

## DIVERSIDAD EN COMUNIDADES DE PASTO MEDITERRANEO: MODELOS Y MECANISMOS DE COEXISTENCIA

T. MARAÑÓN<sup>1</sup>

### RESUMEN

En Sierra Morena se han obtenido valores altos de densidad de especies fanerógamas que sitúan a los pastos de la dehesa entre las comunidades vegetales más diversas de la zona templada.

A partir de esta observación, se discuten los distintos modelos (Grime, Huston, Whittaker y Tilman) que predicen la diversidad vegetal en función de factores del medio (fertilidad del suelo, intensidad de pastoreo) y del tiempo evolutivo.

A continuación se revisan los posibles mecanismos de coexistencia entre las numerosas especies de plantas que conviven en los pastos mediterráneos, diferenciando mecanismos que suponen condiciones de equilibrio frente a otros que se basan en una situación de no-equilibrio, en la estructuración de la comunidad vegetal.

### INTRODUCCION

En una dehesa de Sierra Morena se han registrado 135 especies diferentes de plantas fanerógamas en 1.000 m<sup>2</sup> (MARAÑÓN, 1985). La importancia de utilizar esta escala para medir la riqueza en especies de una comunidad es que nos permite comparar este valor con los que se han obtenido para otros tipos de vegetación (Fig. 1) y así poder destacar la alta diversidad de la dehesa. Sin embargo, es necesario apoyar esta observación puntual con una base de datos (diversidad en parcelas de 1.000 m<sup>2</sup>) más amplia.

En general, las comunidades herbáceas de la cuenca mediterránea se caracterizan por una densidad alta de especies (120-180 especies/ 1.000 m<sup>2</sup> y 40-60 especies/m<sup>2</sup>), en su mayor parte (más del 70%) anuales. Constituyen, por tanto, uno de los tipos de vegetación más diverso de la zona templada (NAVEH y WHITTAKER, 1979; MARAÑÓN, 1985).

¿Por qué existen tantas especies de plantas en los pastos de las dehesas? La explicación de la diversidad de las comunidades vegetales es una de las cuestiones más complejas que tiene planteada la ecología de comunidades «posdescriptiva». En los

últimos diez años se han propuesto diversos modelos teóricos y empíricos que relacionan la diversidad de una comunidad con las condiciones del medio. Para las comunidades herbáceas mediterráneas resultan especialmente interesantes los modelos de Grime, Huston, Whittaker y Tilman (cf. PEET *et al.*, 1983).

### MODELOS DE DIVERSIDAD

#### Modelo de Grime

GRIME (1979) realizó un muestreo extensivo de comunidades herbáceas en el Norte de Inglaterra, midiendo (en cuadros de 0,25 m<sup>2</sup>) el número de especies de plantas y la biomasa aérea de la comunidad. Los resultados le llevaron a establecer un modelo empírico que relaciona la diversidad y la productividad (Fig. 2A).

Las comunidades pobres en especies corresponden a condiciones extremas de estrés o perturbación, donde sólo sobreviven algunas especies resistentes. Al ser más favorables las condiciones, el número de especies aumenta hasta llegar a un punto de inflexión, en el que de nuevo disminuye por la dominancia de unas pocas especies que excluyen a las demás por competencia. El modelo predice que las comunidades más diversas se encontrarán, por tanto, en condiciones intermedias de productividad,

<sup>1</sup> Instituto de Recursos Naturales y Agrobiología. CSIC. Apartado 1052. 41080 Sevilla.

