

DADES GENERALS SOBRE LA REPRODUCCIÓ DELS BRIÒFITS DE L'ALTA VALL DEL TER

Francisco Lloret Maya *

Rebut: juliol de 1987

SUMMARY

Data on reproduction of Bryophytes in the high valley of Ter River (Eastern Pyrenees)

Some data on the sexual reproduction and the vegetative multiplication of the bryophytes found in a valley of the Eastern Pyrenees are given: frequency and season of the reproduction, effect of altitude and influence of the type of sexuality (monoecious or dioecious).

RESUM

Hom aporta dades sobre diferents aspectes de la reproducció sexual i de la multiplicació vegetativa dels briòfits d'una vall del Pirineu oriental: la freqüència i l'estació de l'any de la seva fructificació, l'efecte de l'altitud i la influència del grau de diferenciació sexual (monoècia o dioècia).

MOTS CLAU: briòfits, reproducció, Pirineus

KEY WORDS: Bryophytes, reproduction, Pyrenees

INTRODUCCIÓ

L'interès pels mecanismes reproductius dels briòfits no és un fenomen recent (GEMMELL, 1950), però els darrers anys diferents autors s'han interessat per les seves implicacions evolutives (LONGTON, 1976; LONGTON & MILES, 1982), biogeogràfiques (LONGTON & SCHUSTER, 1983; SCHUSTER, 1983) o ecològiques (DURING, 1979).

Les flors regionals constitueixen una important font de dades com a base per estudiar aquests temes. Així, LONGTON &

MILES (1982) van recopilar les referències aportades per SMITH (1978) en la seva flora muscinal de Gran Bretanya. Poc després, LONGTON & SCHUSTER (1983) van fer el mateix amb les flors de Nova Zelanda (SAINSBURY, 1955) i Guatemala (BARTRAM, 1949).

L'estudi intensiu durant tres anys de la brioflora de l'alta vall del Ter ha permès de recollir una important quantitat d'informació referent a la reproducció dels briòfits en aquesta zona. Malgrat que aquesta àrea de treball és més reduïda que la dels

* Departament de Biologia Animal, Biologia Vegetal i Ecologia. Facultat de Ciències. Universitat Autònoma de Barcelona. 08193 Bellaterra, Barcelona.

esmentats autors, la qual cosa comporta unes evidents diferències en els resultats, és possible establir tota una sèrie de comparances i d'interpretacions amb aquests altres treballs.

Tanmateix, les característiques del territori estudiat, amb un desnivell de 1.800 metres aproximadament, permeten d'establir interessants comparacions entre el comportament reproductiu de les poblacions que viuen als diferents estatges altitudinals.

DESCRIPCIÓ DE L'ÀREA D'ESTUDI

La zona estudiada, amb 150 km² de superfície aproximadament, correspon a la capçalera del riu Ter i presenta un gradient altitudinal des de 940 m, a la part més baixa, fins als 2.875 m del cim culminant del Bastiments. Els substrats litològics predominants són materials metamòrfics sedimentaris cambro-ordovícics (esquistes) a la part central de la vall, gneïss o, més rarament, granitoids intrusius a la capçalera i calcàries devòniques a la zona meridional de la serra Cavallera. També són freqüents els afloraments de marbres a la part alta i mitjana de la conca.

El clima de muntanya de la zona és condicionat per la proximitat de la mar Mediterrània (XERCAVINS, 1985). Les precipitacions superen els 1.000 mm anuals, una gran part de les quals és produïda per les masses estivals d'aire humit, procedents del mar. Les temperatures mitjanes anuals oscil·len entre els 8,5-9 °C a les parts baixes de la vall, i els 0-1 °C a les parts més elevades de les muntanyes. Les

nevades són freqüents i la neu hi resta fins a finals de primavera o principis d'estiu.

La vegetació ve determinada per l'existència de tres estatges altitudinals ben diferenciats. L'estatge montà, fins als 1.600 metres d'altitud aproximadament, ha estat molt afectat per l'activitat humana. Als vessants predominen els boscos de freixes i, més localment, algunes rouredes i fagedes. Els fons de vall són ocupats pels boscos de ribera. A les àrees deforestades apareixen diferents landes de bruguerola (*Calluna vulgaris*) i de gòdua (*Sarothamnus scoparius*).

