

PAPEL DE LAS PERTURBACIONES DE PEQUEÑOS MAMÍFEROS EN PASTOS DE MONTAÑA

¹R.M. CANALS TRESSERRAS Y ^{2,3}M.T. SEBASTIÀ ÁLVAREZ

¹Departamento de Producción Agraria. Universidad Pública de Navarra. Campus Arrosadía s/n. E-31006 Pamplona

(España). e-mail: rmcans@unavarra.es

²Centre Tecnològic Forestal de Catalunya. Pujada del Seminari s/n. 25280 Solsona (España).

e-mail: teresa.sebastia@ctfc.es

³ETSEA. UdL. Av. Rovira Roure, 191. E-25198 Lleida (España).

RESUMEN

Las perturbaciones son eventos discretos que afectan a las condiciones microambientales de las comunidades vegetales y a la vegetación en sí misma, interrumpiendo su natural dinámica. Diversos agentes pueden originar las perturbaciones y sus efectos en la comunidad vegetal variarán en función de la naturaleza de la perturbación y de su modo de acción. Las actividades excavadoras de pequeños mamíferos de vida subterránea son, junto al pastoreo, los tipos de perturbaciones de origen biótico más frecuentes en los pastos de montaña. Este artículo recopila las principales investigaciones llevadas a cabo por las autoras a lo largo de diez años en distintas zonas de pasto perturbado del Parque Natural de Urbasa-Andía (Montes subcantábricos, Navarra), el Parque Natural Cadí-Moixeró (Pirineo oriental, Catalunya) y el Hopland Research and Extension Center (Mendocino County, California, EUA). Las investigaciones destacan el papel relevante de las perturbaciones de pequeños mamíferos en la disponibilidad de nutrientes del suelo. En concreto, las perturbaciones excavadoras afectan la disponibilidad de uno de los nutrientes más importantes y más limitantes en los pastos naturales, el nitrógeno (N). Los contenidos de N inorgánico aumentan en las áreas perturbadas respecto al pasto circundante. El artículo discute los mecanismos que desencadenan esta alta disponibilidad de nitrógeno, explica la dinámica colonizadora en las áreas perturbadas y comenta sus implicaciones (diversidad, sucesión, estabilidad) para el conjunto de la comunidad vegetal.

Palabras clave: Topo, topillo, ardillón, ciclo del nitrógeno, revegetación.

INTRODUCCIÓN

Los factores ambientales, abióticos y bióticos, y las características inherentes a las distintas especies vegetales (respuesta a gradientes ambientales, capacidades competitivas,...) determinan la composición, estructura y dinámica de los pastos naturales (Hobbs y Mooney, 1991). A esta multiplicidad de factores se añade a menudo la existencia de perturbaciones externas. La perturbación es un evento discreto en el tiempo que altera la dinámica de la comunidad, ocasionando cambios en su ambiente físico y en la disponibilidad de los recursos (White y Pickett, 1985). La perturbación puede estar originada por agentes de diversa índole, abióticos (fuegos, inundaciones, sequías intensas) y bióticos. El pastoreo se considera un tipo de perturbación biótica, aunque algunos autores señalan que, dada su frecuencia y relevancia, la perturbación en el pasto pastado ocurre cuando deja de producirse el pastoreo (Milchunas *et al.*, 1990). Las actividades excavadoras de pequeños mamíferos de vida subterránea son otro tipo de perturbación biótica, muy frecuente pero menos estudiada que la anterior. Los animales de vida subterránea están muy diversificados y extendidos por el planeta (Nevo, 1979) y sus actividades están estrechamente ligadas a la dinámica y funcionamiento de los ecosistemas donde viven. En este artículo presentamos las principales investigaciones realizadas por las autoras sobre el papel de las perturbaciones causadas por pequeños mamíferos excavadores en la composición, dinámica y funcionamiento de los pastos de montaña. Se trata éste de un trabajo de recopilación, que engloba diez años de investigaciones realizadas en el Parque Natural Urbasa-Andia (Montes subcantábricos, Navarra), en el Parque Natural Cadí-Moixeró (Pirineo oriental, Catalunya) y en el Hopland Research Station Center (norte de California, EUA). En el primer caso se han estudiado los efectos en el pasto del topo (*Talpa europaea*), un mamífero insectívoro que en el Parque Natural Urbasa-Andia es sumamente activo, alterando en casos extremos hasta el 30% de superficie de pasto en un mismo año. En los pastos del Pirineo oriental se han analizado los efectos de dos topillos roedores (*Microtus nivalis* y *Microtus arvalis*). Finalmente, en los pastos norteamericanos la especie estudiada ha sido el ardillón (*Thomomys bottae*), un roedor común en el oeste americano que altera anualmente el 25-30 % de los suelos de pasto en California (Hobbs y Mooney, 1991).

