

PROPUESTA METODOLÓGICA PARA LA CARACTERIZACIÓN ESTRUCTURAL DE LAS COMUNIDADES VEGETALES Y LOS GRUPOS FUNCIONALES

ANTONIO L. CRESPI¹, CLÁUDIA P. FERNANDES¹, ADRIANO CASTRO¹,
SONIA BERNARDOS², AGNIESZKA JANIAK⁴, ALDA PEREIRA¹, ROSA PINHO³,
ANTÓNIO COELHO¹, GABRIEL COSTA¹, LISIA LOPES², FRANCISCO AMICH³,
ÁLVARO R. MARTINS¹, CARLOS SANTOS¹

RESUMEN

Una de las cuestiones más controvertidas, en relación a la caracterización de la vegetación, consiste en determinar la posible existencia de fenómenos de estabilidad estructural. Este tipo de situaciones son puestas de relieve especialmente estudiado el comportamiento de la vegetación en agroecosistemas, donde existen manchas vegetales bien definidas, y que incluso se pueden agrupar por su aspecto y por los factores ambientales que las definen. En el presente trabajo son presentados cuatro casos diferentes de geosistemas, expuestos a condiciones ambientales progresivamente diferentes, en donde el comportamiento estructural de la vegetación es analizado a través de la metodología fitoestructural. A lo largo de estos ejemplos se observa la existencia de una actividad antrópica progresivamente creciente, aspecto éste que provoca un distanciamiento gradual entre comportamientos estructurales de la vegetación, para poder adaptarse a la diversidad de condiciones ambientales que surgen. Tales circunstancias conducen en cada caso a condiciones estructurales aparentemente estables, que responden a combinaciones determinadas de factores ambientales. Para analizar estas aparentes situaciones estructuralmente equilibradas se propone una metodología, que tiene como objetivo desarrollar una caracterización multivariada a partir del cálculo de matrices de contingencia para cada uno de los estados estructuralmente estables, de modo que se pueda detectar el grado de redundancia entre estos. La matriz finalmente obtenida será una matriz de contingencia ordenada por clases de presencia para la totalidad de los individuos que forman parte de la vegetación de los estados estructuralmente estables detectados en cada caso (consideradas aquí como *Grupos Funcionales de Plantas* o *PFTs*).

Palabras clave: Agroecosistemas, expresividad estructural, redundancia, dinámica estructural.

¹ Herbário, Jardim Botânico, Universidade de Trás-os-Montes e Ato Douro, Apdo. 1013. 5001-911 Vila Real (Portugal), www.utad.pt/jardim-botanico, acrespi@utad.pt

² Dpto. de Botánica, Facultad de Biología, Universidad de Salamanca. 37007 Salamanca.

³ Dpto. de Biología, Universidade de Aveiro, campus universitário. 3800 Aveiro (Portugal).

⁴ Department of Geobotany & Plant Ecology, University of Lodz (Polonia).

Recibido: 14/02/2003.

Aceptado: 09/04/2003.

SUMMARY

The characterization of apparent equilibrated structural states in the vegetation is one of the most discussed questions in the analysis of the vegetation. The existence of similar vegetation areas in the agroecosystems, because of the proximity of environmental factors involved, is the main reason to point out these types of structural situations.

Four examples are analysed in this contribution, with the aim of describing these stable structural situations. The anthropic pression is gradually larger in these cases, in order to observe the progressive differentiation of structural tendencies adapted to specific combinations of environmental factors. A multivariate characterization, based on contingency matrices, is developed here, in accordance with the phytostructural methodology and with the degree of redundancy between the equilibrated structural states. Consequently, these contingency matrices must be calculated for each one of these stable structural situations detected in the agroecosystem analysed. The conclusive contingency matrix will be the result of the comparison of the whole structural information of each stable situation according to the classes of presence of the individues (in this case considered as *Plant Functional Group* or *PFTs*).

Keywords: Agroecosystems, structural expressivity, redundancy, structural dynamic.

INTRODUCCIÓN

Las alteraciones provocadas por las actividades agrícolas han provocado fenómenos de fragmentación de hábitats, destrucción de nichos y, en consecuencia, desajustes energéticos, que se han traducido en modificaciones de diferente intensidad sobre la riqueza florística. (NAVEH, 1994; HUSTON, 1995; FORMAN, 1997) y, por lo tanto, también sobre la estructura de las comunidades (PAOLETTI *et al.*, 1992; HANNAH *et al.*, 1994; SAL, 1995; MEFFE & CARROLL, 1997; LAVOREL *et al.*, 1998; LACHER *et al.*, 1999). Todo este complejo conjunto de alteraciones han acabado por originar paisajes vegetales propios y característicos, con comunidades vegetales organizadas de acuerdo con las modificaciones y acciones ejercidas sobre cada uno de esos geosistemas.

Precisamente, y desde la perspectiva del comportamiento sociológico de la vegetación, es posible desarrollar un análisis de la estructura de la vegetación que se encuentra en cada uno de los geosistemas considerados (PLÁ & VILÁS, 1992). Para lo cual se proponen dos posibles metodologías analítico-descriptivas: una caracterización determinística, desarrollada a

partir de los fundamentos de Clements, o bien un análisis individualista, conforme los fundamentos explicados por Gleason (STONE & EZRATI, 1996). Las metodologías deterministas se fundamentan en la caracterización de estados estructurales pre-definidos, incluidos dentro de una dinámica sucesional igualmente establecida (WEAVER & CLEMENTS, 1944). Contrariamente, la hipótesis individualista obliga a un análisis de la vegetación desde los individuos que la forman, y, por ello, de la capacidad competitiva de cada uno de ellos. De este modo, una caracterización puramente individualista no establece la existencia pre-definida de comunidades o de procesos sucesionales, pues la organización estructural y dinámica de éstas será el resultado de la interacción entre las capacidades competitivas del individuo y su medio (TILMAN & WEDIN 1991; KEDDY *et al.*, 1994; DUNNETT *et al.*, 1998).

Esta interacción entre las capacidades competitivas y el medio definirá un variado conjunto de combinaciones estructurales entre las diferentes poblaciones que forman parte de cada comunidad vegetal, lo cual resultará en un variable porcentaje de caos, dependiendo del grado de com-

binaciones estructurales diferentes en un mismo tipo de comunidad. Esta perspectiva ya fue introducida en las últimas décadas en términos metapoblacionales (MOILANEN & HANSKY 1998; HOLYOAK & RAY 1999; MACCARTHI 1999; MOILANEN 1999; HIEBELER 2000; HANSKI *et al.*, 2000), obligando a considerar la existencia de caos en el comportamiento estructural de la vegetación, y desvirtuando así un comportamiento determinístico de la misma (dificultad variable en la previsión de la organización y dinámica estructural de la vegetación).