Les comunitats més característiques de l'estatge subalpí són les pinedes de *Pinus mugo* ssp. *uncinata*, a vegades dominades per *Betula pendula* o *Abies alba*. Als vessants assolats hom troba matolls de degradació amb *Juniperus communis* ssp. *alpina*, *Genista purgans* i, més rarament, *Arctostaphylos uva-ursi*. Els prats sobre substrat silícic resten inclosos a l'aliança *Nardion strictae* Br.-Bl. i, sobre materials calcaris, a l'ordre *Seslerietae coerulae* Br.-Bl.

Les comunitats predominants a l'estatge alpí (BRAUN-BLANQUET, 1948) són prats de l'ordre *Caricetalia curvulae* Br.-Bl. També són freqüents les comunitats fontinals, les de prats higròfils i, més localment, les de congestes. La vegetació rupícola és representada per l'aliança *Androsacion vandellii* Br.-Bl. i a les tarteres hom troba comunitats del *Senecion leucophylli* Br.-Bl.

RESULTATS I DISCUSSIÓ

Els resultats han estat obtinguts a partir de les dades de totes les recol·leccions

TAULA I. Reproducció sexual, freqüència de la fructificació i multiplicació vegetativa dels tàxons trobats a la vall.
Number and percentage of taxa with sexual and asexual reproduction, and frequency of the sexual reproduction.

| | Fructifiquen | | No fructifiquen | | Prop. vegetat. | | Freq. fructificació (Nom. tàx.) | | | |
|------------|--------------|------|-----------------|------|----------------|------|---------------------------------|--------------|--------------|---------------|
| | Nom. tàx. | % | Nom. tàx. | % | Nom. tàx. | % | Rara <25% | Ocas. 25-50% | Freq. 50-75% | Constant >75% |
| Hepàtiques | 13 | 15,5 | 71 | 84,5 | 21 | 25,0 | 4 | 6 | 3 | 0 |
| Molses | 144 | 48,6 | 152 | 51,3 | 33 | 11,2 | 17 | 45 | 33 | 49 |
| Total | 157 | 41,3 | 223 | 58,7 | 54 | 14,2 | 21 | 51 | 36 | 49 |

que es van fer durant els anys 1984, 1985 i 1986, durant la realització de l'estudi del catàleg de briòfits de la zona, el qual comprèn 380 tàxons (296 moltes i 84 hepàtiques) (LLORET, 1987).

Els resultats globals de la freqüència de fructificació queden reflectits a la taula I. Més de la meitat dels tàxons roman estèril, amb diferències notables entre hepàtiques (només un 15 % fructifica) i moltes (48,6 % de les espècies s'han trobat fèrtils).

Entre els briòfits que fructifiquen alguna vegada, més de la meitat de les moltes ho fan de forma freqüent o constant. En hepàtiques, en canvi, aquesta proporció no arriba a la quarta part, i ni una de sola d'aquestes ho fa de manera constant.

En general, moltes poblacions de briòfits romanen freqüentment estèrils al camp, malgrat que gairebé totes les espècies que es coneixen al món s'han trobat fructificades en algun punt de la seva àrea de distribució mundial (LONGTON & SCHUSTER, 1983).

Si es té en compte que molts briòfits són exclusivament dioics —per exemple, el 56 % de la brioflora britànica (LONGTON & MILES, 1982)—, és evident que aquesta és una de les principals causes que expliquen la raresa de fructificacions (LONGTON & SCHUSTER, 1983).

Tanmateix, la proximitat de gametangis masculins i femenins en les espècies monoiques afavoreix l'autofecundació, amb les restriccions de variabilitat genètica que això comporta.

A la zona estudiada, les espècies monoiques són clarament les que fructifiquen més sovint: en moltes, el 87,1 % de les espècies monoiques es troben fèrtils alguna vegada, mentre que en les dioiques aquest percentatge és només del 27,7 %.

