz (argitaratu gabeko datuak). Are gehiago, larratzaileek eragindako defoliazioaren eta zapalketaren ausentziak, biomasa pilatzea eragin zuen E-guneetan, horrek, era berean, isolamendua eman zion lurzoruari eta tenperaturaren batez bestekoa eta aldakortasuna murriztea eragin zuen (2. Kapituluia).

Landare-dibertsitateari dagokionez, larratzeak eragindako ekualizazio-mekanismo gabe, espezie lehiakorrek taldekamendu espazial handiak eratu zituzten eta espezie ahulagoak lehiatzko esklusioak eragin zituzten, horrela landare-

dibertsitatea murriztuz (3. Kapituluak). Lateralki hedatzeko gaitasuna duten gramineo altuen dominantziak eta espezie ahulak baztertzeak (4. Kapituluak), eragin zuen landare-konposizioa espazialki homogeen bilakatzea eta espezie-dibertsitatea (3. Kapituluak) zein dibertsitate filogenetikoa galtzea (4. Kapituluak). Larre emankorretan espero den bezala, landareen altuera eta klonaltasuna atributu gakoak izan ziren lehiatzeko eskusiorako (4. Kapituluak), eta aurrean bezala, larratzearen ekualizazioa funtsezkoa izan zen espezieen koexistentziarako (3. eta 4. Kapituluak). Larratzearen presentzian, aipatutako ezaugarriak zituzten espezieak kontrolpean mantendu ziren, ziurrenik, ezin zituztelako atributuak erabat garatu. Larratzeari uztean, ordea, espezieak kontrolpetik libratu ziren eta larreaz jabetu ziren nahiko epe laburrean (bederatzi urte). Azkenik, nitxo-egonkortzea ahula izatea espero denez larre emankorretan eta, prozesu biotikoak nagusitzea espero denez eskala txikietan, aipatzekoa da eskala txikiko pH heterogeneotasunak eragin zuen nitxo-egonkortze moderatua (3. eta 4. Kapituluak). Nitxo-egonkortze horrek lehiatzeko eskusioa leundu zuen eta espezie-dibertsitatea eta dibertsitate filogenetikoa galtzea ekidin zuen (4. Kapituluak). Nitxo-egonkortze ahula zen egoeran, gramineo lehiakorrek lehiatzeko eskusioa zituzten zuhaitz filogenetikoaren adar guztietako dikotiledoneoak, eta lehiatzeko eskusioak filogenetikoki taldekatutako espezie-sorta batek bizirautea eragin zuen (egitura filogenetikoki taldekatua duen espezie-sortak bizirautea). Bestalde, nitxo-egonkortze moderatuki gogorpean, nitxo-egonkortzearen eragina lehiatzeko eskusioaren eraginari kontrajarri zitzaion, eta horrek, espezie-dibertsitatearen eta dibertsitate filogenetikoaren galera xumeagoa izatea eragin zuen (zorizko egitura filogenetikoa duen espezie-sortak bizirautea).

5.2. Larre atlantikoaren etorkizuna

Tesi honetan aurkeztutako emaitzek argi utzi dute larre atlantikoaren etorkizuna, abere larratzaile handien jarduerarekiko erabat dependentea dela. Larratzaile basati gehienak desagertuta daudenez Europan, bi kudeaketa-tresna nagusi erabiltzen dira habitat irekien kontserbaziorako: herbiboro basati handiak bersartzea eta larratze-sistema estentsibo tradizionaleri eustea (Sutherland 2002). Herbiboro basatiak bersartzearen adibide interesgarria da Herbeheretako Oostvaardersplassen-en egindakoa: ur-mailaren gora-behera naturalak

