

Regeneración de comunidades : algunas experiencias en pastizales mediterráneos

Díaz Pineda F.

in

Bellot J. (ed.).
Jornadas sobre las bases ecológicas para la gestión en ecosistemas terrestres

Zaragoza : CIHEAM
Options Méditerranéennes : Série A. Séminaires Méditerranéens; n. 3

1989
pages 111-117

Article available on line / Article disponible en ligne à l'adresse :

<http://om.ciheam.org/article.php?IDPDF=CI000516>

To cite this article / Pour citer cet article

Díaz Pineda F. **Regeneración de comunidades : algunas experiencias en pastizales mediterráneos**. In : Bellot J. (ed.). *Jornadas sobre las bases ecológicas para la gestión en ecosistemas terrestres*. Zaragoza : CIHEAM, 1989. p. 111-117 (Options Méditerranéennes : Série A. Séminaires Méditerranéens; n. 3)



<http://www.ciheam.org/>
<http://om.ciheam.org/>

REGENERACION DE COMUNIDADES:ALGUNAS EXPERIENCIAS EN PASTZALES MEDITERRANEOS

F. DIAZ PINEDA

Departamento Interuniversitario de Ecología
Universidad Complutense de Madrid

Key words: communities regeneration, perturbances, mediterrean grassland, ecological succession.

INTRODUCCION

En un libro recientemente editado por J.van Andel y otros, sobre perturbaciones en pastizales, los autores insisten en que puede conocerse mucho más sobre el funcionamiento de las comunidades y poblaciones cuando se estudia su comportamiento frente a influencias externas desestabilizadoras que cuando esos sistemas son contemplados en "equilibrio" (Van Andel *et al.*, 1987). Las perturbaciones de carácter catastrófico, y entre ellas particularmente el fuego, han resultado ser, en efecto, "major factors" de referencia necesaria para explicar mucho sobre la organización de las comunidades, composición en especies, relaciones de competencia, etc. (Louks, 1970; Trabaud, 1980; Mooney *et al.*, 1981; Wright & Bailey, 1982; Malanson & Trabaud, 1987, entre otros).

Estas afirmaciones no resultan gratuitas para los objetivos de los ecólogos. La biología ha avanzado considerablemente cuando ha dedicado su atención a la embriología. De esta forma, la fisiología y la medicina han podido conocer la secuencia mediante la cual un organismo vivo llega a diferenciar sus tejidos y órganos y éstos comienzan a desempeñar

su papel dentro del sistema de relaciones del cual forman parte: el propio cuerpo del organismo. Sin embargo, al contrario que en embriología, en ecología no pueden ser estudiadas las comunidades y los ecosistemas a partir del desarrollo de un huevo o una mórula, sino de la concurrencia de componentes abióticos e individuos de diferentes especies en un espacio inicialmente vacío.

El comportamiento más o menos determinista que puede darse en las interacciones que ocurran entre los colonizadores de ese espacio vacío -o al menos, vacío de vida-, así como el protagonismo del azar en la existencia de tales interacciones fue ya objeto de discrepancias entre científicos apenas comenzaron a madurar las ideas de Warming, Clements y Gleason sobre la sucesión ecológica y la naturaleza de las comunidades.

El problema tratado es pues diferente del contemplado por los embriólogos. Por una parte hay que disponer de unos parámetros de referencia para seguir la secuencia de construcción de ese sistema y por otra parte se necesita saber a qué sistema nos estamos refiriendo. Si se trata de estudiar la colonización de un espacio que antes siempre estuvo

vacío tendremos el objetivo embriológico de ir descubriendo a qué animal corresponde el huevo que hemos encontrado, conforme el organismo va desarrollando su morfología. Pero si se trata de la destrucción de un espacio que antes no estaba vacío el problema tratado es el de la reconstrucción de un sistema que ya suponemos de antemano cómo va a ser. Dentro del primer caso se encontrarían, por ejemplo, los estudios clásicos de sucesión tras la recesión de hielos glaciares iniciados por Cooper en 1923 o la descripción de la colonización de dunas realizada por Cowles (1899) y Olson (1958). En el segundo caso concurren otros clásicos sobre sucesión secundaria (Thomson, 1943; Quaterman, 1957; Bazzaz, 1963, entre otros). En ambos casos existen espacios circundantes no vacíos, vecinos o lejanos, que actúan como áreas dispersoras de propágulos y, en cierta forma, como centros de información para la construcción del nuevo sistema. Si la destrucción no ha sido total esos centros de información no se encuentran sólo fuera de los límites del sistema, sino que dentro de éste queda un cierto "mensaje genético" o "memoria" que representa una guía para la reconstrucción del sistema perturbado.