En hepàtiques, el 40 % dels tàxons monoics fructifiquen i només el 3,4 % dels dioics ho fan (taula II).

Recíprocament, el 87,1 % de les moltes que fructifiquen són monoiques; en hepàtiques, aquest percentatge és del 69,2 %.

Els tests de χ^2 indiquen que el tipus de reproducció monoica o dioica i la fructificació no són significativament independents ($P < 0,01$) tant en el cas de les moltes ($\chi^2 = 93,20$, $n = 2$), com en el de les hepàtiques ($\chi^2 = 20,96$, $n = 2$).

Aquests trets són similars als observats per LONGTON & MILES (1982) a la flora muscinal anglesa, amb la particularitat que, en el cas pirinenc, els percentatges de fructificació són apreciablement inferiors. Això és atribuïble a la menor extensió del territori considerat i al curt període de temps en què s'ha basat l'estudi, comparat amb el de molts anys de treballs i observacions que representa la confecció de la brioflora de tot un país.

Aquest fet s'accentua si es pensa que el període de temps durant el qual l'espòrit de les hepàtiques és visible és molt més curt que en el cas de les moltes. Això pot provocar una certa subvaloració de la freqüència de fructificació en hepàtiques.

Al contrari, la situació s'inverteix en considerar el nombre de tàxons amb algun tipus d'estructura especialitzada en la reproducció vegetativa (propàguls, gemmes rizoïdals, fillidis caducs, branques propagulíferes). En hepàtiques, aquestes són més freqüents que en moltes (un 25 % dels tàxons, enfront d'un 11 % en moltes; taula I), però tampoc no es presenten en un percentatge gaire elevat d'espècies.

Hi ha, per tant, un important grup de tàxons (56 hepàtiques i 177 moltes) al qual no s'ha observat cap tipus d'estructura reproductora. Alguns d'aquests tà-

TAULA II. Fertilitat dels tàxons, segons el tipus de reproducció sexual (monoica o dioica).
Fertility of the taxa, according to the type of sexual reproduction (monoecious or dioecious).

| | <i>Moltes</i> | | <i>Hepàtiques</i> | |
|------------------------|-----------------|--------------------|-------------------|--------------------|
| | <i>Fructif.</i> | <i>No fructif.</i> | <i>Fructif.</i> | <i>No fructif.</i> |
| Monoiques | 88 | 13 | 9 | 13 |
| Dioiques | 52 | 136 | 2 | 56 |
| Variable o sense dades | 4 | 3 | 2 | 2 |

xons probablement les tenen, però la seva raresa o la dificultat d'observació ha impedit de detectar-les.

A l'extrem oposat, hi ha molt poques espècies que presentin simultàniament reproducció sexual i vegetativa (*Marchantia polymorpha*, *Tetraphis pellucida*). Malgrat que tenen una reduïda importància quantitativa en el conjunt d'espècies, el seu pes específic sí que és important, donada la particularitat de la seva estratègia reproductiva.

Si es compara la freqüència de reproducció asexual, respecte al tipus de reproducció (taula III), s'observa que en les moltes el 93,4 % dels tàxons que presenten algun tipus de propàgul correspon a tàxons dioïcs, però només el 19 % de les espècies dioïques, i l'1 % de les monoiques formen aquestes estructures.

D'altra banda, el 96,9 % dels tàxons que presenten propàguls no han estat observats en estat fèrtil, malgrat que solament el 20,4 % de les espècies observades estèrils formaven estructures especialitzades de reproducció asexual.

Els tests de χ^2 indiquen que ni la reproducció asexual i el tipus de reproducció monoïca o dioïca ($\chi^2 = 16,06$, $n = 2$), d'una banda, ni la reproducció asexual i la fructificació ($\chi^2 = 29,77$, $n = 1$), de l'altra, són significativament independents ($P < 0,01$).

En hepàtiques, aquesta situació sembla diferent. El 76,2 % dels tàxons amb reproducció asexual especialitzada són dioïques.

Sols el 38,1 % dels dioïcs i el 22,2 % dels monoïcs formen propàguls.