CONSECUENCIAS DE LAS ACTIVIDADES DE LOS PEQUEÑOS MAMÍFEROS EXCAVADORES EN EL PASTO

Las principales consecuencias de las actividades de los mamíferos excavadores en el pasto son producto de 1) sus preferencias alimentarias y 2) su actividad excavadora. Respecto al primer punto, distinguimos animales insectívoros, como el topo, de animales

roedores, como los topillos y ardillones. Los mamíferos roedores son consumidores selectivos de vegetales, eligen rodales de vegetación preferida y consumen buena parte de sus órganos (raíces engrosadas, semillas), ocasionando mayores efectos y más direccionales en la producción y composición florística del pasto (Reichman y Smith, 1985; Lidicker, 1989). Los mamíferos insectívoros se alimentan con preferencia de lombrices e insectos por lo que su acción sobre la vegetación es más indiscriminada.

Respecto a su actividad excavadora, estos pequeños mamíferos crean una intrincada red de galerías subterráneas, desplazan horizontes de suelo profundo, los mezclan con capas superiores y acumulan los materiales excavados en la superficie del pasto. Como consecuencia de estas actividades, las características físicas (aireación, estructura) y químicas del suelo (contenido hídrico, nutricional) pueden sufrir importantes alteraciones (Reichman, 1988; Reichman y Jarvis, 1989; Thorne y Andersen, 1990; Reichman y Seabloom, 2002), afectando a su vez a la vegetación, de modo indirecto (debido al cambio en las características edáficas) y también directo (por arranque y/o enterramiento de la misma). De todos los efectos de las actividades excavadoras, el más evidente es la aparición de montículos de suelo desnudo sobre el pasto, y en ellos hemos centrado buena parte de nuestros estudios.

LOS MONTÍCULOS ¿ALGO MÁS QUE UNA PILA DE SUELO DESNUDO?

Los montículos ofrecen condiciones ambientales diferenciadoras, algunas de ellas más tangibles que otras. Nuestras investigaciones en Urbasa-Andia y en los pastos montanos californianos han tratado de cuantificar las diferencias microclimáticas y edáficas entre el montículo y el pasto circundante. En los montículos las temperaturas son más contrastadas y las condiciones de iluminación mejores (Canals *et al.*, 2003). La humedad edáfica y la densidad aparente disminuyen, por lo que la aireación mejora ostensiblemente (Figura 1). Los contenidos de nutrientes como el fósforo, el potasio, el calcio o el magnesio no difieren significativamente del pasto circundante, sin embargo los contenidos de N inorgánico -en forma amoniacal y nítrica- aumentan espectacularmente (Canals y Sebastià, 2000a; Canals *et al.*, 2003). Este efecto se repite y es consistente en comunidades de pasto geográficamente alejadas, españolas y californianas (Figura 2), y resulta de gran relevancia porque 1) el nitrógeno es un elemento imprescindible, que afecta en gran medida la producción y la composición del pasto (Sala *et al.*, 1988; Burke *et al.*, 1997), 2) en comunidades naturales el nitrógeno disponible en formas inorgánicas es muy bajo y resulta un elemento limitante en la mayoría de los casos (Aerts y Chapin, 2000) y 3) hasta la fecha, los resultados publicados sobre los contenidos de nitrógeno en áreas perturbadas son confusos (Tilman,

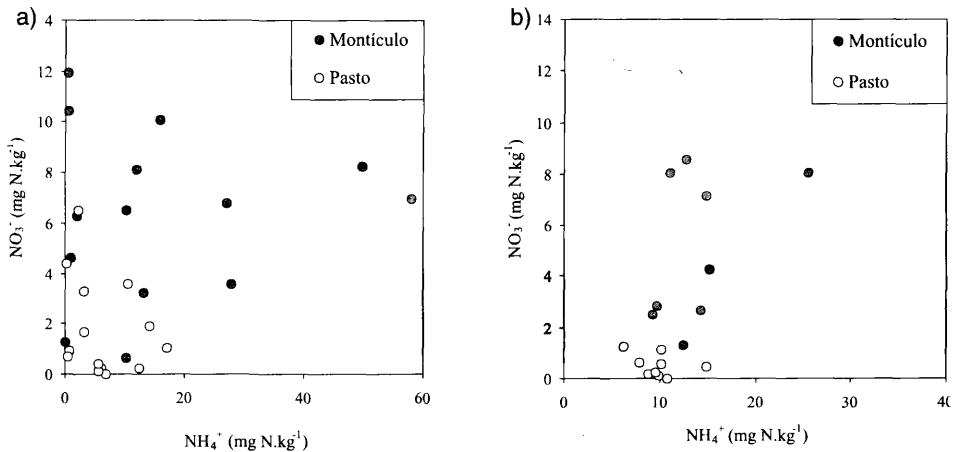


FIGURA 2

Contenidos edáficos de nitrógeno inorgánico -en sus formas amoniacal y nítrica- en montículos y en áreas anexas de pasto inalterado. a) Datos provenientes de muestreos realizados en pastos montanos navarros (Parque Natural Urbasa-Andia), y b) datos recogidos en muestreos realizados en pastos montanos californianos (Hopland, Mendocino County).