Este porcentaje de caos inherente al comportamiento estructural de la vegetación (o combinaciones florístico-estructurales) y, por lo tanto, la dificultad de predicción del comportamiento estructural de la vegetación, puede ser traducido, en términos de dinámica de ésta, como una no-linearidad del proceso sucesional (MAY 1977; STONE 1993). Tal fenómeno es posible detectarlo a través del análisis de las combinaciones florístico-estructurales de cada tipo de comunidad vegetal aparente, que, como se demostrará a lo largo de la presente contribución, acabará por reflejar en sí mismo la existencia de aparentes fenómenos de estabilidad estructural (CONNELL & SOUSA 1983), surgidos como respuesta a las alteraciones ambientales y, por esta razón, como consecuencia de la adaptación de las combinaciones florístico-estructurales a estas alteraciones ambientales.

El objetivo del presente trabajo tiene como fundamento esta dificultad en la predicción del comportamiento vegetal y, por esta razón, en la capacidad de combinación florístico-estructural de los individuos. De esta forma, y considerando que las comunidades vegetales fuesen el resultado de su adaptación a las condiciones ambientales, la dinámica de éstas estará directamente correlacionada con la adaptación a las condiciones ambientales. Esta adaptación es aquí entendida como una consecuencia de la resistencia de la vegetación (LUDWIG *et al.*, 1997; BATABYAL 1998; WHITFORD *et al.*, 1999; COLLINS AND HAWTIN 1999) y de la especialización de la diversidad existente (ANDRÉN 1994). Por esta razón, táxones menos especializados podrán surgir en diferentes tipos de comunidades, apro-

ximando más sus comportamientos estructurales, al tiempo que aumentan la redundancia entre ellas. Tal fenómeno incidirá en la propia dinámica de la vegetación, de modo que cuanto mayor fuese la redundancia entre comunidades mayor sería el porcentaje de caos inherente y, consecuentemente, más acelerado el proceso de sucesión vegetal.

LAS CAPACIDADES EXPRESIVAS DE LA VEGETACIÓN Y EL COMPORTAMIENTO FLORÍSTICO-ESTRUCTURAL

Con base en lo ya mencionado anteriormente, el conjunto de las combinaciones florístico-estructurales (analizadas de acuerdo con los índices de diversidad, abundancia y cobertura por taxon –CRESPÍ *et al.*, 2001a, b–) describe el comportamiento estructural de la vegetación estudiada y, por lo tanto, la capacidad expresiva de cada tipo de comunidad previamente establecida (explicada de acuerdo con la metodología fitoestructuralista de los autores anteriormente citados). Por esta razón, y atendiendo al carácter representativo de la capacidad expresiva como el conjunto observado de combinaciones estructurales de cada uno de los táxones, comunidades que tengan combinaciones florístico-estructurales semejantes presentarán mayor aproximación entre sus capacidades expresivas correspondientes, o incluso sobreposición de estas, contrariamente a aquellas con combinaciones florístico-estructurales más diferentes. De acuerdo con esta hipótesis, y utilizando el principio de continuidad para el comportamiento estructural de la vegetación (AUSTIN, 1990), será posible detectar una mayor continuidad entre las comunidades con mayor proximidad de sus respectivas capacidades expresivas, al mismo tiempo que mayor discontinuidad entre aquellas con capacidades expresivas más distantes.

Este fenómeno de la continuidad/discontinuidad estructural constituye un instrumento analítico y descriptivo muy práctico, especial-

mente a la hora de comparar el comportamiento de la vegetación entre diferentes ecosistemas. Con esa finalidad son comparados aquí cuatro ejemplos progresivamente diferentes, correspondientes con cuatro ecosistemas expuestos a condiciones ambientales diferentes, acabando por provocar modificaciones en el comportamiento estructural de la vegetación. El primero de estos ejemplos corresponde a un ecosistema tropical, más concretamente a un bosque amazónico en la región brasileña de Manaus. En este ejemplo existe una comunidad de bosque continua, cuya estructura únicamente se diferencia de acuerdo con la variación orográfica del terreno, distinguiéndose así una zona inferior o de fondo de valle, otra de ladera y una tercera en las cimas, verificándose igualmente transiciones aparentemente progresivas entre éstas (cima/ladera y ladera/fondo de valle). El segundo ejemplo corresponde a la vegetación que se desarrolla en la Región Demarcada del Duero, caracterizada por una actividad agrícola extensiva tradicional, en la que no se observa un control intenso de malezas y la transición de una comunidad a otra es generalmente poco clara, siendo así más difícil describir la compartimentalización de la vegetación. En el tercer ejemplo, fruto de la caracterización de la vegetación en el valle medio del río Corgo (Norte de Portugal), ese fenómeno se entremezcla con la existencia de una densidad de población mayor, factor éste que provoca una subsecuente modificación del uso del terreno, surgiendo así una compartimentalización más evidente de su paisaje. Finalmente, y en esta línea de aumento progresivo de la compartimentalización del paisaje, el cuarto ejemplo corresponde al agroecosistema desarrollado en la desembocadura del río Vouga (Noroeste de Portugal), donde la compartimentalización del paisaje es característica debido a un uso agrícola intensivo del terreno.

En la figura 1 está gráficamente representado el resultado del Análisis Canónico Discriminante (DCA), para cada uno de los ejemplos referidos, indicando la capacidad expresiva detectada para cada tipo de comunidad encontrada en estos geosistemas.

El método de muestreo utilizado en cada caso depende de la organización estructural y fisonomía de la vegetación en caus. De esta forma, para el caso de la vegetación tropical húmeda el muestreo fue realizado en dos transectos perpendiculares de (20x2500) m², dividiendo cada uno en 125 áreas de muestreo de (20x20) m². Los ejemplos restantes, referentes a agroecosistemas (LOUCKS 1977; ALTIERI 1989) expuestos a diferentes intensidades antrópicas, son analizados de acuerdo con la metodología propuesta por CRESPI *et al.* (2002).

De la observación de los gráficos de DCAs se verifica esa progresiva dispersión en el comportamiento estructural de la vegetación, desde el ecosistema de bosque amazónico continuo, donde únicamente la variación orográfica es la responsable de la aparente existencia de una diferencia tendencial entre el fondo de valle siempre húmedo y las cimas más áridas (tal como, de hecho, ya fue apuntado por otros autores –CLARK *et al.*, 1999; VÁZQUEZ & GIVNISH 1998; GIVNISH 1999–), hasta el agroecosistema intensamente compartimentalizado y cultivado, donde se verifica una clara diferencia entre las comunidades agrícolas (arvenses, prados y terrenos a barbecho), las de bosque y arbustivas (márgenes de ríos y comunidades arbustivas) y las higrófilas (arrozales, charcos, juncales y canizales). Los otros dos casos intermedios entre estos extremos son los que ayudan a entrelazar los extremos comentados, pues presentan una intensidad intermedia por parte de factores ambientales antrópicos.

