

Relació entre la vegetació i els paràmetres ambientals als boscos pirinencs de pi roig (*Pinus sylvestris* L.)

Juli G. Pausas

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

Manuscrit rebut l'agost de 1995

Resum

S'estudia la relació de la vegetació dels boscos pirinencs de pi roig (*Pinus sylvestris* L.) amb els paràmetres ambientals (p.e., altitud, radiació solar, nutrients al sòl, etc.) mitjançant mètodes d'anàlisi multivariant (ordenació, classificació i anàlisi canònica). Els resultats suggereixen que existeix una forta relació entre la vegetació i els paràmetres ambientals. Aquests boscos on l'única espècie arbòria és el pi roig, poden ser dividits en diferents comunitats ecològicament diferenciades. Els principals paràmetres que determinen la vegetació corresponen a la capacitat de bescanvi catiónic del sòl i a la radiació solar incident.

Paraules clau: classificació, ordenació, *Pinus sylvestris*, Pirineus, pi roig, sotabosc, vegetació-ambient.

Abstract. Vegetation-environment relationship in Pyrenean Scots pine forests

The relation between vegetation and their environment (e.g., altitude, solar radiation, soil nutrients) is studied in Pyrenean Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) forests by means of multivariate analyses (i.e., ordination, classification and canonical analysis). The results suggest a strong correlation between vegetation and the environment. Although these forests are dominated by one overstorey species they can be subdivided into several ecologically differentiated communities. Cation exchange capacity and incoming solar radiation are the main parameters determining the vegetation composition.

Key words: Classification, Ordination, *Pinus sylvestris*, Pyrenees, Scots pine, Understorey, Vegetation-environment.

Introducció

Els boscos naturals en els quals l'única espècie arbòria és el pi roig (*Pinus sylvestris* L.), ocupen molta extensió als Pirineus. Aquests boscos apareixen en diferents condicions ambientals pel que fa a tipus de substrat, exposició, altitud, etc. Estudis previs han demostrat diferències en el creixement i en la producció de l'estrat arbori en les diferents condicions ambientals (Pausas & Fons, 1992; Pausas,

1993), com també diferències en la riquesa d'espècies (Pausas, 1994; Pausas & Carreras, 1995). La composició amb espècies d'aquests boscos ha estat estudiat principalment mitjançant estudis fitocenològics (per exemple: Vigo, 1979; Molero & Vigo, 1981; Gruber, 1979). La hipòtesi de partida en aquest treball és l'existència d'una relació entre les diferents condicions ambientals i la composició en espècies del sotabosc. O sigui, volem estudiar si la composició en espècies del sotabosc canvia segons les variacions ecològiques que es donen dins d'aquests boscos. A més, volem saber quins paràmetres ambientals són els que influeixen més en la composició general del sotabosc. Cal tenir en compte que el fet que ens referim només a boscos de pi roig, fa que l'amplitud ecològica considerada sigui més aviat petita, i que variacions molt extremes dels paràmetres ecològics possibiliten l'existència de boscos dominats per altres espècies arbòries.

Els mètodes d'anàlisi multivariant han mostrat resultats satisfactoris en l'estudi de la relació entre la vegetació i els paràmetres ambientals a partir de dades empíriques (Orlóci, 1978; Gittins, 1985). En aquest sentit, podem agrupar els mètodes per a l'estudi de la relació entre dos grups de variables (ambientals o abiòtiques i espècies o biòtiques) en: a) mètodes directes, basats en la correlació entre els dos grups de variables (per exemple: Pausas & Feoli, 1995); i b) mètodes indirectes, en els quals un dels grups de variables s'utilitza per obtenir una classificació, i l'altre grup s'utilitza per mesurar la separació entre les classes. En aquest treball s'emfasitza en l'aproximació indirecta per analitzar la nostra hipòtesi de partida.

La relació entre una classificació de la vegetació i els paràmetres ambientals pot ser estudiada per diferents mètodes d'anàlisi canònica (Gittins, 1985). Uns són els basats en taules de contingència (p.e. l'anàlisi de concentració, Feoli & Orlóci, 1979; Feoli, 1983), uns altres són els basats en l'anàlisi de la variància i la covariància (p.e. anàlisi discriminant). Aquests darrers s'han utilitzat molt sovint per relacionar la composició en espècies i els paràmetres ambientals en diferents ecosistemes (Green & Vascotto, 1978; Feoli, 1983; Gerdol i altres, 1985; Gittins, 1985; Courtin i altres, 1988, etc.), i és el mètode que utilitzem en aquest treball. L'anàlisi canònica pot donar de vegades correlacions poc reals, sobretot quan s'utilitzen moltes variables (Gittins, 1985). És per això que cal valorar prèviament les diferents variables per mètodes estadístics (per exemple: MANOVA, selecció pas per pas) abans d'utilitzar una anàlisi canònica.

Mètodes

Presa de dades

Es van seleccionar 59 parcel·les de bosc de pi roig situades a la part oriental dels Pirineus, entre el riu Ter i la Noguera Ribagorçana. Dels, aproximadament, 4000 km² que presenta l'àrea d'estudi, només se'n van mostrejar les parts dominades per pi roig. Per a l'elecció de les parcel·les s'ha 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) s'han seleccionat pinedes recollint la màxima variació possible de condicions ambientals. N'han estat exclosos, doncs, els boscos secundaris, les plantacions, els boscos mixtos i els boscos recentment talats o aclarits. Totes les parcel·les estan situades entre 1000 i 1800 metres d'altitud.