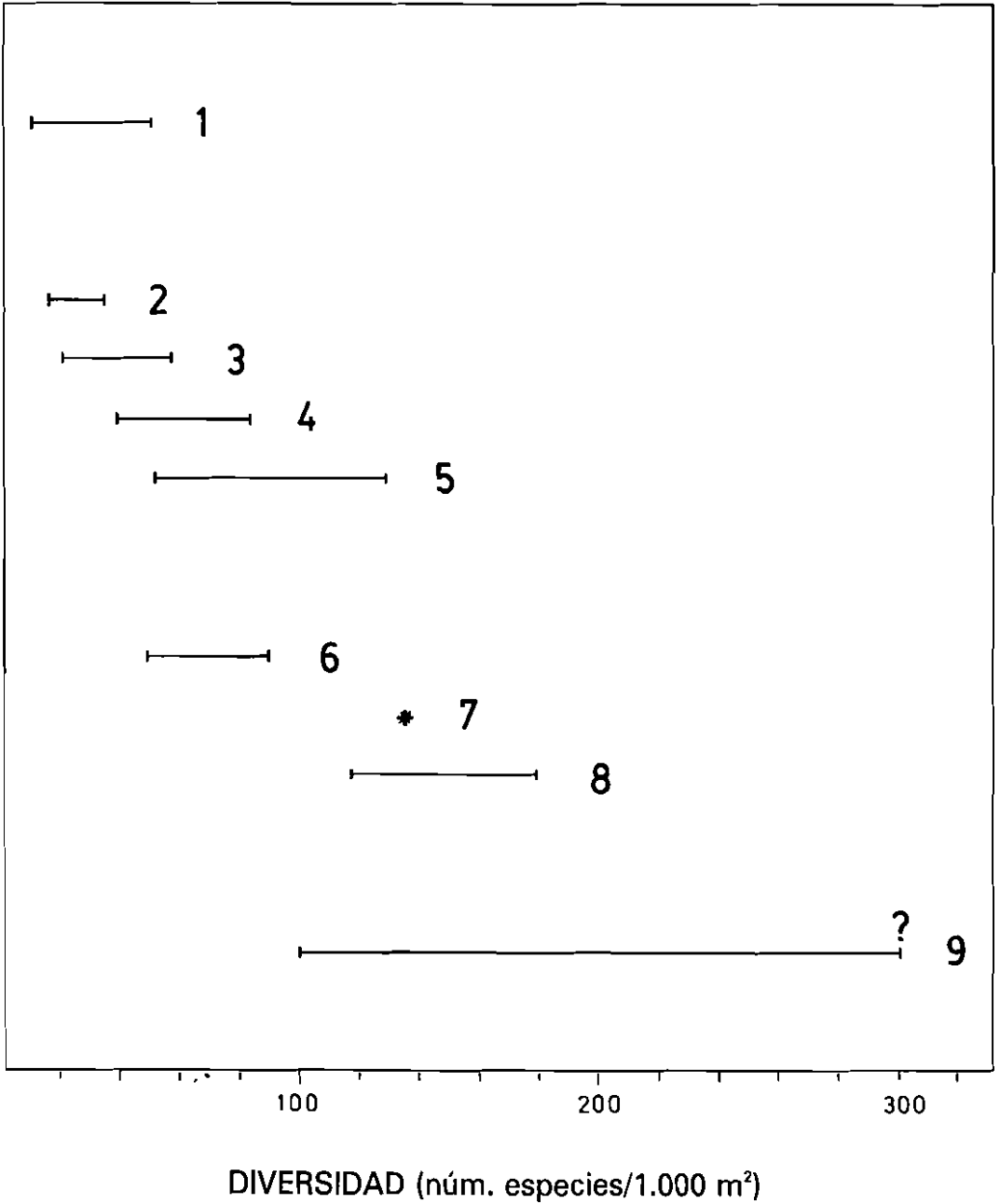


Fig. 1. Valores de diversidad (número de especies en 1.000 m<sup>2</sup>) para diversas comunidades vegetales: 1) bosque templado (Norteamérica), 2) chaparral (California), 3) maquis (Israel), 4) «mallee»-brezal (Australia), 5) «fynbos» (Sudáfrica), 6) bosque mediterráneo pastado (California), 7) dehesa (España), 8) bosque-matorral mediterráneo pastado (Israel), 9) bosque tropical (Costa Rica). Modificado de RICE y WESTOBY (1983).

