

Estructura en l'espai del sotabosc als boscos pirinencs de pi roig (*Pinus sylvestris* L.)

Juli G. Pausas

Universitat de Barcelona. Departament de Biologia Vegetal.
Avda. Diagonal 645. 08028 Barcelona

Manuscrit rebut el març de 1995

Resum

A partir d'un mostreig basat en transectes a 59 parcel·les de bosc de pi roig (*Pinus sylvestris* L.), s'estudia el comportament en l'espai (dins les parcel·les) que presenten les espècies. El mètode utilitzat es basa en el càlcul del coeficient d'autocorrelació de cada espècie en cada parcel·la. Els resultats suggereixen que les espècies als boscos estudiats tendeixen a distribuir-se formant claps (distribució agregada), i no pas amb una distribució uniforme o a l'atzar, i que existeix certa relació entre el patró de distribució de les diferents espècies i la seva forma vital.

Paraules clau: autocorrelació, patró espacial, *Pinus sylvestris*, Pirineus, pi roig, sotabosc, vegetació forestal.

Abstract. Spatial pattern in Pyrenean Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) forests

Spatial pattern of understorey species in Pyrenean Scots pine forests was studied from transect data in 59 plots. Autocorrelation coefficient was computed for each species in each plot. The results suggest that most of the species tend to show a clumped pattern, rather than random or uniform pattern, and that there is some relationship between the spatial pattern of the different species and their life form.

Key words: Spatial pattern, Scots pine, *Pinus sylvestris*, forests, autocorrelation, vegetation, Pyrenees, understorey.

Introducció

La distribució en l'espai de la vegetació depèn de l'escala a què s'observa (per exemple, continent, regió, unitat de paisatge, parcel·la, etc.). A una escala determinada, la vegetació pot estructurar-se en l'espai seguint tres patrons principals: les espècies poden distribuir-se a l'atzar, de manera uniforme o en claps. La majoria dels estudis de vegetació consideren que les parcel·les o els inventaris estudiats són homogenis. Greig-Smith (1979) va suggerir, però, que el més freqüent és que en la vegetació aparentment homogènia les espècies es distribueixin en claps

(distribució contagiosa o agregada). Aquests resultats suggereixen diverses preguntes: Aquesta tendència a agregar-se, es dona a qualsevol ambient? Totes les espècies tendeixen a agregar-se o només algun tipus determinat d'espècies? Quins són el processos que motiven el grau d'agregació? Diversos autors han aportat dades per a diferents ambients (per exemple: Anderson, 1970; Bouxin & Gautier, 1982; Austin & Nicholls, 1988). En Aquest treball aportem informació referent als boscos de pi roig dels Pirineus.

Els boscos dominats pel pi roig (*Pinus sylvestris* L.) corresponen al tipus de bosc més extens al vessant ibèric dels Pirineus. La composició i la diversitat florística d'aquests boscos ha estat estudiada principalment per Vigo (1974, 1979), Pausas (1994), Pausas & Feoli (1995) i Pausas & Carreras (1995; vegeu també referències en aquesta darrera). Els objectius d'aquest treball són: a) esbrinar quin és el patró en l'espai del sotabosc d'aquests boscos (a una escala de parcel·les d'uns 300-400 m²) i validar la hipòtesi suggerida per Greig-Smith a la zona d'estudi, i b) esbrinar si existeix una relació entre patró en l'espai i la forma vital (grups funcionals) de les espècies.

Les tècniques d'autocorrelació han estat sovint suggerides per tal de descriure la distribució en l'espai de les espècies (p.e.: Malanson, 1985). En aquest estudi s'utilitza el coeficient d'autocorrelació per cada espècie i en cada parcel·la per tal de validar el patró de la vegetació en l'espai, utilitzant totes les espècies de les comunitats estudiades.