El 90,5 % de les espècies amb propàguls no fructifica i, del total d'estèrils, només el 36,5 % forma propàguls.

En aquest cas, però, les proves de χ^2 indiquen que aquests mateixos factors són significativament independents ($P < 0,01$): reproducció monoïca o dioïca/reproducció asexual ($\chi^2 = 0,75$, $n = 2$), i reproducció asexual/fructificació ($\chi^2 = 0,76$, $n = 1$).

Es pot afirmar, doncs, que en les moltes, la reproducció asexual és més freqüent en les espècies dioïques que en les monoiques, i en les espècies que no fructifiquen que no pas en les que sí que ho fan.

LONGTON & SCHUSTER (1983) estimen que, en moltes, la reproducció asexual és més lligada a la dioècia que a la manca de fructificació. En el cas estudiat, això no sembla d'aquesta manera, si bé és indubtable la limitació de les dades disponibles.

Les diferències entre els mecanismes reproductius de les espècies dioïques i les monoiques han fet suggerir a alguns autors (LONGTON & SCHUSTER, 1983) l'avantatge adaptatiu que, en determinats ambients, comporta algun d'aquests sistemes reproductius. Així, les espècies monoiques poden ésser afavorides en hàbitats de duració limitada (epífits) o amb manca d'aigua.

A l'alta vall del Ter, entre les espècies epífites sembla existir una major proporció de tàxons monoïcs que dioïcs (1:1,10),

TAULA III. Tipus de reproducció sexual i fertilitat dels tàxons, segons l'existència de multiplicació vegetativa.
Type of sexual reproduction and fertility of the taxa, according to the presence of asexual reproduction.

| | Monoïques | Dioïques | Variable o sense dades | Fructif. | No fructif. |
|--------------------|-----------|----------|------------------------|----------|-------------|
| <i>Moltes</i> | | | | | |
| Prop. vegetat. | 1 | 30 | 1 | 1 | 31 |
| Sense prop. veget. | 100 | 158 | 6 | 143 | 121 |
| <i>Hepàtiques</i> | | | | | |
| Prop. vegetat. | 4 | 16 | 1 | 2 | 19 |
| Sense prop. veget. | 18 | 42 | 3 | 11 | 52 |

TAULA IV. Nombre de tàxons i de recol·leccions fèrtils als diferents estatsge altitudinals.
Number of fertile taxa and collections in the altitudinal levels.

| | Tàxons | | | | | | Recol·leccions | | | | | |
|---------|---------|--------|-------|------------------|--------|--------|----------------|---------|-----------|------------------|-----------|-----|
| | Fèrtils | | | Prop. vegetativa | | | Fèrtils | | | Prop. vegetativa | | |
| | Molses | Hepàt. | Total | % total | Molses | Hepàt. | Total | % total | Nom. rec. | % | Nom. rec. | % |
| Alpí | 26 | 3 | 29 | 19,3 | 4 | 5 | 9 | 6,0 | 63 | 16,0 | 17 | 4,3 |
| Subalpí | 109 | 11 | 120 | 42,4 | 19 | 16 | 37 | 24,7 | 456 | 25,7 | 89 | 5,0 |
| Montà | 100 | 7 | 107 | 41,1 | 15 | 5 | 20 | 13,3 | 417 | 26,8 | 79 | 5,1 |

en comparació a la proporció obtinguda amb el total d'espècies de la zona (1:2,0).

No succeeix el mateix en els ambients saxícoles més exposats i assolellats, on les espècies monoiques són menys abundants (1:2,53), en proporció, que en el conjunt global de la vall.

Es pot argumentar que, a la zona estudiada, les condicions d'humitat no són tan restrictives com per produir situacions importants de dèficit hídric. Però, realitzant el mateix tipus de comparació amb les espècies trobades a la zona gipsícola de Calaf, molt més àrida, i amb un període apte per al desenvolupament dels briòfits força curt, es troba una proporció de 1:2,10, que tampoc no indica un predomini d'espècies monoiques.