Cadascuna de les parcel·les té forma circular i fa 25 m de diàmetre. Per mostrejar la composició florística del sotabosc, s'ha estimat l'abundància de les espècies mitjançant 100 quadrícules de 25 cm de costat disposades sistemàticament al llarg d'una línia que passa pel centre de la parcel·la, travessant-la en sentit perpendicular a la línia de màxim pendent. Les espècies que no apareixien en aquest mostreig però que sí que eren presents a dins la parcel·la, van ser també anotades.

Es van anotar les característiques bàsiques de cada parcel·la com són l'altitud, la latitud, la longitud, la quadrícula UTM d'un km de costat, la inclinació, l'exposició, el tipus de substrat, etc. També es va estimar la profunditat del sòl mitjançant un clau d'1 m en 10 punts de cada parcel·la.

Per cadascuna de les parcel·les es va recollir una mostra volumètrica dels 10 primers cm de sòl mineral. Es va mesurar el gruix dels horitzons orgànics F i H en 16 punts de la parcel·la i es va recollir una mostra composta dels punts mesurats de l'horitzó H. S'han seguit els criteris de Green i altres (1993) per la definició i diferenciació dels horitzons orgànics.

Tractament i anàlisi de les mostres

Cada mostra de sòl (H i mineral) ha estat assecada a l'aire, pesada, tamisada a 2 mm i una submostra de la terra fina ha estat triturada. A partir de la terra fina s'ha determinat el pH en aigua (1:2.5) i en clorur potàsic 1 N (1:2.5) (CMA 1973). A la mostra de sòl mineral s'ha determinat la textura mitjançant el mètode proposat per Klinka i altres (1984).

A partir de la mostra triturada, tant de sòl mineral com de l'horitzó H, s'ha analitzat la concentració de C i N mitjançant l'analitzador elemental NA 1500 Carlo Erba. A les mostres del sòl mineral s'ha analitzat el contingut en carbonats amb el calcímetre de Bernard (Nelson, 1982). El fòsfor total es va analitzar per digestió humida (Jackson, 1964). Els cations bescanviables es van extreure amb clorur amònic 1 M (Thomas, 1982). Aquests extractes van ser analitzats per Espectroscòpia d'Absorció Atòmica pel Ca i Mg; per Espectroscòpia d'Emissió de Flama pel Na i K, i per Plasma d'Inducció Acoplada (ICP) per l'Al i el P. La capacitat de bescanvi catiònic (CBC) es va calcular com a suma de les bases bescanviables més l'alumini de canvi.

Tractament numèric

Càlculs previs

A cada parcel·la s'ha calculat els índexs de diversitat de Shannon i de dominància de Simpson (Margalef, 1980; Magurran, 1988).

A partir de la inclinació, la latitud, la longitud, l'exposició i el percentatge de cel visible a les parcel·les, s'ha calculat la radiació incident. Aquest càlcul es va fer mitjançant el programa RADIAC realitzat per C. Gracia, i que té en compte la nuvolositat mitjana mensual per a tot Catalunya. El percentatge de cel visible es calcula a partir de la mesura dels angles entre l'horitzontal i l'horitzó en vuit punts cardinals.

Per a cada parcel·la s'ha calculat l'índex d'humitat elaborat per Pausas (1994). Aquest índex pren valors entre 0 i 10, i està estimat a partir de les propietats edàfiques del sòl relacionades amb la retenció d'aigua (profunditat, pedregositat, inclinació i textura del sòl, com també exposició de la parcel·la). La radiació i l'índex d'humitat estan estretament relacionades ($r = 0.72$, $p < 0.001$). Tots dos depenen, en part, de l'exposició de la parcel·la, però l'índex d'humitat depèn, a més, dels paràmetres edàfics, mentre que la radiació depèn de la situació de la parcel·la (exposició, enclotament, nuvolositat, etc.).

El contingut (mg/ha) dels elements analitzats al sòl mineral es van estimar a partir del percentatge de terra fina en la mostra volumètrica de sòl (densitat aparent).

En el mostreig de les 59 parcel·les no es van quantificar els horitzons orgànics, sinó que únicament se'n va mesurar el gruix. Per estimar la quantitat d'horitzó H (en mg/ha) a cada parcel·la, s'han considerat 64 mostres d'aquest horitzó amb superfície coneguda recollides a 4 parcel·les experimentals a l'àrea d'estudi (Pausas & Fons, 1992; Pausas, 1993; Pausas i altres, 1994). Aquestes 4 parcel·les estan situades dues en solana i dues en obaga, i per cada exposició, una sobre substrat calcari i l'altre sobre esquist, recollint així la principal variabilitat ambiental de la zona d'estudi. S'ha ajustat mitjançant una regressió polinòmica el pes de l'horitzó H a partir del gruix ($y = 12.66x + 2.779x^2 + 19.68$, $r^2 = 0.825$, $p < 0.001$). Atès el bon ajust obtingut, s'ha utilitzat aquesta relació per estimar els continguts en mg/ha dels nutrients analitzats per l'horitzó H.

Correlació

Una característica de les dades de la vegetació és que presenten un gran nombre de variables (espècies). Els mètodes d'ordenació han mostrat molt sovint que són eficients en sumaritzar la informació continguda en les dades de vegetació en unes poques variables (les components), i cercar així tendències generals de la vegetació (Orlói, 1978). Així, per tal de sintetitzar la informació de la variació de la vegetació del sotabosc en les parcel·les estudiades, es va realitzar una anàlisi de components principals (PCA) utilitzant les dades de freqüència de les espècies (transformades amb l'arcsinus de l'arrel quadrada). Amb la intenció d'esbrinar si les components d'aquesta anàlisi tenen algun significat ecològic, es realitzen correlacions (coeficient de Pearson) entre les components i les variables ambientals.