Inorganic nitrogen soil contents - as ammonium and nitrate-, on and off mounds. a) from data recorded in Spanish grasslands (Parque Natural Urbasa-Andia, Navarra), and b) from data recorded in Californian grasslands (Hopland, Mendocino County).

EL CICLO DEL NITRÓGENO EN LOS MONTÍCULOS

¿Por qué los contenidos de N inorgánico aumentan ostensiblemente en los montículos? ¿Qué cambios se están produciendo en el ciclo del nitrógeno en las áreas perturbadas?. Diversas hipótesis pueden explicar el enriquecimiento en N inorgánico de los montículos: 1) los animales excavadores actúan como vectores de fertilidad, transportando hasta la superficie nutrientes acumulados en horizontes edáficos inferiores (Abaturov, 1972; Kalisz y Stone, 1984), 2) la ausencia de vegetación en el montículo ocasiona la acumulación del N inorgánico no absorbido por la vegetación (Vitousek, 1985), 3) los cambios en las condiciones ambientales dinamizan la actividad de los microorganismos del suelo y estimulan las tasas de mineralización del nitrógeno (Tinsdale *et al.*, 1988; Reichman y Seabloom, 2002). Para contrastar estas hipótesis, analizamos la dinámica del nitrógeno en montículos recientemente creados por el ardillón, respecto a áreas de pasto inalterado y a áreas desnudas de vegetación (pero sin horizontes removidos). Mediante el uso de isótopos estables de nitrógeno (N^{15}) se

determinaron las tasas brutas de mineralización y nitrificación, las tasas de inmovilización del nitrógeno y el potencial de nitrificación en los horizontes superiores del perfil edáfico. Nuestros resultados indicaron que la segunda y tercera hipótesis eran ciertas y que ambos procesos convergían (Canals *et al.*, 2003). Los efectos de la ausencia de vegetación en el montículo eran dobles: por un lado no había absorción de N inorgánico por la vegetación, por otro lado, la ausencia de exudados radicales carbonados ocasionaba una importante disminución de la inmovilización microbiana del nitrógeno. Además, los potenciales de nitrificación aumentaban en los montículos (Figura 3), dado que había una mayor disponibilidad de amonio y las condiciones de aireación y temperatura eran mejores (Canals *et al.*, 2003).

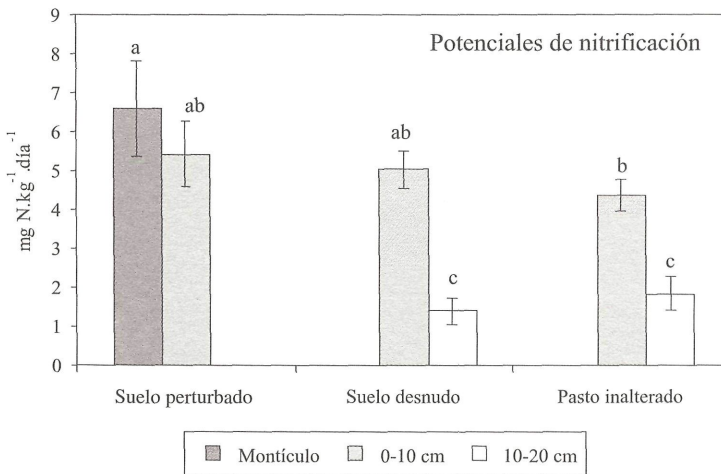


FIGURA 3

Potenciales de nitrificación de la población microbiana existente en los suelos perturbados por el ardillón, en las áreas desnudas de vegetación y en las áreas de pasto inalterado anexas.

Diferentes letras indican diferencias significativas ($P < 0,05$) entre tratamientos (LSD test).

Nitrification potential in gopher-disturbed soils (mound and 0-10cm below the mound) and in bare and vegetated soils (at 0-10 cm and 10-20 cm depth). Means sharing a common letter are not significantly different by the LSD multiple-range test ($P < 0.05$).