La proximidad entre expresividades estructurales (o conjunto de combinaciones florístico-estructurales recogidas en cada muestreo de vegetación) indica un comportamiento estructural de las comunidades implicadas más próximo, o, lo que es lo mismo, una organización y dinámica de su estructura más semejantes. Por esta razón, cuanto más diferencia exista entre los factores ambientales, determinantes de la existencia de estas comunidades, mayor será su distanciamiento estructural. Tal fenómeno podría ser así el que implicase la existencia de estados estructuralmente estables, intermedios a lo largo del proceso sucesional.

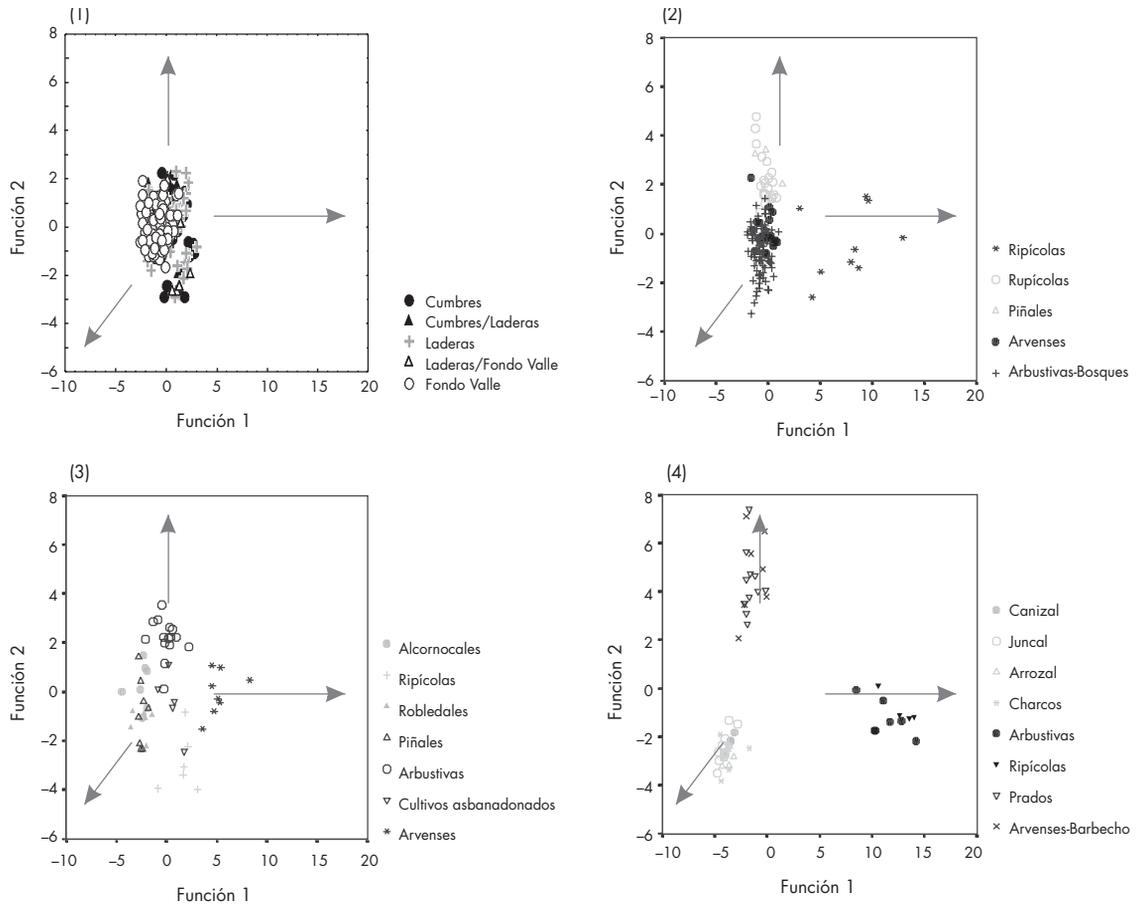


Figura 1 - Representación gráfica de los DCAs para (1) dos transectos muestreados en la selva tropical de Manaus (Brasil); (2) la vegetación desarrollada en la Región Demarcada del Vino de Oporto (Norte de Portugal); (3) la vegetación que se encuentra en el ayuntamiento de Vila Real (Norte de Portugal); y (4) agroecosistema en la desembocadura del río Vouga (Aveiro, Noroeste de Portugal).

Figure 1 - DCA graphic representations for (1) the transects characterized in the rainfall vegetation of Manaus (Brasil); (2) the vegetation developed in the Demarcated Wine Region of Porto (Northern of Portugal); (3) the vegetation of the council of Vila Real (Northern of Portugal); and (4) agroecosystem in the mouth of the Vouga river (Aveiro, Northwest of Portugal).

Este fenómeno de multiplicidad de estados de equilibrio a lo largo del proceso de dinámica estructural (VANDERMEER & YODZIS 1999; PIANKA 2000), sólo es posible si se verifican alteraciones florístico-estructurales que faciliten la *resistencia* (y, por lo tanto, adaptación) de la vegetación a los factores ambientales, y cuya implicación más inmediata será la de impedir el retorno de esta vegetación a la situación inicial, previa a la alteración de la misma (De LEO & LEVIN 1997; CLARKE & WARWICK 1998; EHRlich 1998; COLLINS & HAWTIN 1999; GUNDERSON 1999; PIANKA 2000; McCANN 2000; ERIKSSON 2000; LUNDBERG *et al.*, 2000; BASCOMPTE & RODRÍGUEZ 2001).