Classificació

La classificació de les parcel·les s'ha realitzat a partir de les mateixes dades que pel PCA (arcsinus de l'arrel de la freqüència), i s'ha utilitzat la distància euclídea

i un mètode aglomeratiu i jeràrquic basat en la minimització de la suma de quadrats (Orlóci, 1978). S'escull un determinat nivell del dendrograma obtingut per tal d'establir els grups de parcel·les. Per saber si el nivell del dendrograma que s'ha triat dona grups diferents, es comprova mitjançant una anàlisi de la variància i una comparació múltiple amb la primera i segona component d'una anàlisi de valors propis realitzat en la mateixa matriu de semblances que el dendrograma. Per a la comparació múltiple s'utilitza la prova Q de Ryan amb la mitjana harmònica de la mida de les mostres. Només si aquests tests són significatius ($p < 0.05$), es considera la classificació obtinguda.

La diferència entre els grups de vegetació obtinguts es mesura amb les variables ambientals. Per a les variables ambientals contínues s'utilitza l'anàlisi de la variància. Quan aquest és significatiu es realitzen també les comparacions múltiples a posteriori (*unplanned comparison*) mitjançant la prova Q de Ryan (Day & Quinn, 1989). Com que l'anàlisi no està balancejada, s'utilitza la mitjana harmònica de la mida de la mostra per al càlcul de l'error estàndard (Sokal & Rohlf, 1981). Per comparar les variables categòriques, s'utilitza l'anàlisi de taules de freqüència mitjançant el test G d'independència (*Likelihood ratio chi-square*), com també el test de la *chiquadrat*, utilitzant la correcció proposada per Sokal & Rohlf (1981) quan hi ha poques dades.

Per tal d'esbrinar quines de totes les variables utilitzades en l'anàlisi de la variància són les que més influeixen o discriminen els grups de vegetació, es realitza una anàlisi discriminant amb prèvia selecció de variables pas per pas (*stepwise selection*), i seguidament una anàlisi canònica amb les variables escollides. Només s'utilitzen les variables que entren a l'anàlisi amb $p < 0.05$. Abans de realitzar l'anàlisi discriminant, però, es comprova mitjançant una anàlisi de la variància múltiple (MANOVA), la no igualtat entre els centroides en el conjunt de les variables seleccionades, condició prèvia a l'anàlisi discriminant. El fet d'utilitzar prèviament el MANOVA i la selecció de variables pas per pas ens elimina la possibilitat de trobar possibles ajustos ficticis que s'ha observat de vegades en diferents anàlisis canòniques (Gittins, 1985).

Separació i solapament

Com a mesura de distància ecològica entre comunitats es pren la distància generalitzada, calculada a partir de les variables seleccionades per a l'anàlisi discriminant, com també la distància euclidiana entre els hipervolums formats per aquelles mateixes variables, prèviament estandarditzades. Els hipervolums es calculen com a producte dels rangs de les variables ambientals considerades (May, 1974, 1975; Feoli i altres, 1988; Ganis, 1989).

Resultats i discussió

Correlació

Les tres primeres components del PCA recullen el 50% de la variància (21.4, 17.8 i 10% respectivament). La primera component es relaciona principalment

($p < 0.001$) amb el pH del sòl (taula 1) i els paràmetres relacionats. La segona component també es relaciona amb el pH, però a més amb la concentració de calci, la capacitat de bescanvi catiònic i paràmetres relacionats, com també amb el gruix dels horitzons orgànics, la humitat i la radiació anual incident (taula 1). L'existència de correlacions significatives entre les components i algunes variables ambientals és la primera mostra que tenim que existeix una certa variació de la vegetació del sotabosc que està relacionada amb una variació d'alguns paràmetres ambientals.

Taula 1. Correlacions entre les components del PCA realitzat a partir de la composició florística del sotabosc i algunes variables ambientals. No hi han estat incloses variables sense cap correlació significativa. *** $p < 0.001$; ** $p < 0.01$; * $p < 0.05$.

Variables	Components		
	PC1	PC2	PC3
Índex d'humitat	0.265*	-0.626***	-0.224
Radiació (kcal/cm ²)	-0.342**	0.557***	0.330*
Horitzons orgànics			
Gruix mitjà d'F (cm)	0.243	-0.630***	0.059
Gruix mitjà d'H (cm)	0.047	-0.499***	0.177
Gruix F + H (cm)	0.119	-0.581***	0.149
pH de l'H	-0.459***	-0.166	-0.167
Concentració de P a l'H (g/kg)	-0.011	0.363**	0.236
Sòl mineral			
Carboni (%)	-0.185	-0.295*	0.090
Nitrogen (%)	-0.163	-0.280*	0.182
Relació C/N	-0.055	0.227	-0.116
Contingut en C (mg/ha)	-0.141	-0.285*	0.277*
Contingut en N (mg/ha)	-0.088	-0.262*	0.294*
pH	-0.421***	-0.640***	0.014
Carbonats (%)	-0.364**	-0.426***	0.001
Concentració de K (cmol (+) /kg)	-0.377**	-0.169	-0.172
Contingut en K (mg/ha)	-0.349**	-0.180	-0.113
Concentració de Ca (cmol (+) /kg)	-0.400**	-0.667***	-0.029
Contingut en Ca (mg/ha)	-0.340**	-0.626***	0.020
Concentració d'Al (cmol (+) /kg)	0.327*	0.365**	0.117
Contingut en Al (mg/ha)	0.278*	0.343**	0.208
Suma de les bases de bescanvi	-0.409**	-0.665***	-0.037
Capacitat de bescanvi catiònic	-0.405**	-0.664***	-0.033
Percentatge de saturació de bases	-0.342**	-0.358**	-0.053
Relació Ca/Al	-0.383**	-0.295*	-0.049
Espècies			
Nombre d'espècies	0.067	-0.519***	-0.248
Diversitat (Shannon)	0.246	-0.478***	-0.231
Dominància (Simpson)	-0.294*	0.331*	0.303*