Queda todavía por considerar la cantidad de espacio físico que ha sido destruido. Si es muy pequeño la reconstrucción equivale a la cicatrización de una herida que se puede hacer con el material circundante. Una vez cerrada, esta cicatriz crearía una cierta heterogeneidad en todo el espacio contemplado, quedando asumida esta variación dentro de la mayor o menor complejidad de ese espacio. Si, por el contrario, la extensión de la destrucción es muy grande, puede pensarse que la recuperación del sistema se hará con una menor participación de área circundante y un mayor protagonismo del propio sistema perturbado. Tan importante sería en este caso la influencia del espacio circundante sobre el perturbado como la de éste sobre aquél, de manera que se tiene la posibilidad de conocer la interacción que tiene lugar entre dos sistemas a uno y otro lado de la frontera que representa la perturbación.

PERTURBACION

Numerosos autores se han referido a la idea de perturbación con términos y definiciones parecidas (Whittaker, 1975a,b; Connell, 1979; Grime, 1979; Bazzaz, 1983). Junto a las consideraciones anteriores, debe tenerse en cuenta la naturaleza del agente causante de la perturbación y las características de las influencias que genera éste en el ecosistema.

La caracterización de las perturbaciones ha ocu-

pado también a varios autores (Connell & Slatyer, 1977; Reiners, 1983; Bazzaz, 1983; Sousa, 1984). Esencialmente la caracterización se ha contemplado teniendo en cuenta las variables: "magnitud"- intensidad o fuerza del agente perturbador y severidad o daño causado-; "frecuencia" o incidencia por unidad de tiempo; "escala" o extensión superficial y temporal y "predictibilidad" o varianza del tiempo o extensión de la perturbación.

Se han destacado de manera sistemática los atributos que diferencian la estructura dinámica propia de los ecosistemas de la que resulta de un fuerte control externo (Goigel-Turner, 1987). Este control podría considerarse como una perturbación continua, que dependiendo de su intensidad mantiene al ecosistema en una situación estacionaria determinada. Godron & Forman (1983) diferencian estas situaciones estacionarias según su mayor o menor simplificación: pastos y bosques gestionados por el hombre, terrenos agrícolas y ambientes urbanos o metropolitanos (ver también Reichle *et al.*, 1975, Reiners, 1983). Bazzaz (1983) diferencia las características de una perturbación resaltando las respuestas que provocan en algunos atributos de las comunidades vegetales. En la mayoría de los casos es difícil diferenciar la perturbación resaltando las respuestas que provocan en algunos atributos de las comunidades vegetales. En la mayoría de los casos es difícil diferenciar la perturbación provocado por agentes externos del comportamiento dinámico que siempre va asociado a la estructura de los ecosistemas. El fuego, los terremotos o las tormentas de arena pueden ser considerados como agentes externos o perturbadores, pero también las plagas, la acción de los herbívoros o depredadores pueden ser separados del resto del ecosistema del que forman parte, estudiándose como tipos de perturbación de la estructura y función "normal" del ecosistema (Bazzaz, 1983). Los primeros son simplemente agentes causantes de perturbación, los segundos permiten estudiar la interacción entre dos sistemas y puede carecer de sentido diferenciar el perturbador del perturbado. Esta descomposición de un sistema en otros menores ofrece la oportunidad de considerar uno como referencia del otro y resulta útil para el estudio de la sucesión y la recuperación de comunidades y ecosistemas.