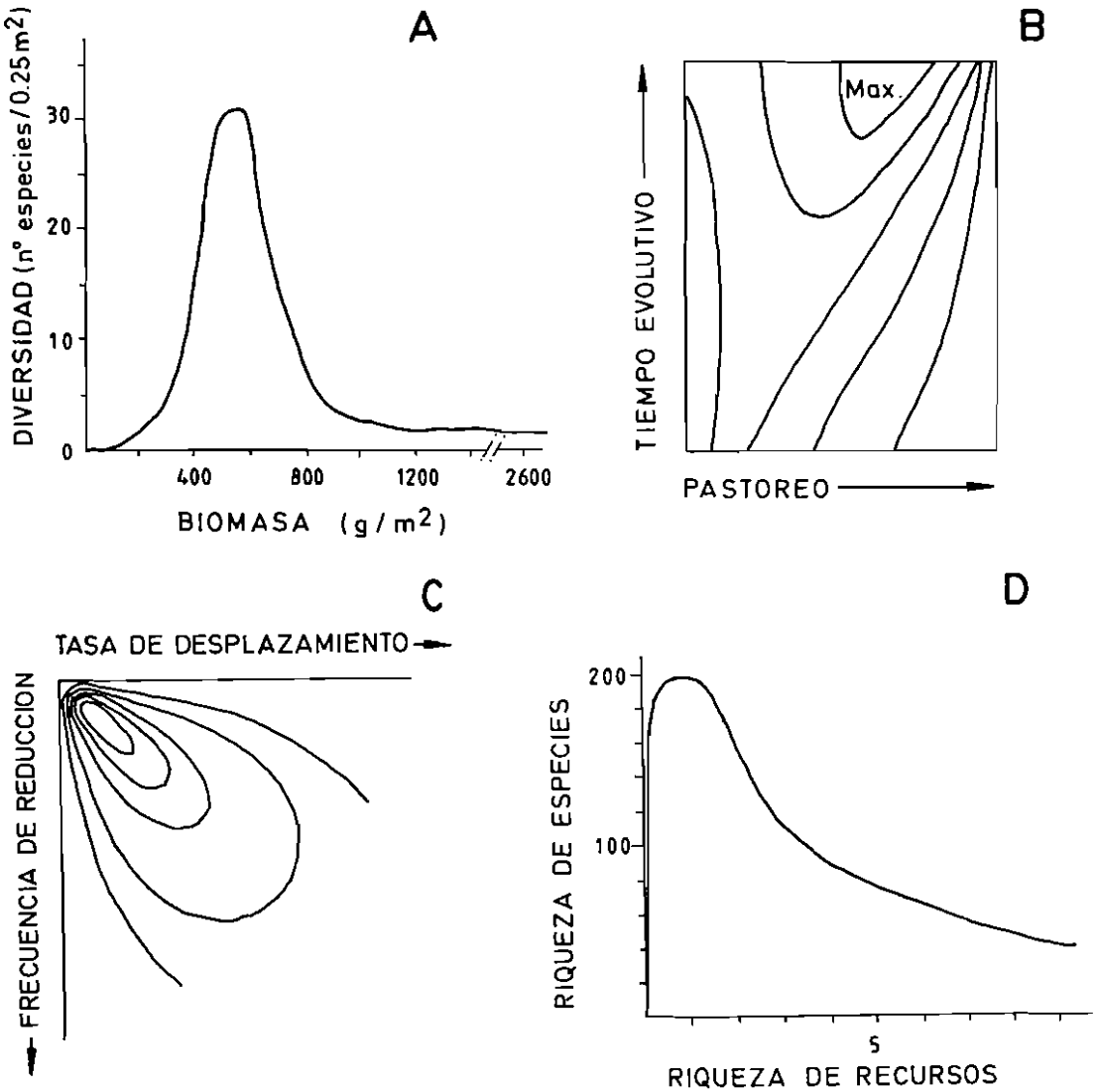


Fig. 2. Modelos de diversidad de GRIME (A), WHITTAKER (B), HUSTON (C) y TILMAN (D). Ver explicación en el texto.

estrés o perturbación (Fig. 2A). En numerosos experimentos de fertilización de praderas se ha comprobado una disminución en el número de especies asociada al aumento de productividad («paradoja del enriquecimiento»).

Este modelo general debe ser adaptado en su escala a las distintas regiones y tipos de comunida-

des. Por ejemplo, GRIME (1979) predice la máxima diversidad en las comunidades herbáceas del Norte de Inglaterra, para valores de biomasa aérea entre 350 y 750 g/m<sup>2</sup>. Sería interesante aplicar este modelo a las comunidades de pasto mediterráneo para encontrar el denominado «pasillo de alta diversidad», es decir, los valores de productividad que permiten la coexistencia del máximo número de especies.

### Modelo de Whittaker

El ecólogo norteamericano Robert Whittaker quedó impresionado por la alta diversidad que encontró en las comunidades herbáceas de Israel. En su estudio con Zev Naveh (NAVEH y WHITTAKER, 1979) comprobaron cómo la diversidad (número de especies en parcelas de 1.000 m<sup>2</sup>) aumentaba con el grado de presión de pastoreo hasta un máximo, a partir del cual disminuía. Su interpretación era que en condiciones de pastoreo poco intenso o nulo, las gramíneas altas (*Avena sterilis* en el caso de Israel) dominan, eliminando otras especies por competencia y dan lugar a comunidades de baja diversidad. Al aumentar la presión de pastoreo se reduce la abundancia de las especies dominantes, favoreciendo la presencia de otras especies menos competitivas, resulta así una comunidad más diversa. Una presión más intensa reduce de nuevo la diversidad, ya que sólo sobreviven unas pocas especies resistentes a la defoliación.

Hasta aquí, el modelo es comparable con el de Grime, es decir, los procesos de dominancia competitiva y perturbación (en forma de pastoreo) controlan la diversidad, que será máxima en situaciones intermedias. Pero, además, Whittaker observó que el máximo de diversidad aparecía en unas condiciones de pastoreo relativamente severas, si se compara con el caso de las comunidades americanas. Su explicación fue que la dilatada historia ganadera de los países mediterráneos ha producido una acumulación evolutiva de numerosas especies resistentes al pastoreo (WHITTAKER, 1977; NAVEH y WHITTAKER, 1979). Por tanto, la aportación original del modelo de Whittaker es que incorpora el tiempo evolutivo (Fig. 2B).