Classificació

La classificació obtinguda a partir de les dades de vegetació s'observa a la figura 1. A partir d'aquest dendrograma obtenim quatre grups de parcel·les. Aquesta partició en quatre grups és significativa a partir de l'ANOVA de la primera i la sego-

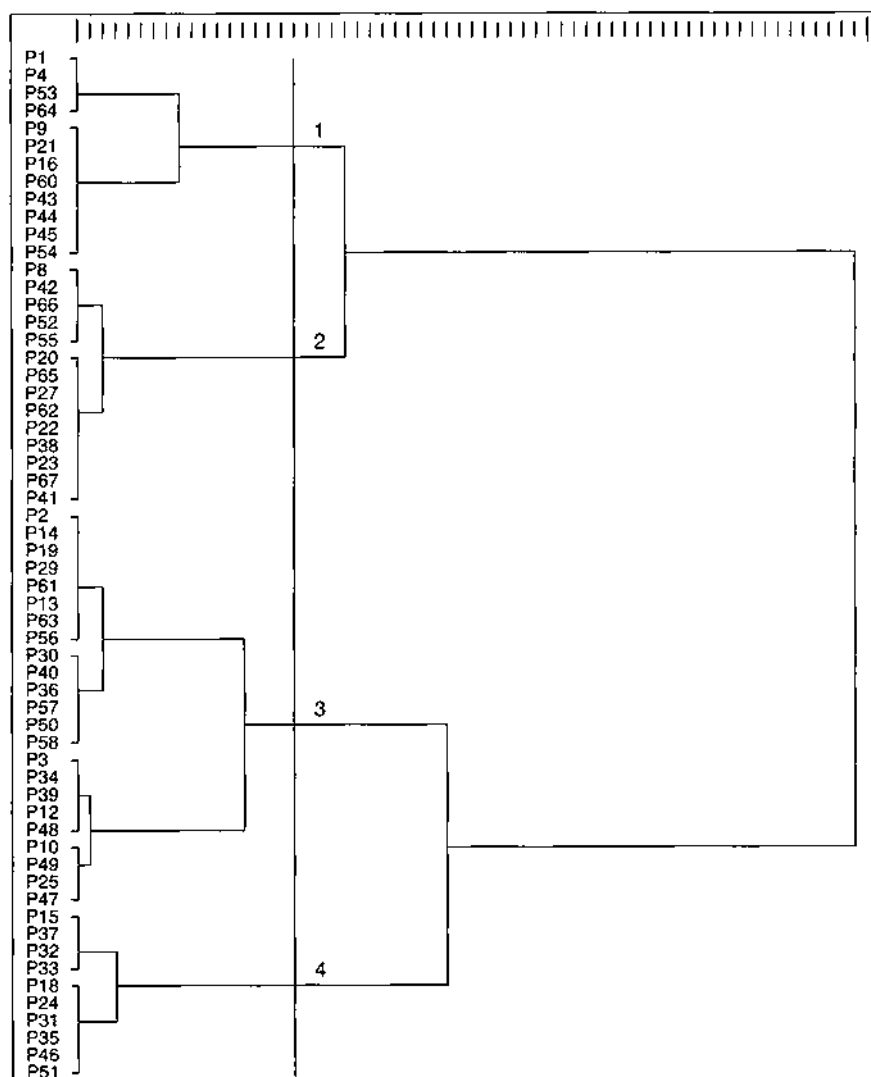


Figura 1. Classificació de les parcel·les basada en la composició florística. La línia vertical assenyalava el nivell pel qual s'han escollit els quatre grups, i els números de 1'1 al 4 corresponen a indicatiu del grup.

Taula 2. Mitjanes de les variables estudiades i anàlisi de la variància per als quatre grups realitzats a partir de la vegetació (figura 1). Quan aquesta anàlisi de la variància és significativa ($p < 0.05$), es realitza també una comparació múltiple de mitjanes. Mitjanes amb la mateixa lletra no són significativament diferents ($p < 0.05$). *** $p < 0.001$; ** $p < 0.01$; * $p < 0.05$.

