

ANÁLISIS ESTRUCTURAL DEL EQUILIBRIO DE LA VEGETACIÓN EN AGROECOSISTEMAS DUNARES DEL NORTE DE PORTUGAL

A.L. CRESPI¹, M. FERREIRA², J.A. RIBEIRO², C.P. FERNANDES¹, A. PEREIRA¹, A. CASTRO^{1,2}, J.J. RODRÍGUEZ¹, S. BERNARDOS³ Y F. AMICH^{1,3}

RESUMEN

Una de las preocupaciones más incidentes en el análisis de agroecosistemas es la de intentar describir el comportamiento estructural de sus comunidades, con la finalidad de poder caracterizar las relaciones estructurales de la vegetación que forma estos ecosistemas agrícolas. Determinísticamente la vegetación desarrollada en los agroecosistemas forma parte de fenómenos de sucesión secundaria pre-establecida y lineal, contraponiéndose así a la idea individualista de combinación caótica de individuos, que acabarían por generar procesos no lineales de sucesión vegetal.

El presente trabajo pretende, con la ayuda de un tipo de agroecosistema específico (*masseira*), proponer un modelo de análisis del comportamiento florístico-estructural de la vegetación. Para tal fin se parte del principio de formación de «estados climácicos agroecológicos», como fenómenos producidos a partir de la resistencia y resiliencia de sus comunidades, caracterizadas a través de los parámetros de dinámica estructural y amplitud expresiva máxima. De este modo, esta aportación estará fundamentada en la conjugación de procesos determinísticos e individualísticos, para así poder caracterizar el aparente equilibrio de la vegetación desarrollada en este tipo de agroecosistema dunar.

Palabras clave: clímax agroecológico, agroecosistema, combinaciones florístico-estructurales, análisis multivariado.

SUMMARY

One of the main concerns in the analysis of agroecosystems is the determination of the structural behavior of their communities, in order to characterize the structural relations of the vegetation. The vegetation of the agroecosystems could be consider pre-established and linear phenomena of secondary succession from the deterministic point of view, opposite to the individualist perspective of chaotic combinations of individues into no-linear procees of vegetal succession.

In the present work a model for the analysis of the biodiversity of agroecosystems is proposed for an specific case (the so-called *masseira*), in order to provide a system that helps to evaluate the consequences of agricultural activities on the ecosystems. «Climacic agroecological states» are characterized

¹ Jardim Botânico, Departamento de Engenharia Biológica e Ambiental, UTAD, Apdo.202, 5001-911 Vila Real (Portugal), acrespi@utad.pt.

² Departamento de Protecção de Plantas, UTAD, Apdo.202, 5001-911 Vila Real (Portugal).

³ Departamento de Botánica, Facultad de Biología, Universidad de Salamanca, 37007 Salamanca.

according to the structural dynamic and the highest expressive amplitude, based on the resistance and resilience of the communities. So, the methodology proposed in this paper will be based on the combination of deterministic and individualistic process in order to explain the structural functionality of the vegetation analysed.

Key words: agroecological climax, agroecosystem, floristic-structural combinations, multivariate analysis.

INTRODUCCIÓN

La fragmentación de habitats, la destrucción de nichos, los desajustes energéticos, la falta de sistemas más racionales de explotación, entre otros muchos efectos provocados por las actividades agrícolas, han generado alteraciones en la estructura general de las comunidades (PAOLETTI *et al.* 1992; HANNAH *et al.* 1994; HUSTON 1995; SAL 1995; MEFFE & CARROLL 1997; LACHER *et al.* 1999). Tal fenómeno ha desembocado en una preocupación creciente por caracterizar tales procesos en los variados agroecosistemas que hoy ocupan la superficie terrestre, desarrollando para ello metodologías más específicas en el análisis de este tipo de ecosistemas (LOUKCS 1977).

La interacción entre componentes y factores bióticos y abióticos con factores ambientales de carácter humano, con la finalidad de producción animal o vegetal, explica la existencia de agroecosistemas (ALTIERI 1989; ELLIOT & COLE 1989). Tal proceso define un conjunto de mecanismos encaminados a alterar el ecosistema inicial, generando un determinado paisaje dependiente en cierto modo de la actividad ejercida.

El complejo conjunto de interacciones que determinan la estructura y dinámica del paisaje, en general, y de los agroecosistemas, en particular, ha venido a generar múltiples metodologías, en un intento constante por caracterizar tales interacciones (PLÁ & VILÁS 1992; VILÁS 1992). A este respecto, uno de los aspectos más interesantes en el análisis del paisaje lo constituyen las interacciones entre los diversos elementos que forman el geosistema en el que se desarrolla el paisaje, en nuestro caso los agroecosistemas. Estas interacciones desarrolladas en los agroecosistemas generan alteraciones sobre la estructura de la vegetación, provocada especialmente por el efecto de su apertura debido al acceso

de nuevos individuos colonizadores (NAVEH 1994; HUSTON 1995; FORMAN 1997).

El análisis y caracterización de este fenómeno, en relación al comportamiento florístico-estructural de la vegetación, puede ser enfocado desde dos perspectivas: de acuerdo con una visión *determinista* (WEAVER & CLEMENTS 1944), o bien desde un enfoque *individualista* (STONE & EZRATI 1996). La primera describe las comunidades con base en un sistema de estados estructurales, establecidos a lo largo de una dinámica sucesiva previamente propuesta. En cuanto que la segunda explica la estructura y dinámica de comunidades desde un punto de vista meramente casual de combinación caótica de *individuos* (DUNNETT *et al.* 1998).

Una perspectiva caótica de las comunidades vegetales explicaría la existencia de procesos de dinámica no lineal, generalmente detectados en la vegetación (TILMAN & WEDIN 1991; KEDDY *et al.* 1994; DUNNETT *et al.* 1998), provocando sobreposiciones en el comportamiento estructural entre estados de la vegetación aparentemente diferentes desde una perspectiva determinista (CRESPI *et al.* 2001a). Al mismo tiempo, esa combinación florístico-estructural caótica puede considerarse de extrema utilidad para explicar los fenómenos adaptativos de la vegetación, descritos en agroecosistemas a través de la *resistencia* y *resiliencia* que las comunidades vegetales desarrollen (BATABYAL 1998; WHITFORD *et al.* 1999; CRESPI *et al.* 2002).

La resistencia de las comunidades vegetales se fundamenta en la capacidad que éstas poseen para soportar las alteraciones a las que son periódica o permanentemente expuestas, a partir de la posibilidad de sustitución de especies asegurando la funcionalidad estructural de esas comunidades vegetales, que se define como el grado de resiliencia que éstas presenten. En otras palabras, la resis-

tencia de cada comunidad se definirá a partir de la capacidad de respuesta que cada una de esas comunidades desarrolle frente a las alteraciones que se produzcan en su organización estructural, alterándose así los aparentes *estados de equilibrio o estabilidad* que las respectivas comunidades formen en sus procesos adaptativos (OKEY 1996).