LA COLONIZACIÓN DEL MONTÍCULO RESPONDE AL PULSO DE N INORGÁNICO.... A MENUDO

La alta movilidad del nitrato y la colonización del montículo por la vegetación determinan que la elevada disponibilidad de N inorgánico sea un fenómeno transitorio,

limitado a los estadios iniciales. En estas fases incipientes, la baja densidad de la vegetación permite presumir que las relaciones de competencia entre las especies son poco importantes y que la composición florística del montículo responde esencialmente a las condiciones abióticas que en él se dan y a las habilidades de las diferentes especies para extender y enviar sus propágulos (Rabinowitz y Rapp, 1985). Las cuestiones que se plantean son: ¿se produce la colonización del montículo por un tipo concreto de especies? ¿existe una flora pionera, propia y exclusiva de los montículos, que responda al pulso del nitrógeno?

Muestreos exhaustivos de la vegetación realizados en toperas en fases iniciales de colonización en comunidades montanas del Parque Natural de Urbasa-Andia pusieron de relieve la elevada proporción de especies colonizadoras de carácter ruderal y/o no micorrízico (*Cerastium arvense*, *Cerastium fontanum* ssp *vulgare*, *Scleranthus annuus*, *Rumex acetosella*), entre otras (Canals y Sebastià, 2000a). Este grupo de especies pioneras era raro en el pasto inalterado, dónde debido a la pobreza nutricional del suelo, dominaban especies de obligado carácter micotrófico, asociadas a micorrizas arbusculares (como *Agrostis capillaris*, *Danthonia decumbens*, *Festuca g. rubra* y *Trifolium repens*). Experimentalmente se ha comprobado que el aporte de nitrato a un suelo deprime las infecciones fúngicas (Mosse y Phillips, 1971; Bowen, 1987). Los altos contenidos en N inorgánico observados en los montículos y la acción mecánica de las actividades excavadoras -que provoca la rotura de las hifas (Beattie, 1989)- pueden ocasionar una reducción de los propágulos fúngicos y favorecer la colonización del montículo por especies no micorrízicas. Muchas de estas especies son de vida corta, presentan una elevada fecundidad y producción de semilla, y unas altas tasas de crecimiento (coincidente con Foster y Stubbendieck, 1980; Tilman, 1983; Korn, 1991).

En pastos de mayor altitud, otros factores ambientales pueden ser más importantes en el proceso de colonización del montículo, y fomentar otro tipo de flora pionera. En el piso subalpino, Gómez-García *et al.* (1995; 2004) citan la relevancia de los geófitos en el proceso de colonización de los montículos, y Puig y Sebastià (*en revisión*) no identifican un gremio específico de colonizadores relacionado con el pulso del nitrato y la actividad micorrízica. En pastos de altitud perturbados por topillos, el menor tamaño de la perturbación, la escasa presencia de especies anuales, el consumo selectivo del topillo de ciertos vegetales y la mayor importancia del fósforo sobre el nitrógeno como factor limitante de la vegetación (Sebastià, 2004; Sebastià *et al.*, 2004), pueden explicar en parte esta respuesta distinta, aunque se necesitan más investigaciones para corroborarlo.

UN PASTO PERTURBADO ¿ES SIEMPRE UN PASTO MÁS DIVERSO?

Los montículos en el pasto montano funcionan como lugares de refugio, desarrollo y regeneración (producción de semilla) de especies, que, aunque presentes en el pasto circundante, no llegan a tener un papel dominante en el mismo (Collins y Barber, 1985; Denslow, 1985; Arnthórsdóttir, 1994; Canals y Sebastià, 2000a). Por ello, aunque las actividades excavadoras no ocasionan un aumento de la riqueza florística del pasto, sí contribuyen al mantenimiento de su diversidad (Canals y Sebastià, 2000b). A pesar de ello, como se verá a continuación, existen excepciones y situaciones en las que la relación perturbación excavadora-diversidad resulta especialmente compleja.