LA CAPACIDAD EXPRESIVA Y LA DINÁMICA ESTRUCTURAL. LOS GRUPOS FUNCIONALES

La aparente existencia de estados estructuralmente estables constituye, actualmente, una polémica encendida entre diversos autores (IVES *et al.*, 2000; McCANN 2000; STERNBERG *et al.*, 2000; COTTINGHAM *et al.*, 2001; WELLNITZ & POFF 2001). De hecho, y desde una perspectiva estructural, la propia existencia de éstos podría ser explicada de acuerdo con dos fenómenos: a) por un lado mecanismos de resistencia y *resiliencia* de la vegetación y, por otro, b) la re-

dundancia funcional que se pueda verificar entre las comunidades. La resistencia de las comunidades vegetales y la resiliencia asociada a ellas (HOLLING 1973; LUDWIG *et al.*, 1997; BATABYAL 1998; WHITFORD *et al.*, 1999; COLLINS & HAWTIN 1999), constituyen dos fenómenos fundamentales para comprender el funcionamiento estructural de la vegetación de los agroecosistemas (COLLINS & HAWTIN 1999) y, por ende, el grado de adaptación a las condiciones ambientales que determinan el funcionamiento de estos. La resistencia de la vegetación puede así ser entendida como una respuesta adaptativa de la vegetación a las condiciones ambientales, de forma que, haciendo uso del elenco de individuos que la componen, se puedan producir sustituciones o re-adaptaciones de nichos, garantizando de este modo el funcionamiento ecológico de cada una de sus comunidades. Éstos fenómenos adaptativos generarán una diversidad taxonómica y una organización estructural especializada en relación a los factores ambientales envolventes, tal sería el caso de comunidades adaptadas a actividades antrópicas periódicas (arvenses y ruderales), a encharcamientos frecuentes o constantes (comunidades higrófilas), comunidades arbustivas y bosques, o cualquier otro ejemplo. Atendiendo a estas especializaciones estructurales, se verificará *a priori* como para cada uno de estos casos existe una clara sobreposición en las capacidades expresivas, lo cual representaría una mayor *redundancia* o proximidad entre los *grupos funcionales* de cada una de estas formaciones vegetales.

El análisis de la redundancia entre comunidades vegetales constituirá, de acuerdo con lo expuesto anteriormente, el resultado de la caracterización de los grupos funcionales de cada una de esas comunidades (DÍAZ & CABIDO 1997; MCINTYRE *et al.*, 1999; MCGRADY-SEETD & MORIN 2000; STERNBERG *et al.*, 2000; FONSECA & GANADE 2001). Como su nombre indica, los *grupos funcionales de plantas* (*Plant Functional Groups* ou *PFTs*) son aquellos grupos de táxones que expresan respuestas semejantes frente a condiciones ambientales igualmente semejantes, pasando así a tener repercusiones similares en los procesos dominantes del ecosistema en causa

(DÍAZ & CABIDO 1997). De acuerdo con este concepto, en cada uno de los estados estructurales aparentemente estables, definidos al analizar las capacidades expresivas de la vegetación, se verificará la presencia de grupos funcionales característicos de esas situaciones equilibradas, resultado de la reunión de los grupos funcionales referentes a cada tipo de formación vegetal que formará parte de cada uno de esos aparentes estados estables. Utilizando la misma terminología adoptada por Walker (*in* EHRlich 1998), los PFTs serán aquellos agrupamientos constituidos por los táxones «conductores», que determinarán el comportamiento estructural en cada estado de equilibrio, a diferencia de los «pasajeros» o táxones que transitan de un estado de equilibrio a otro.

Con base en el fundamento expuesto aquí, la caracterización y determinación de los PFTs es llevada a cabo a través de la comparación entre las formaciones vegetales de cada uno de los estados estructuralmente estables que se definan para el geosistema estudiado. Por esta razón, la definición de cada uno de estos grupos estará sustentada sobre el principio de la redundancia (CLARKE & WARWICK 1998; EHRlich 1998; FONSECA & GANADE 2001; WELLNITZ & POFF 2001) y, por lo tanto, de la calidad de información estructural proporcionada por estos grupos funcionales (LAVOREL 1999; TILMAN 1999; MCGRADY-STEED & MORIN 2000).

La descripción de estos grupos pasa por la elaboración de matrices funcionales, haciendo uso de análisis multivariante para su caracterización. El objetivo final propuesto en cada caso es el de obtener grupos taxonómicos a diferentes escalas (individual, comunitario, por ecosistema o a nivel regional), de modo a analizar la correlación entre los mismos (REICH *et al.*, 1992; THOMPSON *et al.*, 1996; WOODWARD & CRAMER 1996). No obstante, esta metodología no permite evaluar el grado de calidad relativa en relación a toda la riqueza florística existente, pues de hecho, utilizando este esquema metodológico, no es posible estimar la influencia del conjunto de táxones en la dinámica estructural de cada uno de los estados considerados, o entre cada uno de ellos.

La caracterización de los PFTs no puede ser realizada únicamente a partir de la elección de aquel conjunto de taxa diferenciales, de hecho el comportamiento estructural de las comunidades vegetales depende del comportamiento de la totalidad de los individuos que las componen. Por esta razón, en el análisis de los grupos funcionales se deberá desarrollar una determinación diferencial de los comportamientos estructurales de los individuos detectados para el geosistema objeto de análisis, atendiendo al grado de influencia que éstos podrían ejercer de acuerdo con su presencia en la vegetación. Utilizando el esquema metodológico tradicional serían puestos de lado los taxa con conductas generalistas, incluidos entre los que técnicamente se les ha venido a designar como b-diversidad (ANDRÉN 1994), o diversidad taxonómica no especializada o característica de determinados tipos de comunidades vegetales. Sin embargo, este elenco florístico dehechado sería el principal responsable del *caos* estructural, que acompaña la organización y dinámica de la vegetación (TILMAN & WEDIN 1991; KEDDY *et al.*, 1994; STONE & EZRATI 1996; DUNNETT *et al.*, 1998; PASCUAL & LEVIN 1999; VANDERMEER & YODZIS 1999), pues acaban por desdibujar el efecto de aquellos táxones característicos de cada comunidad. Por esta razón, ignorar el efecto que el caos estructural provoca en la funcionalidad y organización de las comunidades vegetales, implica ignorar el efecto de la no linealidad en el comportamiento dinámico de las mismas (TILMAN & WEDIN 1991; KEDDY *et al.*, 1994; DUNNETT *et al.*, 1998).

A éste respecto, otra cuestión que tiene que ser tenida en cuenta es el hecho de que la introducción de factores antrópicos en los geosistemas ha venido originando alteraciones decisivas en la funcionalidad estructural de la vegetación, especialmente por la reorganización de los individuos. De este modo, muchos de estos individuos han ido accediendo a comunidades donde anteriormente no existían, modificando así el comportamiento estructural de estas (HONNAY *et al.*, 1999; LAVOREL *et al.*, 1999; STYLINSKI & ALLEN 1999; BRUUN 2000; GONZALEZ 2000; RICHARDSON *et al.*, 2000; DAVIS

et al., 2001; PYSEK 2001; KIVINIEMI & ERIKSSON 2002). Este conjunto de alteraciones estructurales de los grupos funcionales inherentes a cada uno de los estados aparentemente equilibrados, debidas bien a reorganizaciones en el comportamiento estructural de los individuos, o bien por introducción de nuevos individuos, provocará transformaciones estocásticas sobre el esquema determinístico de la organización dinámica de la vegetación (WARD & THORNTON 2000). Por esta razón, el análisis de los PFTs tendrá que considerar la totalidad de los individuos que intervienen en la matriz florístico-estructural que constituye cada estado equilibrado.