Mètodes

Mostreig

S'han seleccionat 59 parcel·les circulars (d'uns aproximadament 10 m de radi) de bosc natural de pi roig situades a la meitat oriental del vessant ibèric del Pirineu. Per a la selecció de les parcel·les s'han seguit els criteris següents: a) boscos dominats exclusivament per pi roig (o amb presència puntual d'alguna altra espècie arbòria); b) boscos situats al domini potencial de les pinedes de pi roig; c) boscos que presentin la mínima intervenció humana; d) màxima homogeneïtat dins la parcel·la pel que fa al substrat, la vegetació i l'exposició, i e) màxima variació possible de condicions ambientals entre les parcel·les. N'han estat exclosos, doncs, els boscos secundaris, les plantacions, els boscos mixtos i els boscos recentment talats o aclarits. Totes les parcel·les se situen entre els 1000 i els 1800 m d'altitud.

Per a cadascuna de les parcel·les, es van disposar consecutivament 100 quadrícules de 25 cm de costat al llarg d'una línia que passa pel centre de la parcel·la i la travessa en sentit perpendicular a la línia de màxim pendent. Per a cada una de les quadrícules es va anotar l'abundància de les espècies presents al sotabosc utilitzant una escala semilogarítmica de sis nivells (< 1%, 1-5%, 6-25%, 26-50%, 51-75% i 76-100%). La mida de les quadrícules és adient per a l'estudi de les espècies del sotabosc, però no per als arbres; per tant, les espècies arbòries (principalment el pi roig) no es van considerar, i l'estudi es restringeix a les espècies del sotabosc.

Les espècies van ser agrupades en les formes vitals següents: plantes llenyoses, plantes herbàcies i molses. Les plantes herbàcies van ser posteriorment separades en graminoides i no graminoides.

Tractament de les dades

El mètode utilitzat es basa en el càlcul de l'autocorrelació (Cliff & Ord, 1981) de cada espècie en cada parcel·la, a partir de les quadrícules mostrejades al llarg de la línia. Es verifica l'existència de diferències significatives entre l'índex d'autocorrelació observat i l'esperat en una distribució a l'atzar. Aquests índexs són calculats segons la fórmula de Moran (Ebdon, 1977; Feoli & Ganis, 1986). S'utilitza el test z per a la comparació dels dos índexs (Ebdon, 1977). La hipòtesi alternativa correspon a què les espècies es distribueixen a l'atzar. L'obtenció de valors de z significatius implica rebutjar aquesta hipòtesi. En aquest cas, valors negatius de z indiquen que la distribució és homogènia, mentre que valors positius indiquen que existeix una agrupació significativa. Els valors de z corresponen a una mesura d'autocorrelació de l'espècie. S'ha utilitzat el programa de Ganis (1985), adaptat a les nostres dades per aquesta mateixa autora, pel càlcul i test d'aquest coeficient d'autocorrelació.

S'obté un coeficient d'autocorrelació per a cada espècie en cada parcel·la. Aquests coeficients són estudiats utilitzant la mitjana dels coeficients de les diferents espècies per cada parcel·la, la mitjana per cada espècie en les parcel·les on és present, i la mitjana per les diferents formes vitals considerades. La significació de la diferència dels valors del coeficient d'autocorrelació per a les formes vitals és validada mitjançant l'ANOVA i la comparació de mitjanes (*t-test*).

Resultats i discussió

En les 59 parcel·les mostrejades, es van observar 99 espècies dins les quadrícules, amb un total de 1300 casos (taula 1). Pausas (1994) estudia detalladament la riquesa en espècies en aquestes mateixes parcel·les.

