

TIPOS MORFOLOGICOS Y FUNCIONALES EN PLANTAS DEL MATORRAL MEDITERRANEO DEL SUR DE ESPAÑA

CARLOS M. HERRERA *

RESUMEN.— Se ha estudiado la asociación entre 14 rasgos morfológicos y funcionales (relativos a hojas, flores y ecología reproductiva) en un conjunto de 40 géneros de plantas leñosas integrantes del matorral mediterráneo del sur de España. Los resultados muestran la existencia de una fuerte asociación entre tales rasgos, de forma que resulta un claro gradiente morfológico-funcional. Un extremo del mismo (I) se caracteriza básicamente por la presencia de hojas no esclerófilas ni coriáceas, hábito caducifolio estival facultativo, flores hermafroditas, coloreadas y grandes, semillas pequeñas y polinización por insectos grandes. El extremo opuesto (II) incluye plantas perennifolias con hojas esclerófilas o coriáceas, flores reducidas, unisexuales y no coloreadas, semillas medianas o grandes, dispersión zoócora y polinización por insectos pequeños o anemófilas. El grupo I se encuentra asociado en el sur de España con etapas tempranas de la sucesión y/o condiciones de relativa infertilidad, mientras que el grupo II representa a plantas asociadas con etapas sucesionales más tardías. Se discute el probable valor adaptativo de la asociación de rasgos morfológicos y funcionales encontrada y se sugiere que las plantas del tipo I han evolucionado realmente en condiciones mediterráneas mientras que las del tipo II son representantes en su mayoría de una flora que precedió a las condiciones mediterráneas y sobre la que ha venido operando un proceso de extinción selectiva.

SUMMARY.— Covariation of 14 morphological and functional attributes has been studied in a sample of 40 woody plant genera of southern Spanish mediterranean scrub. The traits considered relate to leaves, flowers and reproductive ecology. Strong associations have been found between many of these traits and a clear gradient emerges in the sample of genera studied. One end of this gradient (I) is characterized by the presence of mesomorphic leaves, facultative summer deciduousness, hermaphroditic, coloured, large flowers, small seeds, and pollination by large insects. The opposite end (II) includes evergreen plants with sclerophyllous leaves, reduced, greenish, unisexual flowers, medium to large seeds, seeds dispersed by vertebrates, and pollination by wind or small insects. Type I is found associated with earlier successional stages and/or conditions of relative infertility, while type II usually correspond to plants found in later successional stages. The presumable adaptive value of these syndromes is discussed, and it is suggested that type I plants most likely have actually evolved under mediterranean conditions whereas those of type II are the representatives of an ancient flora (antedating current mediterranean conditions) upon which a process of selective extinction has operated.

* Estación Biológica de Doñana, Sevilla-12, España.

INTRODUCCION

El estudio de la ecología y ecofisiología de las plantas mediterráneas ha dado lugar al reconocimiento de diversas dicotomías estratégicas entre las especies leñosas. Estas dicotomías suelen representar los extremos de gradientes conceptuales que han sido a menudo interpretados como el resultado de adaptaciones divergentes a las presiones selectivas que el medio físico ejerce en el singular tipo climático mediterráneo (Mooney & Dunn, 1970a, 1970b; Parsons, 1976; Mooney *et al.*, 1977; Miller & Poole, 1979). Entre las categorizaciones que se han propuesto como características de las plantas leñosas del matorral mediterráneo figuran las siguientes: perennifolias *vs.* caducifolias estivales, rebrotadoras *vs.* no rebrotadoras tras el fuego, raíces superficiales *vs.* raíces profundas, y hojas mesomórficas *vs.* esclerófilas (Mooney & Dunn, 1970a, 1970b; Harrison *et al.*, 1971; Keeley, 1977; Mooney *et al.*, 1977; Kummerow *et al.*, 1977; Keeley & Zedler, 1978; Keeley & Keeley, 1981; Merino *et al.*, 1982; Malanson & O'Leary, 1982).

Los distintos gradientes adaptativos que estas contraposiciones definen no son independientes entre sí y las categorías anteriores tienden a presentarse asociadas de modo predecible. Esto da lugar a la aparición de lo que podríamos denominar dos «síndromes» bien diferenciados en la flora de especies leñosas que integran las distintas modalidades de matorral. Estas relaciones se han documentado para las floras mediterráneas de Chile y California, donde se han efectuado la mayoría de los estudios recientes sobre ecología y fisiología de plantas leñosas mediterráneas (e.g., Parsons, 1976; Mooney, 1977; Thrower & Bradbury, 1977; Miller & Poole, 1979). Por otra parte, especies pertenecientes a cada uno de estos síndromes tienden a presentarse asociadas localmente en las mencionadas regiones, dando lugar a formaciones vegetales dominadas por especies pertenecientes a uno u otro de ellos (e.g., Munz & Keck, 1959; Harrison *et al.*, 1971; Mooney *et al.*, 1977).

Mi propósito en este artículo es señalar que síndromes equivalentes existen también entre las plantas de matorral mediterráneo del sur de España y demostrar que los rasgos por los que han sido caracterizados pueden ampliarse hasta incluir una serie de características relacionadas con la ecología reproductiva (polinización, dispersión de semillas). Intento de este modo explorar el conjunto de presiones selectivas que han operado en la configuración de la flora y vegetación mediterráneas en el sur de España incluyendo entre ellas a organismos vivos que inciden en la supervivencia de las plantas (polinizadores, dispersantes, fitófagos). La presente contribución pretende sobre todo generar hipótesis de trabajo donde se relacionen aspectos de la ecología del matorral que hasta ahora sólo han sido, en el mejor de los casos, tratados por separado.

MÉTODOS

La base taxonómica del presente estudio la constituyen 40 géneros de plantas leñosas, pertenecientes a 17 familias diferentes, que habitualmente forman parte de distintas modalidades de matorral en el sur de la Península Ibérica. La selección de los géneros se hizo en base a la información presentada por Fernández Galiano (1960), González Bernáldez *et al.* (1976), García Novo *et al.* (1976), González Bernáldez (1977), Ródenas *et al.* (1977), Rivas-Martínez *et al.* (1980), J. Herrera (1982 e inédito), Gil Labrador (1982) y Basanta & Sancho (en prensa), así como observaciones personales inéditas. Todos estos trabajos se refieren a localidades situadas en Andalucía y abarcan una gama muy amplia de relieves y tipo de sustrato, aunque en todos los casos poseen un clima mediterráneo típico de acuerdo con el criterio bastante restrictivo de Aschmann (1973a; ver también Linés Escardó, 1970). Una relación de los géneros considerados se ofrece en el Apéndice. El tratamiento taxonómico está basado en Tutin *et al.* (1964-1980).

Para analizar la covariación de diversos rasgos estructurales y funcionales, se consideraron 14 características diferentes (denominadas en lo sucesivo «variables») relacionadas con el tipo y persistencia de las hojas, características florales y ecología reproductiva. Para cada una de las variables consideradas se establecieron dos categorías mutuamente excluyentes, habitualmente de índole cualitativa. Las variables elegidas lo fueron en función de la disponibilidad de información que permitiese la asignación de los géneros a las distintas categorías y teniendo en cuenta simultáneamente el significado ecológico potencial de las mismas. Como resultado del primer condicionamiento, la mayoría de las variables ofrecen unas dicotomías cualitativas bastante crudas, determinadas por la escasez de información cuantificada referida a la flora mediterránea del sur de España. A continuación se detallan las variables usadas y los pares de categorías contrapuestas que constituyen los estados cualitativos de dichas variables.

(a) Tipo y persistencia de las hojas

a1. Morfología foliar. Hojas reducidas (recurvadas lateralmente con el envés pubescente, escamosas o lineares) (1) vs. hojas ausentes (sólo *Lygos*) o de otra manera (0).

a2. Defensas mecánicas. Hojas transformadas en espinas, estípulas espinosas, y/o presencia de espinas en tallos, pecíolos o márgenes foliares (1) vs. ausencia de espinas (0).

a3. Tipo de hoja. Hojas no esclerófilas ni coriáceas (1) vs. hojas esclerófilas o coriáceas (0).

a4. Alopátia. Hojas olorosas y/o con resinas o aceites esenciales patentes (1) vs. hojas con otras características (0). Esta variable recoge de modo muy incompleto las posibilidades de defensa química disponibles para las plantas (ver Rosenthal & Janzen, 1979). En cualquier caso, los terpenoides integrantes de resinas y aceites esenciales constituyen un mecanismo de defensa potencial frente a los fitófagos (Mabry & Gill 1979) y a la vez actúan como inhibidores de la germinación cuando se encuentran en el suelo (Harborne, 1982).

a5. Persistencia foliar. Caducifolias estivales, hojas no persistentes en general, y/o hojas totalmente ausentes (1) vs. perennifolias (0).

(b) Características florales

b1. Constitución. Periantio completo (sépalos y pétalos presentes) (1) vs. periantio incompleto (algún verticilo ausente) (0).

b2. Color. Periantio coloreado (blanco, amarillo, azul, etc.) (1) vs. periantio verde, blanco-verdoso o verde-amarillento (0).

b3. Forma. Abierta (dialipétala y/o en forma de copa) (1) vs. cerrada (simpétala, tubular y/o papilionada) (0).

b4. Sistema reproductivo. Hermafrodita (1) vs. unisexual (especies dioicas o monoicas) (0).

b5. Tamaño. «Grande» (longitud x diámetro del periantio $> 25 \text{ mm}^2$) (1) vs. «pequeña» (longitud x diámetro del periantio $\leq 25 \text{ mm}^2$) (0).