En la interacción pueden diferenciarse la "causa" y el "efecto" de la influencia de un sistema sobre el otro. Estos dos componentes de la interacción han sido utilizados para explicar la idea de perturbación por Rykiel (1985) y Van Andel & Van den Bergh (1987). El fuego es un agente perturbador a causa del cual se tienen unos efectos sobre el sistema

perturbado: la destrucción de sus estructuras y la modificación de su funcionamiento van seguidos de la recuperación de ambas cosas transcurrido un cierto tiempo. La introducción de una población extraña en un bosque es la causa de determinados cambios que se producen en éste. Para medir sus efectos habría que recurrir a los procesos y parámetros que caracterizan a ese bosque -producción primaria, abundancia y distribución de especies, diversidad, etc.-. También en la población invasora se producen unos efectos medibles - la evolución de sus tasas de natalidad, mortalidad, producción, etc.- y la perturbación que puedan suponer los cambios en estos parámetros habría que medirla en relación con los valores que éstos tenían en el lugar de procedencia de esta población.

REGENERACION

Los cambios asociados a la sucesión ecológica son de tendencia unidireccional. Estos cambios tienden a presentar ciertas regularidades que caracterizan la evolución hacia etapas de mayor madurez, organización y complejidad (Golley, 1977; Margalef, 1974). Dentro de la tendencia general de cambio hacia la madurez, la sucesión es un proceso fluctuante, debido generalmente a influencias externas difícilmente predecibles o a un ambiente físico variable. Ambas cosas provocan cambios rápidos en el ecosistema. Junto a estos cambios se dan otros más lentos asociados a procesos de autoorganización que se caracterizan por una disminución de la entropía y una organización espacial heterogénea (Margalef, 1958, 1986; Pineda *et al.*, 1981a,b, 1988; De Pablo *et al.* 1982). Margalef considera que el cambio gradual puede considerarse como una propiedad intrínseca de cada ecosistema y que las perturbaciones vienen impuestas desde fuera, constituyendo la música a cuyo compás tiene que danzar toda la biosfera.

La perturbación representa una desviación de esa tendencia, de manera que la regeneración de un sistema perturbado consiste en la vuelta al camino original. La capacidad de regeneración tras una perturbación depende de la información remanente de que dispone el sistema perturbado (semillas, propágulos, sistemas vecino no perturbados, etc). Esta información remanente representa un mecanismo de histéresis que tiene carácter adaptativo: en un ambiente riguroso y fluctuante cabe esperar que las comunidades naturales tengan mayor capacidad de recuperación tras una perturbación que en un ambiente estable.

El efecto de la perturbación podría ser medido

como una diferencia entre la información que poseía el sistema original -cualquiera que fuese la etapa sucesional en que se encontrara- y la que le queda para poder recuperarse.

La capacidad de regeneración -"resilience"- de un ecosistema tras una perturbación puede considerarse como la eficiencia del proceso de restauración de su estructura y función originales (Dell *et al.* 1986). La idea se relaciona estrechamente con el concepto de estabilidad, sobre el que se han aportado acepciones diferentes (McArthur, 1955; May, 1972; Margalef, 1974; Orians, 1975; Whittaker, 1975a). Westman (1986) distingue fundamentalmente entre la "inercia"- la estabilidad de McArthur (Orians, 1975)- y la "capacidad de regeneración". Para el análisis de ésta recurre a los conceptos de "elasticidad"- rapidez de la recuperación-, "amplitud"- extensión de la perturbación a partir de la cual tiene lugar el retorno o la situación inicial-, "histéresis"- concepto realmente poco claro tal como pretende aplicarlo este autor - y "maleabilidad"- diferencia entre el "steady-state" establecido tras la perturbación y el original-. Todos estos conceptos pueden tal vez ayudar a caracterizar la regeneración de comunidades y ecosistemas, utilizándose como hilos conductores de la investigación (Malanson & Trabaud, 1987), siempre que no acoten demasiado las indagaciones sobre las propiedades que puedan emerger de la dinámica propia de los ecosistemas.

ALGUNAS EXPERIENCIAS EN PASTOS MEDITERRANEOS.