5. Kapitulu

ahalbidetzeak eta herbiboro-komunitate basatia berrezartzeak zuhaitzi-larre paisaia-mosaikoa sortu du urte gutxitan (Smit et al. 2015). Halere, Euskal Mendien moduko guneetan, non abereak modu tradizionalan kudeatzen diren oraindik, balio sozial eta tradizional handiko sistema hori modu jasangarrian kudeatzeak balioko luke bertako larre seminaturalak kontserbatzeko. Sarrera Orokorrean aipatu bezala, lehen sektorea ez da ekonomikoki garrantzitsua Euskal Herri atlantikoan, BPGaren %1 baino gutxiago errepresentatzen (EUSTAT 2011), eta garatzeko potentziala ere mugatua da, orografia malkartsua dela medio. Aitzitik, kalitate gastronomiko altua eta gizartean onarpen zabala duten bertako produktuek badute garrantzia sozial eta ekonomikoa. Horren adibide dira Idiazabalko Gazta Eguna (Idiazabalturismo.com 2016), aurten Donostian banatuko diren Nazioarteko Gazta Sariak (Gff.co.uk 2016), maila altuko gastronomia interes turistiko nagusienetakoa izatea Euskal Herrian, edo mundu-mailan ezaguna den sukaldaritza-unibertsitate bat izatea (Basque Culinary Center) (Bculinary.com 2016). Nahiz eta halako gogoetak ez dauden tesi honen helburuen artean, argi dago abeltzantzaren intentsifikazioak ondorio ekologikoak, sozialak eta ekonomikoak izango lituzkeela.

5.3. Etorkizuneko aukerak

Sutherland et al. (2013)-ek ikerketa gehiago behar duten funtsezko galdera ekologikoen artean sartu zuten heterogeneotasun espazio-tenporalaren eragina biodibertsitatean. Ekoizpen altuko larre atlantikoek epe motzean erantzuten diote aldaketa esperimentalei (adb. larratze-esklusioari). Horregatik, ekosistema interesgarriak izan litezke, esperimentalki eragindako aldaketen aurrean, biodibertsitatearen edo bestelako prozesuen dinamika espazio-tenporalak aztertzeko. Tesi honetan eginiko lanaren gehiengoa transbertsala (une konkretu batean egin) izan da. Halere, eginiko analisi longitudinal (denboran zehar egin) apurrek ekarpen interesgarriak egin dituzte: adibidez, tenperaturaren neurketa longitudinalak erakutsi du, larratzepean lurzoruko tenperaturaren gorabehera itzelak gertatzen direla epe motzean. Larratzearen eragin garrantzitsu hori ez da kontuan izan orain arte eta, bere ondorioek ikerketa gehiago eskatzen dute.

Biologia filogenetikoaren eta komunitate-ekologiaren duela gutxiko bategiteak (Webb et al. 2002; Cavender-Bares et al. 2009) aukera berriak eskaini dizkio espezieen asanblamendu-prozesuen ikerketari. Egun, larratzearen eraginak larreen konposizioan aurrerako muga nagusienetakoa da larre-sistemen historia ebolutiboa estimatzeko zailtasuna (Oosterheld & Semmartin 2011). Ezaugarri funtzionalen eta filogenien konbinazioa tresna interesgarria izan liteke landare-komunitateek gertaera historikoen aurrean izan dituzten moldapenak ulertzeko. Cingolani et al. (2005)-ek proposatu zuten larratzearen historia luzeko larre emankorretan, larratzaile-dentsitateak fluktuazio handiak izango zituela denboran zehar. Horrek eragingo zuen presioa larratze-intentsitate handiak jasateko eta, baita larrearen errezela dominatzeko ere larratze-intentsitatea argiatiko eta espazioagatiko lehia neutralizatzeko ahulegia zen garaitan edo lekutan. Etorkizunean testatzeko hipotesi interesgarria litzateke ea fluktuazio horiek eragin duten filogenetikoki kontserbatzea larratzea toleratzeko atributuak eta, argiatik eta espazioagatik lehiatzeko atributuak. 4. kapituluko emaitzek bat egiten dute hipotesi horrekin: espezie gehienek hazkunde begetatiboa dute, larratzearekiko moldaera ebolutiboa dena. Gainera, landare-altuera eta lateralki hedatzeko gaitasuna filogenetikoki kontserbatuak daude, eta biak dira beharrezkoak errezela dominatzeko larre emankorretan. Bestelako larreetan, bestelako presioek beste atributu funtzional batzuen kontserbazio filogenetikoa eragingo lukete; esaterako, defentsa fisikoak herbiboroen aurrean edo zorupeko adaptazioak baliagaien partiziorako.