### Modelo de Huston

Este modelo se fundamenta en las ecuaciones de Lotka-Volterra para la competencia interespecífica. HUSTON (1979) supone la existencia de reducciones periódicas de las poblaciones y fluctuaciones ambientales que evitan la exclusión competitiva prevista en situaciones de equilibrio. El modelo predice un equilibrio dinámico entre la «tasa de desplazamiento competitivo» (crecimiento y capacidad competitiva) y la «frecuencia en la reducción de las poblaciones». La diversidad de la comunidad será máxima para valores intermedios de pro-

ductividad (crecimiento de las poblaciones) y perturbación (reducción de las poblaciones) (Fig. 2C).

El modelo de Huston ha sido aplicado por DURING y WILLEMS (1984) en un estudio experimental de diversidad en los prados calizos de Holanda. La exclusión del ganado resultaba en una disminución de la diversidad, debido a la dominancia de *Brachypodium pinnatum*, de igual modo, el abonado con un complejo N-P-K también reducía la diversidad, en este caso por la dominancia de *Dactylis glomerata*, *Festuca rubra* y *Poa angustifolia*. Es decir, la máxima diversidad correspondía a prados pastados y sin fertilizar.

### Modelo de Tilman

TILMAN (1982) ha desarrollado un modelo gráfico de la teoría de la competencia entre varias especies por recursos limitantes, suponiendo la heterogeneidad del medio. En un espacio determinado por la disponibilidad de los recursos limitantes, se puede predecir el número de especies que coexisten en equilibrio estable, dentro de un área con determinada heterogeneidad espacial, para los distintos valores de la proporción entre los dos recursos. Un modelo de simulación con 200 especies que compiten por dos recursos limitantes produce la típica curva «jorobada» que relaciona la diversidad y la disponibilidad de recursos (Fig. 2D). TILMAN (1983) sugiere que la alta diversidad de las formaciones arbustivas «mediterráneas» que viven en suelos muy pobres en nutrientes (típicamente el «fynbos» de Sudáfrica y los brezales de Australia) apoyan las predicciones de su modelo (ver también ARROYO y MARAÑÓN, 1990).

Según estos cuatro modelos, la baja productividad (debida a la escasez de agua y nutrientes), la acción «perturbadora» del pastoreo y el efecto evolutivo acumulado de la milenaria tradición ganadera serían los tres factores principales que han contribuido a la elevada diversidad de las comunidades de pasto mediterráneo. Pero, ¿cuáles son los mecanismos que regulan la coexistencia entre las plantas en estas comunidades tan diversas?

## HIPOTESIS DE EQUILIBRIO

### Separación de nichos

La teoría del nicho considera que la competencia (pasada y presente) por los recursos limitantes ac-

túa como la principal fuerza que organiza las comunidades. Como consecuencia, la coexistencia estable de dos especies sólo será posible si la diferencia entre sus nichos es superior a un umbral teórico (similaridad limitante). En condiciones de equilibrio, la diversidad de la comunidad es una función de la disponibilidad de los recursos y del grado de especialización y solapamiento de los nichos de las especies componentes (GILLER, 1984).

La aplicación de la teoría del nicho al mundo vegetal plantea bastantes dificultades. La mayoría de las plantas superiores necesitan los mismos recursos: luz, agua, los mismos nutrientes minerales y espacio para crecer. ¿Cómo se define entonces el nicho de una planta?, ¿cómo se realiza la separación de nicho entre las distintas especies de plantas?

GRUBB (1977) define el nicho de una planta como «la relación total con su medioambiente, tanto físicoquímico como biológico» y propone cuatro componentes: 1) hábitat, 2) tipo biológico, 3) fenología y 4) regeneración.

1. *Hábitat*. Las poblaciones de plantas experimentan un desplazamiento competitivo, de modo que tienden a crecer en los hábitats que les son más favorables o donde la competencia es menor. PINEDA *et al.* (1981) han estudiado la estructura de comunidades de pasto mediterráneo en laderas que habían sido roturadas, comprobando que durante la sucesión aumentan las especies «especialistas», es decir, aquellas «que tienden a ocupar un hábitat restringido en la ladera».

MARAÑÓN (1985) ha observado que una tercera parte de las especies inventariadas en una superficie de 1.000 m<sup>2</sup> de dehesa aparecían restringidas a uno de los cinco hábitats distinguidos; por ejemplo, entre las gramíneas, *Arrhenatherum album* en los afloramientos rocosos, *Festuca ampla* en la base del tronco, *Cynosurus echinatus* y *Hordeum murinum* bajo la copa, *Cynodon dactylon* en el pasto abierto. Es de resaltar la importancia del arbolado como generador de heterogeneidad ambiental (nuevos hábitats) para las comunidades herbáceas de las dehesas (GONZÁLEZ-BERNÁLDEZ *et al.*, 1969; MARAÑÓN, 1985, 1986).