ANÁLISIS DE LOS GRUPOS FUNCIONALES A TRAVÉS DE MATRICES FLORÍSTICO-ESTRUCTURALES DE CONTINGENCIA

El análisis y caracterización del comportamiento estructural de la vegetación por medio de matrices florístico-estructurales de contingencia se ha venido revelando una metodología muy eficaz (CRESPÍ *et al.*, 2001a, b), por lo que su utilización para el análisis de los PFTs podría constituir un instrumento calculístico de gran valor. En este caso, la matriz de contingencia escogida tendría que agrupar a los individuos de cada estación de muestreo de acuerdo con el grado de intervención que presenten. Por esta razón, son establecidas clases o intervalos de participación de los individuos que intervienen en la organización estructural del conjunto de las comunidades vegetales encontradas.

Atendiendo a estas premisas, la matriz de contingencia seleccionada deberá cumplir dos aspectos básicos: a) reunir la información estructural de cada taxon y b) establecer un sistema de muestreo selectivo de grupos funcionales. En la presente contribución la realización de esta matriz de contingencia será desarrollada a partir de las matrices estructurales básicas de diversidad, abundancia y cobertura,

resultantes de la caracterización básica de la flora y vegetación en cada área de muestreo, propuestas por CRESPI *et al.* (*op. cit.*). No obstante, la metodología aquí propuesta puede ser aplicada a partir de cualquier tipo de información estructural matricial, como se podrá deducir a continuación.

De acuerdo con los dos principios básicos mencionados con respecto a los aspectos básicos que tendrán que cumplir estas matrices de contingencia para el análisis de PFTs, en primer lugar habrá que reunir la información florístico-estructural que se posee para cada taxon. En el caso de utilizar la información procedente de las respectivas matrices de diversidad, abundancia y cobertura, el valor para cada taxon será la media de los valores de diversidad, abundancia y cobertura respectivos, debidamente estandarizados, de forma a poder trabajar con una matriz numérica continua. Esta matriz debe ser reagrupada conforme clases de presencia de sus táxones, para de este modo poder diferenciar grupos funcionales. Para ello se recurre a la reunión de los táxones de acuerdo con una clasificación de presencias proporcional, determinando seguidamente el valor medio por clase de presencia para cada estación de muestreo, obteniendo así una *matriz combinada de contingencia*. Sobre esta matriz se elabora la respectiva matriz de correlación, sobre la cual será desarrollado un Análisis de Componentes Principales (PCA) a partir de los tres primeros factores (analizando de este modo más del 60% de su variabilidad), que, tras el posicionamiento correcto de las estaciones de muestreo con ayuda de un Varimax Normalizado, determinará los grupos de correlación existentes. Estes grupos de correlación serán seguidamente caracterizados de acuerdo con el esquema metodológico propuesto por CRESPI *et al.* (2001a), deduciéndose finalmente las tendencias de comportamiento que serán aquí definidas como estados estructuralmente equilibrados y, por tanto, como PFTs.

En la figura 2 se representan esquemáticamente cada uno de los pasos expuestos en este desarrollo metodológico, encaminado a definir las matrices de contingencia florístico-estruc-

turales para el análisis de redundancias en la vegetación.

Cada uno de los PFTs así definidos será el resultado de un determinado porcentaje de redundancia y, por esta razón, de dinámica inter-comunitaria. Cuanto más alto sea ese grado de redundancia florístico-estructural mayor será la proximidad entre las estaciones de muestreo estudiadas y, consecuentemente, entre los tipos de comunidades implicadas.

Esta metodología de análisis de redundancia estructural de la vegetación constituye un sistema de caracterización combinada, en el que a partir del estudio estructural de ésta son definidas las tendencias de comportamiento, que serán transformadas en PFTs. Los PFTs así obtenidos están constituidos por conjuntos de estaciones de muestreo con comportamientos de sus respectivas clases de presencia muy próximos, lo que sólo se puede explicar considerando que existe un elevado grado de similitud entre cada una de las clases de presencia definidas. Por otro lado, el hecho de seleccionar clases de presencia, a partir de las cuales son calculados sus valores medios para elaborar la matriz combinada de contingencia, resulta un instrumento analítico muy útil, pues de esta forma los táxones son previamente organizados atendiendo a su presencia, fundamento básico para el análisis de redundancia estructural.

En este tipo de matrices las variables estudiadas responden a clases de presencia, de forma que la información estructural de la vegetación es ahora organizada de acuerdo con la frecuencia con la que los individuos, organizados por sus respectivos táxones, aparecen. Tal hecho implicará así una descripción de la vegetación, después de caracterizadas las respectivas matrices de contingencia, en la que el patrón de referencia sea la repetición de información: táxones incluidos en clases con porcentajes de presencia menores, esto es más raros, en contraste con aquellos en clases de presencia mayores y, por esta razón, más frecuentes. Por este motivo, cuanto mayor sea la redundancia entre comunidades mayor será el peso de las clases con táxones más fre-