(c) Ecología reproductiva

c1. Tamaño de semilla. Muy pequeña (longitud x diámetro $< 2.25 \text{ mm}^2$) (1) vs. mediana o grande (longitud x diámetro $\geq 2.25 \text{ mm}^2$) (0).

c2. Modo de dispersión de las semillas. Por vertebrados (zoócoras) (1) vs. otros mecanismos (0).

c3. Tamaño de insectos polinizadores. Grandes (abejas, mariposas, coleópteros florícolas) (1) vs. pequeños (moscas, himenópteros no Apoidea) u otro sistema de polinización.

c4. Tipo de polinización. Entomofilia (1) vs. anemofilia (0).

Cada uno de los 40 géneros considerados fue asignado a una sola de las dos categorías recogidas en cada uno de los 14 pares anteriores. Para aquellos géneros que muestran variación entre sus especies en una o varias de las características usadas,

la asignación a una clase concreta se hizo teniendo en cuenta las características de la(s) especie(s) más representativa(s) del matorral mediterráneo del sur de España. En el Apéndice se muestra el conjunto de asignaciones realizadas, usando el código binario (0-1) por el que se describen los estados cualitativos de las variables en la relación anterior. Se indican también las especies que han servido de base para la asignación de aquellos géneros internamente heterogéneos con respecto a una o varias variables. La asignación se realizó en base a observaciones personales inéditas (variables *a1*, *a2*, *a3*, *a4*, *a5*, *b2*, *b5*, *c1*, *c2*, *c3*, *c4*) e información contenida en Tutin *et al.* (1964-1980) (variables *b1*, *b3*, *b4*), Hegnauer (1964, 1966) (variable *a4*), C.M. Herrera (1982a, 1982b) (*b4*, *c1*, *c2*) y J. Herrera (1982) (*b5*, *c3*). Para las variables *c3* y *c4*, en aquellos casos en que no se dispuso de información directa las asignaciones se efectuaron tomando como base los síndromes florales descritos por Percival (1965), Faegri & van der Pijil (1971) y Proctor & Yeo (1973).

En las variables *b5* y *c1* hubiese sido preferible emplear el peso de la flor y de las semillas respectivamente, pero estos datos están disponibles para poco más de la mitad de los géneros considerados (Catalán, 1978; C.M. Herrera, 1982a, 1982b, e inédito). No obstante, esta información me permite afirmar que las clasificaciones basadas en dimensiones lineales son congruentes con las resultantes de considerar el peso de las mismas estructuras. Con objeto de hacer comparables los resultados del presente estudio con los de análisis anteriores por otros autores hubiese sido deseable considerar variables suplementarias tales como tipo de respuesta regenerativa tras el fuego y profundidad del sistema radicular, pero los datos disponibles a este respecto comprendían sólo a una parte de los géneros considerados.

RESULTADOS

Voy a mostrar en primer lugar que las 14 características consideradas no varían independientemente en el conjunto de géneros analizados y que las relaciones existentes entre ellas son estadísticamente significativas. Después pasaré a describir cuál es la naturaleza de dichas relaciones y cómo se establece un continuo de géneros a lo largo del gradiente que definen las variables en su conjunto.

Significación de las relaciones entre variables

Para cada par posible de variables se elaboró una tabla de contingencia 2 x 2 en la cual se consideraba la concurrencia de los dos estados cualitativos correspondientes a cada una de las dos variables implicadas en la comparación. La hipótesis

nula de independencia entre variables se verificó mediante la aplicación de un test de χ^2 , o bien un test de Fisher (Siegel, 1956) en aquellos casos en que se presentaban frecuencias pequeñas en las celdas de la tabla de contingencia. Los resultados se recogen en la Tabla I. De un total de 91 contrastes, 57 (62.6%) resultaron significativos ($P < 0.05$ ó menor). La probabilidad de obtener por simple azar tantos o más test significativos entre un total semejante es del orden de 10^{-49} (test binomial), por lo que puede concluirse que, tomadas en su conjunto, la serie de variables consideradas están íntimamente relacionadas entre sí en la muestra de géneros analizada.

Tal como se señaló en el apartado de Métodos, las variables usadas se dividen en tres grupos, relacionados con características foliares (*a*), rasgos florales (*b*) y ecología reproductiva (*c*). De acuerdo con esto, los contrastes de independencia entre variables se estructuran en seis bloques, correspondientes a contrastes entre variables pertenecientes al mismo grupo (contiguos a la diagonal) y a grupos distintos (separados de la diagonal) (Tabla I). La aplicación de un test binomial a cada uno de estos seis bloques por separado demostró que en todos los casos el número de tests significativos obtenidos es muy superior al que cabría esperar por simple azar (Fig. 1). Puede concluirse por tanto que existe una relación significativa de dependencia entre todos los grupos de variables considerados. La relación entre variables pertenecientes al mismo grupo posee sólo un interés secundario, ya que cabía esperar de antemano cierta interdependencia entre ellas. Las relaciones que tienen mayor interés en el contexto del presente trabajo son las que se refieren a variables situadas en grupos diferentes, ya que ello muestra la existencia de una interconexión global entre rasgos aparentemente distantes (e.g., tipo de hoja y modo de dispersión de las semillas; persistencia de las hojas y color o forma de las flores; tamaño de las flores y modo de dispersión de las semillas).

Naturaleza de las relaciones entre variables

Exponer la naturaleza de las relaciones de dependencia entre las distintas variables a partir de la Tabla I se hace difícil debido al carácter multidimensional de dichas relaciones y a la existencia de abundante redundancia. Se hace preciso por tanto recurrir a un método de análisis multivariante que condense la información, la presente de una manera más manejable y discrimine en alguna medida las principales tendencias de variación. Para establecer la naturaleza de las relaciones entre variables he empleado el análisis de correspondencias (Hill, 1973, 1974), tomando como unidades de muestreo a los 40 géneros de plantas y como variables a las 14 que se han venido usando hasta aquí. Los estados de las variables se codificaron en forma binaria, tal como se presentan en el Apéndice. Hay que señalar que por este procedimiento la ordenación de variables en el plano canónico proporcionada por el análisis no es propiamente una ordenación de las variables cualitativas en sí mismas,

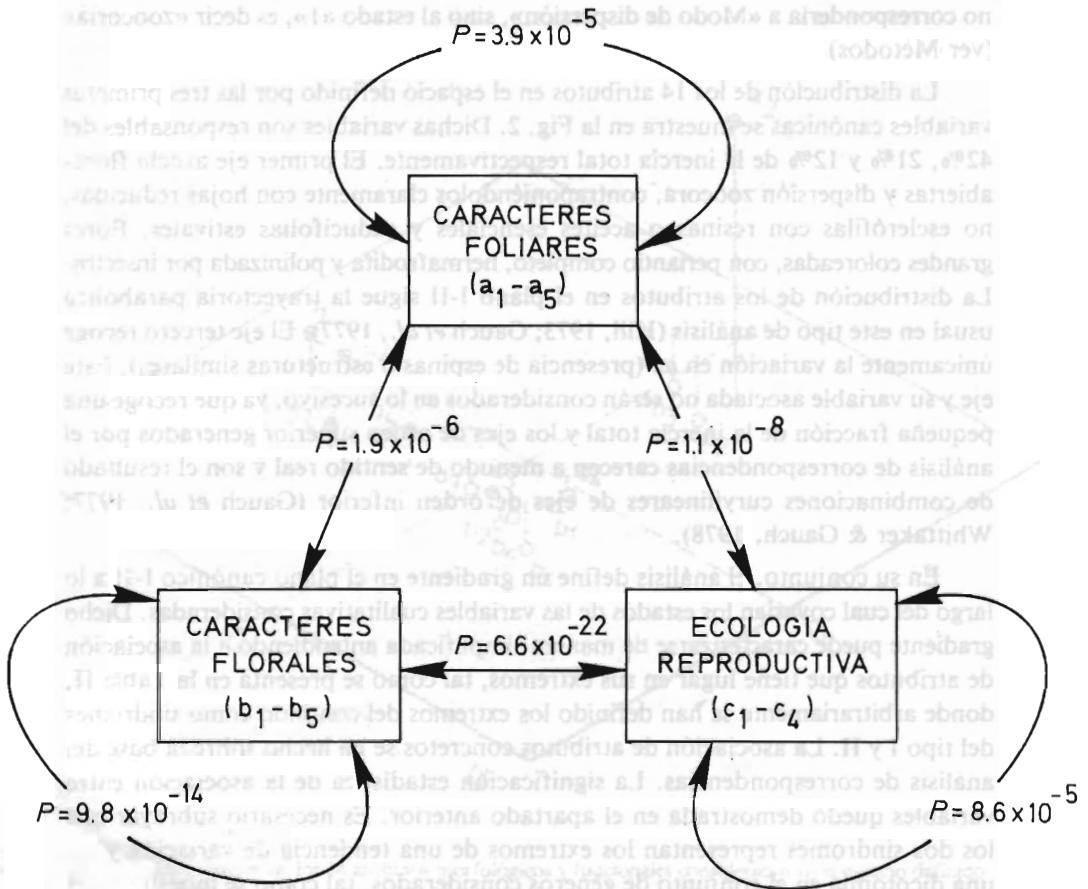


Fig. 1. Significación estadística global de las relaciones de asociación entre las variables empleadas en el presente estudio. Las relaciones entre grupos de variables (foliares, florales y reproductivas) pueden estructurarse en bloques, tal como se explica en el texto, y las probabilidades que se muestran se refieren a las relaciones entre los bloques situados en los extremos de las flechas correspondientes. Las cifras representan la probabilidad de obtener por simple azar tantos o más tests individuales de asociación con $P < 0.05$ como aparecen dentro de cada uno de los bloques que se distinguen en la Tabla I, calculados mediante la aplicación de un test binomial. Ver texto para más detalles.

sino más bien una ordenación de aquellos estados de dichas variables que han sido codificados como «1». La posición resultante para la variable c_2 , por ejemplo, no correspondería a «Modo de dispersión», sino al estado «1», es decir «zoocoria» (ver Métodos).