Los componentes y propiedades del ecosistema acusan de formas muy diferentes las perturbaciones. Igualmente, su recuperación puede ser observada mediante parámetros o variables diversos. Algunos parámetros funcionales son de seguimiento costoso en tiempo, dedicación y dinero. Muy pocos resultan de fácil medición. El diseño experimental debe ser muy detallado y su extrapolabilidad está muy condicionada por las posibilidades de obtener réplicas suficientes.

Desde hace algún tiempo, el departamento interuniversitario de ecología de Madrid viene realizando estudios sobre sucesión ecológica (Pineda & Peco, 1987, 1988). Los trabajos enfocan la regeneración de comunidades de pastizal tras la roturación del sustrato y otras perturbaciones experimentales. El ambiente mediterráneo parece particularmente apropiado para este tipo de investigaciones. La rigurosidad climática y las fluctuaciones meteorológicas a que se encuentran adaptadas plantas y

animales ofrecen oportunidades interesantes (Terradas, 1987). Esto parece corroborarlo los sucesivos congresos habidos sobre estos ecosistemas desde el de Chile de 1971. Dentro de este ambiente climático, se encuentran algunas ventajas al trabajar con ecosistemas de pastizal. Estas se refieren a su relativa mayor simplicidad de estructura, su más rápida respuesta a la perturbación- particularmente si abundan los terófitos y el banco de semillas en el suelo no ha sido muy afectado- y su diversidad espacial- motivada por el comportamiento de los herbívoros, estrecha dependencia de la geomorfología, influencia de los árboles, etc.- (Bernáldez *et al.*, 1969; Pineda *et al.*, 1981a; Casado *et al.*, 1985; De Miguel & Gómez Sal, 1987; Van Andel & Bergh, 1987).

A continuación se resumen algunos de los resultados obtenidos al estudiarse la regeneración de pastos. Los trabajos se refieren a los realizados en El Pardo y laderas de la Sierra de Guadarrama.

-Fluctuaciones meteorológicas. Las observaciones se han llevado a cabo en parcelas permanentes situadas en terrenos vecinos. Estas parcelas corresponden a pastos de diferentes edades sucesionales tras su roturación tradicional, practicada para eliminar la invasión de matorrales (Peco, 1982; De Miguel, 1988). La estructura de las comunidades viene siendo observada en cada parcela en sucesivas campañas anuales de muestreo.

Existe en el pasto una tendencia general de cambio en la composición biocenótica que es la verdadera sucesión, caracterizada por variaciones secuenciales de abundancias de especies indicadoras. Superpuestas a esta tendencia, las diferentes etapas sucesionales presentan estructuras fluctuantes que son respuestas a las condiciones meteorológicas de cada año y a la perturbación que supone la roturación itinerante del terreno (Peco *et al.*, 1983; Pineda *et al.*, 1987). Cada etapa aparece conectada con la anterior por medio de una "memoria" constituida por un banco de semillas en el suelo. Este se manifiesta variable en respuesta a las condiciones ambientales de cada año. El efecto del factor humedad del suelo parece acelerar el curso de la sucesión, ocurriendo lo contrario con las condiciones de sequedad de los años menos lluviosos.

-Heterogeneidad espacial de área perturbada. Las áreas perturbadas permanentes de muestreo en que se basan estos trabajos están situadas a lo largo de transectos que van de arriba a abajo de laderas vecinas. La roturación destruye la estructura vectorial de la ladera. La distribución resultante

de la vegetación en los años subsiguientes se hace homogénea, los nichos espaciales de las especies son amplios y el "pattern" de las comunidades tiene un grano fino, asociado a los surcos del arado (Pineda *et al.*, 1981a,b; De Pablo *et al.*, 1982; Sterling *et al.*, 1983). El suelo es esponjoso a lo largo de una ladera recién roturada. Con el tiempo se hace compacto, erosionado en las zonas altas y húmedo y fértil en las bajas. La recuperación de las comunidades del pasto responde progresivamente al gradiente ambiental. Se caracteriza por un aumento de la heterogeneidad espacial, una mayor segregación y una disminución de los nichos espaciales.