Variables	Grups segons la vegetació				ANOVA	
	1	2	3	4	F	
Altitud (m snm)	1462.92	1395.71	1456.96	1420.00	0.41	
Inclinació (°)	28.67	26.50	24.74	26.50	0.74	
Índex d'humitat	6.68 a	5.69 a	3.31 b	5.89 a	9.77	***
Radiació anual (kcal/cm ²)	78.04 b	100.24 a	116.87 a	81.39 b	11.97	***
Horitzons orgànics						
Gruix F (cm)	2.554 a	1.865 b	1.231 c	1.734 bc	10.19	***
Gruix H (cm)	4.421 a	2.957 b	2.281 b	2.122 b	6.05	**
Gruix F + H (cm)	6.975 a	4.822 b	3.511 b	3.856 b	8.22	***
pH de l'H	4.934 ab	5.324 a	4.720 b	4.536 b	4.10	*
C a l'H (%)	38.228	38.566	35.006	35.726	1.62	
N a l'H (%)	1.227	1.346	1.204	1.183	1.11	
P a l'H (g/kg)	0.696 a	0.698 a	0.848 a	0.831 a	4.78	**
Relació C/N	31.693	28.839	29.896	30.374	0.84	
C a l'H (mg/ha)	16.550 a	11.043 ab	8.161 b	8.495 b	4.75	**
N a l'H (mg/ha)	0.525 a	0.377 ab	0.282 b	0.263 b	4.29	**
P a l'H (mg/ha)	0.030	0.019	0.019	0.018	2.58	
Sòl mineral						
Pedregositat (%)	48.686	47.915	53.540	52.434	0.36	
Profunditat sòl (cm)	74.833	73.308	71.864	86.800	1.53	
Densitat (g/cm ³)	1.507	1.464	1.687	1.654	1.59	
C (%)	5.467 a	5.907 a	3.625 b	3.047	5.88	**
N (%)	0.357 a	0.359 a	0.207 b	0.257	4.60	**
Relació C/N	16.182 ab	16.081 ab	19.420 a	13.346 b	4.59	**
C (mg/ha)	35.894 a	35.526 a	26.520 b	22.268 b	3.83	*
N (mg/ha)	2.349	2.273	1.524	1.910	2.56	
Carbonats (%)	9.093 a	11.421 a	1.059 b	0.000 b	7.34	***
Mg (cmol(+)/kg)	0.732	0.737	0.414	0.341	2.02	
Na (cmol(+)/kg)	0.049	0.059	0.050	0.043	0.53	
K (cmol(+)/kg)	0.295 ab	0.338 a	0.212 bc	0.155 c	6.50	***
Ca (cmol(+)/kg)	14.982 a	18.174 a	3.469 b	2.094 b	48.39	***
Al (cmol(+)/kg)	0.114 ab	0.011 b	0.319 a	0.296 a	4.38	**
P (g/kg)	0.395	0.449	0.387	0.374	1.16	
Capacitat bescanvi	16.172 a	19.319 a	4.464 b	2.928 b	49.85	***
Suma bases bescanvi	16.058 a	19.308 a	4.146 b	2.633 b	49.62	***
Saturació bases (%)	98.101 a	99.931 a	88.581 a	89.573 a	3.91	
pH	7.103 a	7.305 a	5.577 b	5.281 b	24.18	***
Relació Ca/Al	3430.46 b	12664.64 a	1150.06 b	14.44 b	10.94	***
Mg (mg/ha)	0.138	0.131	0.074	0.065	1.41	
Na (mg/ha)	0.009	0.009	0.009	0.008	0.15	
K (mg/ha)	0.077 a	0.085 a	0.059 ab	0.045	4.41	**
Ca (mg/ha)	4.073 a	5.018 a	1.010 b	0.618 b	23.47	***
Al (mg/ha)	0.021 ab	0.003 b	0.067 a	0.064 a	4.20	**
P (mg/ha)	0.314	0.321	0.295	0.285	0.13	
Espècies						
Nombre d'espècies	38.75 a	37.21 a	27.09 b	37.90 a	5.62	**
Diversitat (Shannon)	2.688 a	2.243 bc	2.070 c	2.538 ab	8.16	***
Dominància (Simpson)	0.091 c	0.178 ab	0.193 a	0.112 bc	4.91	**

na component ($F = 34.05$, $p < 0.0001$; $F = 71.41$, $p < 0.0001$) de l'anàlisi de valors propis realitzada en la mateixa matriu de semblances, com també els quatre grups són significativament diferents ($p < 0.05$) entre ells mitjançant una comparació múltiple.

L'anàlisi de la variància i la comparació múltiple de les variables ambientals en els quatre grups de vegetació (taula 2) ens mostra que existeix una clara relació entre els quatre grups de parcel·les basats en la vegetació i els paràmetres ambientals.

Mitjançant l'anàlisi de taules de freqüències, s'observen relacions significatives de la classificació de les parcel·les basada en les espècies, amb el tipus de substrat, i exposició ($p < 0.001$), com també amb la textura del sòl ($p < 0.002$).

Podem dir doncs, simplificant, que els grups de parcel·les 1 i 2 correspon principalment a parcel·les amb sòls bàsics, amb elevada capacitat de bescanvi catiònic, elevat contingut en matèria orgànica i rics en nitrogen. El grup 1 rep significativament menys radiació solar, està situat principalment en obagues i presenta horitzons orgànics més gruixuts. Contràriament, el grup 2 rep més radiació solar, està situat principalment en solanes i té horitzons orgànics significativament més primers. Els grups 3 i 4 presenten principalment sòls àcids, amb menys capacitat de bescanvi catiònic, menys contingut de matèria orgànica i de nitrogen. El grup 3 presenta més radiació solar i està situat en solanes, mentre que en el grup 4 la radiació incident és menor i està situat principalment en obagues. No hi ha diferències en els gruixos dels horitzons orgànics entre els grups 3 i 4.

A la taula 2 s'observa també una certa relació entre la riquesa d'espècies o la diversitat i alguns paràmetres ambientals. El grup de parcel·les amb menor índex d'humitat edàfica, màxima radiació solar i amb un contingut de nutrients baix (grup 3), és també el grup de parcel·les que té significativament menor diversitat i riquesa d'espècies. Aquest tema és tractat més exhaustivament per Pausas (1994) i Pausas & Carreras (1995) a la mateixa àrea d'estudi.

Pausas (1995) ha mostrat recentment que la presència de carbonats també determina diferències en la presència d'algunes espècies, com també en l'abundància.

A la taula 3 es mostren les variables seleccionades, l'ordre de selecció i la seva significació, obtingudes amb el mètode de selecció de variables pas a pas que

Taula 3. Variables triades pel mètode de selecció de variables per passes, R^2 parcial i F per cada pas. En tots els sis passos, la reducció de la Lambda de Wilks és significativa amb $p < 0.0001$. *** $p < 0.001$; ** $p < 0.01$; * $p < 0.05$.