En pastos californianos llevamos a cabo un experimento para determinar si el proceso de revegetación de un montículo se veía alterado por la naturaleza de las primeras especies que lo colonizaban (Canals *et al.*, 2005). La hipótesis de partida era que, siendo el nitrato un elemento tan móvil y acumulándose en tan altas concentraciones en los montículos recientes, la capacidad de las distintas especies pioneras para retenerlo podía marcar la posterior dinámica de revegetación del montículo. Al inicio de la primavera del año 1.999 se inyectó un pulso de ^{15}N en diversos montículos que se encontraban en fases incipientes de colonización por alguna de las siguientes especies *Cerastium glomeratum*, *Aphanes occidentalis*, *Lupinus bicolor* y *Aegilops triuncialis*, y se analizó cómo se había compartimentalizado el nitrógeno aportado a las 24 horas. El estudio mostró que, incluso estando en fases incipientes de desarrollo, las especies estudiadas afectaban de distinto modo los contenidos de N inorgánico de los montículos. Los efectos más relevantes ocurrían a nivel de la población microbiana, que en esta época del año ejerce un papel fundamental como reserva y abasto de nitrógeno a la vegetación (Jackson *et al.*, 1988). Bajo las fugitivas ruderales -*Cerastium glomeratum* y *Aphanes occidentalis*- y la leguminosa -*Lupinus bicolor*-, se producía una importante inmovilización de nitrógeno por la población microbiana del suelo. Por el contrario, las plantas jóvenes de la gramínea invasora (*Aegilops triuncialis*) competían eficazmente por el N con la población microbiana (Figura 4). La pregunta que queda en el aire es: ¿qué ocurre a largo plazo si un montículo es colonizado por una especie como *Aegilops*, capaz de competir y mermar las reservas microbianas de nitrógeno del suelo?. Si a las características invasoras de una determinada especie se conjuga una buena capacidad para colonizar montículos, parece evidente que las actividades excavadoras podrían estar ejerciendo un efecto negativo en la diversidad de la comunidad, favoreciendo su susceptibilidad a la invasión y disminuyendo su estabilidad. En el caso concreto de la invasora *Aegilops* se ha comprobado también una clara preferencia y una mayor actividad del ardillón en las áreas donde se establece esta gramínea (Eviner y Chapin, 2003). Los montículos resultantes entierran la vegetación, matando las plantas de *Aegilops* menos desarrolladas

(Eviner y Chapin, 2005). Así, aunque nuevos propágulos de *Aegilops* pueden establecerse en los montículos y reducir las concentraciones de nitrógeno microbiano en su propio beneficio, es cierto también que el efecto recurrente y negativo de la perturbación por el ardillón sobre la vegetación puede ocasionar una disminución de la abundancia de esta gramínea. El efecto neto, a largo plazo, de ciclos repetidos de perturbación y reestablecimiento de *Aegilops* es un tema que quedaría por resolver (Canals *et al.*, 2005).

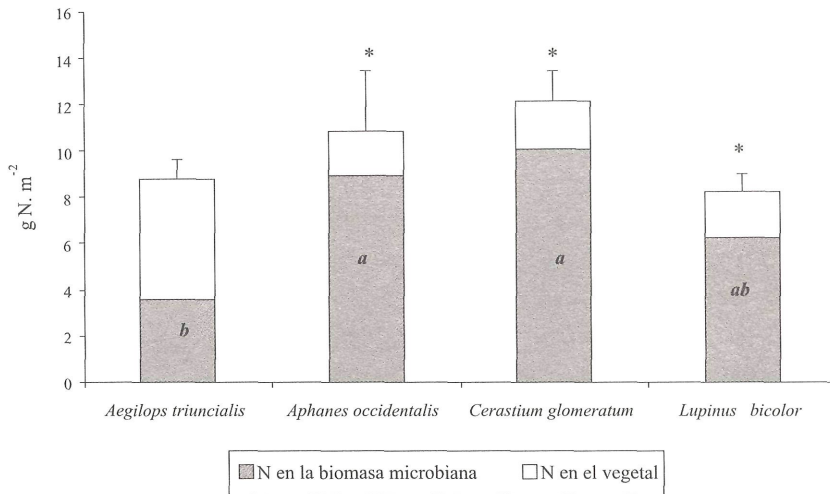


FIGURA 4

Nitrógeno retenido por la vegetación y por la población microbiana en montículos de ardillón colonizados por distintas especies. Los asteriscos indican diferencias significativas en la cantidad de nitrógeno retenido por ambas fracciones bióticas ($P < 0,05$). Letras diferentes indican diferencias significativas en la cantidad de nitrógeno retenido por la población microbiana desarrollada bajo cada especie vegetal ($P < 0,06$, LSD test).

Total plant N and microbial biomass N per unit of ground area in gopher mounds colonized by different plant species. Asterisks indicate significant differences in N pools between plants and microbes ($P < 0.05$). Different letters indicate significant differences in soil microbial N by the LSD multiple-range test ($P < 0.06$).

LA PERTURBACIÓN EXCAVADORA ¿UN RETROCESO EN LA EVOLUCIÓN DEL PASTO SECUNDARIO?

El pasto perturbado por pequeños mamíferos es un mosaico de zonas que se encuentran en diferente grado de regeneración tras la perturbación. Aunque las áreas

recién alteradas pueden condensar la mayor proporción de especies de fases evolutivas incipientes (Platt y Connell, 2003), no se puede asegurar que, en todos los casos, las perturbaciones por actividades excavadoras supongan un impedimento o retroceso en la sucesión del pasto secundario hacia comunidades sucesionales más avanzadas. En el Parque Natural Urbasa-Andía llevamos a cabo un estudio analizando la dinámica de revegetación de toperas formadas en prebrezales de *Erica vagans* (Canals y Sebastià, 2002). La justificación del estudio provenía de la sospecha de que existía una relación entre la elevada frecuencia de montículos y la profusa extensión del brezo en algunas áreas del Parque dónde la intensa presión ganadera predecía justo lo contrario, una recesión del brezo.