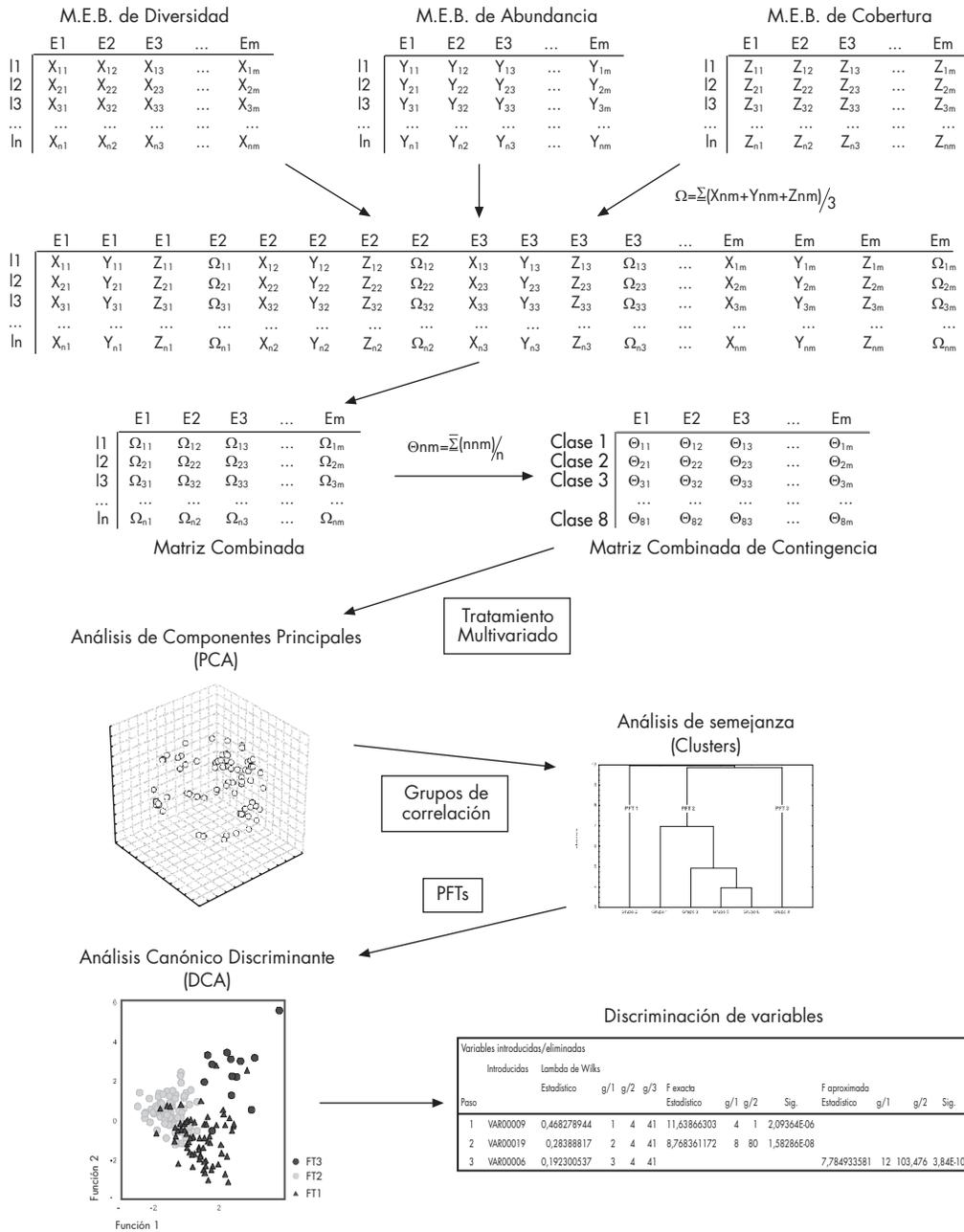


Figura 2 - Esquema de la metodología propuesta para la elaboración de matrices de contingencia (matrices combinadas de contingencia) y de los grupos funcionales para el análisis de redundancia (PFTs), deducidos a partir de un Análisis de Componentes Principales (PCA) sobre cuyos grupos de correlación se realiza un análisis de semejanza que determinará las tendencias de comportamiento o PFTs, a partir de los cuales es realizado un Análisis Canónico Discriminante (DCA) con el objetivo de determinar la variable de la matriz combinada de contingencia más discriminante (M.E.B. = Matriz Estructural Básica, con sus respectivos valores por estación de muestreo -aquí representados por Xnm, Ynm, Znm-; Ω = media de los valores de diversidad, abundancia y cobertura; ? = media de los valores de Ω por taxon para cada clase de presencia).

Figure 2 - Scheme about the methodology proposed for the elaboration of contingency matrices (combined contingency matrices) and the determination of the Plant Functional Groups (PFTs) for the redundancy characterization, calculated from the similarity analysis for the correlation groups deduced in the Principal Component Analysis (PCA), upon a Canonical Discriminant Analysis (DCA) is elaborated with the aim of detecting the most discriminant variable of the Combined Contingency Matrix (M.E.B. = Basic Structural Matrix, with their respective values per sample station -here represented as Xnm, Ynm, Znm-; Ω = average of the diversity, abundance and cover values; ? = average of the Ω values per taxon for each class of presence).

cuentes, en detrimentos de los menos frecuentes (CRESPI *et al.*, 2001c). No obstante, esta metodología presenta todavía una característica más importante, y es el hecho de poder realizar este análisis de redundancia a dos niveles: por un lado al nivel de las comunidades que forman parte de cada uno de los estados aparentemente equilibrados, y, por otro, entre estos aparentes estados estructuralmente estables.

La aplicabilidad de la metodología para el análisis y caracterización de la redundancia estructural aquí presentada, podrá ser una interesante contribución para describir el comportamiento de la vegetación. Razón por la cual, en posteriores contribuciones será aplicado este proceso metodológico sobre casos como los expuestos aquí, para corroborar la utilidad del esquema analítico desarrollado.

CONCLUSIONES

El análisis de la expresividad de la vegetación constituye un aspecto de relevante utilidad en la explicación del comportamiento estructural de la misma. No obstante, los resultados obtenidos revelan igualmente un fenómeno de difícil explicación desde una perspectiva meramente determinística y, por lo tanto, lineal. Este fenómeno es la existencia de una multiplicidad de aparentes estados de equilibrio en el comportamiento estructural de la vegetación, más notorios cuanto más alterados son los geosistemas.

La existencia de estos estados, con organizaciones estructurales aparentemente estables, puede ser explicado desde una perspectiva de resistencia desarrollada por la vegetación en respuesta a los factores ambientales, provocando reorganizaciones en la dinámica estructural de cada comunidad y entre comunidades. Por esta razón, cada uno de esos estados equilibrados surgiría como resultado a respuestas adaptativas de la vegetación, generando igualmente fenómenos de mayor redundancia entre las comunidades implicadas en cada uno de ellos.