Variable	Pas	R^2	F
Capacitat bescanvi catiònic	1	0.73	45.96 ***
Radiació anual	2	0.37	9.89 ***
Relació Ca/Al	3	0.26	5.93 **
Nitrogen	4	0.26	5.85 **
Pedregositat	5	0.17	3.19 *
Gruix dels horitzons F + H	6	0.14	2.63 *

hem utilitzat prèviament a l'anàlisi discriminant. El MANOVA amb aquestes variables és significatiu ($p < 0.0001$). Les funcions discriminants creades a partir d'aquestes sis variables classifiquen un 87.2% de les parcel·les de la mateixa manera com havien estat classificades abans en base a la composició florística del sotabosc (taula 4). Existeixen dues correlacions canòniques significatives ($R_{c1} = 0.89, p < 0.0001$; $R_{c2} = 0.78, p < 0.0001$) entre la classificació de les parcel·les segons la vegetació i les sis variables esmentades. La figura 2 mostra gràficament la relació entre de les sis variables i els quatre grups de parcel·les.

L'ordre d'entrada de les variables (taula 3), com també el gràfic de la figura 2, s'ha d'interpretar de la manera següent. La capacitat de bescanvi catiònic (CBC) és la variable més important en discriminar els grups establerts segons la vegetació. La variable següent que explica la màxima variància, un cop introduïda al model la CBC, és la radiació. Amb aquestes dues variables, les funcions discriminants ens classifiquen correctament el 76.6% de les parcel·les i trobem correlacions canòniques significatives ($p < 0.0001$) entre la classificació de les parcel·les segons la vegetació i aquestes dues variables ($R_{c1} = 0.86$; $R_{c2} = 0.61$). Variables relacionades amb la CBC i la humitat han mostrat també ser les més importants per explicar la riquesa d'espècies en aquests boscos (Pausas, 1994; Pausas & Carreras, 1995).

Si considerem la CBC i la radiació com a covariables, la variable següent més important és la relació Ca/Al. Aquesta variable actua un cop ja separades les parcel·les amb elevada CBC (sòls bàsics) de les parcel·les amb baixa CBC (sòls àcids). La relació Ca/Al discrimina principalment dins dels grups de parcel·les àcides, atès que és on es troben diferències significatives (taula 2), i és cap a on assenyala el vector propi d'aquesta variable (figura 2). Palmer (1990) també troba més relació del calci amb la vegetació del sotabosc, en boscos de North Carolina pobres en calci que no pas en els rics o els mitjanament rics en calci. Meiwees i altres (1986) assenyalen la importància de la relació Ca/Al en la fertilitat en medis àcids.

De la mateixa manera, les variables següents que entren en consideració són la concentració de nitrogen, la pedregositat i el gruix dels horitzons orgànics. S'observa (figura 2) que la pedregositat va associada principalment a les parcel·les en sòls àcids, i que l'alta concentració de nitrogen al sòl i els horitzons orgànics gruixuts estan relacionats amb les parcel·les amb poca radiació (obagues).

Taula 4. Percentatge de casos correctament classificats per les funcions discriminants (en columnes) calculades en base a sis variables ambientals, respecte als grups establerts segons la vegetació (en files).

	1	2	3	4
1	83.3	8.3	0.0	8.3
2	7.1	92.9	0.0	0.0
3	0.0	4.4	82.6	13.0
4	0.0	0.0	10.0	90.0

A la figura 2 observem dues parcel·les, en les quals la classificació basada en les espècies i la predita per les funcions discriminants és molt diferent. Dins del núvol de punts de la comunitat 4 (ambients àcids i obacs) s'observa un punt (parcel·la P54) classificat segons la vegetació com a comunitat 1 (ambients bàsics i obacs). El substrat d'aquesta parcel·la correspon a roques calcàries, i s'hi observen plantes més aviat calcícoles (com *Vicia pyrenaica*, *Polygala calcarea*, *Valeriana montana*, etc.). Però també s'hi observen espècies clarament acidòfiles com *Deschampsia flexusa*. La mostra de sòl no presenta carbonats. Sembla, doncs, que en aquesta parcel·la podrien presentar-se processos d'acidificació locals importants que provoquin força heterogeneïtat edàfica i de vegetació, o presentar-se algun altre tipus d'heterogeneïtat que no hagi estat considerada en el mostreig.

Un altre punt conflictiu correspon a la parcel·la P56, que segons la vegetació correspon a la comunitat 3 (ambients àcids i secs) i segons les variables ambien-