Varios autores han utilizado diferentes modelos para explicar la distribución de individuos en especies. Las series geométricas y los modelos lognormales parecen particularmente útiles para el seguimiento de la recuperación de sistemas perturbados (Gray, 1987). Las experiencias arriba citadas se basan en principios semejantes, relacionados con la disponibilidad de las poblaciones de un espacio suficiente y adecuado donde las relaciones de competencia interespecífica puedan ser minimizadas. Los modelos utilizados se basan en el análisis de diversidad espacial y están inspirados en Quastler (1953), Margalef (1957), Abramson (1963) y Pielou (1975).

-Regeneración en ambientes climáticos diferentes. Montalvo *et al.* (1988) llevan a cabo experiencias de perturbación y regeneración de pastos en estaciones piloto situadas a lo largo de un gradiente altitudinal. Las perturbaciones consisten en roturaciones del terreno, disposición de cercados para excluir la presencia de herbívoros y ambas cosas simultáneamente.

Así como la composición de las comunidades a lo largo del gradiente varía secuencialmente y manifiesta una clara divergencia en su composición florística, los pastos que representan las primeras etapas de la regeneración mantienen una composición convergente respecto a aquella variabilidad florística global del gradiente. La elasticidad de la regeneración varía en cambio a lo largo del gradiente, presentando un valor tanto menor cuanto mayor sea el número de especies presentes en la comunidad original. Este comportamiento es semejante respecto a la evolución de la diversidad original. Los resultados corroboran el modelo teórico de Grubb & Hopkins (1986).

-Edad sucesional del ecosistema perturbado. La variación ambiental del espacio perturbado puede consistir en un mosaico de teselas de diferente edad sucesional. Este es el resultado de la gestión

de algunos pastos de dehesa donde se practican roturaciones itinerantes (De Miguel, 1988). Casado *et al.* (1987,1988) han realizado roturaciones experimentales en pastos de terófitos de cuatro diferentes edades sucesionales. La recuperación se ha estudiado en parcelas permanentes, estudiadas durante los años siguientes a estas roturaciones. Elasticidad, amplitud e histéresis presentan un comportamiento característico en la regeneración de las comunidades. La rapidez de recuperación de la composición florística es grande. A los tres años de la roturación el número de especies discriminantes entre sector intacto y roturado ha disminuido drásticamente. Sin embargo, los valores de sus abundancias en uno y otro sector son diferentes, lo que parece indicar que la recomposición de la estructura biocenótica es un proceso más complejo que la mera colonización de un espacio. Al cabo de este tiempo cada sector roturado presenta una composición florística semejante a su equivalente intacto, independientemente de la edad sucesional que éste tenía. La amplitud de la recuperación tiene lugar en cada caso con un secuencia determinada por la disponibilidad de semillas en el suelo, que constituyen la "memoria" de recuperación. Esta memoria permite pues dar saltos en la secuencia sucesional.

Con la perturbación se ha podido observar también una difusión del "pattern" espacial y una tendencia a la reconstitución de una estructura heterogénea de grano fino. Cada sector roturado hereda también una forma de organización espacial propia de la edad del sistema original. Las especies de terófitos "recolonizan" pues cada año el terreno roturado de forma que la estructura espacial resultante aparece determinada por la edad sucesional del sitio. Esta estructura parece recuperarse más lentamente en los pastos roturados que tenían una mayor edad sucesional.

En cuanto a la sustitución de unas comunidades por otras en un mismo espacio, la frontera de perturbación puede servir de referencia para comparar la forma en que éste ocurre según la edad sucesional del pasto perturbado (Pineda *et al.*, 1987). En los primeros años de recuperación la

sustitución de unas comunidades por otras tiene lugar al azar, detectándose sin embargo un mayor determinismo en los pastos sucesionalmente más maduros. Este comportamiento comienza ya a observarse al cabo del segundo año de recuperación.

-Producción del pasto y consumo de herbívoros.