A una escala más fina, la heterogeneidad de microhábitats que existen en un área pequeña posibilita, según TILMAN (1982), la coexistencia en

equilibrio de numerosas especies con diferentes respuestas a las distintas proporciones de los recursos limitantes (ver modelo de Tilman).

2. *Fenología*. El desplazamiento competitivo puede ser temporal, con distintas épocas de crecimiento, floración y fructificación. En los pastos mediterráneos se pueden distinguir, a grandes rasgos, cuatro «gremios fenológicos»: 1) especies bulbosas otoñales, como *Leucorum autumnale*, *Narcissus serotinus* y *Scilla autumnalis*. 2) Especies efímeras hie-males, de pequeño tamaño que completan su ciclo en febrero-marzo, antes de que se produzca el máximo de crecimiento de las especies dominantes. Sería el caso *Poa annua*, *Molinierella minuta*, *Veronica polita*, *Aphanes microcarpa* o *Cerastium glomeratum*. 3) La mayor parte de las especies son verna-les, que completan su ciclo en el período favorable con humedad en el suelo y temperaturas altas. 4) Especies estivales, resistentes a la sequía, por ejemplo, *Carlina racemosa* o la gramínea perenne C4 *Cynodon dactylon*.

3. *Tipo biológico*. En general, dos plantas con arquitectura muy diferente, por ejemplo, raíces superficiales frente a raíces profundas, pueden coexistir mediante una partición espacial de los recursos. El caso ya mencionado de los árboles de las dehesas y las herbáceas tolerantes a la sombra, o también el de las gramíneas perennes y anuales (JACKSON y ROY, 1986; JOFFRE *et al.*, 1987), se pueden considerar ejemplos de complementariedad de tipo biológico. Pero, como se ha mencionado anteriormente, casi las tres cuartas partes de las especies de un pasto mediterráneo son anuales. Resulta, por tanto, interesante investigar si dentro de un mismo tipo biológico de Raunkiaer (los terófitos), las diferencias en morfología y tamaño pueden favorecer la coexistencia.

De nuevo, podemos recurrir al ejemplo de las plantas efímeras hie-males, de pequeño tamaño, que presentan simultáneamente una separación de nicho fenológico y de tipo biológico (espacio explotado). Las plantas anuales de pequeño tamaño, que son muy frecuentes en los pastos mediterráneos, según WHITTAKER (1977) «reducen la intensidad de la presión de pastoreo... mediante su miniaturización, tanto en el espacio como en el tiempo»; además, su reducido tamaño les permite una diferenciación de «grano fino» de los microhábitats.

En el otro extremo, las plantas estivales, de más larga vida, tienen raíces más profundas que les permiten crecer durante el verano, gracias a la utilización del agua almacenada en profundidad y alcanzar mayor tamaño y biomasa (GULMON *et al.*, 1983; MOONEY *et al.*, 1986).

Con estos ejemplos se puede comprobar cómo el tamaño y la morfología de las plantas tiene múltiples consecuencias ecológicas y su estudio merece una mayor atención (ver también FERNÁNDEZ ALES *et al.*, 1989).

4. *Regeneración.* GRUBB (1977) define el nicho de regeneración como «las condiciones necesarias para que una generación de plantas sea sustituida por la siguiente». La fase de regeneración incluye diversos procesos: producción de semillas, dispersión, germinación, establecimiento y desarrollo de las plántulas.

En una comunidad dominada por plantas anuales serán aún más críticas las diferencias en el nicho de regeneración, por ejemplo, en el número de semillas, tipos de dispersión, susceptibilidad a la granivoría, período de germinación o en la cantidad de reserva en la semilla (MARAÑÓN, 1987b, 1988a; MARAÑÓN y BARTOLOMÉ, 1989).

Sería deseable un estudio sistemático de la ecología reproductiva de las distintas especies que componen la comunidad de pasto para comprobar si las posibles diferencias en estos síndromes de regeneración pueden explicar (al menos en parte) su coexistencia.

El nicho de las plantas es, por tanto, multidimensional, pero, ¿pueden las diferencias de nicho explicar la coexistencia de más de 40 especies herbáceas en 1 m<sup>2</sup> ó 20 especies en 1 dm<sup>2</sup>? Se han propuesto mecanismos alternativos para explicar la coexistencia de especies con nichos semejantes en condiciones de equilibrio.