De este modo, las alteraciones ambientales facilitarán combinaciones florístico-estructurales que acaben por proporcionar una resistencia por parte de la vegetación a los factores ambientales, proporcional al grado de resiliencia que estas desarrollen. Por esta razón, la resistencia y resiliencia constituirán dos parámetros esenciales para comprender el funcionamiento estructural de los agroecosistemas (COLLINS & HAWTIN 1999).

No obstante, el estudio y descripción de los efectos de tales alteraciones sobre la estructura de las comunidades puede transformarse en un proceso complejo, debido especialmente al número de variables implicadas en dicho fenómeno. Por esta razón, al analizar los ecosistemas con influencias agrarias debemos considerar un aspecto básico sobre el que sustentará nuestro estudio, y que estará provocado por el aparente estado de equilibrio forzado al que son conducidos los paisajes de este tipo. Desde un punto de vista determinístico, esos estados de aparente equilibrio se podrían definir como *estados climáticos agroecológicos*, concepto semejante al de *climax biótico* (BENNET & HUMPHRIES 1985; CANO 1986). De modo que, bajo ese concepto se designarán todas aquellas situaciones de equilibrio sostenido a través de la interacción del conjunto de parámetros ambientales que intervienen en un agroecosistema, otorgándole, así, una estructura y dinámica particulares. Individualísticamente, esos estados de aparente equilibrio serán combinaciones casuales y cíclicas de individuos, debidamente correlacionadas con las condiciones ambientales envolventes y en perfecta sintonía con las capacidades competitivas de cada uno de los individuos implicados.

El objetivo del presente trabajo será el de desarrollar una metodología analítica de descripción del comportamiento estructural de la flora y vegetación en un aparente estado de equilibrio agroecológico, en este caso aplicado sobre un tipo específico de agroecosistema desarrollado sobre dunas secundarias en el litoral Norte de Portugal, desig-

nado popularmente como *masseira*, por su geomorfología característica en forma de bandejas con las que amasar («massa») el pan artesanalmente (CORTESÃO 1985), y que constituye esencialmente un tipo de agroecosistema hortícola-viñatero de carácter intensivo. De tal manera que, atendiendo a las dos perspectivas descriptivas apuntadas (determinismo o individualismo), intentaremos caracterizar el aparente equilibrio estructural de la flora y vegetación para este tipo de ecosistema agrario instalado, en este caso, sobre dunas secundarias.

MATERIAL Y MÉTODOS

El área de trabajo se localiza en la franja costera comprendida entre Póvoa de Varzim y Vila do Conde (provincias de Minho y Douro Litoral, respectivamente, ambas en Portugal), tal como se observa en la figura 1 (1).

En las dunas secundarias comprendidas en la zona mencionada se desarrolla un tipo peculiar de agroecosistema, popularmente designado como *masseira*. Este tradicional sistema de producción agrícola consiste en una ligera excavación en la arena, para así permitir la implantación de cultivos hortícolas y viñateros en su interior. De este modo, se constituye aquí un tipo de agroecosistema perfectamente localizado dentro de un paisaje dunar (en este caso de duna secundaria), cuya perfecta limitación [ver figura 1 (2)] facilita al mismo tiempo el análisis de la flora y vegetación que en él se desarrolla.

En relación a la organización de comunidades vegetales comprendidas en este tipo de agroecosistema, se pueden diferenciar los siguientes tipos aparentes de comunidades: comunidad de duna secundaria (D), comunidad característicamente camefítica de la asociación *Iberidetum procumbentis* Bellot 1966 (BARRETO *et al.* 1999) sobre la que se instalan las *masseiras*; comunidad envolvente (M), desarrollada en el montículo creado para envolver y proteger el interior de estos ecosistemas, generalmente caracterizada por la presencia de *Myoporum tetrandrum* (Labill.) Domin con el objetivo de asegurar mejor esta barrera de protección; comunidad de transición (E), establecida entre la comunidad M y el interior de la *masseira*; comunidad de talud (T), situada sobre el talud interno de este agroecosistema, y sobre la

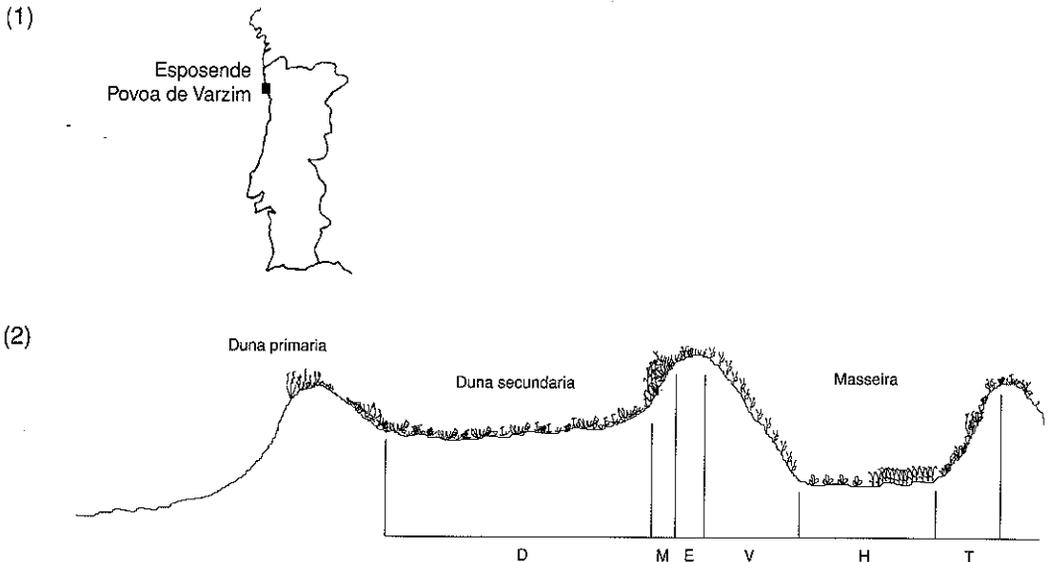


Fig. 1. (1) Localización del área de trabajo; (2) perfil de vegetación donde se sitúan las *masseriras*. [(1) Location of the area; (2) vegetation profile where the *masseriras* are located.]

que se instalan viñedos (V) en caso de tener utilización agrícola; comunidad hortícola (H), desarrollada en la planicie central de la *massreira*. Todas ellas están gráficamente representadas en la figura 1 (2).

Definidas las comunidades a estudiar, e intentando mantener la continuidad entre cada una de ellas, se pasó a determinar su diversidad florística. Para ello fueron seleccionadas 14 *masseriras*, analizando un total de 49 estaciones de muestreo (5 en comunidades D, 6 de comunidades M, 10 en comunidades E, 8 en comunidades T, 14 en V y 6 en H) creando para cada punto de muestreo una matriz florística, acompañando ésta de una matriz de abundancia específica (individuos/m²). Para este segundo tipo de matriz fue aplicado un índice respectivo de abundancia para cada especie coincidente con los índices propuestos por Barralis (en MAILLET 1981), definiendo además un sexto índice para todos aquellos individuos que presentasen una abundancia poco significativa en cada muestreo realizado (individuos raros). Para realizar estos inventarios florísticos de diversidad y abundancia se optó por recorrer toda la comunidad, aplicándose los índices de abundancia específicos de acuerdo con estimativas medias para la comunidad respectiva.