Las experiencias se han llevado a cabo mediante cortes sucesivos de hierba y protección de consumo mediante jaulas adecuadas. La roturación del terreno uniformiza el reparto de la producción a lo largo de las laderas. A medida que transcurren los años tienen lugar una segregación espacial de la producción, en concordancia con el reparto diferencial de las comunidades a lo largo de las laderas. Al año siguiente de la perturbación los valores de producción son semejantes en las zonas altas y bajas a los registrados en las altas.

La segregación estacional de producción en comunidades que coexisten en un mismo lugar (Fitter, 1986) ha sido demostrada en estos pastos (Pineda y Peco, 1987). Las experiencias de roturación experimental indican que esta segregación se hace más efectiva con la sucesión. La elasticidad de la regeneración medida por la evolución del cociente producción primaria/fitomasa, presenta características diferentes en una y otra zona de ladera. En las partes bajas ese cociente aumenta con la sucesión mientras que en las altas disminuye. Los resultados guardan relación con las diferencias de humedad del sustrato y con el comportamiento de los herbívoros. Con la recuperación del pasto roturado, éstos van dirigiendo su consumo hacia las partes bajas, favoreciendo la presencia aquí de plantas de más alta tasa de renovación. Las especies presentes en las zonas altas no podrían responder de igual manera a un fuerte consumo de los herbívoros -en el caso de que éste tuviera lugar- pues la escasez de agua en estas zonas compactadas impediría mantener aquí comunidades vegetales de alta tasa de renovación (Casado *et al.*, 1985; Pineda & Peco, 1988). La morfología de las especies parece guardar relación con esto (Gómez-Sal *et al.*, 1986).