No existeix una clara relació entre l'abundància de les espècies i la seva autocorrelació. Les espècies poden tenir una autocorrelació alta o baixa independentment de l'abundància dins la parcel·la. La majoria dels 1300 casos mostrejats

Taula 1. Rang dels valors de z (total), i dels valors mitjans de z per parcel·les i per espècies (nivell de significació: $z = 1.96, p < 0.05$)

	Total	Parcel·les	Espècies
Mínim	-0.819	2.188	-0.299
Màxim	9.949	6.437	7.708
Mitjana	3.987	3.958	3.523
Desviació	3.045	0.844	2.006
Nombre de casos	1300	59	99

presenten un patró en l'espai significativament agregat ($z > 1.96$, $p < 0.05$), i no s'observa cap cas d'espècies distribuïdes uniformement ($z < -1.96$) a les parcel·les. A la taula 1 es presenta el rang de valors del coeficient d'autocorrelació observats, i a les figures 1 i 2 es mostra la distribució de freqüències d'aquest coeficient, per parcel·les i per espècies (respectivament). Totes les parcel·les presenten una mitjana del coeficient d'autocorrelació significatiu i positiu (figura 1, taula 1). Per tant, en totes les parcel·les dominen espècies que presenten una distribució agregada en l'espai.

De les 99 espècies observades, la mitjana del coeficient d'autocorrelació de la majoria presenta valors que indiquen una agregació significativa (figura 2, taula 1). No hi ha cap espècie que presenti tendència a distribuir-se uniformement al sotabosc de les parcel·les estudiades. Només algunes espècies de les nostres pinedes presenten distribucions a l'atzar (*Cephalanthera rubra*, *Galium rotundifolium*, *Asplenium fontanum*, *Euphorbia amygdaloides*, *Monotropa hypopitys*, *Pimpinella saxifraga*, *Potentilla reptans*, *Campanula percisifolia*, *Prenanthes purpurea*) i corresponen a espècies poc abundants i poc representades als boscos estudiats. Atès que aquestes espècies són poc abundants, el fet que presentin una distribució a l'atzar pot ser tant perquè presenten aquest tipus de distribució, com perquè les dades obtingudes no són suficients per observar un patró determinat.

Bouxin & Gautier (1982) troben que més del 50% de les espècies presenten distribucions agregades en prats calcícoles de Bèlgica. Austin & Nicholls (1988) també demostren que el sotabosc dels boscos australians d'*Eucalyptus* no és ni homogeni ni organitzat a l'atzar, sinó que presenta una distribució agregada en l'espai. Tots aquests resultats donen suport a la hipòtesi que en la vegetació apa-

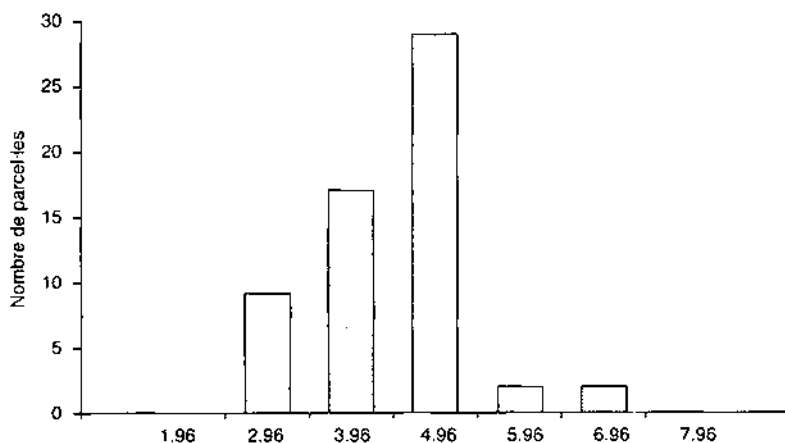


Figura 1. Distribució de freqüències dels valors de z (coeficient d'autocorrelació) mitjans per a les parcel·les. El valor de z indicat a les abscisses correspon al valor superior de l'interval considerat (1 unitat).

rentment homogènia, les espècies presenten un patró agregat (Greig-Smith, 1979). Per tant, existeixen processos ecològics (per exemple: sistemes reproductius, heterogeneïtat en la distribució de recursos, etc.) que tendeixen a agregar les plantes en claps.