Los resultados obtenidos son tratados utilizando el esquema metodológico propuesto por CRESPI *et al.* (2001a, 2001b), basado en un análisis de dependencia e interdependencia, agrupando variables para su posterior análisis comparativo conjunto (MONTALVO *et al.* 1993; HAIR *et al.* 1995; WILLIAMS *et al.* 1997). De este modo, se realiza un esquema metodológico comparativo desde un análisis triple sobre una matriz de contingencia, que reúna la información procedente de la matriz estructural florística y de la matriz estructural de abundancias. Tal esquema metodológico permite considerar dos aspectos: *a*) por un lado, evita la utilización de valores cualitativos, generalmente aplicados en modelos de caracterización del paisaje (BUNCE *et al.* 1975; CALVO *et al.* 1992; BODINI *et al.* 1994); *b*) por otro, maximiza la información fitosociológica procedente de cada estación de muestreo analizada (ALARD *et al.* 1994).

En el presente trabajo son seleccionadas un total de 18 variables en la matriz de contingencia, organizadas del siguiente modo: *a*) a partir de la matriz estructural florística se deduce el valor medio de importancia de fanerófitos, caméfitos, geófitos, hemicriptófitos y terófitos (de acuerdo

con las caracterizaciones de tipos fisionómicos desarrolladas por Raunkiaer y posteriormente modificada y adaptada por Braun-Blanquet –POLUNIN, 1967–), además de la diversidad media –calculada en base a los valores de importancia específica– por estación de muestreo; *b*) con ayuda de la matriz estructural de abundancias se determina la abundancia media de fanerófitos, caméfitos, geófitos, hemicriptófitos y terófitos, incluyendo igualmente el valor de abundancia media por estación, y *c*) son incluidos finalmente el número de fanerófitos, caméfitos, geófitos, hemicriptófitos, terófitos y el número total de especies por estación.

Con base en la matriz de contingencia se desarrolla un análisis comparativo basado en la aplicación de tres tipos de análisis (siguiendo con el esquema analítico propuesto por CRESPI *et al.* 2001b), de acuerdo con un esquema de ordenación y posterior clasificación: análisis de distancias a través de *clusters* (con base en la ligazón simple entre estaciones y la distancia euclidiana entre estas, segregando de acuerdo con el método sugerido por CASADO *et al.*, 1997), *análisis de componentes principales* o PCA (desde la matriz de correlación Pearson para el conjunto de las estaciones de muestreo), y *análisis canónico discriminante* o DCA entre agrupamientos pre-establecidos.

Este análisis multivariado de la matriz de contingencia permitirá no sólo caracterizar cada una de las comunidades que forman parte de este agroecosistema, sino además determinar la relación estructural entre cada una de dichas comunidades. Para tal fin serán aplicados dos índices estructurales propuestos por CRESPI *et al.* (2001a, 2001b, 2002), la *dinámica estructural intra e intercomunitarias* y la *amplitud expresiva máxima*, teniendo presente para ello el enfoque de la resistencia y resiliencia como fundamento estructural de la adaptación de las comunidades en agroecosistemas.

RESULTADOS

El análisis de cluster sobre la totalidad de estaciones de muestreo (figura 2 [1]) determina una clara diferenciación entre las comunidades de

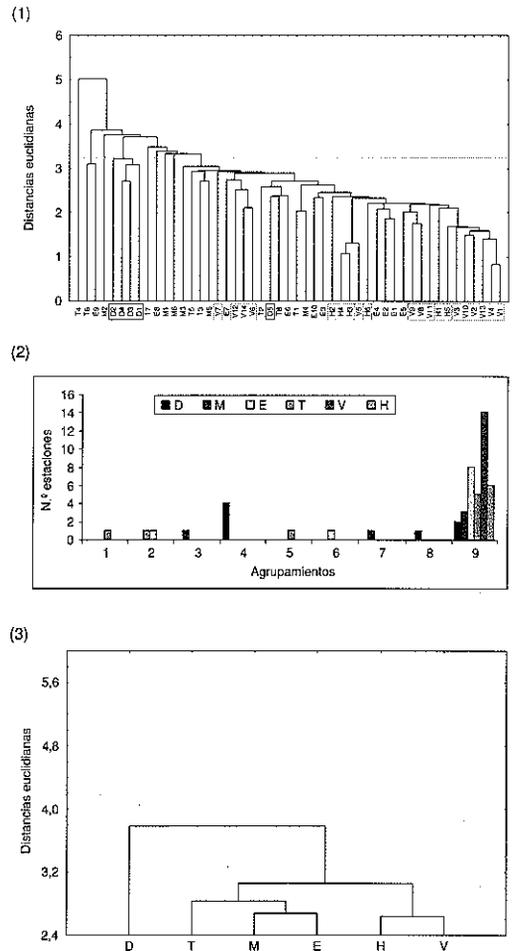


Fig. 2. (1) Dendrograma sobre la totalidad de estaciones de muestreo, indicando la posición de las estaciones en duna (D) y en viñas (V) y cultivo hortícola (H); (2) número de tipos de estaciones por agrupamiento deducido a partir del cluster anterior; (3) dendrograma de la matriz de distancias sobre los valores medios estructurales por tipo de comunidad. [(1) Dendrogram for the whole of sample stations, with the indication of the position for the dune (D) and the vineyard (V) and horticultural area (H); (2) number of sample stations per agrupment obtained from the referred cluster analysis; (3) dendrogram of the distance matrix for the average structural values per type of community.]

dunas secundarias (D) y las hortícolas (H) y de viñedos (V), con un comportamiento generalizado y disperso en relación a las comunidades de transición (E), de talud (T) y marginales (M). De acuerdo con el esquema metodológico propuesto

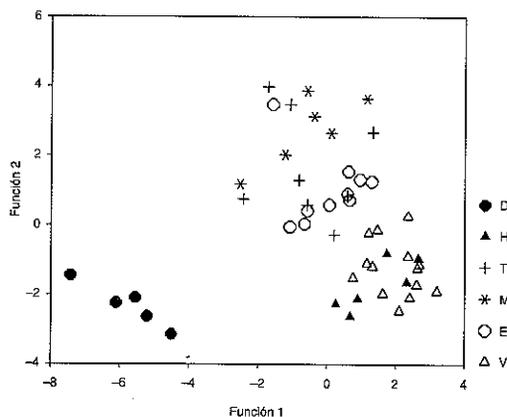


Fig. 3. Representación gráfica del DCA sobre las estaciones de muestreo agrupadas por tipo de comunidad. (D=duna secundaria, M=margen externa envolvente de la masseira, T=talud interno, V=viñedo, E=transición entre M y T o V, H=hortícola). [Graphic representation of the DCA upon the sample stations classified by type of community (D=secondary dune, M=edge around the masseira, T=inside ramp; V=vineyard, E=transition between M and T or V, H=horticultural area).]

se determinó el nivel de mayor segregación, que en nuestro caso se encuentra entre 3 y 3,5 unidades, revelando la diferenciación antes mencionada entre los diferentes tipos de comunidades (figura 2 [2]). Este fenómeno es igualmente confirmado analizando la distancia entre los valores medios de cada variable por tipo de comunidad (figura 2 [3]), observando dos comportamientos extremos, como era esperado, entre las comunidades D y las restantes (T, M, E, H y V). No obstante, entre estas últimas se verifica un comportamiento igualmente bipolar entre las comunidades T, M y E, y entre las H y V.