Con el objetivo de caracterizar estos procesos de redundancia se han venido desarrollando diferentes metodologías basadas en el análisis y caracterización de grupos funcionales (PFTs) para cada tipo de comunidad vegetal, de manera que estudiando la semejanza entre estos grupos será posible detectar el grado de redundancia entre comunidades. De hecho, a lo largo de la presente contribución se han expuesto, no sólo ejemplos en los que se observase el proceso de formación de aparentes estados estructuralmente estables, como también se ha desarrollado una metodología matricial con la finalidad de caracterizar fenómenos de redundancia, que demostrase al mismo tiempo la existencia de esas situaciones de aparente equilibrio estructural. Para lo cual se optó por tipificar los PFTs de acuerdo con las tendencias de comportamiento estructural, rechazando así la idea de PFTs característicos por comunidad, aspecto éste que introduce una manipulación inicial de los resultados. Además, tal circunstancia permitirá describir el comportamiento estructural de la vegetación en su totalidad, aspecto éste relevante a la hora de caracterizar procesos de redundancia estructural, en los que todos los individuos intervienen a partir de sus respectivos comportamientos estructurales: cuanto más semejante sea este comportamiento entre los diferentes tipos de comunidades, mayor será el grado de redundancia entre éstas. Finalmente, y atendiendo al hecho de que las PFTs deducidas constituyen agrupaciones de estaciones de muestreo y, por lo tanto, de comunidades, también es posible corroborar estos resultados con la caracterización de la redundancia existente entre los diferentes tipos de comunidades de cada uno de los estados estructuralmente estables.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecemos la ayuda financiera prestada por el programa AGRO (Medida 8.1), y más específicamente la relativa al proyecto n° 157, además del apoyo ofrecido por los Sres./as. Joana da Conceição, Maria Silva, Ana Mesquita y Victor Bertolucci para la elaboración del presente trabajo.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANDRÉN, H. 1994. Effect of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos* 71: 355-366.
- ALTIERI, M.A. 1989. Agroecology: a new research and development paradigm for world agriculture. *Agriculture, Ecosystem and Enviroments*, 27: 37-46.
- AUSTIN, M.P. 1990. Community theory and competition in vegetation. In *Perspectives on plant competition*, J.B. GRACE & D. TILMAN ed., Academic Press. San Diego.
- BASCOMPTE, J. & RODRÍGUEZ, M.A. 2001. Habitat patchiness and plant species richness. *Ecology Letters* 4(5): 417-419.
- BATABYAL, A.A. 1998. On some aspects of ecological resilience and the conservation of species. *Journal of Environmental Management* 52: 373-378.
- BRUUN, H.H. 2000. Deficit community species richness as explained by area an isolation of sites. *Diversity and Distributions* 6: 129-135.
- CLARK, D.B., PALMER, M.W. & CLARK, D.A. 1999. Edaphic factors and the landscape-scale distributions of tropical rain forest trees. *Ecology* 80(8): 2662-2675.
- CLARKE, K.R. & WARWICK, R.M. 1998. Quantifyng redundancy in ecological communities. *Oecologia* 113: 278-289.
- COLLINS, W.W. & HAWTIN, G.C. 1999. Conserving and using crop plant biodiversity in agroecosystems. In *Biodiversity in agroecosystems*, W.W. Collins & C.O. Qualset ed., 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.
- COTTINGHAM, K. L., BROWN, B. L. & LENNON, J. T. 2001. Biodiversity may regulate the temporal variability of ecological systems. *Ecology Letters* 4: 72-85.
- CRESPI, A.L., PEREIRA A., FERNANDES C.P., CORTES R., OLIVEIRA S. & RIBEIRO J.A. 2001a. Descripción de la estructura vegetal de comunidades riparias del Noroeste de Portugal. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural* 96(3-4): 69-80.
- CRESPI, A.L., FERREIRA, M., RIBEIRO, J.A., FERNANDES, C.P., CASTRO, A., PEREIRA, A., RODRÍGUEZ, J.J., BERNARDOS S. & AMICH, F. 2001b. Análisis estructural del equilibrio de la vegetación en agroecosistemas dunares del Norte de Portugal. *Ecología* 15: 45-58.
- CRESPI, A.L, FERNANDES, C.P, CASTRO, A., PEREIRA, A., NASCIMENTO, J. & MARTINS, V., BERNARDOS, S. & AMICH, F. 2001c. Resistência e resiliência ecológica. Uma aproximação à caracterização fitoestrutural das comunidades arbustivas do Parque Natural do Alvão (Norte de Portugal). *Silva Lusitana* 9(2): 171-189.
- CRESPI, A.L., SANTOS, M., MONZÓN, A., CASTRO, A., FERNANDES, C.P., PEREIRA, A., BERNARDOS, S., AMICH, F. 2002. Phytostructural analysis of the vegetation in an agroecosystem of the North of Portugal. I. A resistance and resilience approach. *Ecologia Mediterranea* (in press).
- DAVIS, M.A., THOMPSON, K., GRIME & J.P. 2001. Charles S. Elton and the dissociation of invasion ecology from the rest of ecology. *Diversity and Distribution* 7: 97-102.
- DÍAZ, S. & CABIDO, M. 1997. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science* 8: 463-474.
- 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.
- EHRlich, P. 1998. Rivets and redundancy. (link between biodiversity and delivery of ecosystem services). *Bioscience* 48(5): 387-388.
- ERIKSSON, O. 2000. Functional roles of remnant plant populations in communities and ecosystems. *Global Ecology & Biogeography* 9: 443-449.
- FONSECA, C.R. & GANADE, G. 2001. Species functional redundancy, random extinctions and the stability of ecosystems. *Journal of Ecology* 89: 118-125.