#### Otros mecanismos de equilibrio

1. «La agregación espacial en una población de plantas favorece la competencia intraespecífica, aumentando la probabilidad de coexistencia» (SILVERTOWN y LAW, 1987). En los pastos mediterráneos es frecuente el fenómeno de la sinaptosperma, es decir, la dispersión conjunta de semillas, que da lugar a distribuciones agregadas de las po-

blaciones. Por ejemplo, en gramíneas del género *Aegilops* (MARAÑÓN, 1987a, 1989) o en varias especies de leguminosas, como *Medicago* spp., *Scorpiurus* spp., *Ornithopus* spp., *Trifolium subterraneum*, *T. Chertleri*, etcétera.

2. Una mezcla de especies puede persistir si existe una relación competitiva circular, esto es: la especie A es más competitiva que B, a su vez B es más competitiva que C, pero C es más competitiva que A (SILVERTOWN y LAW, 1987).

3. La selección recíproca de «capacidad competitiva combinante» entre dos especies, es decir, la tendencia a igualarse en su competitividad, puede permitir su coexistencia sin exclusión competitiva ni diferenciación de nichos (ARSEN, 1983).

4. Considerando únicamente la competencia por el espacio, YODZIS (1986) predice la coexistencia de especies sin diferenciación de nichos en comunidades controladas por la relativa dominancia de las especies o por la colonización inicial («founder control»).

Hasta ahora, hemos supuesto que la comunidad tiende a un estado de equilibrio donde la competencia interespecífica con los recursos limitantes es la principal fuerza que estructura dicha comunidad, especialmente a través de la diversificación de nichos. En el mismo marco de sistemas competitivos en equilibrio se han propuesto otros mecanismos alternativos para explicar la coexistencia sin que sea necesaria la separación de nichos. Sin embargo, ¿es realista suponer que las comunidades naturales se encuentran en estado de equilibrio?

#### HIPOTESIS DE NO EQUILIBRIO

En una comunidad de pasto mediterráneo, las plantas viven en un medio heterogéneo y cambiante. Las condiciones de temperatura, humedad y la disponibilidad de nutrientes presentan marcadas variaciones entre estaciones y entre años. Intensas perturbaciones episódicas, como incendios o laboreo, causan una mortalidad elevada y alteran el medio para las supervivientes. El ganado produce una perturbación variada y múltiple en forma de pisoteo, defoliación y deyecciones. Aves, roedores e insectos se alimentan selectivamente de plantas y semillas. Parásitos y patógenos causan mortalidad o disminuyen la capacidad competitiva, también de un modo selectivo.

En estas condiciones sin equilibrio, ¿cómo se estructura la comunidad? ¿cuáles son los mecanismos que explican la coexistencia entre diversas especies de plantas? Las teorías de no-equilibrio incorporan fluctuaciones ambientales, sucesos históricos, factores aleatorios, cambios climáticos, tasas de emigración o de especiación, etcétera, en sus predicciones sobre la estructura de las comunidades (ver revisión en CHESSON y CASE, 1986). En el modelo de HUSTON vimos cómo la reducción de las poblaciones mediante perturbaciones, evita la exclusión competitiva y aumenta la diversidad.

**Dinámica de renovación en micrositios**

SHMIDA y ELLNER (1984) explican la coexistencia de especies con nichos similares mediante un análisis de la renovación de especies en micrositios, que supone: competencia localizada espacialmente, dispersión no uniforme de semillas y un medio heterogéneo en el espacio y en el tiempo.

Diversas situaciones pueden permitir la coexistencia estable entre dos especies:

1. Cuando las especies presentan estrategias vitales alternativas, por ejemplo, supervivencia frente a reproducción.
2. La inmigración continua de semillas desde hábitats vecinos (refugios) puede mantener una población en un hábitat hostil.
3. Las fluctuaciones ambientales pueden permitir la coexistencia en el espacio de especies con diferentes respuestas demográficas, es decir, favorecidas por distintas características climáticas. RICE y MENKE (1985) documentaron un ejemplo de «reversión competitiva» entre dos especies de *Erodium* en California. *Erodium botrys* domina cuando ocurre un período de sequía durante la fase de establecimiento de plántulas, mientras que *E. brachycarpum* es más competitivo si la sequía se produce durante la floración.
4. Si a una tasa lenta de exclusión competitiva le acompaña una cierta frecuencia de perturbaciones puede resultar un proceso continuo de sustituciones de especies entre micrositios.

**Acción de herbívoros y patógenos**

La defoliación poco selectiva causada por los grandes herbívoros reduce la abundancia de las espe-

cies dominantes, provocando una «liberación competitiva» que favorece la coexistencia. NAVEH y WHITTAKER (1979) han comprobado cómo aumentando la carga ganadera en un pasto dominado por *Avena sterilis* se aumenta la diversidad (ver modelo de Whittaker).