Respecte a la distribució en estatsge altitudinals, s'observa que als estatsge montà i subalpí el nombre de tàxons fèrtils és similar, i que aquesta quantitat disminueix apreciablement a l'estatge alpí (taula IV).

En aquest estatge superior, les condicions ambientals són extremament dures. L'exposició directa als freds i vents hivernals i les fortes dessecacions de l'estiu fan que les urnes madures avortin, com s'ha pogut comprovar en poblacions de *Racomitrium heterostichum* (Hedw.) Brid. var. *affine* (Web. & Mohr) Amann durant l'hivern de 1985 a la regió d'Ulldeter. Malgrat això, a vegades és sorprenent la capacitat de supervivència dels esporòfits joves dins del medi estable que representa la neu.

Aquesta disminució de l'activitat reproductora a les cotes més elevades sembla afectar també la reproducció vegetativa. Mentre que en el conjunt de tota la vall les espècies que presenten aquest tipus de reproducció són el 14 % aproximadament, a l'estatge alpí aquest percentatge és només del 6 %. Aquest fet concorda amb la menor producció d'esporòfits a les regions polars, assenyalada per LONGTON & SCHUSTER (1983).

La primavera i l'estiu són les èpoques de l'any en què un nombre més gran d'espècies presenta els esporòfits madurs (figura 1). Aquesta tendència es fa més acusada als estatsge altitudinals superiors, fins a convertir-se pràcticament en l'única a l'estatge alpí (fig. 2).

S'ha de precisar que aquestes dades són influïdes per la diferent intensitat del mostreig realitzat al llarg de l'any, més

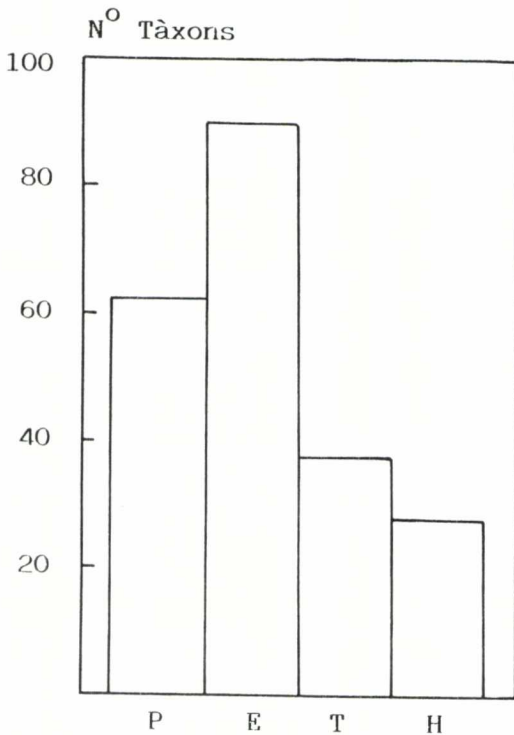


FIG. 1. Tàxons madurs a les diferents estacions de l'any.
Mature taxa in the four seasons of the year.

escàs a les parts altes de la vall durant l'hivern. A desgrat d'això, aquests valors semblen coherents si es complementen amb els estudis realitzats sobre poblacions fixes al llarg de tot l'any, els quals revelen un endarreriment en la maduració de l'esporeït a major altitud (LLORET, 1986).

Un altre fet notable és l'important nombre d'espècies que fructifiquen durant l'hivern a l'estatge montà. Una part apreciable d'aquestes correspon a espè-

cies anuals o paucianuals (*Aloina rigida* (Hedw.) Limpr., *Phascum cuspidatum* Hedw., *Pottia* sp. pl.), que presenten el seu òptim de creixement vegetatiu i de reproducció durant el període de gener a març, i que tenen en aquesta zona el seu límit superior de distribució.

Finalment, les espècies que es presenten fèrtils a la tardor, tenen, en general, les urnes semibuides, ja que el moment més intens de dispersió d'espores ha tingut lloc durant l'estiu.