- FORMAN, R.T.T. 1997. Land mosaics. The ecology of landscapes and regions. Cambridge University Press. Cambridge.
- GIVNISH, T.J. 1999. On the causes of gradients in tropical tree diversity. *Journ. Ecol.* 87: 193-210.
- GONZALEZ, A. 2000. Community relaxation in fragmented landscapes: the relation between species richness, area and age. *Ecology Letters* 3: 441-448.
- GUNDERSON, L. 1999. Resilience, Flexibility and adaptive management-antidotes for spurious certitude?. *Conservation Ecology* 3(1): 7. [on line] URL: <http://www.consecol.org/vol3/iss1/art7>.
- 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.
- HANSKI, I., MOILANEN, A. & ALHO J. 2000. Estimating the parameters of survival and migration of individuals in metapopulations. *Ecology* 81(1): 239-251.
- HIEBELER, D. 2000. Populations on fragmented landscapes with spatially structured heterogeneities: landscape generation and local dispersal. *Ecology* 81(6): 1629-1641.
- HONNAY, O., ENDELS, P., VERECKEN, H. & HERMY, M. 1999. The role of patch area and habitat diversity in explaining native plant species richness in disturbed suburban forest patches in northern Belgium. *Diversity and Distribution* 5: 129-141.
- HOLYOAK, M. & RAY, C. 1999. A roadmap for metapopulation research. *Ecology Letters* 2: 273-275.
- HOLLING, C. S. 1973. Resilience and stability of ecological systems. *The Botanical Review* 39: 1-23.
- HUSTON, M.A. 1995. Biological diversity: the coexistence of species on changing landscapes. Cambridge University Press, 2^a ed. Cambridge.
- IVES, A.R., KLUG, J.L. & GROSS, K. 2000. Stability and species richness in complex communities. *Ecology Letters* 3: 399-411.
- 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.
- KIVINIEMI, K. & ERIKSSON, O. 2002. Size-related deterioration of semi-natural grassland fragments in Sweden. *Diversity and Distributions* 8: 21-29.
- LACHER, T.E.JR., SLACK, R.D., COBURN, L.M. & GOLDSTEIN, M.I. 1999. The role of agroecosystems in wildlife biodiversity. In *Biodeiversity in agroecosystems*, W. W. Collins & C.O. Qualset ed., CRC Press. New York.
- LAVOREL, S. 1999. Ecological diversity and resilience of Mediterranean vegetation to disturbance. *Diversity and Distribution* 5: 3-13.
- LAVOREL, S., CANADELL, J., RAMBAL, S. & TERRADAS, J. 1998. Mediterranean terrestrial ecosystems: research priorities on global change effects. *Global Ecology and Biogeography Letters* 7: 157-166.
- LAVOREL, S., PRIEUR-RICHARD, A.H. & GRIGULIS, K. 1999. Invasibility and diversity of plant communities: from patterns to processes. *Diversity and Distributions* 5: 41-49.
- LEO, G.A. DE & LEVIN, S. 1997. The multifaceted aspects of ecosystem integrity. *Conservation Ecology* [online] 1(1): 3. URL: <http://www.consecol.org/vol1/iss1/art3>
- LOUCKS, O.L. 1977. Emergence of research on agro-ecosystems. *Ann. Ver. Ecol. Syst.* 8: 173-192.
- LUDWIG, D., WALKER, B. & HOLLING, C.S. 1997. Sustainability, stability, and resilience. *Conservation Ecology* [online]1(1): 7. Available from the Internet. URL: <http://www.consecol.org/vol1/iss1/art7>
- LUNDBERG, P., RANTA, E. & KAITALA, V. 2000. Species loss leads to community closure. *Ecology Letters* 3: 465-468.
- MACCARTHY, M.A. 1999. Incorporating metapopulations dynamics of greater gliders into reserve design in disturbed landscapes. *Ecology* 80(2): 651-667.
- MAY, R. M. 1977. Thresholds and breakpoints in ecosystems with a multiplicity of stable states. *Nature* 269: 471-477.
- MCCANN, K. S. 2000. The diversity-stability debate. *Nature* 405: 228-233.
- MCGRADY-STEED, J. & MORIN, P. 2000. Biodiversity, density: compensation, and the dynamics of populations and functional groups. *Ecology* 81(2): 361-373.

- MCINTYRE, S., DÍAZ, S., LAVOREL, S. & CRAMER, W. 1999. Plant functional types and disturbance dynamics-Introduction. *Journal of Vegetation Science* 10: 604-650
- MEFFE, G.K. & CARROLL, C.R. 1997. *Principles of conservation biology*. 2.^a ed., Sinauer Associates. Sunderland.
- MOILANEN, A. 1999. Patch occupancy models of metapopulation dynamic: efficient parameter estimation using implicit statistical inference. *Ecology* 80(3): 1031-1043.
- MOILANEN, A. & HANSKI, I. 1998. Metapopulation dynamics: effects of habitat quality and landscape structure. *Ecology* 79(7): 2503-2515.
- NAVEH, Z. 1994. Biodiversity and management for ecological integrity. In *Biodiversity and Landscapes: a Paradox of Humanity*, ed. K. Chung Kim & R.D, pp. 187-207. Weaver. Cambridge University Press.
- 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.
- PASCUAL, M. & LEVIN, S.A. 1999. From individuals to population densities: searching for the intermediate scale of nontrivial determinism. *Ecology* 80(7): 2225-2236.
- PIANKA, E.R. 2000. *Evolutionary ecology*. 6th ed., Addison Wesley Longman. San Francisco.
- PLÁ, M.T. & VILÁS, J. 1992. Metodología general de los estudios de paisaje. In *Manual de ciencia del paisaje. Teoría, métodos y aplicaciones*, M. de Bolós ed., Colección de Geografía, Masson. Barcelona.
- PYSEK, P. 2001. Past and future of predictions in plant invasions: a field test by time. *Diversity and Distribution* 7: 145-151.
- REICH, P.B., WALTERS, M.B. & ELLSWORTH D.S. 1992. Leaf lifespan in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecology Monographs* 62: 365-392.
- RICHARDSON, D.M., PYSEK, P., REJMÁNEK, M., BARBOUR, M.G., PANETTA, F.D. & WEST, C.J. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distribution* 6: 93-107.
- SAL, A. 1995. El paisaje agrario desde la perspectiva de la ecología. In *Ciclo de Agricultura y Ecología*, Fundación Bancaja. Valencia.
- STERNBERG, M., GUTMAN, M., PEREVOLOTSKY, A., UNGAR, E. D. & KIGEL, J. 2000. Vegetation response to grazing management in a Mediterranean herbaceous community: a functional group approach. *Journal of Applied Ecology* 37: 224-237.
- 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.
- STYLINSKI, C.D. & ALLEN, E.B. 1999. Lack of native species recovery following severe exotic disturbance in southern Californian shrublands. *Journal of Applied Ecology* 36: 544-554.
- THOMPSON, K., HILLIER, S.H., GRIME, J.P., BOSSARD, C.C. & BAND, S.R. 1996. A functional analysis of a limestone grassland community. *Journal of Vegetation Science* 7: 371-380.
- TILMAN, D. 1999. The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Ecology* 80(5): 1455-1474.
- TILMAN, D. & WEDIN, D. 1991. Oscillations and chaos in the dynamics of a perennial grass. *Nature* 353: 653-655.
- VANDERMEER, J. & YODZIS, P. 1999. Basin boundary collision as a model of discontinuous change in ecosystems. *Ecology* 80(6): 1817-1827.
- VÁZQUEZ, J.A. & GIVNISH, T.J. 1998. Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure, and diversity in the Sierra de Manantlán. *Jour. Ecol.* 86: 999-1020.
- WARD, S.A. & THRENTON, I.W.B. 2000. Chance and determinism in the development of isolated communities. *Global Ecology & Biogeography* 9: 7-18.
- WEAVER, J.E. & CLEMENTS, F. 1944. *Ecología vegetal*. ACME Agency. Buenos Aires.

- WELLNITZ, T. & POFF, N.L. 2001. Functional redundancy in heterogeneous environments: implications for conservation. *Ecology Letters* 4: 177-179.
- WHITFORD, W.G., RAPPORT, D.J. & DESOYZA, A.G. 1999. Using resistance and resilience measurements for «fitness» tests in ecosystems health. *Journal of Environmental Management* 57: 21-29.
- WOODWARD, F.I. & CRAMER, W. 1996. Plant functional types and climatic changes: Introduction. *Journal of Vegetation Science* 7: 306-308.