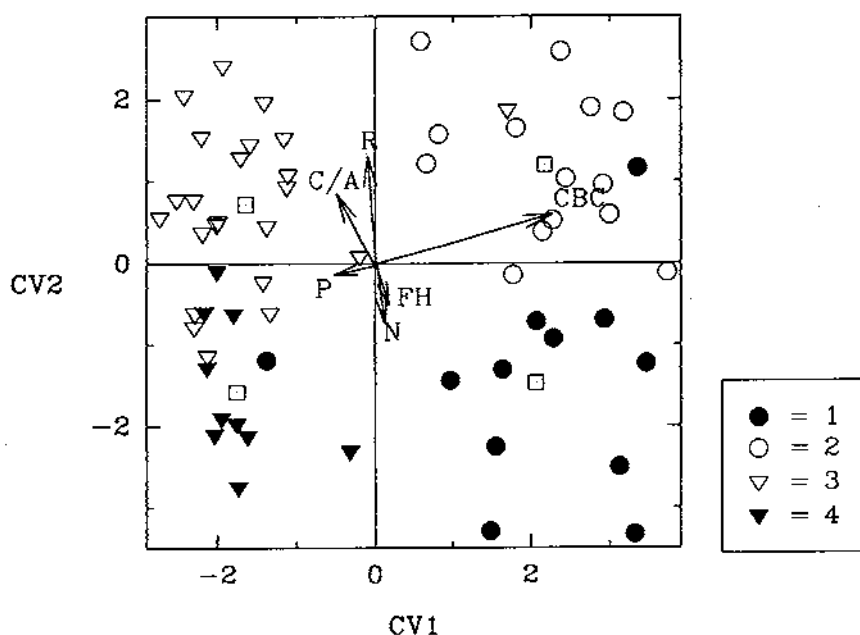


Figura 2. Distribució de les parcel·les en les dues primeres funcions discriminants (CV1 i CV2) calculades a partir de les sis variables de la taula 3. Els símbols corresponents als grups de parcel·les indicats a la llegenda, realitzats segons la composició en espècies (figura 1). Els quadrats corresponen als centroides dels grups. Els vectors es refereixen a les variables utilitzades. CBC = capacitat de bescanvi catiònic; R = radiació; C/A = relació Ca/Al; FH = gruix dels horitzons orgànics (F + H); N = concentració edàfica de N; P = pedregositat.

tals considerades correspondria a la comunitat 2 (ambients bàsics i secs). Aquesta parcel·la està situada damunt de calcàries i té un pH de 7.3 i un 8.7% de carbonats en els primers 10 cm de sòl. Presenta també plantes preferentment calcícoles (*Valeriana montana*, *Polygala calcarea*, etc.). Es tracta d'una parcel·la situada a força altitud, 1590 m, pobra en espècies (27) i amb recobriments baixos. Atès que la classificació basada en les espècies té en compte tant les espècies comunes com les no comunes, aquestes característiques podrien ser les responsables que hagi estat classificada al grup 3.

Distància i solapament

Fins ara hem demostrat que els quatre grups de parcel·les establerts segons la vegetació que s'hi troba, es poden considerar quatre comunitats ecològicament diferenciades. De tota manera, algunes d'aquestes comunitats presenten un cert solapament ecològic, o estan més o menys allunyades entre elles, tal com s'intueix a la taula 4 i a la figura 2.

Una mesura de la distància entre les quatre comunitats és la distància generalitzada entre els centroides (taula 5a) calculats en l'anàlisi discriminant realitzada anteriorment. Entre les comunitats 2 i 4 és on s'observa la màxima distància entre els centroides, mentre que a les comunitats 1-2 i 3-4 aquestes distàncies són més curtes. Això queda palès també en la gràfica de la figura 2 i és consistent amb la classificació basada en la composició en espècies de la figura 1.

Una altra manera d'estudiar les distàncies i els solapaments ecològics entre les diverses comunitats és considerar cada comunitat com un hipervolum format per les variables ambientals (Hutchinson, 1957). Si considerem les variables més importants per a les comunitats estudiades (taula 3), podem calcular les distàncies entre els hipervolums (taula 5b). Els valors negatius de la matriu de la taula 5b indi-

Taula 5. Semimatrius de distàncies entre comunitats. a) distància generalitzada; b) distància entre hipervolums; c) ídem, relativitzada. En b) i c) els valors negatius indiquen solapament ecològic.

		1	2	3	4
a)	1	0			
	2	7.85	0		
	3	18.63	15.23	0	
	4	15.77	23.16	6.15	0
b)	1	-10.2			
	2	-8.82	-10.30		
	3	-6.57	-6.88	-8.31	
	4	0.12	1.49	-5.17	-6.27
c)	1	-1			
	2	-0.86	-1		
	3	-0.71	-0.74	-1	
	4	0.01	0.19	-0.72	-1

quen la diagonal del volum de solapament, i els positius indiquen distància entre hipervolums. Els valors de la diagonal de la matriu corresponen a la diagonal de l'hipervolum, i pot considerar-se com a mesura del nínxol ecològic de cada comunitat (Feoli i altres, 1988). Així, les comunitats 1 i 2 són les que tenen una amplitud ecològica més gran (diagonal de l'hipervolum major). S'observa que no hi ha solapament entre la comunitat 4 i la 1 ni entre la 4 i la 2. El màxim solapament es troba entre 1 i 2. Aquest resultat són també consistents amb la classificació jeràrquica realitzada a la figura 1.

No s'observa correlació entre la mida del nínxol ecològic de les comunitats (diagonal de l'hipervolum) i el nombre de espècies que s'hi troben (taula 2), per tant, el nombre d'espècies no és proporcional la mida del nínxol ecològic de la comunitat. O sigui, que la riquesa d'espècies no depèn de l'amplitud ecològica de la comunitat, i per tant, existeixen diferents mides de nínxol ecològic per les diferents espècies, com també diferents estratègies competitives i graus de solapament ecològic entre les espècies.

Cal dir, però, que aquests solapaments són exagerats, com també les distàncies infraestimades, perquè els hipervolums s'han calculat a partir dels valors màxims i mínims de les variables considerades, la qual cosa implica considerar que els hipervolums tenen forma d'hiperparalelepípedes. Serveix, però, com a comparació i orientació.

Conclusions

Aquest conjunt d'anàlisis ens porta a concloure que existeix una forta relació entre la composició en espècies del sotabosc de les pinedes i els paràmetres ambientals, i que aquests boscos amb estrat arbori homogeni (una única espècie) poden considerar-se com a quatre comunitats ecològicament diferenciades. Les variables més importants per discriminar aquestes comunitats són la capacitat de bescanvi catònic i la radiació solar incident. Existeixen també altres diferències en qüestió de disponibilitat de nutrients.

Agraïments

Aquest treball ha estat finançat pel Ministerio de Educación y Ciencia mitjançant una beca d'FPI. Agraïm a T. Sauras i al Servei d'Espectroscòpia de la Universitat de Barcelona l'ajut en les anàlisis químiques, a E. Feoli i P. Ganis els comentaris en el tractament de les dades i a J. Carreras els comentaris del manuscrit.