La distribución de los 14 atributos en el espacio definido por las tres primeras variables canónicas se muestra en la Fig. 2. Dichas variables son responsables del 42%, 21% y 12% de la inercia total respectivamente. El primer eje asocia flores abiertas y dispersión zoócora, contraponiéndolos claramente con hojas reducidas, no esclerófilas con resinas o aceites esenciales y caducifolias estivales, flores grandes coloreadas, con periantio completo, hermafrodita y polinizada por insectos. La distribución de los atributos en el plano I-II sigue la trayectoria parabólica usual en este tipo de análisis (Hill, 1973; Gauch *et al.*, 1977). El eje tercero recoge únicamente la variación en a_2 (presencia de espinas o estructuras similares). Este eje y su variable asociada no serán considerados en lo sucesivo, ya que recoge una pequeña fracción de la inercia total y los ejes de orden superior generados por el análisis de correspondencias carecen a menudo de sentido real y son el resultado de combinaciones curvilíneas de ejes de orden inferior (Gauch *et al.*, 1977; Whittaker & Gauch, 1978).

En su conjunto, el análisis define un gradiente en el plano canónico I-II a lo largo del cual covarian los estados de las variables cualitativas consideradas. Dicho gradiente puede caracterizarse de manera simplificada atendiendo a la asociación de atributos que tiene lugar en sus extremos, tal como se presenta en la Tabla II, donde arbitrariamente se han definido los extremos del continuo como síndromes del tipo I y II. La asociación de atributos concretos se ha hecho sobre la base del análisis de correspondencias. La significación estadística de la asociación entre variables quedó demostrada en el apartado anterior. Es necesario subrayar que los dos síndromes representan los extremos de una tendencia de variación y no una dicotomía en el conjunto de géneros considerados, tal como se muestra en el apartado siguiente.

Posición de los géneros de plantas en el gradiente morfológico-funcional

El análisis de correspondencias que ha servido para definir la naturaleza de la asociación entre variables proporciona además la distribución de los géneros de plantas sobre el mismo espacio canónico (Fig. 3). En el extremo I del gradiente se sitúan dos géneros de Ericaceae (*Erica*, *Calluna*) y todos los de Cistaceae (*Cistus*, *Halimium*) y Labiatae (*Lavandula*, *Phlomis*, *Teucrium*, *Rosmarinus*, *Thymus*). Próximos al extremo II se hallan *Ceratonia*, *Quercus*, *Olea*, *Phillyrea*, *Smilax*, *Ruscus*, *Asparagus*, *Chamaerops*, *Osyris*, *Rubia*, *Rhamnus* y *Viburnum*, pertene-

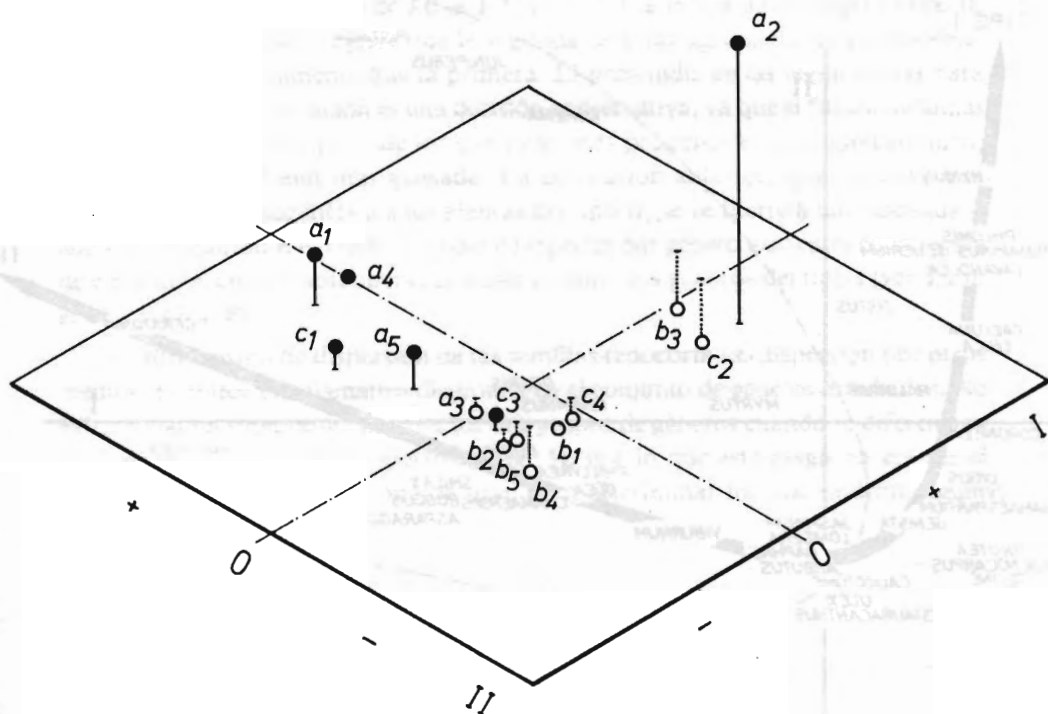


Fig. 2. Distribución de los 14 atributos morfológicos y funcionales considerados en el espacio definido por los tres primeros ejes del análisis de correspondencias. Los atributos representados son aquellos codificados con un «1» para cada una de las variables (ver Métodos). Más detalles se ofrecen en el texto.

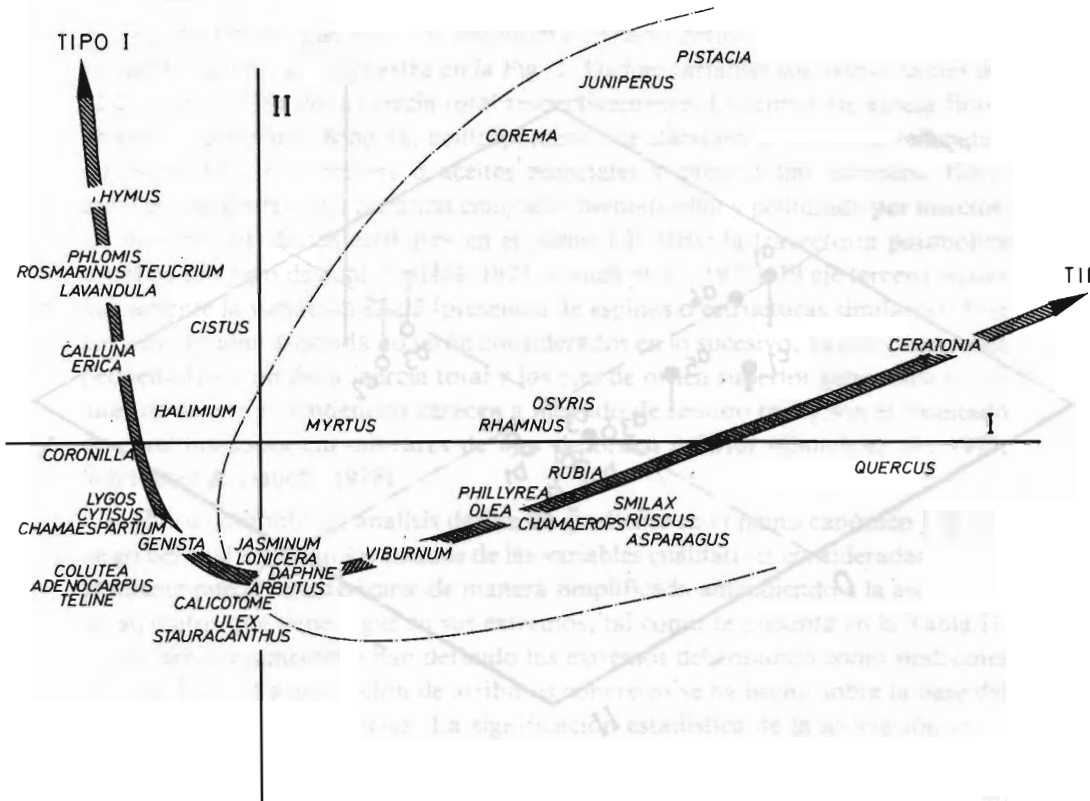


Fig. 3. Distribución de los 40 géneros de plantas considerados en este estudio sobre el plano definido por los dos primeros ejes del análisis de correspondencias. La línea fina de trazos y puntos encierra a todos aquellos géneros cuyas semillas son dispersadas por vertebrados (todo excepto *Quercus* mediante la producción de frutos carnosos). La franja curva rayada sirve para resaltar el gradiente a lo largo del cual se distribuyen los géneros y sus extremos corresponden a los dos síndromes (tipos I y II) contrapuestos descritos en el texto y en la Tabla II.

cientes a 9 familias diferentes. En una posición intermedia se encuentran los 11 géneros de Leguminosae pertenecientes a la subfamilia Papilionoideae.