BIBLIOGRAFIA

- ABRAMSON, M., 1963. *Information theory and coding*. Mc Graw Hill, New York.
- BAZZAZ, F.A., 1963. *Secondary succession on abandoned fields on Southern Illinois*. Ph.D.Thesis. Univ. Illinois, Urbana.
- BAZZAZ, F.A., 1983. *Characteristics of Populations in relation to Disturbance in Natural and Man-Modified Ecosystems*. In: H.A.Mooney & M. Godron (eds.). *Disturbance and Ecosystems*. Springer-Verlag, Berlin: 259-275.
- BERNÁLDEZ, F.G., MOREY, M.Y VELASCO, F., 1969. *Influences of Quercus ilex rotundifolia on the herb layer at the El Pardo forest (Madrid)*. Bol.Real Soc. Española Hist. Nat., 67: 265-284.
- CASADO, M.A., DE MIGUEL, J.M., STERLING, A., PECO, B. & PINEDA, F.D., 1987. *Structural changes following experimental disturbances in mediterranean pasture communities*. In: M.Werger (ed.), SPB Acad. Publ..The Hague, in pres.
- CONNELL, J.H. & SLATYER, R.D., 1977. *Mechanisms of succession in natural communities and their role in community*
- CONNELL, J.H., 1979. *Tropical rain forest and coral reefs as open non- equilibrium system*. In: R.M. Anderson, B.D. Turner (eds.): *Population Dynamics*. Blackwell, Oxford:141-163.
- COOPER, W.S., 1923. *The recent ecological history of Glacier Bay, Alaska*. Ecology, 6:197.
- COWLES, H.C., 1899. *The ecological relations of the vegetation on the sand dunes of Lake Michigan*. Bot.Gaz., 27:95-117;167-202;281-308;361-391.
- DE MIGUEL, J.M. & GÓMEZ SAL, A., 1987. *Implicaciones ecológicas del comportamiento del ganado en dehesas*. En: MaB: Dehesas y Sistemas Agrosilvopastorales similares. Publ. Ministerio Agricultura, Madrid, en Prensa.
- DE MIGUEL, J.M., 1988. *Estructura y función de un sistema agropastoral en ambiente mediterráneo*. Tesis Doctoral. Facultad de Biología. Univ. Complutense de Madrid.
- DE PABLO, C.T.L., PECO, B., GALIANO, E.F. & PINEDA, F.D., 1982. *Space-time variability in Mediterranean pastures analyzed with diversity parameters*. Vegetatio, 50:113-125.
- DELL, B., HOPKINS, A.J.M. & LAMONT, B.B. (EDS.), 1986. *Resilience in mediterranean type ecosystems*. Junk, The Hague.
- FITTER, A.H., 1986. *Spatial and temporal patterns of root activity in a species-rich alluvial grassland*. Oecologia, 69:594-599.
- GODRON, M. & FORMAN, R.T.T., 1983. *Landscape Modification and Changing Ecological Characteristics*. In: H.A.Mooney & M. Godron (eds.): *Disturbance and Ecosystems*. Springer-Verlag, Berlin: 12-28.
- GOIGEL-TURNER, M.(ED.), 1987: *Landscape Heterogeneity and Disturbance*. Springer-Verlag, Berlin.
- GOLLEY, F.B.(ED.), 1977. *Ecological Succession*. Dowden, Hutchinson & Ross, Strondsburg.
- GÓMEZ SAL, A., DE MIGUEL, J. CASADO, M.A. & PINEDA, F.D., 1986. *Successional changes in the morphology and ecological responses of a grazed pasture ecosystem*. Vegetatio, 67:33-44.
- GRAY, J.S., 1987. *Species-abundance patterns*. In: J.H.R. Gee & P.S. Giller (eds.): *Organization of communities*. British Ecol. Soc., Blackwell, Oxford.
- GRIME, J.P., 1979. *Plant strategies and Vegetation Processes*. Wiley, Chichester.
- GRUBB, P.J. & HOPKINS, A.J.M., 1986. *Resilience at the level of the plant community*. In: Dell, A.J. Hopkins & B.B. Lamont (eds.): *Resilience in mediterranean-type ecosystems*. Junk, The Hague.
- LOUKS, O.L., 1970. *Evolution of diversity, efficiency and community stability*. Am. Zool., 10:17-25.
- MACARTHUR, R.H., 1955. *Fluctuations of animal populations, and a measure of community stability*. Ecology, 36:533-536.
- MALANSON, G.P & TRABAUD, L., 1987. *Ordination analysis of components of resilience of Quercus coccifera garrigue*. Ecology, 68: 463-472.
- MARGALEF, R., 1957. *La teoría de la información en ecología*. Mem.R.Acad.Ciencias.Barcelona,32:337-449.
- MARGALEF, R., 1958. *Temporal seccession and spatial heterogeneity in natural phytoplankton*. In: Perspectives in Marine Biology, Univ. California Press, Berkeley:323-349.
- MARGALEF, R., 1974. *Ecología.Omega*. Barcelona
- MARGALEF, R., 1986. *Sucesión y evolución:su proyección biogeográfica*. Paleontología i Evolució, 20:7-26
- MAY, R.M., 1972. *Will a large complex system will be stable?* Nature, 238:413-414.
- MONTALVO, J., CASADO, M.A., LEVASSOR, C., PECO, B., PINEDA, F.D., 1988. *Recuperación de ecosistemas perturbados a lo largo de un gradiente ambiental*. 2ª Jornadas Bases Ecológicas Gestión Ambiental, Inst. Agron. Mediterráneo, Zaragoza.