La diferenciación entre las comunidades de *masseira* y las de duna secundaria son igualmente visibles en el DCA respectivo (figura 3), verificándose al mismo tiempo la separación entre las comunidades T, M y E de la V y H.

Los resultados del PCA sobre la totalidad de las estaciones ofrece una visión semejante a la expuesta por el análisis de clusters. En la figura 4 se representa el resultado gráfico del PCA sobre la totalidad de estaciones muestreadas, observando el área de correlación para cada tipo de comunidad: las áreas de correlación de las

comunidades V y H, por un lado, y de las E y T, por el otro, en relación a la comunidad D. Esta caracterización se desarrolla a partir de los tres primeros factores de análisis (86% de varianza).

Nuevamente se observan diferencias visibles entre las áreas de correlación de las D y las restantes. Sin embargo, y confirmando los resultados presentados a partir de los clusters anteriores, frente a la separación entre las áreas de correlación de V y H en relación a las D, es contrastable la amplia y abrazadora área de correlación de las comunidades como T y E.

Con el objetivo de caracterizar este comportamiento diferenciado, observado a través de los análisis de cluster y de PCA, se presenta en la figura 5 (1) el dendrograma referente al análisis de cluster sobre los valores medios de cada uno de los ocho grupos de correlación (G1, G2, G3, G4, G5, G7 y G8, no encontrando representantes en la sexta cuadrícula de correlación), obtenidos después de aplicar el método propuesto por CRESPI *et al.* (2001b).

Para facilitar los posteriores cálculos son deducidas cinco tendencias aparentes de comportamiento, mostrando en la figura 5 (2) el porcentaje de cada tipo de comunidad por tendencia de comportamiento. Existen, a este respecto, dos tendencias con porcentajes diferentes de tipos de comunidades, éstas son la T3 y la T1. En relación a la T3 se verifica un dominio sensible de la comunidad D (40%) y T (37,5%), además de una presencia reducida de las E (10%), en cuanto que en la T1 la dominancia es determinada por las comunidades V (71,4%) y H (50%), comparativamente con las E (20%) y las T (12,5%). Al mismo tiempo se observa en la T5 un comportamiento globalizador, presentando en este caso comunidades D (40%), así como V (21,4%) y H (16,7%), situándose la T2 y T4 igualmente de manera intermedia aunque con un claro protagonismo por parte de las comunidades E (50%) y M (83,3%).

Estos cuatro tipos de comportamientos para el conjunto de las aparentes tendencias (T1, T3, T5 y T2+T4) son estudiados a través de un DCA (figura 5 [3]), resultando ser la diversidad de terófitos la variable más discriminante. Analizando

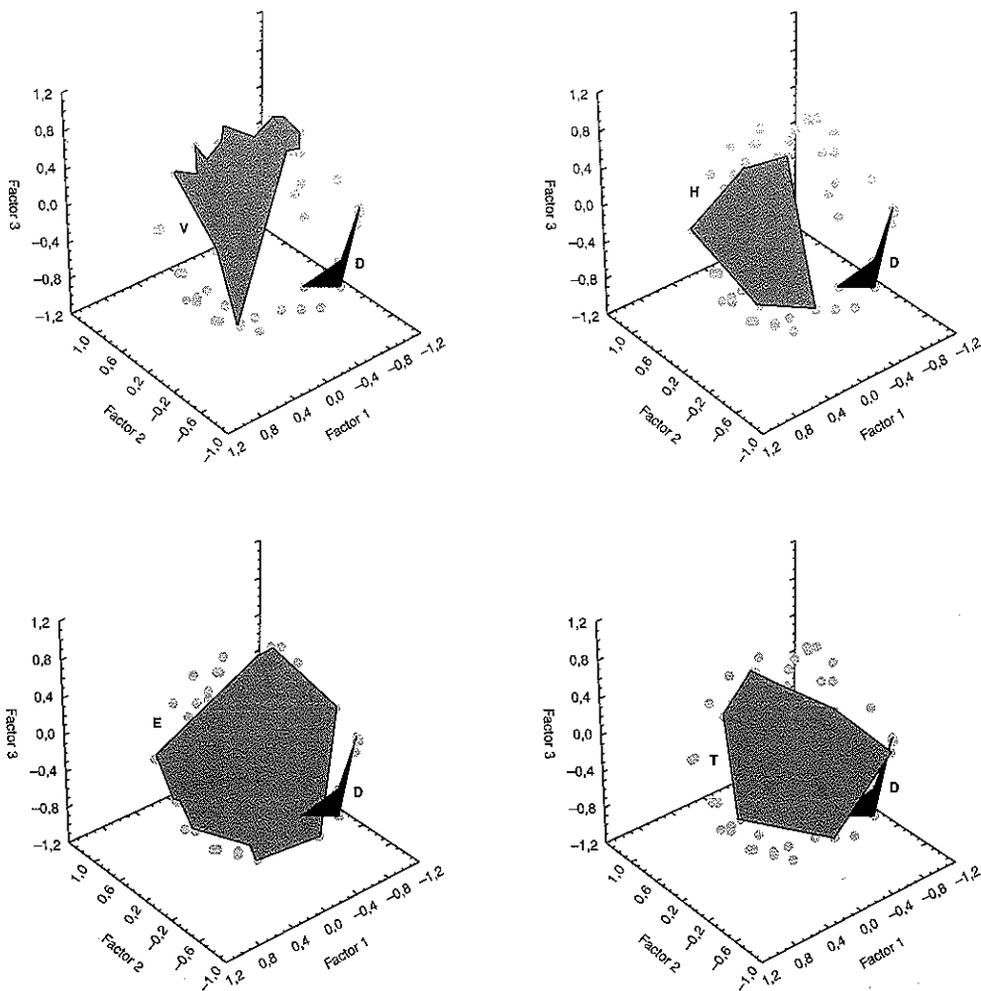


Fig. 4. Representaciones gráficas de los PCA sobre las estaciones de muestreo, indicando las nubes de correlación para cinco tipos de comunidades: las de viñedos (V), las hortícolas (H), las de transición (E), las de talud (T) y las de duna secundaria (D). [Graphic representation of the PCA of the sample stations, pointing out the cloud of correlation for five types of communities: the vineyard (V), the horticultural (H), the transition (E), the ramp (T) and the secondary dune (D).]

los valores medios de esta variable por cada uno de los cuatro comportamientos (figura 5[4]) se observa una evidente bipolaridad entre la T3 y T2+T4, en relación a la T1, encontrándose la T5 como intermedia (más próxima a las tendencias T3 y T2+T4).

Los resultados de la amplitud expresiva máxima por tipo de comunidad, expuestos en la figura 6 (1), determinan una amplitud máxima mayor

para las comunidades V y H, en cuanto que la más limitada se registra en las comunidades E.