Beste larratze-esklusio esperimentu bat interesgarria izan liteke ikerketa-area honetan. Bertan, larratze-esklusiorako itxiturak nitxo-egonkortze gradiente batean ezarriko lirateke: lurzoru sakoneko larre dentsitateak, non nitxo-egonkortzea ahula izango den, lurzoru azaleko larre harritsueta, non pH-heterogeneotasun handiak (kareharriaren hurbiltasunagatik) eta ur-estresak (infiltrazioagatiko ur-galeragatik) nitxo-egonkortze gogorra eragingo luketen. Hasteko, interesgarria litzateke aztertzea ea kontserbatutako atributuak aldatzen diren egonkortze-gradiente zehar. Adibidez, errezelaren dominantzian laguntzen duten atributuak filogenetikoki kontserbatuta izatea esperoko litzateke larre dentsitatean; bestalde, zorupeko baliagaiak ustiatzeko atributuak filogenetikoki kontserbatuta izatea

5. Kapitulu

esperoko litzateke larre harritsuari. Larratze-guneen eta esklusio-guneen arteko konparaketak ahalbidetuko luke aztertzea nitxo-egonkortzearen eta lehiatze-motaren ondorioak. Horrez gain, laginketa-diseinu espazialki esplizitu bat urtero eginez, biodibertsitatearen dinamika espazio-tenporala aztertu ahalko litzateke, ezarritako baldintza esperimentaletan. Azkenik, aurretik dauden landare-komunitate naturalekin lan eginda, ezinezkoa da jatorrizko espezie-konposizioa manipulatzeko. Mesokosmos-esperimentu bat goiko landa-esperimentuarekin konbinatzea interesgarria litzateke. Halako esperimentuak ahalbidetuko luke aztertzea lehiatzeko esklusioaren eraginak asanblamendu prozesuetan eta egitura filogenetikoetan; esperimentuan nitxo-egonkortze maila desberdinen eta landare-komunitateko lehiatze-gaitasunen egitura filogenetiko desberdinen konbinazioak testatuko lirateke.

5.4. Bibliografia

- Aldezabal, A., Moragues, L., Odriozola, I., & Mijangos, I. 2015. Impact of grazing abandonment on plant and soil microbial communities in an Atlantic mountain grassland. *Applied Soil Ecology* 96: 251–260.
- Bardgett, R.D., & Wardle, D.A. 2003. Herbivore mediated linkages between aboveground and belowground communities. *Ecology* 84: 2258–2268.
- Bculinary.com. 2016. *Home - Basque Culinary Center*. [online] Available at: <http://www.bculinary.com/es/home> [Accessed 18 Apr. 2016].
- Cavender-Bares, J., Kozak, K.H., Fine, P.V.A., & Kembel, S.W. 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters* 12: 693–715.
- Cingolani, A.M., Noy-Meir, I., & Díaz, S. 2005. Grazing Effects on Rangeland Diversity: a Synthesis of Contemporary Models. *Ecological Applications* 15: 757–773.
- EUSTAT 2011. Agricultural census. <http://en.eustat.eus/>
- Gff.co.uk. 2016. *World Cheese Awards | The Guild of Fine Food*. [online] Available at: <https://gff.co.uk/awards/world-cheese-awards/> [Accessed 18 Apr. 2016].
- Idiazabalturismo.com. 2016. *Día del queso*. [online] Available at: <http://www.idiazabalturismo.com/es/queso-idiazabal/dia-del-queso.html> [Accessed 18 Apr. 2016].
- Milchunas, D.G., Sala, O.E., & Lauenroth, W.K. 1988. A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *The American Naturalist* 132: 87–106.
- Oosterheld, M., & Semmartin, M. 2011. Impact of grazing on species composition: Adding complexity to a generalized model. *Austral Ecology* 36: 881–890.
- Schrama, M., Veen, G.F.C., Bakker, E.S.L., Ruifrok, J.L., Bakker, J.P., & Olf, H. 2013. An integrated perspective to explain nitrogen mineralization in grazed ecosystems. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 15: 32–44.
- Smit, C., Ruifrok, J.L., van Klink, R., & Olf, H. 2015. Rewilding with large herbivores: The importance of grazing refuges for sapling establishment and wood-pasture formation. *Biological Conservation* 182: 134–142.
- Sutherland, W.J. 2002. Conservation biology: openness in management. *Nature* 418: 834–835.