Prescindiendo de los géneros de Papilionoideae, los dos grupos resultantes difieren significativamente en el número medio de géneros representados por familia ($t = 2.58$, $P = 0.02$), que es de 3.0 ± 1.7 (d.t.) y 1.3 ± 0.7 para las de tipo I y tipo II, respectivamente. Esto sugiere que la segunda de estas agrupaciones es más heterogénea filogenéticamente que la primera. El prescindir de las leguminosas para establecer esta comparación es una decisión conservativa, ya que si fuesen incluidas entre los géneros del tipo I, de los que están más próximos en el plano canónico, la diferencia sería aún más acusada. La conclusión anterior, que atribuye una mayor variedad filogenética a las plantas del tipo II, se ve fuertemente apoyada si además comparamos el número medio de especies por género existentes en la región de estudio, el cual es notablemente superior entre los géneros del tipo I (ver Tutin *et al.*, 1968-1980).

El mecanismo de dispersión de las semillas (zoocoria vs. dispersión por otros medios) establece una llamativa dicotomía en el conjunto de géneros estudiados. No existe ninguna superposición entre los dos grupos de géneros cuando se diferencian en función del modo de dispersión (Fig. 3), por lo que este rasgo parece ser el que, tomado aisladamente, mejor sirve para discriminar los dos síndromes.

DISCUSION

Equivalencias ecológicas del gradiente morfológico-funcional

El gradiente demostrado anteriormente, definido en base a rasgos morfológicos y funcionales bastante crudos, es estrechamente congruente con un gradiente ecológico basado en la consideración de variables ambientales. Distintas especies en el seno de un mismo género difieren a menudo en sus requerimientos como resultado de adaptaciones a condiciones diferentes del medio, pero a pesar de ello es muy fácil identificar el tipo de condiciones ambientales a que corresponden los extremos del gradiente morfológico-funcional (GMF en lo sucesivo) dilucidado anteriormente. Estudios de campo efectuados en el sur de España revelan inequívocamente que el extremo I del GMF corresponde a géneros de plantas asociados con condiciones de infertilidad (suelos ácidos, pobres en bases) y/o aridez relativamente elevadas (capa freática profunda), así como también estados tempranos de la sucesión sobre sustratos de cualquier naturaleza y en condiciones cualquiera de aridez. Por el

contrario, las plantas asociadas con el extremo II del GMF tienden primariamente a estar presentes en las etapas tardías de la sucesión, con bastante independencia de las condiciones de aridez y/o infertilidad (Margalef, 1974: 799; García Novo *et al.*, 1976; González Bernáldez *et al.*, 1976; Ródenas *et al.*, 1977; García Novo, 1979; Walter, 1979; J. Herrera, inédito; Basanta & Sancho, en prensa). En la práctica, es llamativamente estrecha la coincidencia de los resultados de mi ordenación de géneros en el plano canónico en base a atributos morfológicos y funcionales (Fig. 3) y la obtenida con el mismo método multivariante por algunos de los autores anteriores basada en la presencia de especies en parcelas situadas a lo largo de gradientes ecológicos (e.g., González Bernáldez *et al.*, 1976: 25; Ródenas *et al.*, 1977: 33; Basanta & Sancho, en prensa: Fig. 2; ver también Allier & Lacoste, 1980). Este hecho apoya igualmente la equivalencia ecológica estrecha del GMF.

El hecho de que las plantas pertenecientes al tipo I sean características indistintamente de condiciones de aridez y/o infertilidad y de etapas tempranas de la sucesión debe ser interpretado como el resultado visible de diferencias importantes en la tasa de progresión de la sucesión en medios con distinta fertilidad y/o aridez, combinadas con una alta recurrencia de perturbaciones que no permiten alcanzar las etapas tardías de la sucesión en sustratos infértiles o demasiado áridos (Pickett, 1976; Denslow, 1980). En buena medida, esto es una consecuencia de la continua actuación humana a lo largo de siglos en forma de roturaciones, aumento en la frecuencia de fuegos, desmontes y, en general, la larga tradición de manejo de las comunidades vegetales que caracteriza a los ecosistemas mediterráneos europeos (Thirgood, 1981). Diversos estudios realizados en el sur de España han resaltado el significado de la historia de manejo a la hora de interpretar ciertos mosaicos locales de vegetación y la distribución de algunas especies concretas (González Bernáldez *et al.*, 1976; García Novo, 1979; Basanta & Sancho, 1980).

Muchos de los rasgos individuales que han servido para caracterizar el GMF han sido relacionados con anterioridad por diversos autores con posiciones diferentes en la sucesión, tanto en hábitats mediterráneos como templados y tropicales. Es bien conocido, por ejemplo, que la frecuencia de la dispersión zoócora de semillas, el tamaño de éstas y la proporción de especies dioicas, aumentan en muchas comunidades vegetales a medida que progresa la sucesión (Salisbury, 1942; Harper *et al.*, 1970; Werner, 1976; Opler *et al.*, 1980; Houssard *et al.*, 1980; Howe & Smallwood, 1982). Por otra parte, una asociación significativa entre ciertos pares de los rasgos morfológicos y funcionales que yo he empleado se ha demostrado también anteriormente en otras comunidades vegetales (Harrison *et al.*, 1971; Bawa & Opler, 1975; Parsons, 1976; Opler, 1979; Bawa, 1980). En el caso particular de las plantas mediterráneas, la asociación entre características foliares y rasgos ecológicos que da lugar a la aparición de síndromes bien definidos ha sido reconocida con anterioridad, tal como se señaló en la introducción. La contribución del presente estudio reside

en que por primera vez se ha demostrado para una parte sustancial de una flora regional una asociación global entre un conjunto de atributos morfológicos y funcionales tan numerosos y heterogéneos que prácticamente recogen los aspectos más sobresalientes de cualquier planta y que dicha asociación se produce de manera que surge un gradiente nítidamente definido que tiene una correspondencia ecológica inequívoca. El hecho de que la asociación entre atributos y el gradiente mismo hayan podido ser puestos en evidencia mediante el uso de unas variables tan simples como las usadas tiende a sugerir que las relaciones mostradas son de una naturaleza muy elemental y que las tendencias de variación implicadas obedecen a aspectos muy primarios de la ecología de las plantas consideradas.

Exito diferencial de distintos sectores del GMF

Mi análisis ha estado basado en unidades de muestreo de índole taxonómica. En el campo sin embargo no hay «géneros de plantas», sino individuos y poblaciones que se distribuyen de manera desigual entre las diversas unidades taxonómicas discretas, por lo que cada unidad taxonómica debería ser ponderada por un factor relativo a su abundancia o frecuencia. Estas últimas son una medida intuitivamente razonable del éxito regional de cada unidad taxonómica. A la vista de los estudios que se han llevado a cabo hasta la fecha resulta evidente que las plantas localmente dominantes en formaciones de matorral mediterráneo del sur de España pertenecen casi invariablemente a uno de los dos extremos del GMF (González Bernáldez *et al.*, 1976; J. Herrera, 1982 e inédito; Fernández Galiano, 1960; Ródenas *et al.*, 1977; González Bernáldez, 1977; García Novo, 1979; Basanta & Sancho, en prensa). En contadas ocasiones existen dominantes pertenecientes a géneros situados en posiciones intermedias del gradiente (papilionoideae), excepciones que se tratan más adelante. El patrón anterior de dominancia alternativa de las comunidades de matorral por plantas del tipo I o II se traduce en que, a nivel de comunidad vegetal local, el GMF no aparece como un continuo sino que existen dos síndromes netamente definidos y por consiguiente una dicotomía. El gradiente existe como tal conceptualmente pero su materialización en el campo es en forma de una dicotomía debido a la representación proporcionalmente escasa de las entidades taxonómicas situadas en los sectores intermedios. Esta manifestación da lugar a dos formaciones vegetales netamente diferenciadas que se han denominado anteriormente «manchas» o «matorral noble» (predominio de plantas tipo II) y «matorral» (predominio del tipo I) (González Bernáldez *et al.*, 1976).

El papel secundario (en términos de cobertura) e incluso residual a veces que adquieren los géneros de Papilionoideae en la mayoría de los matorrales del sur de España parece sugerir que sus rasgos intermedios no les permiten monopolizar consistentemente el espacio y que las adaptaciones más extremas representadas

por los extremos del GMF tienen un mayor valor adaptativo en las condiciones ecológicas predominantes en la región. A la vista de la información disponible parece deducirse que las leguminosas sólo llegan a monopolizar el espacio en el matorral en condiciones de pluviosidad relativamente elevada (Debussche *et al.*, 1980; Gil Labrador, 1982; J. Herrera, 1982). Esto parece indicar que las adaptaciones extremas del GMF responden efectivamente a respuestas contrastadas al régimen de sequía recurrente y extrema que caracteriza al clima mediterráneo cálido del sur de España.