En relación a la amplitud expresiva máxima para las tendencias (figura 6 [2]) la T1 presenta el valor más alto y la T2 el más bajo. De esta manera resulta comprensible que el comportamiento mostrado por las T2+T4 sea el de menor amplitud expresiva máxima, manteniéndose el valor de la T1 superior a los restantes (figura 6 [3]).

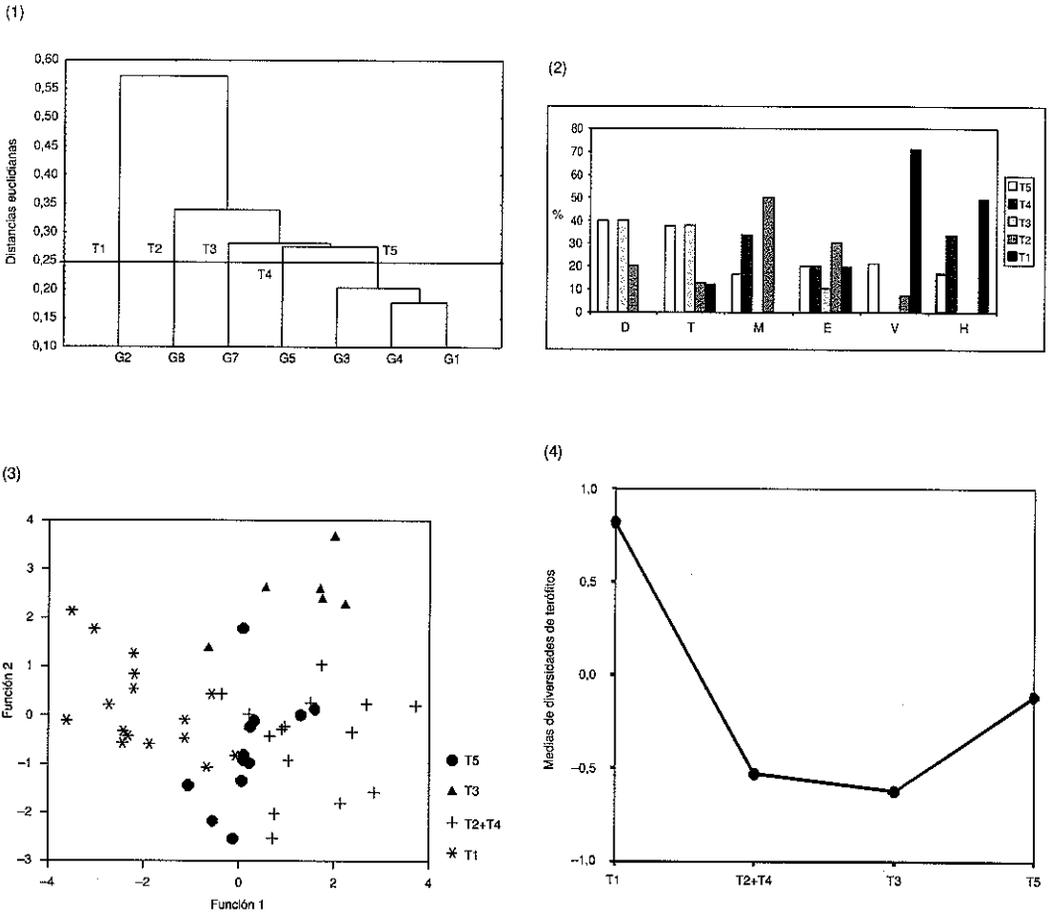


Fig. 5. (1) Dendrograma de los grupos de correlación, indicando las aparentes tendencias (T) detectadas; (2) histograma de los porcentajes (%) de cada tipo de comunidad por tendencia de comportamiento; (3) representación gráfica del DCA del conjunto de estaciones agrupadas por tendencia de comportamiento; (4) diagrama de la variación de los valores medios de diversidad de terófitos por tendencia de comportamiento. [(1) Dendrogram of the correlation groups, denoting the aparent detected tendencies (T); (2) histogram of the percentages (%) for each type of community by behaviour tendency; (3) graphic representation of the DCA of the sample stations distributed by behaviour tendency; (4) diagram about the average values variation of the diversity of terophytes by behaviour tendency.]

DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos apuntan a una lógica separación entre las comunidades de duna secundaria y las desarrolladas en el agroecosistema de *masseira*. De hecho este resultado es el esperado en cualquier tipo de geosistema alterado por actividades agrícolas, en donde las diferencias florístico-estructurales entre las comunidades naturales y las alte-

radas son claramente evidentes. No obstante, el objetivo de este trabajo se centraba en la caracterización del comportamiento estructural de las comunidades vegetales implicadas en este tipo de ecosistema, para discutir la hipótesis de existencia o no de aparentes «estados climáticos agroecológicos», y no en determinar únicamente el efecto de la modificación estructural de las comunidades vegetales naturales por actividades agrícolas.

Desde una perspectiva de la aparente estabilidad y persistencia de las comunidades (CONNELL & SOUSA 1983), la sustentación de un estado climático (*estable*) requiere un equilibrio energético mediante una organización estructural apropiada de las comunidades vegetales que lo constituyen (KERSHAW 1975; ODUM 1997), de manera que el desarrollo de desequilibrios estructurales grandes acabará por provocar un gasto energético proporcionalmente mayor para el mantenimiento de esa nueva aparente situación de desequilibrio (inestabilidad) creada.

En relación a los resultados obtenidos, el análisis de las tendencias de comportamiento determina una tripolaridad en el comportamiento estructural de los seis tipos de comunidades estudiadas (D, T, E, M, V y H), acercando las comunidades T y E a las D, al mismo tiempo que se verifica igualmente una línea de conexión entre todas ellas a través del grupo de correlación T5 (constituido por el conjunto de comunidades D, T, M, E, V y H).

Este análisis del comportamiento correlativo entre comunidades muestra, igualmente, una aproximación en principio inesperada en relación al comportamiento florístico-estructural entre las comunidades de duna secundaria (D) respecto a las comunidades no expuestas a una actividad agrícolica intensa (H) o frecuente (V). Tal aspecto se resalta observando el porcentaje de presencia de los tipos de comunidades en las tendencias de comportamiento correlativo más generalistas (T5, T2 y T4) en relación a las comunidades H y V, siendo la comunidad H la que refleja una mayor presencia (50%), relativamente a las V (28,5%).