Si es té en compte el total de recol·leccions efectuades a la zona (taula IV), s'observa també una disminució de la fertilitat en augmentar l'altitud, però amb uns valors notablement inferiors als obtinguts a partir dels tàxons. Això és lògic, donat que no totes les mostres d'un tàxon, que es considera fructificat, es troben fèrtils en el moment de la recollecció. A més, hi ha un important grup d'espècies molt freqüents i de fàcil reconeixement (*Hylocomium splendens* (Hedw.) B.S.G., *Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst.) que no fructifiquen mai o ho fan molt rarament.

D'altra banda, hi ha tàxons que molt difícilment poden ésser determinats si no es troben fèrtils. Les mostres estèrils d'aquests tàxons i, per tant, no determinades amb seguretat, no han estat incloses en el total de recol·leccions i, així, el percentatge d'herboritzacions fèrtils presenta una certa tendència a augmentar.

Si hom es fixa en el tipus de substrat (taula V), hom veu que en els ambients corticícules és, en proporció, on hi ha més espècies que fructifiquen. Això està relacionat amb el caire «colonitzador» (DURING, 1979) de moltes d'aquestes espècies, i a la vegada relacionat amb la inestabilitat i la relativa manca d'humitat d'aquests indrets. Entre aquestes espècies són freqüents les pertanyents al gènere

TAULA V. Percentatge de tàxons que fructifiquen als diferents substrats i estatges altitudinals.
Percentage of fertile taxa in the different habitats and altitudinal levels.

| | Terrestre | Rupestre | Aquàtic | Corticíc. | Saprolog. |
|---------|-----------|----------|---------|-----------|-----------|
| Alpí | 18,6 | 25,4 | 8,7 | 0 | 0 |
| Subalpí | 37,2 | 38,0 | 26,7 | 52,2 | 26,5 |
| Montà | 37,1 | 35,2 | 20,8 | 40,5 | 0 |

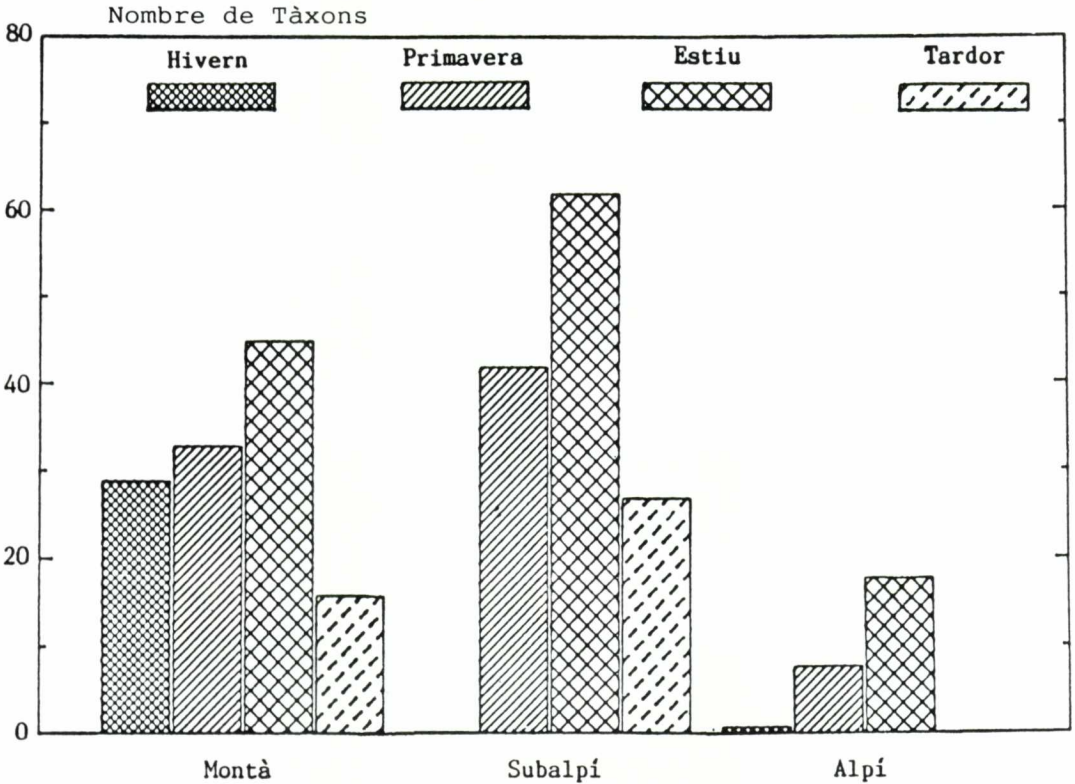


FIG. 2. Tàxons madurs segons l'estació de l'any i l'estatge altitudinal.
Mature taxa according to year season and altitudinal levels.