5. *Kapitulua*

Sutherland, W.J., Freckleton, R.P., Godfray, H.C.J., Beissinger, S.R., Benton, T., Cameron, D.D., Carmel, Y., Coomes, D.A., Coulson, T., Emmerson, M.C., Hails, R.S., Hays, G.C., Hodgson, D.J., Hutchings, M.J., Johnson, D., Jones, J.P.G., Keeling, M.J., Kokko, H., Kunin, W.E., Lambin, X., Lewis, O.T., Malhi, Y., Mieszkowska, N., Milner-Gulland, E.J., Norris, K., Phillimore, A.B., Purves, D.W., Reid, J.M., Reuman, D.C., Thompson, K., Travis, J.M.J., Turnbull, L.A., Wardle, D.A., & Wiegand, T. 2013. Identification of 100 fundamental ecological questions. *Journal of Ecology* 101: 58–67.

Webb, C.O., Ackerly, D.D., McPeck, M.A., & Donoghue, M.J. 2002. Phylogenies and Community Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 475–505.

6. KAPITULUA. Ondorio Orokorrak



6. *Kapitulua*

1. Herbiboro handien eskusioak lurzoruko elikagaien zikloa moteldu zuen, batetik, lurzoruko ur-edukia eta bazkaren kalitatea moldatuz, baina, bereziki, lurzoruko tenperatura-erregimena sakonki eraldatuz.

2. Larratze-esklusioak C/N-proporzio baxuko hainbat espezie, beste kalitate baxuagoko espezieekin ordeztzea eragin zuen. Gainera, larratzeak kalitate altuagoko birsortzea eragin zuen espezie-mailan ere. Horrez gain, larratzaileen ausentzian orbelaren pilaketak isolamendua eman zion lurriari, eta horrek, lurzoru-tenperaturaren batez bestekoa eta gorabeherak jaitea eragin zuen. Kalitate altuagoko baliagaien eta tenperatura altuagoaren konbinazioak, normalki ur-eskasiarik gabe, elikagaien zikloa eta mineralizazioa areagotzea eragin zuen larratze-baldintzetan.

3. Herbiboroek eragindako asaldura amaitzeak (ekualizazio-mekanismo sendoa) lehiatze-gaitasun altuagoko espezieak faboratu zituen eta horiek, era berean, taldekamendu espazial handiak sortu zituzten eta espezie ahulagoak baztertu zituzten lehiatze, horrela espezie-dibertsitatea jaitsiz.

4. Herbiboroen ekualizazio-mekanismoarekin amaitzeak lehiatze gogorra eragin zuen nitxo-egonkortze ahuleko lekuan. Bestalde, nitxo-egonkortzeak lehiatze gogorra leundu zuen nitxo-egonkortzea moderatuki sendoa zen lekuan.

5. Espezieei lehiatze-gaitasuna ematen dien ezaugarriak (hau da, altuera eta klonaltasuna) filogenetikoki kontserbatuta zeuden ikertutako larreetan. Gramineoen familiko (Poaceae) espezieek, oro har, lehiatze-gaitasun handiagoa izan zuten. Nitxo-egonkortze ahularekin, lehiatze gogorraren ondoren, gramineoen gain-errepresentazioa duen eta egitura filogenetiko taldekatua duen espezie-sorta batek biziraun zuen (dibertsitate filogenetikoaren galera nabarmena). Aldiz, nitxo-egonkortze lehiatze-gaitasuneko desberdintasunen eraginari kontrajarri zitzaionean, lehiatze gogorra zorizko egitura filogenetiko duen espezie-sorta batek bizirautea eragin zuen (dibertsitate filogenetikoaren galera txikiagoa).

6. Bederatzi urteko larratze-esklusioak elikagaien zikloa eta mineralizazioa moteldu zituenez eta, landare-konposizioaren heterogeneotasun espazialaren eta landare-dibertsitatearen galera eragin zuenez, lan honen ondorio nagusia da ganadu mistoarekin (ardiak, behorrak eta behiak) eginiko larratze tradizionala funtsezko faktorea dela larre atlantikoen lurzoru-funtzionamendua eta landare-dibertsitatea mantentzeko.