De acuerdo con estos resultados se confirma para este agroecosistema una gradación progresiva entre el comportamiento florístico-estructural de la vegetación natural (D) y el de las comunidades expuestas a una actividad agrícolica más intensa (V y H), de tal manera que entre ambas surgen comunidades de comportamiento florístico-estructural intermedio. A este respecto, el comportamiento estructural intermedio de las comunidades T, E y M sería fundamental para el mantenimiento de este aparente estado climático agroecológico, conservando información florístico-estructural de D, por un lado, y de V y H, por otro, asegurando el

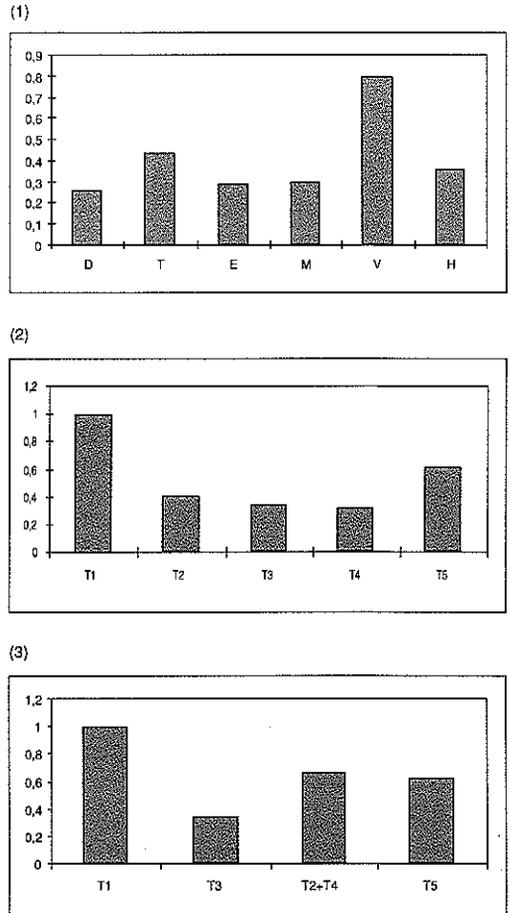


Fig. 6. (1) Histogramas de amplitudes expresivas máximas para cada tipo de comunidad; (2) de cada tendencia de comportamiento, y (3) de las agrupaciones de tendencias. [(1) Histogram of the highest expressive amplitudes for each type of community; (2) for each behaviour tendency, and (3) for the groupments of tendencies.]

comportamiento florístico-estructural desarrollado en cada tipo de comunidad.

De acuerdo con el fundamento de la resistencia y resiliencia, en la vegetación que forma parte de este tipo de agroecosistema, se observa una adaptación clara para cada tipo de actividad agrícolica desarrollada. Se puede así adivinar una limitada resistencia y resiliencia de las comunidades naturales (D), con nubes expresivas y de correlación muy restringidas frente a las comunidades agrícolas (ver

los resultados representados en la figura 3 y en la figura 4), al mismo tiempo que se verifica un importante flujo de información florístico-estructural entre las comunidades de la *masseira*. Se permitiría así el establecimiento de un estado de equilibrio aparente («clímax agroecológico»), desarrollando un sistema de adaptación diferencial entre cada una de las comunidades.

La caracterización de este comportamiento florístico-estructural se define, de acuerdo con la dinámica estructural y la amplitud expresiva máxima, del siguiente modo:

La dinámica estructural intra e intercomunitaria es, en términos generales, muy alta entre las comunidades estudiadas, si bien se verifica un mayor distanciamiento en relación a las comunidades D y las V y H. Es preciso comprender que la dinámica estructural determina la variabilidad dentro (intracomunitaria) y entre cada comunidad (intercomunitaria), atendiendo al presupuesto de CRESPI *et al.* (2001a, b), contrapuesto frontalmente con la concepción de *ecotonía* (Gosz 1991), limitada a fenómenos de transición florístico-estructural intercomunitarios. De este modo, discontinuidades en el comportamiento florístico-estructural de cada comunidad provocarían iguales discontinuidades en la dinámica estructural intracomunitaria, al mismo tiempo que alejamientos en el comportamiento expresivo de diferentes comunidades determinarían dinámicas estructurales inter-comunitarias limitadas o nulas.

La amplitud expresiva máxima (CRESPI 1999; CRESPI *et al.* 2001a) define el grado de expresividad florístico-estructural desarrollado por cada comunidad, de tal modo que comunidades con amplitudes altas presentarán una diversidad mayor de combinaciones florístico-estructurales que aquellas que desarrollen amplitudes más pequeñas.

Los resultados obtenidos en relación a la aparente amplitud de la nube expresiva (ver figura 4) ofrecen una mayor amplitud expresiva entre comunidades con comportamientos florístico-estructurales intermedios (T y E, por ejemplo), en comparación con la limitada amplitud de la vegetación natural (D), situando las comunidades con actividad agrícola más intensiva entre las

que desarrollan una amplitud expresiva intermedia (comunidades V y H).

Sin embargo, los resultados del cálculo referente a la amplitud expresiva máxima (ver figura 5) muestran la mayor amplitud para las comunidades V, seguidas de modo más reducido por las T y H, y finalmente por las restantes. Este resultado, combinado con el relativo a los comportamientos correlativos (figura 4) indican una capacidad expresiva muy reducida para las comunidades V, presentes únicamente en dos tendencias de comportamiento (la T1 y la T2), seguidas por las comunidades H, M y D, llegando finalmente a las T y E con comportamientos expresivos mucho más repartidos y, por tanto, con capacidades expresivas mayores.

Un comportamiento florístico-estructural como éste demuestra la importancia de las comunidades T y E en el desarrollo estructural de la vegetación de este tipo de agroecosistema, incidiendo especialmente en el hecho de que estas comunidades están expuestas a un tratamiento muy distanciado en el tiempo, así como muy variable, por parte del hombre, lo que facilitará no sólo el acceso de individuos, sino también un conjunto más diverso de combinaciones florístico-estructurales.

Resultados como este pueden levantar dos cuestiones:

1. En referencia a la organización de las comunidades vegetales en jerarquías competitivas desarrolladas a lo largo de diferentes medios (KEDDY *et al.* 1994), y atendiendo al presente caso, las *masseiras* constituirían un ejemplo de variación ambiental en relación a las comunidades dunares envolventes. Razón por la cual cabe preguntarse hasta qué punto las modificaciones impuestas por este tipo de agroecosistema modifican el comportamiento competitivo jerárquico establecido, representado a través de su organización estructural.
2. Esas modificaciones jerárquicas provocarían en cada tipo de comunidad conjuntos de equilibrios puntualmente diferentes. Por esta razón, y teniendo presente el principio de *multiplicidad de estados estables* (MAY 1977), se generaría una diversificación mayor en rela-

ción al conjunto de comunidades que forman el agroecosistema en comparación con los estados estables que se pudiesen detectar en la comunidad dunar (D) original.

Atendiendo a que el efecto competitivo de las especies estuviese relacionado con la diversidad específica presente en cada comunidad y con su variabilidad ambiental interna (STONE 1993; KEDDY *et al.* 1994), y considerando además a las asociaciones de plantas como meros fenómenos de yuxtaposición —de acuerdo con la hipótesis *individualista* de Gleason—, que provocarían fluctuaciones constantes en la densidad de individuos (DUNNETT *et al.* 1998), el comportamiento estructural observado podría ser enfocado desde una perspectiva no lineal de sucesión (MAY 1976). De este modo, la acción del hombre como factor ambiental, que interviene en las variaciones estructurales por comunidad, se incluiría como un nuevo factor en un proceso de dinámica vegetal caótico, generando en la vegetación los aspectos reseñados por STONE & EZRATI (1996) como características básicas de un proceso de caos: modificaciones en la densidad de individuos (TILMAN & WEDIN 1991), diferentes sensibilidades a las condiciones inicialmente envolventes, variaciones en el conjunto de las diferentes condiciones ambientales «atrayentes» (NICOLIS & NICOLIS 1984); y, finalmente, la consideración de un proceso de desarrollo infinito (con los grados de libertad que este proceso estocástico supondría).