Los insectos fitófagos específicos regulan la población de su huésped, evitando así su dominancia. Un caso bien documentado es la invasión de los pastos californianos por *Hypericum perforatum*, a principios de siglo (HUFFAKER en HARPER, 1977). Se estableció un programa de lucha biológica para eliminar esta planta tóxica para el ganado, mediante la introducción del coleóptero *Chrysolina quadrigemina*. El resultado fue muy efectivo y en pocos años se había controlado la invasión, con la particularidad que el insecto evita los lugares sombreados al ovipositar, resultando, en consecuencia, una engañosa distribución de *Hypericum perforatum* asociada a la sombra de los árboles.

**CONCLUSIONES**

En conclusión, son numerosos los mecanismos que pueden explicar la coexistencia de las especies en

TABLA I  
POSIBLES MECANISMOS DE COEXISTENCIA ENTRE ESPECIES, EN LAS COMUNIDADES DE PASTO MEDITERRANEO (ver texto)

**HIPOTESIS DE EQUILIBRIO**

- Separación de nichos:
  - Hábitat.
  - Fenología.
  - Tipo biológico.
  - Regeneración.
- Agregación espacial.
- Relación competitiva circular.
- Capacidad competitiva combinante (AARSEN).
- Competencia por el espacio (YODZIS).

**HIPOTESIS DE NO EQUILIBRIO**

- Reducción periódica de las poblaciones (HUSTON).
- Dinámica de renovación en micrositios (SHMIDA y ELLNER):
  - Estrategias vitales alternativas.
  - Refugios en el espacio.
  - Refugios en el tiempo (reversión competitiva).
  - Sustituciones de especies entre microhábitats.
- Acción de grandes herbívoros.
- Acción de parásitos y patógenos específicos.

una comunidad diversa (Tabla I), pero, como señalan SILVERTOWN y LAW (1987), «el gran reto... es mostrar qué combinación de todos los mecanismos posibles es la que mejor explica las propiedades observadas en las comunidades de plantas».

En las dehesas ibéricas se mantienen comunidades

herbáceas de excepcional densidad de especies que representan un valioso recurso científico para el estudio de la teoría de la diversidad. Además las dehesas constituyen en sí mismas reservas importantes de recursos fitogenéticos adaptados a resistir condiciones adversas de sequía, pobreza en nutrientes y sobrepastoreo (MARAÑÓN, 1988B).

### SUMMARY

High values of plant species density have been recorded in Sierra Morena (SW Spain). «Dehesa» grasslands are ranked between the highest diverse plant communities in the temperate Zone.

Different models (Grime, Huston, Whitaker and Tilman) predicting plant species diversity from environmental factors (soil fertility, grazing pressure) and the evolutionary time, are discussed.

Coexistence between the numerous plant species, in the «dehesa» grassland communities, is partly explained by mechanisms based on equilibrium conditions and/or non-equilibrium hypothesis.

### BIBLIOGRAFIA

- AARSEN, L. W., 1983: «Ecological combining ability and competitive combining ability in plants: toward a general evolutionary theory of coexistence in systems of competition». *Am. Nat.*, 122: 707-731.
- ARROYO, J., y MARAÑÓN, T., 1990: «Community ecology and distributional spectra of Mediterranean shrublands and heathlands in southern Spain». *J. Biogeogr.* (en prensa).
- CHESSON, P. L., y CASE, T. J., 1986: «Overview: nonequilibrium community theories: chance, variability, history and coexistence». En: J. DIAMOND y T. J. CASE (eds.). *Community Ecology*. Harper y Row, Londres, pp. 229-239.
- DURING, H. J., y WILLEMS, J. H., 1984: «Diversity models applied to a chalk grassland». *Vegetatio*, 57: 103-114.
- FERNÁNDEZ ALES, R.; ORTEGA, F., y LAFFARGA, J., 1989: «Tipos morfológicos y funcionales en plantas de pastos anuales mediterráneos de la Sierra Norte de Sevilla». *Options Méditerranéennes*, 3: 19-23.
- GILLER, P. S., 1984: *Community structure and the niche*. Chapman y Hall. Londres.
- GONZÁLEZ BERNÁLDEZ, F.; MOREY, M., y VELASCO, F., 1969: «Influences of *Quercus ilex rotundifolia* on the herb layer at the El Pardo forest (Madrid)». *Bol. R. Soc. Hist. Nat. (Biol.)*, 67: 265-284.
- GRIME, J. P., 1979: *Plant Strategies and Vegetation processes*, John Wiley & Sons. Chichester, Inglaterra.
- GRUBB, P. J., 1977: «The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche». *Biol. Rev.*, 52: 107-145.
- GULMON, S. L.; CHIARIELLO, N. R.; MOONEY, H. A., y CHU, C. C., 1983: «Phenology and resource use in three co-occurring grassland annuals». *Oecologia*, 58: 33-42.
- HARPER, J. L., 1977: *Population Biology of Plants*. Academic Press. Londres.
- HUSTON, M., 1979: «A general hypothesis of species diversity». *Am. Nat.*, 113: 81-101.
- JACKSON, L. E., y ROY, J., 1986: «Growth patterns of mediterranean annual and perennial grasses under simulated rainfall regimes of Southern France and California». *Oecol. Plant.*, 7: 191-212.
- JOFFRE, R.; LEIVA MORALES, M. J.; RAMBAL, S., y FERNÁNDEZ ALES, R., 1987: «Dynamique racinaire et extraction de l'eau du sol par des graminées pérennes et annuelles méditerranéennes». *Oecol. Plant.*, 8: 181-194.