Orthotrichum, que gairebé sempre es troben fructificades.

A continuació es troben els hàbitats terrestres i rupestres, sense importants variacions entre ells. Finalment, els ambients aquàtics i saprolignícoles, aquests darrers a l'estatge subalpí, són els que presenten una menor freqüència de tàxons amb esporòfits.

En aquesta mateixa taula es pot apreciar, una altra vegada, l'important des-

cens de fertilitat a l'estatge alpi, essent els ambients saxícoles els que menys experimenten aquesta tendència.

Aquestes pautes es repeteixen, però amb uns percentatges clarament inferiors, si hom es refereix a les espècies que formen estructures reproductores vegetatives (taula VI). Això és vàlid per a tots els ambients, excepte per als saprolignícoles, on aquest tipus de reproducció és relativament freqüent.

TAULA VI. Percentatge de tàxons amb mecanismes de multiplicació vegetativa als diferents substrats i estatges altitudinals.
Percentage of taxa with asexual reproduction in the different habitats and altitudinal levels.

| | Terrestre | Rupestre | Aquàtic | Corticic. | Saprolig. |
|---------|-----------|----------|---------|-----------|-----------|
| Alpi | 5,7 | 5,1 | 4,3 | 0 | 0 |
| Subalpí | 8,1 | 13,9 | 3,3 | 26,1 | 11,8 |
| Montà | 6,4 | 7,4 | 0 | 13,5 | 0 |

BIBLIOGRAFIA

- BARTRAM, E. B. 1949. Mosses of Guatamala. *Fiel-diana: Botany*, 25: 442 pp.
- BRAUN-BLANQUET, J. 1948. *La végétation alpine des Pyrénées Orientales*. Estación de Estudios Pirenaicos (CSIC). Barcelona.
- DURING, H. J. 1979. Life strategies in Bryophytes: a preliminary review. *Lindbergia*, 5: 2-18.
- GEMMELL, A. R. 1950. Studies in the Bryophyta. I. The influence of sexual mechanism on varietal production and distribution of British Musci. *New Phytol.*, 49: 203-213.
- LONGTON, R. E. 1976. Reproductive Biology and evolutionary potential in Bryophytes. *J. Hattori Bot. Lab.*, 41: 205-223.
- LONGTON, R. E. & MILES, C. J. 1982. Studies on the reproductive biology of mosses. *J. Hattori Bot. Lab.*, 52: 219-240.
- LONGTON, R. E. & SCHUSTER, R. M. 1983. Reproductive Biology. In: *New Manual of Briology*, 1 (R. M. Schuster, Ed.): 386-462. Nichinan.
- LLORET, F. 1986. Efecto de la altitud sobre la fenología de briófitos en el Pirineo oriental. *Anales Jard. Bot. Madrid*, 43 (2): 203-215.
- LLORET, F. 1987. *Estudio briológico del alto valle del Ter*. Tesi doctoral. Universitat Autònoma de Barcelona.
- SAINSBURY, G. O. K. 1955. A handbook of the New Zealand mosses. *Roy. Soc. N. Z. Bull.*, 5: 490.
- SCHUSTER, R. M. 1983. Phytogeography of the Bryophyta. In: *New Manual of Briology 1* (R. M. Schuster, Ed.): 463-626. Nichinan.
- SMITH, A. J. E. 1978. *The Moss Flora of Britain & Ireland*. Cambridge.
- XERCAVINS, A. 1985. Els climes del Pirineu Oriental: des de les terres gironines fins a la Catalunya Nord i Andorra. *Doc. Anàlisi Geogràfica*, 7: 81-102.