Existeix una relació significativa entre la forma vital de les espècies (plantes llenyoses, herbàcies i moltes) i els valors d'autocorrelació (ANOVA: $F = 7.84$, $p < 0.005$). Entre les espècies que presenten més autocorrelació ($z > 5$) trobem tant espècies llenyoses (per exemple *Arctostaphylos uva-ursi*, *Calluna vulgaris*, *Vaccinium myrtillus*), com espècies herbàcies (p.e.: *Festuca gautieri*, *Luzula nivea*, *Oxalis acetosella*, *Pyrola secunda*, *Pyrola uniflora*, *Sesleria coerulea*, *Valeriana montana*), com també, moltes (per exemple: *Hylocomium splendens*, *Pleurozium screberii*, *Pseudoscleropodium purum*, *Rhytidadelphus triquetrus*). Les moltes tendeixen a presentar sempre una autocorrelació elevada (z mitjana per les moltes = 4.71), o sigui que tenen una elevada tendència a formar claps. L'autocorrelació per a les plantes herbàcies (z mitjana = 2.98) és significativament més baixa que per a les plantes llenyoses ($p < 0.05$) o per les moltes ($p < 0.001$), essent l'autocorrelació de les herbàcies graminoides és significativament ($p < 0.01$) més elevada (z mitjana = 4.41) que en les herbàcies no graminoides (z mitjana = 2.70). Això pot estar relacionat amb els sistemes de creixement i reproducció; per exemple, la propagació vegetativa de les moltes i de les espècies graminoides pot fer augmentar la tendència a formar claps. Per tant, existeix una certa relació entre l'estructura de la planta o la forma vital i el patró d'agregació. A unes conclusions similars s'ha arribat en altres ecosistemes (Anderson, 1970; Greig-Smith & Chadwick, 1965; Phillips & MacMahon, 1981). En aquests boscos també s'han

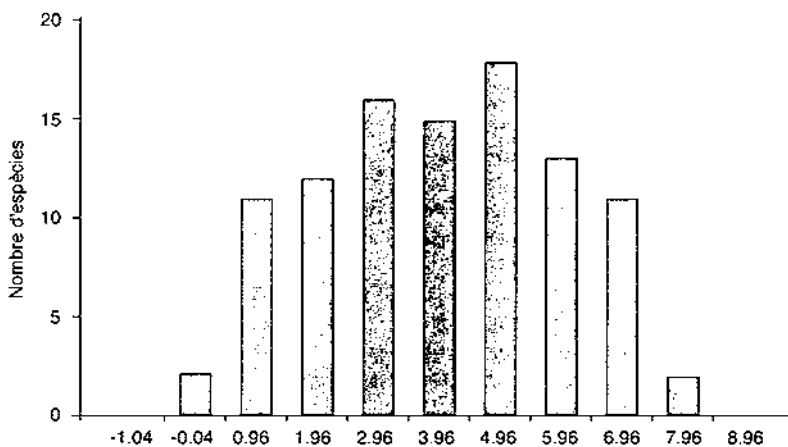


Figura 2. Distribució de freqüències dels valors de z (coeficient d'autocorrelació) mitjans per a les espècies. El valor de z indicat a les abscisses correspon al valor superior de l'interval considerat (1 unitat).

observat diferències significatives dels patrons de diversitat entre diferents formes vitals (Pausas, 1994; Pausas & Carreras, 1995). Els estudis correlatius entre les formes vitals (relacionades amb la funcionalitat; Givinish, 1986; Cody, 1991) i el grau d'autocorrelació, poden ajudar-nos a entendre els processos ecològics implicats en la distribució en l'espai de les espècies. Cal, però, un estudi més detallat (experimentació) per tal d'examinar i valorar aquests processos.