Valor adaptativo de los síndromes definidos por el GMF

Tanto las condiciones de aridez e infertilidad como las etapas relativamente tempranas de la sucesión, con las cuales encontramos asociadas habitualmente a las plantas del tipo I, se caracterizan casi invariablemente porque la **cobertura** de las plantas leñosas está **lejos de ser total**. El **espacio** en sí mismo no es por tanto limitante para el establecimiento de las plantas leñosas en esas condiciones. Por otra parte, la existencia de fuegos recurrentes, característica de los hábitats mediterráneos (Naveh, 1975), hace que la duración de la fase establecida adulta sea relativamente breve. Este hecho, unido a la abundante disponibilidad de suelo potencialmente colonizable antes señalada, hacen que la **rapidez colonizadora** para ocupar el espacio tenga un gran valor adaptativo. Esto se consigue maximizando la producción de diásporas, lo cual implica alcanzar una rápida madurez reproductiva y sacrificar el tamaño de cada semilla individual en favor de la producción de una mayor cantidad de ellas (Salisbury, 1942; Baker, 1965; Harper *et al.*, 1970; Kawano, 1981).

Una rápida madurez reproductiva obliga a un rápido crecimiento de la parte aérea, lo cual es difícilmente compatible con la construcción de un sistema radicular profundo y bien desarrollado (que sería además una cuantiosa inversión sólo justificable para afincarse en una situación duradera y estable; Grime, 1979). Esto trae presumiblemente como consecuencia una escasa capacidad para el almacenamiento subterráneo de nutrientes y dificultad para alcanzar los niveles profundos del suelo, donde únicamente puede encontrarse humedad en los períodos de intensa sequía estival (García Novo, 1979; Merino & Martín, 1981). Lo primero probablemente impide el rebrote tras el fuego y lo segundo favorece el desarrollo del hábito caducifolio estival facultativo (Mooney & Dunn, 1970a; Carpenter & Recher, 1979).

La maximización del número de diásporas trae como consecuencia la necesidad de reducir al máximo aquellas inversiones que no tienen una equivalencia inmediata en términos de número de semillas (Salisbury, 1942; Abrahamson & Gadgil, 1973; Gaines *et al.*, 1974; Harper, 1977; Abrahamson, 1979). La dispersión de semillas por vertebrados lleva aparejada una copiosa inversión de energía y nutrientes (pulpa

del fruto) (C.M. Herrera, 1982b), cuyo ahorro podría dirigirse a incrementar al número de semillas. Por otra parte, la abundancia de lugares de germinación hace innecesaria una costosa inversión para colocar bien las semillas mediante el uso de un vector especializado (Ellner & Shmida, 1981), de comportamiento relativamente predecible (Herrera & Jordano, 1981; Jordano, 1982; Debussche *et al.*, 1982), pero al cual hay que pagar caro sus servicios.

En el plano de la biología reproductiva, la tendencia a maximizar el número de semillas y ahorrar en toda inversión que no sea la semilla misma, tiene importantes consecuencias. Cabe esperar entre ellas un incremento en el número de semillas por fruto y una reducción en el número total de flores producidas por planta. El aumento en el número de óvulos por flor impone subsidiariamente la necesidad de contar con polinizadores relativamente grandes, capaces de transportar los numerosos granos de polen que se requieren para su fecundación. Los insectos de talla mediana o grande son proporcionalmente más abundantes en hábitats relativamente áridos y cálidos (Janzen & Schoener, 1968; Schoener & Janzen, 1968), como son habitualmente los matorrales dominados por plantas del tipo I. Los polinizadores grandes tienen además la ventaja adicional de ser capaces de recorrer mayores distancias, lo cual seguramente es favorable en comunidades vegetales con baja cobertura. Tienen sin embargo el inconveniente de requerir una recompensa relativamente elevada (néctar y/o polen) por flor visitada (Heinrich, 1975), lo cual obliga a la planta a hacer flores vistosas, grandes, ricas en néctar, pero en número relativamente reducido para mantener bajos los costes totales. La presencia de una rica recompensa floral favorecería el desarrollo de mecanismos de bajo coste para prevenir el expolio de dicha recompensa por agentes no polinizadores, tales como corolas cerradas (J. Herrera, 1982).

La síntesis de compuestos defensivos contra los herbívoros debe ser tanto más favorecida cuanto la depresión en viabilidad (fitness) resultante de la destrucción de biomasa vegetativa sea más alta. Estas condiciones deben darse en (1) condiciones de infertilidad y/o aridez, dado que es más costoso reponer la biomasa sustraída por el herbívoro, y (2) etapas sucesionales tempranas, cuando la destrucción de maquinaria fotosintética en plantas de vida relativamente corta y pocos episodios reproductivos debe tener un fuerte impacto sobre la cantidad de semillas producidas (Janzen, 1974; Feeny, 1976; McKey *et al.*, 1978; Rhoades, 1979). No resulta por tanto inesperado que ciertos compuestos secundarios sean más patentes en las plantas del tipo I. La escasa información disponible sugiere que estas plantas tienen en efecto una ventaja importante respecto a las del tipo II en cuanto a su susceptibilidad frente a los herbívoros. Los ungulados parecen mostrar un gradiente de apetencia decreciente en el sentido tipo II —intermedias (Papilionoideae)— tipo I (González Bernáldez *et al.*, 1976: 27; Rodríguez Berrocal, 1978; Basanta & Sancho, en prensa; C. M. Herrera, observ. pers.). Los terpenoides que se encuentran abun-

dantemente en las resinas y aceites esenciales de Labiatae y Cistaceae (tipo I), además de tener la capacidad de actuar como reductores de la digestibilidad para los herbívoros (Mabry & Gill, 1979; Schwartz *et al.*, 1980), poseen propiedades inhibitorias de la germinación (Whittaker & Feeny, 1971; Halligan, 1973; Harborne, 1982). Esta multiplicidad de funciones dificulta la interpretación de su abundante presencia entre las plantas del tipo I.

Las etapas sucesionales avanzadas con las que habitualmente se encuentran asociadas las plantas del tipo II se caracterizan por una alta cobertura de la vegetación leñosa y una escasa penetración de la luz hasta el suelo. La capacidad competitiva de las plántulas es por tanto decisiva para su establecimiento con éxito. Esto favorece un incremento en el tamaño de la semilla que permita desarrollar una plántula capaz de subsistir sombreada y desarrollar hojas y raíces inicialmente sólo a base de sus reservas (Salisbury, 1942; Harper *et al.*, 1970; Grime, 1979; Howe & Richter, 1982). Semillas relativamente grandes, si carecen de otro medio de dispersión, caerán justamente bajo la planta madre, lo cual originará fuerte competencia madre-plántula (Harper, 1977) y atraerá a predadores (Janzen, 1970, 1971b; Connell, 1979; Lemen, 1981). Las dos salidas a esta situación son (1) saciar a los predadores mediante grandes cosechas, como en el caso de *Quercus* (Janzen, 1971a; Silvertown, 1980; Boucher, 1981); (2) alejar las semillas, diseminándolas por el hábitat en baja densidad mediante mecanismos de dispersión endozoócora. El alejamiento de las semillas respecto a la planta madre puede subsidiariamente ofrecer oportunidades de ocupar microhábitats de germinación favorables (Herrera & Jordano, 1981; Jordano 1982).

Una asociación de la dispersión zoócora con dioecia, flores pequeñas poco vistosas y hojas persistentes, similar a la demostrada en el presente trabajo, ha sido demostrada anteriormente para comunidades tropicales (Bawa & Opler, 1975; Opler, 1979; Bawa, 1980). La incidencia de dioecia en las plantas zoócoras del «matorral noble» del sur de España es además idéntica a la que se encuentra en bosques tropicales (C.M. Herrera, 1982b). El valor adaptativo y la evolución de tales correlaciones no están aún esclarecidos, ni para el trópico ni para las plantas del sur de España (Bawa, 1980, 1982; Thomson & Barrett, 1981; C.M. Herrera, 1982b, 1982c), por lo que es imposible por el momento avanzar una explicación satisfactoria para los patrones mostrados por las plantas del tipo II.

Extinción diferencial y evolución

El clima mediterráneo apareció por primera vez en el planeta a finales del Plioceno (Axelrod, 1973) y la vegetación que se encuentra hoy en las áreas europeas de clima mediterráneo es por tanto de origen relativamente reciente (Moreau, 1955; Frenzel, 1968; Axelrod, 1973; Pignatti, 1978). Esto no es aplicable sin embargo a

la flora leñosa implicada, que en gran medida no ha evolucionado en los ambientes mediterráneos actuales sino que son más bien supervivientes de una vegetación más rica de márgenes tropicales que se desarrolló a lo largo del Terciario (Raven, 1973). La composición específica actual de las comunidades vegetales mediterráneas es el resultado en buena parte de la supervivencia diferencial de formas preadaptadas y no de la evolución real de rasgos fenotípicos en respuesta a la selección ejercida por el ambiente mediterráneo, ya que muchas especies actuales existían mucho antes que los patrones climáticos que hoy contemplamos (Axelrod, 1973). Los resultados del presente estudio sirven para sugerir algunas matizaciones al patrón general que acabo de resumir. Específicamente, quiero formular la hipótesis de que, en la contraposición extinción diferencial vs. evolución, las plantas tipo II son representantes sobre todo del primero de los procesos, mientras que las del tipo I responden mayoritariamente al segundo de ellos. Varias líneas de evidencia apoyan esta hipótesis.