El estudio demostró que, en los brezales muestreados, la probabilidad de encontrar una plántula de *Erica vagans* era mayor en los montículos revegetados que en las áreas de pasto inalterado circundante (Canals y Sebastià, 2002). El proceso se relacionó con la reconocida dificultad del brezo para establecerse en terrenos con una cubierta vegetal continua (Doche, 1990; Hester *et al.*, 1999), y con la mayor facilidad de las micorrizas de tipo ericoide para crecer en suelos disgregados (Read, 1994). En áreas pisoteadas por el ganado y con pasto denso las toperas ofrecen suelo desnudo y condiciones adecuadas de aireación para el establecimiento del brezo, favoreciendo de este modo la extensión de los mosaicos de brezal. En este caso, la actividad toperil fomenta, en lugar de dificultar, la sucesión del pasto herbáceo hacia etapas arbustivas, a pesar de la importante presión ganadera existente.

CONCLUSIONES FINALES

Con este artículo hemos pretendido despertar el interés de los pastólogos por el papel que desempeñan las actividades excavadoras ocasionadas por animales de vida subterránea en la composición, dinámica y funcionamiento de las comunidades pascícolas en general y de los pastos de montaña en particular. Dada la periodicidad y frecuencia de estas perturbaciones, muchas áreas de pasto natural sufren una alteración completa de toda su superficie en menos de una década. Tras la perturbación se repiten algunos patrones y aumenta la disponibilidad de ciertos recursos esenciales para el vegetal como la luz, el espacio y el nitrógeno. A pesar de ello, los efectos finales sobre la dinámica pueden variar de una comunidad vegetal a otra debido a la complejidad y multiplicidad de factores que se interrelacionan (condiciones ambientales reinantes; especies vegetales y animales implicadas; intensidad, frecuencia y preferencia de la actividad excavadora; existencia de otras perturbaciones, etc), y que pueden conllevar, a largo plazo, efectos diferentes.

AGRADECIMIENTOS

Las autoras quieren agradecer a todas aquellas personas que colaboraron en las investigaciones en algún momento de las mismas. También al Departamento de Agricultura del Gobierno de Navarra, al Parque Natural Cadí-Moixeró y al Hopland Research and Extension Center que apoyaron las investigaciones en campo. La Universidad Pública de Navarra, la Universidad de California en Berkeley y la Universitat de Lleida facilitaron en distintos momentos instalaciones y medios. Las ayudas económicas provinieron del Vicerrectorado de Investigación de la Universidad Pública de Navarra, de la Fundació Pública de l'Institut d'Estudis Ilerdencs (Diputació de Lleida), del Departamento de Educación y Cultura español (beca post-doctoral PF 98 37290821), y del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos (USDA NRICGP Award #96-35107-2780).

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABATUROV, B.C., 1972. The role of burrowing animals in the transport of mineral substances in the soil. *Pedobiologia*, **12**, 261-266.
- AERTS, R.; CHAPIN III, F.S., 2000. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, **30**, 1-67.
- ARNTHÓRSDÓTTIR, S., 1994. Colonization of experimental patches in a mown grassland. *Oikos*, **70**, 73-79.
- BEATTIE, A.J., 1989. The effects of ants in grasslands. En: *Grassland structure and function: California annual grassland*, 105-116. Ed. L.F. HUENNEKE, H.A. MOONEY. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht (The Netherlands).
- BOWEN, G.D., 1987. The biology and physiology of infection and its development. En: *Ecophysiology of V.A. mycorrhizal plant*, 28-57. Ed. G.R. SAFIR. CRC Press. Boca Ratón. Florida (USA).
- BURKE, I.C.; LAUENROTH, W.K.; PARTON, W.J., 1997. Regional and temporal variation in net primary production and nitrogen mineralization in grasslands. *Ecology*, **78**, 1330-1240.
- CANALS, R.M.; SEBASTIÀ, M.T., 2000a. Soil nutrient fluxes and vegetation changes on molehills. *Journal of Vegetation Science*, **11**, 23-30.
- CANALS, R.M.; SEBASTIÀ, M.T., 2000b. Analyzing mechanisms regulating diversity in rangelands through comparative studies: a case in the southwestern Pyrenees. *Biodiversity and Conservation*, **9**, 965-984.
- CANALS, R.M.; SEBASTIÀ, M.T., 2002. Heathland dynamics in biotically disturbed areas: on the role of some features enhancing heath success. *Acta Oecologica*, **23**, 303-312.
- CANALS, R.M.; HERMAN D.J.; FIRESTONE, M.K., 2003. How disturbance by fossorial mammals alters N cycling in a California annual grassland. *Ecology*, **84**, 875-881.
- CANALS, R.M.; EVINER V.T.; HERMAN, D.J.; CHAPIN, F.S., 2005. Plant colonizers shape early N-dynamics in gopher mounds. *Plant and Soil*, **276**, 327-334.
- COLLINS, S.L.; BARBER, S.C., 1985. Effects of disturbance on diversity in mixed-grass prairie. *Vegetatio*, **64**, 87-94.