El equilibrio general de este geosistema, y de este modo el *estado climático agroecológico* generado, se fundamentaría en la resistencia (y subsecuente resiliencia) de cada tipo de comunidad, determinando un comportamiento expresivo respectivo de acuerdo con la organización estructural de cada una de éstas.

En concordancia con esta hipótesis, la existencia de actividades agrícolas en un determinado ecosistema acabaría por generar una alteración en la capacidad expresiva de la vegetación natural sobre la que se implantase, debida a una mayor variabilidad ambiental impuesta, multiplicando igualmente las tendencias de equilibrio en cada comunidad. Al mismo tiempo, con esa variabilidad de condiciones ambientales, que tales actividades

implementarían sobre la vegetación natural, interferirían igualmente las capacidades competitivas de cada especie, introduciendo además otras especies foráneas de modo a facilitar estructuras de vegetación diferentes. De acuerdo con la intensidad y diversidad de estas actividades agrícolas se desarrollarán condiciones ambientales igualmente más diversas, que acabarán por generar más combinaciones de especies e individuos y, de este modo, un caos (multiplicidad de equilibrios más acusada) proporcionalmente mayor en la vegetación, reflejándose así en una expresividad más amplia en relación a la vegetación preexistente.

CONCLUSIONES

Las aparentes situaciones de equilibrio que definen cada tipo de agroecosistema se podrían considerar, desde la perspectiva estructural de las comunidades vegetales que lo constituyen, como estados climáticos agroecológicos. De modo que, para caracterizar esos estados estructurales de la vegetación, resulta fundamental aplicar esquemas metodológicos a través de los cuales sea posible establecer relaciones estructurales para cada una de las comunidades y entre estas mismas.

El análisis de la capacidad expresiva de la vegetación constituye así un método para caracterizar la estructura de ésta a partir del análisis de combinaciones florístico-estructurales, que las comunidades que lo constituyen pueden desarrollar y desde el cual se establecen relaciones estructurales, no sólo para cada comunidad, sino también para el conjunto de ellas. Esas combinaciones florístico-estructurales que las comunidades desarrollan pueden ser explicadas de acuerdo con la resistencia y resiliencia de cada una de ellas, haciendo uso para ello de los parámetros florístico-estructurales de dinámica ectónica intra e intercomunitaria, así como de la amplitud expresiva máxima: por dinámica estructural se entiende la variabilidad florístico-estructural que las comunidades desarrollan debido a la variación ambiental, ya sea dentro de cada comunidad (intracomunitaria) o entre esas comunidades (intercomunitaria); en cuanto que el intervalo máximo de combinaciones florístico-estructurales se determinará de acuerdo con la amplitud expresiva máxima.

Una visión individualista de la estructura de la vegetación, en donde las comunidades vegetales son consideradas como combinaciones caóticas de individuos con capacidades competitivas propias (desarrollando así procesos de sucesión no lineales), permite comprender el comportamiento expresivo de la vegetación, pues de hecho el comportamiento florístico-estructural de cada agroecosistema (como de cualquier ecosistema en general) resulta de la capacidad de expresión que desarrolle cada comunidad, y ésta sólo es comprensible permitiendo una combinación caótica de individuos. De este modo, los factores ecológicos generarán un proceso de «atracción» hacia determinados estados estructurales de la vegetación, sin por ello establecer sistemas de sucesión determinados, sino dependientes de la fluctuación del comportamiento de los individuos en cada comunidad y de las condiciones ambientales.

La idea de *estados climáticos agroecológicos* se encuadraría, por tanto, dentro de un esquema individualista como un proceso de equilibrios múltiples acrecentados por la enorme variabilidad que encierra un agroecosistema. Tal fenómeno provocará, desde una perspectiva de la expresividad de la vegetación, no sólo una fuerte modificación de ésta, sino también un aumento considerable de la expresividad total (variaciones en las combinaciones florístico-estructurales) de estos ecosistemas agrarios en relación a la situación de vegetación natural.

AGRADECIMIENTOS

Los autores del presente trabajo quieren expresar su gratitud a los miembros del Área de Paisagem Protegida do Litoral de Esposende (APPLE), que facilitaron el acceso al área y las condiciones de trabajo.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALARD, D., BANCE, J.-F. & FRILEUX, P. N. 1994. Grassland vegetation as an indicator of the main agroecological factors in a rural landscape: consequences for biodiversity and wildlife conservation in Central Normandy (France). *Journal of Environmental Management* 42: 91-109.
- ALTIERI, M.A. 1989. Agroecology: a new research and development paradigm for world agriculture. *Agriculture, Ecosystem and Environments* 27: 37-46.
- BARRETO, E., HONRADO, J.J. & PAIVA, A.P. 1999. Vegetação da Área de Paisagem Protegida do Litoral de Esposende (Portugal). *Quercetea* 1: 39-51.
- BATABYAL, A.A. 1998. On some aspects of ecological resilience and the conservation of species. *Journal of Environmental Management* 52: 373-378.
- BENNETT, D.P. & HUMPHRIES, D. 1985. *Ecología de campo*. Hermann Blume, Serie Ciencias de la Naturaleza, 3.ª reimpresión. Madrid.
- BODINI, A., GIARELLI, G. & ROSSI, O. 1994. The qualitative analysis of community food webs: implications for wildlife management and conservation. *Journal of Environmental Management* 41: 49-65.
- BUNCE, R.G.H., MORRELL, S.K. & STEL, H.E. 1975. The application of multivariate analysis to regional survey. *Journal of Environmental Management* 3: 151-165.
- CALVO, J.F., PALAZÓN, J.A., ESTEVE, M.A., SUÁREZ, M.L., TORRES, A., VIDAL-ABARCA, M.R. & RAMÍREZ-DÍAZ, L. 1992. The use of multivariate analysis for the ecological characterization of landscape: the Mula river watershed, Sout-East of Spain. *Journal of Environmental Management* 34: 297-308.
- CANO, G.C. 1986. La compleja dinámica de las formaciones vegetales y la insuficiencias de la teoría del monoclimax. *Actas IV Colóquio Ibérico de Geografía*. Coimbra.