1.— Los representantes de familias con afinidades tropicales más claras se hallan exclusivamente entre las plantas del tipo II (Anacardiaceae, Santalaceae, Oleaceae, Myrtaceae, Rubiaceae). Las plantas del tipo I pertenecen a grupos cosmopolitas (Ericaceae, Labiatae) o exclusivamente extratropicales que han evolucionado recientemente en el área mediterránea (Genisteae, Cistaceae) (Heywood, 1978; Polhill, 1981).

2.— Las plantas del tipo II encierran una mayor variedad filogenética (familias) que las del tipo I, pero el cociente número de géneros/familia y número de especies/género es muy superior en estas últimas, lo que es indicativo de una mayor diversificación reciente.

3.— Estudios detallados de la ecología de la dispersión de semillas por aves en las plantas del tipo II han mostrado la existencia de una cierta «carga de anacronismo» en las comunidades vegetales del sur de España, con abundancia de rasgos que no parecen responder a las condiciones que prevalecen actualmente (C.M. Herrera, en prensa).

4.— Los patrones morfológicos y funcionales documentados en el presente estudio se prestan a una interpretación (en función de las condiciones actuales) más fácil, completa y satisfactoria para las plantas del tipo I, mientras que es difícil y parcial para las del tipo II. En estas últimas sólo puede establecerse por el momento una estrecha similitud entre dichos patrones y los que se presentan en el bosque tropical actual.

Mi hipótesis implica el reconocimiento de una dinámica, a escala de tiempo geológico, de reemplazamiento progresivo de unos elementos florísticos por otros, a medida que la radiación adaptativa de unos taxones se ve acompañada por la extinción selectiva que tiene lugar en un stock preexistente. Si la hipótesis es correcta, evolución y extinción han venido operando simultáneamente pero

afectando a distintos subconjuntos de la flora leñosa, generando los síndromes contrastados documentados anteriormente. La larga historia de actuación humana podría sugerir que el hombre mismo ha catalizado ambos procesos. Probablemente su importancia no haya sido tan grande a este respecto, ya que patrones muy similares a los mostrados aquí se producen en otras zonas mediterráneas mundiales con muy poca historia de manejo humano (C.M. Herrera, inédito). La dicotomía entre plantas zoócoras y las que no lo son también va acompañada de una nítida segregación espacial en regiones como California (Bullock, 1978), donde el hombre ha tenido escaso impacto sobre el matorral (Aschmann, 1973b).

Al igual que han expresado recientemente otros autores (Janzen & Martin, 1982; Fowler & MacMahon, 1982), creo que es indispensable el reconocimiento de la simultaneidad espacio-temporal de los procesos de extinción selectiva y radiación adaptativa para comprender patrones naturales que no describen más que estados instantáneos dentro de un proceso de cambio gradual cuya historia estará por siempre inconclusa.

AGRADECIMIENTOS

Las ideas expresadas en este trabajo son el subproducto involuntario de varios años de trabajo de campo sobre plantas, pájaros y sus relaciones en el sur de España, subvencionado por la Estación Biológica de Doñana, CSIC, en su mayor parte. Conversaciones con muchas personas, demasiado numerosas para mencionarlas a todas, me han servido para depurar mis planteamientos. Entre ellas debo destacar a Pedro Jordano, Luis Ramírez y Dora Ramírez. Agradezco asimismo al Centro de Cálculo de la Universidad de Sevilla las facilidades prestadas para el análisis de los datos.

BIBLIOGRAFIA

- ABRAHAMSON, W.G. (1979). Patterns of resource allocation in wildflower populations of fields and woods. *Am. J. Bot.*, 66, 71-79.
- ABRAHAMSON, W.G. & GADGIL, M. (1973). Growth form and reproductive effort in goldenrods. *Am. Nat.*, 107, 651-661.
- ALLIER, C. & LACOSTE, A. (1980). Maquis et groupements végétaux de la série du chêne vert dans le bassin du Fango (Corse). *Ecologia Mediterranea*, 5, 59-82.

- ASCHMANN, H. (1973a). Distribution and peculiarity of Mediterranean ecosystems. In: F. di Castri & H.A. Mooney, Eds., *Mediterranean type ecosystems*. Springer-Verlag, Berlin, p. 11-19.
- ASCHMANN, H. (1973b). Man's impact on the several regions with mediterranean climates. In: F. di Castri & H.A. Mooney, Eds., *Mediterranean type ecosystems*. Springer-Verlag, Berlin, p. 363-371.
- AXELROD, D.I. (1973). History of the mediterranean ecosystem in California. In: F. di Castri & H.A. Mooney, Eds., *Mediterranean type ecosystems*. Springer-Verlag, Berlin, p. 225-277.
- BAKER H.G. (1965). Seed weight in relation to environmental conditions in California. *Ecology*, 53, 997-1010.
- BASANTA A. & SANCHO F. (1980). Respuestas de la vegetación leñosa de Sierra Morena a distintos tipos de manejo. *Actas Col. Hispano-Francés Areas de Montaña, Madrid*, p. 143-154.
- BASANTA A. & SANCHO F. (en prensa). Comunidades vegetales y recursos cinegéticos en el Coto Nacional «La Pata del Caballo», Sierra Morena, Huelva. *Proceed. 14 Int. Cong. Game Bioll., Trujillo*.
- BAWA, K.S. (1980). Evolution of dioecy in flowering plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 11, 15-39.
- BAWA, K.S. (1982). Seed dispersal and the evolution of dioecism in flowering plants. A response to Herrera. *Evolution*, 36, 1322-1325.
- BAWA, K.S. & OPLER, P.A. (1975). Dioecism in tropical forest trees. *Evolution*, 29, 167-179.
- BOUCHER, D.H. (1981). Seed predation by mammals and forest dominance by *Quercus oleoides*, a tropical lowland oak. *Oecologia (Berl.)*, 49, 409-414.
- BULLOCK, S.H. (1978). Plant abundance and distribution in relation to types of seed dispersal in chaparral. *Madroño*, 25, 104-105.
- CARPENTER, F.L. & RECHER, H.F. (1979). Pollination, reproduction, and fire. *Amer. Natur.*, 113, 871-879.
- CATALAN, G. (1978). *Semillas de árboles y arbustos forestales*. Minist. Agricult., Madrid, 408 p.
- CONNELL, J.H. (1979). Tropical rain forests and coral reefs as open non-equilibrium systems. In: R.M. Anderson, B.D. Turner & L.R. Taylor, Eds., *population dynamics*. Blackwell, Oxford, p. 141-163.
- DEBUSSCHE M., J. ESCARRE, & J. LEPART (1980). Changes in mediterranean shrub communities with *Cytisus purgans* and *Genista scorpius*. *Vegetatio*, 43, 73-82.
- DEBUSSCHE M., J. ESCARRE & J. LEPART (1982). Ornithochory and plant succession in mediterranean abandoned orchards. *Vegetatio*, 48, 255-266.
- DENSLOW, J.S. (1980). Patterns of plant species diversity during succession under different disturbance regimes. *Oecologia (Berl.)*, 46, 18-21.
- ELLNER, S. & SHMIDA, A. (1981). Why are adaptations for long-range seed dispersal rare in desert plants? *Oecologia (Berl.)*, 51, 133-144.
- FAEGRI K. & van der PIJL, L. (1971). *The principles of pollination ecology*. Pergamon, Oxford, 244 p.
- FEENY, P. (1976). Plant apparency and chemical defense. *Recent Adv. Phytochem.*, 10, 1-40.
- FERNANDEZ GALIANO, E. (1960). *Mapa de vegetación de la provincia de Jaén*. Inst. Est. Giennenses, Jaén, 33 p.
- FOWLER, C.W. & MACMAHON, J.A. (1982). Selective extinction and speciation: their influence on the structure and functioning of communities and ecosystems. *Amer. Natur.*, 119, 480-498.
- FRENZEL, B. (1968). The Pleistocene vegetation of northern Eurasia. *Science*, 161, 637-649.
- GAINES M.S., VOGT, K.J., HAMRICK, J.L. & CALDWELL, J. (1974). Reproductive strategies and growth patterns in sunflowers (*Helianthus*). *Amer. Natur.*, 108, 889-894.