- MOONEY, H.A., BOUNICKSEN, T.M., CHRISTENSEN, N.L., LOTAN, J.E. & REINERS, W.A. (EDS.), 1981. *Fire regimes and ecosystems properties*. USDA For. Serv. Gen. Tech. Rep. WO26.
- OLSON, J.S., 1958. *Rates of succession and soil changes on Southern Lake, Michigan, sand dunes*. Bot. Gaz., 119:125-170.
- ORIAN, G.H., 1975. *Diversity, stability and maturity in natural ecosystems*. In: W.H. van Dobben & R.H. Lowe-McConnell (eds.): *Unifying Concepts in Ecology*, Junk, The Hague:64-65.
- PECO, B., LEVASSOR, C., CASADO, M.A. & PINEDA, F.D., 1983. *Influence meteorologique et geomorfologique sur la succession de paturages méditerranéennes*. Ecol. Mediterranea, 9(1):63-76.
- PIELOU, E.C., 1975, *Ecological Diversity*. Wiley, London.
- PINEDA, F.D., NICOLÁS, J.P., POU, A. & GALIANO, E.F., 1981a. *Ecological succession in oligotrophic pastures of Central Spain*. Vegetatio, 44:165-176.
- PINEDA, F.D., NICOLÁS, J.P., RUIZ, M., PECO, B. & BERNÁLDEZ, F.G., 1981b. *Succession, diversité et amplitude de niche dans les paturages du centre de la péninsule iberique*. Adv. Veget. Sci., 4:267-277.
- PINEDA, F.D. & PECO, B., 1987. *Resposta de les pastures oligotrofiques mediterrànies a perturbacions i canvis meteorològics*. En: J. Terradas (eds.): *Ecosistemas Terrestres. La resposta als incendis i d'altres perturbacions*. Quaderns d'Ecologia. Publ. Diputació, Barcelona:189-201.
- PINEA, F.D., CASADO, M.A., PECO, B. & LEVASSOR, C., 1987. *Temporal changes in therophytic communities across the boundary of disturbed-intact ecosystems*. Vegetatio, 71:33-39.
- PINEDA, F.D. & PECO, B., 1988. *Pastizales adherados en el área de El Pardo*. Mundo Ci. (La Recherche), 79:386-395.
- QUARTERMAN, E., 1957. *Early plant succession on abandoned cropland in the Central Basin of Tennessee*. Ecology, 38:300-309.
- QUASTLER, H., 1953. *Information theory in Biology*. Univ. Illinois Press, Urbana.
- REICHLER, D.E., O'NEILL, R.V. & HARRIS, W.F., 1975. *Principios de intercambio de energía y de materia en los ecosistemas*. En: W.H. van Dobben & R.H. Lowe-McConnell (eds.): *Conceptos unificadores en Ecología*. Blume, Barcelona (1980):36-57.
- REINERS, W.A., 1983. *Disturbance and basic properties of ecosystem energetics*. In: H.A. Mooney & M. Godron (eds.). *Disturbance and Ecosystems*. Springer-Verlag, Berlin:259-275.
- RYKIEL JR., J., 1985. *Towards definition of ecological disturbance*. Austr. J. Ecol., 10:165-361.
- SOUSA, W.P., 1984. *The role of disturbance in natural communities*. Ann. Rev. Ecol. Syst., 15:353-391.
- STERLING, A., PECO, B., CASADO, M.A., GALIANO, F. & PINEDA, F.D. 1983. *Influence of microtopography on floristic variation in the ecological succession in grassland*. Oikos, 42:334-342.
- TERRADAS, J., 1987. *Ecosistemas Terrestres. La respuesta als incendis i a d'altres perturbacions*. Quaderns d'Ecologia. Publ. Diputació, Barcelona.
- THOMSON, J.W., 1943. *Plant succession on abandoned fields in the Central Wisconsin and plain area*. Bull. Torrey Bot. Club, 70:34-41.
- TRABAUD, L., 1980. *Impact biologique et écologique des feux de végétation des zones de garrigues du Bas-Languedoc*. These. Acad. Montpellier.
- VAN ALDEN, J. & VAN DEN BERGH, J.P., 1987. *Disturbance of grasslands. Outline of in grasslands*. Junk, The Hague:3-13.
- VAN ALDEN, J., BAKKER, J.P. & SNAYDON, R.W., (EDS.), 1987. *Disturbance in Grasslands*. Junk, The Hague.
- WESTMAN, W.E., 1986. *Resilience: concepts and measures*. In: B. Dell, A.J.M. Hopkins & B.B. Lamont (eds.). *Resilience in Mediterranean-type Ecosystems*. Junk, The Hague:5-19.
- WHITTAKER, R.H., 1975a. *The design and stability of plant communities*. In: W.H. van Dobben & R.H. Lowe-McConnell (eds.): *Unifying Concepts in Ecology*, Junk, the Hague:169-181.
- WHITTAKER, R.H., 1975b. *Communities and Ecosystems*. Mac Millan, New York.
- WRIGHT, H.A. & BAILEY, A.W., 1982. *Fire Ecology*. Wiley, New York.