Conclusions

Els boscos pirinencs de pi roig dominats per una sola espècie arbòria (el pi roig), tot i semblar homogenis a nivell de paisatge, no ho són a nivell de parcel·la: les plantes del sotabosc en aquests boscos no es distribueixen homogèniament, ni tampoc a l'atzar, sinó que tendeixen a disposar-se en claps. Aquest patró d'agregació està relacionat amb l'estructura o la forma vital de la planta. De les formes vitals estudiades, les moltes presenten el major grau d'agregació, mentre que les plantes herbàcies no graminoides presenten el menor grau d'agregació.

Agraïments

Aquest treball ha estat finançat per una beca de FPI del Ministerio de Educación y Ciencia, i va ser parcialment elaborat a l'International Institute for Earth, Environmental and Marine Sciences and Technologies (IIFEM, ICSUNIDO), Trieste, Itàlia. Agraïeix a E. Feoli i P. Ganis els ajuts i els consells en l'elaboració de les dades, i a J. Carreras i als revisors, els comentaris del manuscrit.

Referències

- Anderson, D.J. 1970. Spatial patterns in some Australian dryland plant communities. In: G.P. Patil; E.C. Pielou; W.E. Waters. Spatial patterns and statistical distributions. *Statistical Ecology*, vol. 1, p. 1-23. Pennsylvania University Press.
- Austin, M.P.; Nicholls, A.O. 1988. Species association within herbaceous vegetation in an Australian eucalypt forest. During, H.J.; Werger, M.J.A.; Willems, J.H. (eds.). *Diversity and pattern in plant communities*. SPB Academic Publishing, The Hague, The Netherlands, p. 95-114.
- Cody, M.L. 1991. Niche theory and plant growth form. *Vegetatio* 97: 39-55.
- Bouxin, G.; Gautier, N. 1982. Pattern analysis in Belgian limestone grasslands. *Vegetatio* 49: 65-83.
- Cliff, A.D.; Ord, J.K. 1981. *Spatial processes: models and applications*. Pion, London.
- Ebdon, D. 1977. *Statistics in Geography*. Basil Blackwell. Oxford.
- Feoli, E.; Ganis, P. 1986. Autocorrelation for measuring predictivity in community ecology: an example with structural and chorological data from mixed forest types of NE Italy. *Coenoses* 1: 53-56.
- Ganis, P. 1985. Spatial autocorrelation analysis: computer program and examples of application with different data of grassland vegetation under a natural reforestation process in the Karst near Trieste. *Studia Geobot.* 5: 127-142.
- Givnish, T.J. 1986. (ed.). *On the economy of plant form and function* Cambridge University Press. Cambridge.

- Greig-Smith, P. 1979. Pattern in vegetation. *J. Ecol.* 67: 755-779.
- Greig-Smith, P.; Chadwick, M.J. 1965. Data on pattern within plant communities. III. *Acacia-Capparis* semi-desert scrub in the Sudan *Ecol.* 53: 465-474.
- Malanson, G.P. 1985. Spatial autocorrelation and distribution of plant species on environmental gradients. *Oikos* 45: 278-280.
- Pausas, J.G. 1994. Species richness patterns in the understorey of Pyrenean *Pinus sylvestris* forests. *J. Veg. Sci.* 5: 517-524.
- Pausas, J.G.; Carreras, J. 1995. The effect of bedrock type, temperature and moisture on species richness of Pyrenean Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) forests. *Vegetatio* 116: 85-92.
- Pausas, J.G.; Fcoli, E. 1995. Environment-vegetation relationships in the understorey of Pyrenean *Pinus sylvestris* forests: 1. An ordination approach. *Coenoses* 10: 39-44.
- Phillips, D.L.; MacMahon, J.A. 1981. Competition and spacing patterns in desert shrubs. *J. Ecol.* 69: 97-115.
- Vigo, J. 1974. A propos des forêts de conifères calcicoles des Pyrénées orientales. *Doc. Phytosoc.* 7, 8: 51-54.
- 1979. Les forêts de conifères des Pyrénées Catalanes. Essai de revision phytocenologique. *Doc. Phytosoc. NS.* 4: 929-941.