- GARCIA NOVO, F. (1979). The ecology of vegetation of the dunes in Doñana National Park (south-west Spain). In: R.L. Jeffries & A.J. Davy, Eds., *Ecological processes in coastal environments*. Blackwell, Oxford, p. 571-592.
- GARCIA NOVO, F., RAMIREZ-DIAZ, L. & TORRES-MARTINEZ, A. (1976). El sistema de dunas de Doñana. *Naturalia Hispanica*, 5, 1-56.
- GAUCH, H.G., WHITTAKER, R.H. & WENTWORTH, T.R. (1977). A comparative study of reciprocal averaging and other ordination techniques. *J. Ecol.*, 65, 157-174.
- GIL LABRADOR, J.M. (1982). *Estudio florístico de las Sierras de Algeciras*. Tesina Licenciatura, Univ. Sevilla.
- GONZALEZ BERNALDEZ, F. (1977). Síntesis de los ecosistemas del bajo Guadalquivir. *Monografías Icona*, 18, 9-21.
- GONZALEZ BERNALDEZ, F., POU, A., RAMIREZ-DIAZ, L. & SANCHO, F. (1976). Estudios ecológicos en Sierra Morena. *Monografías Icona*, 8, 1-80.
- GRIME, J.P. (1979). *Plant strategies and vegetation processes*. Wiley, Chichester, 222 p.
- HALLIGAN, J.P. (1973). Bare areas associated with shrub stands in grassland: the case of *Artemisia californica*. *BioScience*, 23, 429-432.
- HARBORNE, J.B. (1982). *Introduction to ecological biochemistry*. 2ª edición. Academic Press, London, 278 p.
- HARPER, J.L. (1977). *Population biology of plants*. Academic Press, London, 892 p.
- HARRISON, A.T., SMALL, E. & MOONEY, H.A. (1971). Drought relationships and distribution of two mediterranean-climate California plant communities. *Ecology*, 52, 869-875.
- HARPER, J.L., LOVELL, P.H. & MOORE, K.G. (1970). The shapes and sizes of seeds. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1, 327-356.
- HEGNAUER, R. (1964). *Chemotaxonomie der Pflanzen. Band 3*. Birkhäuser Verlag, Basel.
- HEGNAUER, R. (1966). *Chemotaxonomie der Pflanzen. Band 4*. Birkhäuser Verlag, Basel.
- HEINRICH, B. (1975). Energetics of pollination. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 6, 139-170.
- HERRERA, C.M. (1982a). Seasonal variation in the quality of fruits and diffuse coevolution between plants and avian dispersers. *Ecology*, 63, 773-785.
- HERRERA, C.M. (1982b). Breeding systems and dispersal-related maternal reproductive effort of southern Spanish bird-dispersed plants. *Evolution*, 36, 1299-1314.
- HERRERA, C.M. (1982c). Reply to Bawa. *Evolution*, 36, 1325-1326.
- HERRERA, C.M. (en prensa). A study of avian frugivores, bird-dispersed plants, and their interaction in mediterranean scrublands. *Ecol. Monogr.*
- HERRERA, C.M. & JORDANO, P. (1981). *Prunus mahaleb* and birds: the high-efficiency seed dispersal system of a temperate fruiting tree. *Ecol. Monogr.*, 51, 203-218.
- HERRERA, J. (1982). *Introducción al estudio de la biología floral del matorral andaluz*. Tesina Licenciatura, Univ. Sevilla.
- HEYWOOD, V.H. (1978). *Flowering plants of the world*. Oxford Univ. Press, Oxford, 335 p.
- HILL, M.O. (1973). Reciprocal averaging: an eigenvector method of ordination. *J. Ecol.*, 61, 237-251.
- HILL, M.O. (1974). Correspondence analysis: a neglected multivariate method. *J. Roy. Stat. Soc. Ser. C*, 23, 340-354.

- HOUSSARD, C., ESCARRE, J. & ROMANE, F. (1980). Development of species diversity in some mediterranean plant communities. *Vegetatio*, 43, 59-72.
- HOWE, H.F. & RICHTER, W.M. (1982). Effects of seed size on seedling size in *Virola surinamensis*; a within and between tree analysis. *Oecologia (Berl.)*, 53, 347-351.
- HOWE, H.F. & SMALLWOOD, J. (1982). Ecology of seed dispersal. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 13, 201-228.
- JANZEN, D.H. (1970). Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Amer. Natur.*, 104, 501-528.
- JANZEN, D.H. (1971a). Seed predation by animals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 2, 465-492.
- JANZEN, D.H. (1971b). Escape of juvenile *Dioclea megacarpa* (Leguminosae) vines from predators in a deciduous tropical forest. *Amer. Natur.*, 105, 97-112.
- JANZEN, D.H. (1974). Tropical blackwater rivers, animals, and mast fruiting by the Dipterocarpaceae. *Biotropica*, 6, 69-103.
- JANZEN, D.H. & SCHOENER, T.W. (1968). Differences in insect abundance and diversity between wetter and drier sites during a tropical dry season. *Ecology*, 49, 96-110.
- JANZEN, D.H. & MARTIN, P.S. (1982). Neotropical anachronisms: the fruits the Gomphotheres ate. *Science*, 215, 19-27.
- JORDANO, P. (1982). Migrant birds are the main seed dispersers of blackberries in southern Spain. *Oikos*, 38, 183-193.
- KAWANO, S. (1981). Trade-off relationships between some reproductive characteristics in plants with special reference to life history strategy. *Bot. Mag. Tokyo*, 94, 285-294.
- KEELEY, J.E. (1977). Seed production, seed populations in soil, and seedling production after fire for two congeneric pairs of sprouting and nonsprouting chaparral shrubs. *Ecology*, 58, 820-829.
- KEELEY, J.E. & ZEDLER, P.H. (1978). Reproduction of chaparral shrubs after fire: a comparison of sprouting and seeding strategies. *Amer. Midl. Natur.*, 99, 142-160.
- KEELEY, J.E. & KEELEY, S.C. (1981). Post-fire regeneration of southern California chaparral. *Amer. J. Bot.*, 68, 524-530.
- KUMMEROW, J., KRAUSE, D. & JOW, W. (1977). Root systems of chaparral shrubs. *Oecologia (Berl.)*, 29, 163-177.
- LEMEN, C. (1981). Elm trees and elm leaf beetles: patterns of herbivory. *Oikos*, 36, 65-67.
- LINES ESCARDO, A. (1970). The climate of the Iberian Peninsula. In: C.C. Wallen, Ed., *Climates of northern and western Europe*. Elsevier, Amsterdam, p. 195-239.
- MABRY, T.J. & GILL, J.E. (1979). Sesquiterpene lactones and other terpenoids. In: G.A. Rosenthal & D.H. Janzen, Eds., *Herbivores, their interaction with secondary plant metabolites*. Academic Press, New York, p. 501-537.
- MALANSON, G.P. & O'LEARY, J.F. (1982). Post-fire regeneration strategies of Californian coastal sage shrubs. *Oecologia (Berl.)*, 53, 355-358.
- MARGALEF, R. (1974). *Ecología*. Omega, Barcelona, 951 p.
- MERINO, J. & MARTIN, A. (1981). Biomass, productivity and succession in the scrub of the Doñana Biological Reserve in southwest Spain. In: N.S. Margaris & H.A. Mooney, Eds., *Components of productivity of Mediterranean-climate regions*. W. Junk, The Hague, p. 197-203.
- MERINO, J., FIELD, C. & MOONEY, H.A. (1982). Construction and maintenance costs of Mediterranean-climate evergreen and deciduous leaves. I. Growth and CO₂ exchange analysis. *Oecologia (Berl.)*, 53, 208-213.

- MILLER, P.C. & POOLE, D.K. (1979). Patterns of water use by shrubs in southern California. *Forest Sci.*, 25, 84-98.
- MCKEY, D., WATERMAN, P.G., MBI, C.N., GARTLAN, J.S. & STRUHSAKER, T.T. (1978). Phenolic content of vegetation in two African rain forests: ecological implications. *Science*, 202, 61-64.
- MOONEY, H.A., Ed. (1977). *Convergent evolution in Chile and California*. Dowden, Hutchinson & Ross, Stroudsburg, Pennsylvania, 224 p.
- MOONEY, H.A. & DUNN, E.L. (1970a). Photosynthetic systems of mediterranean-climate shrubs and trees of California and Chile. *Amer. Natur.*, 104, 447-453.
- MOONEY, H.A. & DUNN, E.L. (1970b). Convergent evolution of Mediterranean-climate evergreen sclerophyll shrubs. *Evolution*, 24, 292-303.
- MOONEY, H.A., KUMMEROW, J., JOHNSON, A.W., PARSONS, D.J., KEELEY, S., HOFFMANN, A., HAYS, R.I., GILBERTO, J. & CHU, C. (1977). The producers. Their resources and adaptive responses. In: H.A. Mooney, Ed., *Convergent evolution in Chile and California*. Dowden, Hutchinson & Ross, Stroudsburg, Pennsylvania, p. 85-143.
- MOREAU, R.E. (1955). Ecological changes in the Palaearctic region since the Pliocene. *Proc. Zool. Soc. London*, 125, 253-295.
- MUNZ, P.A. & KECK, D.D. (1959). *A California flora*. Univ. California Press, Berkeley, 1681 p.
- NAVEH, Z. (1975). The evolutionary significance of fire in the Mediterranean region. *Vegetatio*, 29, 199-208.
- OPLER, P.A. (1978). Interactions of plant life history components as related to arboreal herbivory. In: G.G. Montgomery, Ed., *The ecology of arboreal folivores*. Smithsonian Inst. Press, Washington, p. 23-31.
- OPLER, P.A., BAKER, H.G. & FRANKIE, G.W. (1980). Plant reproductive characteristics during secondary succession in neotropical lowland forest ecosystems. *Biotropica*, 13, 40-46.
- PARSONS, D.J. (1976). Vegetation structure in the mediterranean scrub communities of California and Chile. *J. Ecol.*, 64, 435-447.
- PERCIVAL, M.S. (1965). *Floral biology*. Pergamon, Oxford, 243 p.
- PICKETT, S.T.A. (1976). Succession: an evolutionary interpretation. *Amer. Natur.*, 110, 107-119.
- PIGNATTI, S. (1978). Evolutionary trends in mediterranean flora and vegetation. *Vegetatio*, 37, 175-185.
- POLHILL, R.M. (1981). Papilionoideae. In: R.M. Polhill & P.H. Raven, Eds., *Advances in legume systematics*. Royal Botanical Gardens, Kew, p. 191-208.
- PROCTOR, M. & YEO, P. (1973). *The pollination of flowers*. Collins, London, 418 p.
- RAVEN, P.H. (1973). Plant biogeography. Introduction. In: F. di Castri & H.A. Mooney, Eds., *Mediterranean type ecosystems*. Springer-Verlag, Berlin, p. 211-212.
- RHOADES, D.F. (1979). Evolution of plant chemical defense against herbivores. In: G.A. Rosenthal & D.H. Janzen, Eds., *Herbivores, their interaction with secondary plant metabolites*. Academic Press, New York, p. 3-54.
- RIVAS-MARTINEZ, S., COSTA, M., CASTROVIEJO, S. & VALDES, E. (1980). Vegetación de Doñana (Huelva, España). *Lazaroa*, 2, 5-189.
- RODENAS, M., SANCHO, F., RAMIREZ, L. & GONZALEZ BERNALDEZ, F. (1977). Ecosistemas del área de influencia de Sevilla. *Monografías Icona*, 18, 23-52.
- RODRIGUEZ BERROCAL, J. (1978). Introducción al estudio y valoración de recursos forestales y arbustivos para el ciervo, en el área ecológica de Sierra Morena. I. Estudio de la dieta del ciervo. *Arch. Zootec.*, 27, 1-10.