- DENSLOW, J.S., 1985. Disturbance-mediated coexistence of species. En: *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*, 307-323. Ed. S.T.A. PICKETT, P.S. WHITE. Academic Press Inc. San Diego. California (USA).
- DOCHE, B., 1990. Les successions articulées autour des landes à *Calluna vulgaris* dans le massif Central français. Comparaisons avec quelques autres systèmes à Éricacées. *Bulletin d'Ecologie*, **21**, 43-50.
- EVINER, V.T.; CHAPIN, F.S., 2003. Gopher-plant-fungal interactions affect the establishment of an invasive grass. *Ecology*, **84**, 120-128.
- EVINER, V.T.; CHAPIN, F.S., 2005. Selective gopher disturbance influences plant species effects on nitrogen cycling. *Oikos*, **109**, 154-166.
- FOSTER, M.A.; STUBBENDIECK, J., 1980. Effects of the plains pocket gopher (*Geomys bursarius*) on rangeland. *Journal of Range Management*, **33**, 74-78.
- GÓMEZ-GARCÍA, D.; BORGHI, C.E.; GIANNONI, S.M., 1995. Vegetation differences caused by pine vole mound building in subalpine plant communities in the Spanish Pyrenees. *Vegetatio*, **117**, 61-67.
- GÓMEZ-GARCÍA, D.; AZORÍN, J.; GIANNONI, S.M.; BORGHI, C.E., 2004. How does *Merendera montana* (L.) Lange (Liliaceae) benefit from being consumed by mole-voles?. *Plant Ecology*, **172**, 173-181.
- HESTER, A.J.; GORDON, I.J.; BAILLIE, G.J.; TAPPIN, E., 1999. Foraging behaviour of sheep and red deer within natural heather/grass mosaics. *Journal of Applied Ecology*, **36**, 133-146.
- HOBBS, R.J.; MOONEY, H.A., 1991. Effects of rainfall variability and gopher disturbance on serpentine annual grassland dynamics. *Ecology*, **72**, 59-68.
- JACKSON, L.E.; STRAUSS, R.B.; FIRESTONE, M.K.; BARTOLOME, J.W., 1988. Plant and soil nitrogen dynamics in California annual grassland. *Plant and Soil*, **110**, 9-17.
- KALISZ, P.J.; STONE, E.L., 1984. Soil mixing by scarab beetles and pocket gophers in north-central Florida. *Soil Sciences Society of America*, **48**, 169-172.
- KOIDE, R.T.; HUENNEKE, L.F.; MOONEY, H.A., 1987. Gopher mound soil reduces growth and affects ion uptake of two annual grassland species. *Oecologia*, **72**, 284-290.
- KORN, H., 1991. Small mammals and the mosaic-cycle concept of ecosystems. En: *Ecological studies n. 85: The mosaic cycle concept of ecosystems*, 106-131. Ed. H. REMMERT. Springer-Verlag. Berlin (Germany).
- LIDICKER, W. Z., 1989. Impacts of non-domesticated vertebrates on California grasslands. En: *Grassland structure and function. California annual grassland*, 135-148. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht (The Netherlands).
- LITAOR, M.I.; MANCINELLI, R.; HALFPENNY, J.C., 1996. The influence of pocket gophers on the status of nutrients in Alpine soils. *Geoderma*, **70**, 37-48.
- MILCHUNAS, D.G.; LAUENROTH, W.K.; CHAPMAN, P.L.; KAZEMPOUR, M.K., 1990. Community attributes along a perturbation gradient in a shortgrass steppe. *Journal of Vegetation Science*, **1**, 375-384.
- MOSSE, B.; PHILLIPS, J.M., 1971. The influence of phosphate and other nutrients on the development of vesicular-arbuscular mycorrhiza in culture. *Journal of Genetic Microbiology*, **69**, 157-166.
- NEVO, E., 1979. Adaptive convergence and divergence of subterranean mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **10**, 269-308.
- PLATT, W.J.; CONNELL, J.H., 2003. Natural disturbances and directional replacement of species. *Ecological Monographs*, **73**, 507-522.
- PUIG, L.; SEBASTIÀ, M.T., *En revisión*. Grassland vegetation responses to gap formation by disturbances at different scales.