- CASADO, M.A., RAMÍREZ-SANZ, L., CASTRO, I., DE MIGUEL, J.M. & DE PABLO, C.L. 1997. An objective method for partitioning dendrograms based on entropy parameters. *Plant Ecology* 131 (2): 193-197.
- COLLINS, W.W. & HAWTIN, G.C. 1999. Conserving and using crop plants biodiversity in agroecosystems. En: W.W. Collins & C.O. Qualset (ed.), *Biodiversity in agroecosystems*, CRC Press. Boca Raton.
- CONNELL, J.H. & SOUSA, W.P. 1983. On the evidence needed to judge ecological stability or persistence. *The American Naturalist* 121: 789-824.
- CORTESÃO, J. 1985. *Guia de Portugal. Entre Douro e Minho. 1- Douro Litoral.*, vol. 4. Fundação Calouste Gulbenkian, 2.ª ed. Coimbra.
- CRESPI, A.L. 1999. Análisis morfoecológico en el género *Dianthus* L. Tesis doctoral, Universidad de Salamanca (inéd.). Salamanca.
- CRESPI, A.L., LEITÃO, P., NASCIMENTO, J., RIBEIRO, J.A., FERNANDES, C.P., BERNARDOS, S. & AMICH, F. 2001a. Aplicação de um modelo descritivo multivariado para a caracterização de comunidades vegetais. *Revista de Ciências Agrárias* 23 (2): 23-37.
- CRESPI, A.L., PEREIRA, A., FERNANDES, C.P., CORTES, R., OLIVEIRA, S. & RIBEIRO, J.A. 2001b. Descripción de procesos ecotónicos sobre comunidades riparias del noroeste de Portugal. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural* (en prensa).
- CRESPI, A.L., FERNANDES, C.P., CASTRO, A., PEREIRA, A., NASCIMENTO, J. & MARTINS, V. BERNARDOS, S. & AMICH, F. 2001. Resistência e resiliência ecológica. Uma aproximação à caracterização fitossociológica das comunidades arbustivas do Parque Natural do Alvão (Norte de Portugal). *Silva Lusitana* 9 (2) (en prensa).
- DUNNETT, N.P., WILLIS, A.J., HUNT, R. & GRIME, J.P. 1998. A 38-year study of relations between weather and vegetation dynamics in road verges near Bibury, Gloucestershire. *Journal of Ecology* 86: 610-623.
- ELLIOT, E.T. & COLE, C.V. 1989. A perspective on agroecosystem science. *Ecology*, 70(6): 1597-1602.
- FORMAN, R.T.T. 1997. *Land mosaics. The ecology of landscapes and regions.* Cambridge University Press. Cambridge.
- GOSZ, J.R. 1991. Fundamental ecological characteristics of landscape boundaries. En: M.M. Holland, P.G. Risser & R.J. Naiman (ed.). *Ecotones. The role of landscape boundaries in the management and restoration of changing environments*, Nueva York.
- HAIR, J., ANDERSON, R.E., TATHAM, R.L. & BLACK, W.C. 1995. *Multivariate data analysis with readings.* Prentice Hall International Ed., 4ª edition. Nueva Jersey.
- HANNAH, L., LOHSE, D., HUTCHINSON, C., CARR, J.L. & LANKERANI, A. 1994. Preliminary inventory of human disturbance of World ecosystems. *Ambio* 23 (4-5): 246-250.
- HUSTON, M.A. 1995. *Biological diversity: the coexistence of species on changing landscapes.* Cambridge University Press, 2ª ed.
- KEDDY, P.A., TOWOLAN-STRUTT, L. & WISHEU, C. 1994. Competitive effect and response rankings in 20 wetland plants: are they consistent across three environments? *Journal of Ecology* 82: 635-643.
- KERSHAW, A.K. 1975. *Quantitative and dynamic plant ecology.* Edward Arnold (ed.), 2.ª ed. Londres.
- LACHER, T.E. JR., SLACK, R.D., COBURN, L.M. & GOLDSTEIN, M.I. 1999. The role of agroecosystems in wildlife biodiversity. En: W.W. Collins & C.O. Qualset (eds.), *Biodeiversity in agroecosystems*, CRC Press. Nueva York.

- LOUCKS, O.L. 1977. Emergence of research on agro-ecosystems». *Ann. Ver. Ecol. Syst.* 8: 173-192.
- MAILLET, J. 1981. Evolution de la flore adventice dans le Montpellierais sous la pression des techniques culturales. Tesis doctoral (inéd.), Acad. de Montpellier, Univ. des Sciences et Techniques du Languedoc. Montpellier.
- MAY, R.M. 1976. Simple mathematical models with very complicated dynamics. *Nature* 261: 459-467.
- MAY, R.M. 1977. Thresholds and breakpoints in ecosystems with a multiplicity of stable states. *Nature* 269: 471-477.
- MEFFE, G.K. & CARROLL, C.R. 1997. *Principles of conservation biology*, 2.^a ed., Sinauer Associates. Sunderland.
- MONTALVO, J., RAMÍREZ SANZ, L., DE PABLO, C.L. & PINEDA, F.D. 1993. Impact minimization through environmentally-based site selection: a multivariate approach. *Journal of Environmental Management* 38: 13-25.
- NAVEH, Z. 1994. Biodiversity and management for ecological integrity. En: K. Chung Kim & R.D. (eds.), *Biodiversity and Landscapes: a Paradox of Humanity*, pp.187-207. Weaver. Cambridge University Press.
- NICOLIS, C. & NICOLIS, G. 1984. Is there a climatic attractor? *Nature* 311: 529-532.
- ODUM, E.P. 1997. *Fundamentos de ecología*. Fundação Calouste Gulbenkian ed., 5.^a ed. Lisboa.
- OKEY, B.W. 1996. Systems approaches and properties, and agroecosystem health. *Journal of Environmental Management* 48: 187-199.
- PAOLETTI, M.G., PIMENTEL, D., STINNER, B.R. & STINNER, D. 1992. Agroecosystem biodiversity: matching production and conservation biology. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 40: 3-23.
- PLÁ, M.T. & VILÁS, J. 1992. Metodología general de los estudios de paisaje. En: M. de Bolós (ed.), *Manual de ciencia del paisaje. Teoría, métodos y aplicaciones*, Colección de Geografía, Masson. Barcelona.
- POLUNIN, N. 1967. *Éléments de géographie botanique*. Gauthier-Villars, 2.^a ed. Paris.
- SAL, A. 1995. El paisaje agrario desde la perspectiva de la ecología. En: *Ciclo de Agricultura y Ecología*, Fundación Bancaja. Valencia.
- STONE, L. 1993. Period-doubling reversals and chaos in simple ecological models. *Nature* 365: 617-620.
- STONE, L. & EZRATI, S. 1996. Chaos, cycles and spatiotemporal dynamics in plant ecology. *Journal of Ecology* 84: 279-291.
- TILMAN, D. & WEDIN, D. 1991. Oscillations and chaos in the dynamics of a perennial grass. *Nature* 353: 653-655.
- VILÁS, J. 1992. Planificación y gestión del paisaje rural. En: M. de Bolós (ed.), *Manual de Ciencia del Paisaje. Teoría, métodos y aplicaciones*, Colección de Geografía, Masson. Barcelona.
- WEAVER, J.E. & CLEMENTS, F. 1944. *Ecología vegetal*. ACME Agency ed. Buenos Aires.
- WHITFORD, W.G., RAPPORT, D.J. & DE SOYZA, A.G. 1999. Using resistance and resilience measurements for «fitness» tests in ecosystems health. *Journal of Environmental Management* 57: 21-29.
- WILLIAMS, B.K., MAHABIR, S., SCHLAGEL, J. & CAPEN, D.E. 1997. Patterns in wildlife-vegetation association matrices. *Journal of Environmental Management* 51: 1-13.