- MARAÑÓN, T., 1985: «Diversidad florística y heterogeneidad ambiental en una dehesa de Sierra Morena». *Anal. Edaf. Agrobiol.*, 44: 1183-1197.
- MARAÑÓN, T., 1986: «Plant species richness and canopy effect in the savanna-like «dehesa» of SW Spain». *Ecología Mediterránea*, 12: 131-141.
- MARAÑÓN, T., 1987a: «Ecología del polimorfismo somático de semillas y la sinaptospermia en *Aegilops neglecta* Req. ex Bertol». *Anal. Jard. Bot. Madrid.*, 44: 97-104.
- MARAÑÓN, T., 1987b: «Una aproximación harperiana a la ecología de los pastos mediterráneos». En: *Producción de forrajes en el área mediterránea*. SEEP, Palma, pp. 443-453.
- MARAÑÓN, T., 1988a: «Seed size and relative growth rate in Mediterranean annual plants». En: F. DI CASTRI, CH. FLORET, S. RAMBAL y J. ROY (eds.). *Time-scales and Water Stress*. IUBS. París, pp. 643-647.
- MARAÑÓN, T., 1988b: «Agro-sylvo-pastoral systems in the Iberian Peninsula: *dehesas* and *montados*». *Rangelands*, 10: 255-258.
- MARAÑÓN, T., 1989: «Variations in seed size and germination in three *Aegilops* species». *Seed Science & Tech.*, 17: 583-588.
- MARAÑÓN, T., y BARTOLOMÉ, J. W., 1989: «Seed and seedling populations in two contrasted communities: open grassland and oak (*Quercus agrifolia*) understory in California». *Oecol. Plant.*, 10: 147-158.
- MOONEY, M. A.; HOBBS, R. J.; GORMAN, J., y WILLIAMS, K., 1986: «Biomass accumulation and resource utilization in co-occurring grassland annuals». *Oecologia*, 70: 555-558.
- NAVEH, Z., y WHITTAKER, R. H., 1979: «Structural and floristic diversity of shrublands and woodlands in northern Israel and other Mediterranean areas». *Vegetario*, 41: 171-190.
- PEET, R. K.; GLENN-LEWIN, D. C., y WALKER WOLF, J., 1983: «Prediction of man's impact on plant species diversity. A challenge for vegetation science». En: W. HOLZNER, M. J. A. WERGER e I. IKUSIMA (eds.), *Man's Impact on Vegetation*. Dr. W. Junk, La Haya, pp. 41-53.
- PINEDA, F. D.; NICOLÁS, J. P.; RUIZ, M.; PECO, B., y BERNÁLDEZ, F. G., 1981: «Succession, diversité et amplitude de niche dans les pâturages du centre de la péninsule ibérique». *Vegetatio*, 47: 267-277.
- RICE, B., y WESTOBY, M., 1983: «Plant species richness at the 0,1 hectare scale in Australian vegetation compared to other continents». *Vegetatio*, 52: 129-140.
- RICE, K. J., y MENKE, J. W., 1985: «Competitive reversals and environment-dependent resource partitioning in *Erodium*». *Oecologia*, 67: 430-434.
- SHMIDA, A., y ELLNER, S., 1984: «Coexistence of plant species with similar niches». *Vegetatio*, 58: 29-55.
- SILVERTOWN, J., y LAW, R., 1987: «Do plant need niches? Some recent developments in plant community ecology». *Trends Ecol. Evol.*, 2: 24-26.
- TILMAN, D., 1982: *Resource Competition and Community structure*. Princeton U. P., Princeton.
- TILMAN, D., 1983: «Some thoughts on resource competition and diversity in plant communities». En: F. J. KRUGER, D. T. MITCHELL, y J. U. M. JARVIS (eds.). *Mediterranean-type Ecosystems. The role of Nutrients*. Springer. Berlin, pp. 322-336.
- WHITTAKER, R. H., 1977: «Animal effects of plant species diversity». En: R. TUXEN (ed.). *Vegetation and Fauna*. J. Cramer, pp. 409-425.
- YODZIS, P., 1986: «Competition, mortality, and community structure». En: J. DIAMOND y T. J. CASE (eds.). *Community Ecology*. Harper y Row. Nueva York, pp. 480-491.