- RABINOWITZ, D.; RAPP, J.K., 1985. Colonization and establishment of Missouri prairie plants on artificial soil disturbances. II. Detecting small-scale plant-to-plant interactions and separating disturbance from resource provision. *American Journal of Botany*, **72**, 1629-1634.
- READ, D.J., 1994. Plant-microbe mutualisms and community structure. En: *Biodiversity and ecosystem function*, 181-209. Ed. E.D. SCHULZE, H.A. MOONEY. Springer-Verlag, Berlin (Germany).
- REICHMAN, O. J., 1988. Comparison of the effects of crowding and pocket gopher disturbance on mortality, growth and seed production of *Betula incana*. *American Midland Naturalist*, **120**, 58-69.
- REICHMAN, O.J.; BENEDIX, J.H.; SEASTEDT, T.R., 1993. Distinct animal-generated edge effects in a tallgrass prairie community. *Ecology*, **74**, 1281-1285.
- REICHMAN, O.J.; JARVIS, J.U.M., 1989. The influence of three sympatric species of fossorial mole-rats (Bathergidae) on vegetation. *Journal of Mammalogy*, **70**, 763-771.
- REICHMAN, O.J.; SEABLOOM, E.W., 2002. The role of pocket gophers as subterranean ecosystem engineers. *Trends in Ecology and Evolution*, **17**, 44-49.
- REICHMAN, O.J.; SMITH, S.C., 1985. Impact of pocket gopher burrows on overlying vegetation. *Journal of Mammalogy*, **66**, 720-725.
- SALA, O.E.; PARTON, W.J.; JOYCE, L.A.; LAUENROTH, W.K., 1988. Primary production of the central grasslands region of the United States. *Ecology*, **69**, 40-45.
- SEBASTIÀ M.T., 2004. The role of topography and soils in structuring of subalpine grassland vegetation in the Pyrenees at the landscape and the community scales. *Basic and Applied Ecology*, **5**, 331-346.
- SEBASTIÀ, M.T.; MOLA, B.; ARENAS, J.M.; CASALS, P., 2004. Biomass responses of subalpine grasslands in the Pyrenees under warming conditions. *Land Use Systems in Grassland Dominated Regions. Grassland Sciences in Europe*, **9**, 290-292.
- THORNE, D.H.; ANDERSEN, D.C., 1990. Long-term soil disturbance pattern by a pocket gopher, *Geomys bursarius*. *Journal of Mammalogy*, **51**, 592-601.
- TILMAN, D., 1983. Plant succession and gopher disturbance along an experimental gradient. *Oecologia*, **60**, 285-292.
- TINSDALE, S.L.; NELSON W.L.; BEATON, J.D., 1988. *Soil fertility and fertilizers*. McMillan Publishing Company, New York (USA).
- VITOUSEK, P.M., 1985. Community turnover and ecosystem nutrient dynamics. En: *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*, 325-333. Ed. S.T.A. PICKET, P.S. WHITE. Academic Press Inc., San Diego (California, USA).
- WHITE, P.S.; PICKETT, S.T.A., 1985. Natural disturbance and patch dynamics: an introduction. En: *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*, 3-13. Ed. S.T.A. PICKET, P.S. WHITE. Academic Press, Inc. San Diego (California, USA).
- WILLIAMS, R.J., 1992. Gap dynamics in subalpine heathland and grassland vegetation in south-eastern Australia. *Journal of Ecology*, **80**, 343-352.

ROLE OF SMALL MAMMAL DISTURBANCES IN MOUNTAIN GRASSLANDS

SUMMARY

Fossorial mammals are widely distributed in a variety of ecosystems and are common in grasslands through the world. They construct extensive burrow systems, move the soil from deeper horizons and deposit it in abandoned tunnels or on the ground surface. As a consequence of these activities and of their feeding habits (insectivorous or herbivorous), plant production and composition, and grassland dynamics are affected. This paper encompasses ten years of the authors' research on small mammal disturbances, focused on three ecosystems: temperate mountain rangelands in sub-Cantabric mountains disturbed by moles (*Talpa europaea*), Mediterranean mountain rangelands in Northern California disturbed by gophers (*Thomomys bottae*), and subalpine grasslands from the Eastern Pyrenees disturbed by voles (*Microtus nivalis* and *M. arvalis*). We present evidence for an association between disturbance and nitrogen availability. Recently-disturbed soils display higher amounts of inorganic N compared to soils in the surrounding pasture. In mountain grasslands, the flush of inorganic N facilitates the establishment of ruderal and non-mycorrhizal species at the first stages of mound colonization. We analyse the mechanisms underlying the high nitrogen availability, examine the patterns of mound revegetation and discuss their consequences for the dynamics of the whole grassland community.

Key words: Mole, vole, gopher, soil nitrogen cycle, revegetation.