Bibliografia

- CMA (Comisión de Métodos Analíticos), 1973. Determinaciones analíticas de suelos. I. pH, materia orgánica y nitrógeno. *Anales Edaf. Agrob.* 32: 1153-1172.
- Courtin, P.J.; Klinka, K.; Feller, M.C.; Demaerschalk, J.P. 1988. An approach to quantitative classification of nutrient regimes of forest soils. *Can. J. Bot.* 66: 2640-2653.
- Day, R.W.; Quinn, G.P. 1989. Comparisons of treatments after an analysis of variance in ecology. *Ecol. Monogr.* 59: 433-463.

- Feoli, E. 1983. Predictive use of classification and ordination methods in plant community ecology. A summary with examples. In: Ferrari et al. (eds.). *Le comunità vegetali come indicatori ambientali*. Studi e Documentazione 30. Regione Emilia Romagna. p. 83-108.
- Feoli, E.; Orlóci, L. 1979. Analysis of concentration and detection of underlying factors in structured tables. *Vegetatio* 40: 49-54.
- Feoli, E.; Ganis, P.; Woldu, Z. 1988. Community niche, an effective concept to measure diversity of gradients and hyperspaces. *Coenoses* 3: 79-82.
- Ganis, P. 1989. Programs for niche breadth, overlap and hypervolumes. *GEAD-EQ* 9.
- Gerdol, R.; Ferrari, C.; Piccoli, F. 1985. Correlation between soil characters and forest types: a study in multiple discriminant analysis. *Vegetatio* 60: 49-56.
- Gittins, R. 1985. *Canonical Analysis. A review with applications in ecology*. Springer-Verlag. Berlin.
- Green, R.H.; Vascotto, G.L. 1978. A method for the analysis of environmental factors controlling patterns of species composition in aquatic communities. *Wat. Res.* 12: 583-590.
- Green, R.N.; Trowbridge, R.L.; Klinka, K. 1993. Towards a taxonomic classification of humus forms. *Forest Science Monograph* 29: 1-48.
- Gruber, M. 1979. Le pin sylvestre dans les vallées d'Aure et de Louron (Pyrénées centrales). *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse* 115: 181-190.
- Hutchinson, G.E. 1957. Concluding and remarks. *Cold Spring Harbor, Quant. Biol.* 22: 415-427.
- Jackson, M.I.. 1964. *Análisis químico de suelos*. Omega. Barcelona.
- Klinka, K.; Green, R.N.; Courtin, P.J.; Nuszdorfer, F.C. 1984. Site diagnosis, tree species selection, and slashburning guidelines for the Vancouver Forest Region. Province of British Columbia. Ministry of Forests. 180 p.
- Magurran, A.E. 1988. *Ecological diversity and its measure*. Princeton University Press, Princeton, N.J., 179 p.
- Margalef, R. 1980. *Ecología*. Editorial Omega. Barcelona.
- May, R.M. 1974. *Stability and complexity in models ecosystems*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- 1975. Some notes of estimating the competition matrix. *Ecology* 56: 737-741.
- Meiwes, K.J.; Khanna, P.K.; Ulrich, B. 1986. Parameters for describing soil acidification and their relevance to the stability of forest ecosystems. *For. Ecol. Manage.* 15: 161-179.
- Molero, J.; Vigo, J. 1981. Aportació al coneixement florístic i geobotànic de la Serra d'Aubenc. *Treb. Inst. Bot. Barc.* 6: 1-82.
- Nelson, R.E. 1982. Carbonates and gypsum. In: *Methods of soil analysis. Part 2. Chemical and microbiological properties*. Page A.L.; Miller R.H.; Keeney D.R. (eds.). p. 181-197. *ASA & SSSA Agronomy Monograph* 9 (2 ed.).
- Orlóci, L. 1978. *Multivariate analysis in vegetation research*. Dr. W. Junk, Publishers. The Hague, Boston. 451 p.
- Palmer, M.W. 1990. Spatial scale and patterns of species-environment relationship in hardwood forest of the North Carolina Piedmont. *Coenoses* 5: 79-87.
- Pausas, J.G. 1993. Litterfall in two Pyrenean stands of *Pinus sylvestris* L. under different environmental conditions. *Fol. Bot. Misc.* 9: 127-136.
- 1994. Species richness patterns in the understorey of Pyrenean *Pinus sylvestris* forest. *J. Veg. Sci.* 5: 517-524.

- Pausas, J.G. 1995. Influència dels carbonats en la vegetació al boscos pirinencs de pi roig (*Pinus sylvestris* L.) Fol. Bot. Barc. 10:
- 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.; Feoli, E. 1995. Environment-vegetation relationships in understory of Pyrenean *Pinus sylvestris* forests. An ordination approach. Coenoses 10: 39-44.
- Pausas, J.G.; Fons J. 1992. Estructura i creixement d'algunes pinedes en diferents situacions topogràfiques. Fol. Bot. Misc. 8: 199-213.
- Pausas, J.G.; Carceller, F.; Vallejo, V.R. 1994. El desfroncle en bosques de *Pinus sylvestris* en relación con las características climáticas. Ecología 8: 167-176.
- Sokal, R.R.; Rohlf, F.J. 1981. Biometry. W.H. Freeman, San Francisco. 2nd ed.
- Thomas, G.W. 1982. Exchangeable cations. In: A.L. Page; R.H. Miller; D.R. Keeney (eds.). Methods of soil analysis. Part 2. Chemical and microbiological properties. ASA & SSSA Agronomy Monograph 9 (2 ed.). p. 159-164.
- Vigo, J. 1979. Les forets de conifères des Pyrénées Catalanes. Essai de revision phytocénologique. Doc. Phytosoc. NS. 4: 929-941.