- ROSENTHAL, G.A. & JANZEN, D.H., Eds. (1979). *Herbivores, their interaction with secondary plant metabolites*. Academic Press, New York, 718 p.
- SALISBURY, E.J. (1942). *The reproductive capacity of plants*. G. Bell, London, 244 p.
- SCHWARTZ, C.C., NAGY, J.G. & REGELIN, W.L. (1980). Juniper oil yield, terpenoid concentration, and antimicrobial effects on deer. *J. Wildl. Manage.*, 44, 107-113.
- SCHOENER, T.W. & JANZEN, D.H. (1968). Notes on environmental determinants of tropical versus temperate insect size patterns. *Amer. Natur.*, 102, 207-224.
- SIEGEL, S. (1956). *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. McGraw-Hill, New York, 312 p.
- SILVERTOWN, J.W. (1980). The evolutionary ecology of mast seeding in trees. *Biol. J. Linnean Soc.*, 14, 235-250.
- THIRGOOD, J.V. (1981). *Man and the Mediterranean forest*. Academic Press, London, 194 p.
- THOMSON, J.D. & BARRETT, S.C.H. (1981). Selection for outcrossing, sexual selection, and the evolution of dioecy in plants. *Amer. Natur.*, 118, 443-449.
- THROWER, N.J.W. & BRADBURY, D.E. (1977). *Chile-California mediterranean scrub atlas. A comparative analysis*. Dowden, Hutchinson & Ross, Stroudsburg, Pennsylvania, 237 p.
- TUTIN, T.G., HEYWOOD, V.H., BURGES, N.A., MOORE, D.M., VALENTINE, D.H., WALTERS, S.M. & WEBB, D.A., Eds. (1964-1980). *Flora Europaea. Vols. I-V*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- WALTER, H. (1979). *Vegetation of the Earth and ecological systems of the geo-biosphere*. Springer-Verlag, New York, 274 p.
- WERNER, P.A. (1976). Ecology of plant populations in successional environments. *Syst. Bot.*, 1, 246-268.
- WHITTAKER, R.H. & FEENY, P.P. (1971). Allelochemics: chemical interactions between species. *Science*, 171, 757-768.
- WHITTAKER, R.H. & GAUCH, H.G. (1978). Evaluation of ordination techniques. In: R.H. Whittaker, Ed., *Ordination of plant communities*. Junk, The Hague, p. 277-336.

Tabla I
Significación estadística de la asociación entre las 14 variables morfológicas y funcionales consideradas.

	a2	a3	a4	a5	b1	b2	b3	b4	b5	c1	c2	c3	c4
a1. Morfología foliar	.	*	**	**	***	*	.	.
a2. Defensas mecánicas	--	*	.	.	.	*	.	*	.	*	.	.	.
a3. Tipo de hoja	.	--	.	***	.	***	***	*	*	*	***	*	.
a4. Alopatía	.	.	--	*	*	.	.	.
a5. Persistencia foliar	.	.	--	--	.	*	*	.	*	***	***	*	.
b1. Constitución floral	---	***	***	***	***	*	*	***	***
b2. Color	---	***	***	***	***	*	*	***	***
b3. Forma	---	***	***	***	***	*	*	***	***
b4. Sistema reproductivo	---	***	***	***	***	*	*	***	***
b5. Tamaño	---	***	***	***	***	*	*	***	***
c1. Tamaño semillas	---	***	***	***	***	*	*	***	***
c2. Modo dispersión	---	***	***	***	***	*	*	***	***
c3. Tamaño polinizadores	---	***	***	***	***	*	*	***	***
c4. Tipo polinización	---	***	***	***	***	*	*	***	***

. . . , no significativa; * , P<0.05; ** , P<0.01; *** , P<0.001; **** , P<0.0001.

Tabla II

Resumen de las características propias de los dos extremos del gradiente morfológico y funcional. Se ha prescindido de la variable a2 (ver texto).

Variable	Tipo I	Tipo II
<u>a1</u>	Hojas reducidas (recurvadas, lineares, escamosas)	Hojas de otro modo
<u>a3</u>	Hojas no esclerófilas ni coriáceas	Hojas esclerófilas o coriáceas
<u>a4</u>	Presencia de resinas o aceites esenciales	Ausencia de ellos
<u>a5</u>	Caducifolias estivales	Perennifolias
<u>b1</u>	Periantio con dos verticilos	Periantio incompleto
<u>b2</u>	Flor coloreada	Flor verdosa, no vistosa
<u>b3</u>	Flor tubular, simpétala o papilionada	Flor abierta, en forma de copa
<u>b4</u>	Flor hermafrodita	Flor unisexual (planta monoica o dioica)
<u>b5</u>	Flor grande	Flor pequeña
<u>c1</u>	Semilla muy pequeña	Semilla mediana o grande
<u>c2</u>	Dispersión abiótica	Dispersión zoócora
<u>c3</u>	Polinizadores grandes	Polinizadores pequeños o por el viento
<u>c4</u>	Polinización entomófila	Polinización a menudo anemófil

APENDICE

Resumen de la información empleada en el presente trabajo. Los símbolos de las variables y la codificación usada son los que se indican en el apartado de Métodos

	a1	a2	a3	a4	a5	b1	b2	b3	b4	b5	c1	c2	c3	c4	Especies ^a
<u>Adenocarpus</u>	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	<u>telonensis</u>
<u>Arbutus</u>	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	
<u>Asparagus</u>	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	<u>aphyllus</u>
<u>Calicotome</u>	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	
<u>Calluna</u>	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	
<u>Ceratonia</u>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	(0) ^b	
<u>Chamaerops</u>	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	
<u>Chamaespartium</u>	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	
<u>Cistus</u>	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	<u>ladanifer</u>
<u>Colutea</u>	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	
<u>Corema</u>	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	
<u>Coronilla</u>	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	<u>valentina</u>
<u>Cytisus</u>	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	
<u>Daphne</u>	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	<u>gnidium</u>
<u>Erica</u>	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	<u>australis</u>
<u>Genista</u>	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	<u>hirsuta</u>
<u>Halimium</u>	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	
<u>Jasminum</u>	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	
<u>Juniperus</u>	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	<u>oxycedrus, phoenicea</u>
<u>Lavandula</u>	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	<u>stoechas, latifolia</u>
<u>Lonicera</u>	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	
<u>Lygos</u>	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	
<u>Myrtus</u>	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	
<u>Olea</u>	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	
<u>Osyris</u>	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	
<u>Phillyrea</u>	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	
<u>Phlomis</u>	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	

<u>Pistacia</u>	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	<u>lentiscus</u>
<u>Quercus</u>	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	<u>coccifera</u> , <u>ilex</u>
<u>Rhamnus</u>	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	
<u>Rosmarinus</u>	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	
<u>Rubia</u>	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	
<u>Ruscus</u>	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	
<u>Smilax</u>	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	
<u>Stauracanthus</u>	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	
<u>Teline</u>	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	
<u>Teucrium</u>	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	
<u>Thymus</u>	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1	
<u>Ulex</u>	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	
<u>Viburnum</u>	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	

a: En aquellos géneros que son internamente heterogéneos con respecto a una o varias de las características consideradas, se indica la especie o especies que han servido para asignar dichos géneros a las distintas categorías binarias (ver Métodos).

b: Asignación tentativa.