

SISTEMES I PROCESSOS

El paper de la competència en les comunitats vegetals mediterrànies

Montserrat Vilà*

Rebut: 13.09.95
Acceptat: 26.10.95

Resum

Es revisen alguns estudis sobre l'efecte de la competència en l'estructuració de les comunitats vegetals de les regions mediterrànies per tal de determinar quins són els mecanismes de competència que s'han observat i les limitacions dels estudis duts a terme.

També es fa esment dels mecanismes de coexistència que redueixen la competència entre espècies vegetals. La majoria dels estudis estan basats en observacions dels patrons de distribució i abundància de les espècies. Però en els darrers deu anys s'han publicat alguns estudis experimentals que analitzen la interacció de la competència amb altres factors biòtics i abiòtics. Segons aquests estudis, la competència per l'aigua i pels nutrients del sòl seria més important que la competència per la llum. El foc disminuiria la competència entre plantes i entre espècies, tot i que en els estadis inicials de regeneració la competència afavoriria els individus de major grandària. La diferenciació de nínxols en quant a la fenologia, la morfologia del sistema radical i la diversitat de respostes a l'eixut estival, explicaria que les espècies que competeixen per algun recurs limitant puguin coexistir en els estadis més madurs de la comunitat. Diferències en els requeriments per a la regeneració i la reproducció, i l'heterogeneïtat dels microambients disponibles, explicarien que les espècies competissin poc

en els estadis primerencs de desenvolupament de la comunitat.

MOTS CLAU: Al·lelopatia, coexistència d'espècies, competència pels recursos, *chaparral*, nínxol ecològic, vegetació mediterrània.

Abstract

The role of competition in Mediterranean plant communities

This paper reviews studies about the effect of competition on the structure of plant communities in mediterranean regions to determine the mechanisms of plant competition and the limitations of these studies. The review also addresses the coexistence mechanisms that decrease competition among species in these regions. Most studies are based on the patterns of species structure and abundance. However, during the last decade have appeared some publications on experimental studies that analyze the interaction of competition with the biotic and abiotic environment. According to these studies, competition for water and soil nutrients is more important than competition for light. Fire may diminish competition among individuals and among species, although during the early stages of regeneration, competition favors the largest individuals. Niche differentiation with regard to phenology, morphology of the root system and diversity of the responses to summer water stress may

*Unitat d'Ecologia (Facultat de Ciències). Universitat Autònoma de Barcelona. E-08193 Bellaterra

explain why species may compete for some limiting resources and coexist at the mature stages of community development. Differences in the requirements for regeneration and reproduction, and also the heterogeneity of the microenvironment, may explain why competition is less important at the early stages of community development.

KEYWORDS: Allelopathy, species coexistence, resource competition, chaparral, ecological niche, mediterranean vegetation.

Resumen

El papel de la competencia en las comunidades vegetales mediterráneas

Se revisan algunos estudios sobre el efecto de la competencia en la estructura de las comunidades vegetales de las regiones mediterráneas con el objetivo de determinar los mecanismos de competencia que se han observado y las limitaciones de los estudios llevados a cabo. También se hace referencia a los mecanismos de coexistencia que reducen la competencia entre especies vegetales. La mayor parte de los estudios están basados en observaciones de los patrones de distribución y abundancia de las especies. No obstante, en los últimos diez años se han publicado algunos estudios que analizan la interacción de la competencia con otros factores bióticos y abióticos. Según estos estudios, la competencia por el agua y los nutrientes del suelo sería más importante que la competencia por la luz. El fuego disminuiría la competencia entre plantas y entre especies. No obstante, en los estadios iniciales de regeneración, la competencia favorecería a los individuos de mayor tamaño. La diferenciación de nichos en cuanto a la fenología, la morfología del sistema de raíces y la diversidad de respuestas a la sequía estival, explicaría que las especies que compiten por algún recurso limitante puedan coexistir en los estadios más maduros de la comunidad. Diferencias en los requisitos para la regeneración y la reproducción, así como la heterogeneidad de los microambientes disponibles, explicaría que las especies compitieran poco en los estadios iniciales de desarrollo de la comunidad.

PALABRAS CLAVE: Alelopatía, coexistencia de especies, competencia por los recursos, chaparral, nicho ecológico, vegetación mediterránea.

Introducció

Preguntar-se si les plantes competeixen es pot considerar una pregunta trivial per a molts ecòlegs i botànics. Però esbrinar si la competència és un factor més o menys important que altres factors biòtics o abiòtics en estructurar una determinada comunitat vegetal no té una resposta tan clara. Fa deu anys, FOWLER (1986) va realitzar un estudi bibliogràfic detallat sobre competència vegetal en zones àrides i semiàrides. La competència en aquestes zones caracteritzades per una limitació de l'aigua per al creixement i la supervivència vegetals és comú i forta. A les regions de clima mediterrani l'aigua també és un recurs limitant; però aquell estudi estava centrat en zones desèrtiques i praderes seques, sense fer referència a les regions mediterrànies. Per aquest motiu, en aquesta revisió es tractarà de la competència vegetal en regions de clima mediterrani. La vegetació mediterrània representa menys d'1 % dels ecosistemes terrestres del món, però alhora constitueix una flora amb molts endemismes i de gran riquesa florística. La raresa d'aquesta vegetació i la seva representació en els cinc continents la fan atractiva d'estudiar perquè implica que àrees disjunctes possiblement comparteixen les mateixes forces selectives.

S'entén per competència vegetal la interacció negativa entre individus, poblacions o espècies vegetals que disminueix o suprimeix la supervivència, el creixement i la reproducció de les plantes que interaccionen. Els vegetals tenen pocs requeriments per viure i, per tant, a grans trets, els recursos

pels quals els vegetals poden competir són pocs: espai, llum, aigua, nutrients, pol·linitzadors. Però a vegades resulta difícil de determinar quins recursos estan implicats en la competència i quins són els mecanismes a través dels quals les plantes competeixen. Per aquest motiu, en aquest article s'utilitza el terme *competència* en el sentit més ampli (CONNELL, 1990), des del moment que inclou l'explotació dels recursos (llum, aigua, etc.) o la interferència via contacte físic o l'excreció de substàncies químiques que tenen un efecte tòxic per a la planta veïna (al·lelopatia).

Aquest article de revisió pretén constatar que determinar si la competència és important o no depèn en gran manera de l'estat de desenvolupament de la comunitat d'estudi. Les comunitats mediterrànies, presenten d'una banda dues característiques que fan pensar que la competència ha de ser important quan la vegetació és madura: 1) l'aparència d'una vegetació composta majoritàriament per espècies arbustives llenyoses, sovint amb les capçades i els sistemes radicals encavalcats, indicarien que les plantes que la componen interaccionen negativament; 2) l'eixut estival i la pobresa en nutrients d'alguns sòls contribuirien al fet que la competència per l'aigua i pels nutrients del sòl fos important. Però de l'altra, les comunitats vegetals mediterrànies estan freqüentment sotmeses a perturbacions, és a dir, a processos que eliminen la biomassa existent com ara el foc i les aclarides, i que per tant disminueixen la competència com a resultat de la disminució de la densitat de la vegetació i a un augment dels recursos disponibles de cada planta.

Aquestes hipòtesis encara que semblen contradictòries no ho són si tenim en compte que la competència vegetal varia espacialment i temporal en una comunitat segons els gradients de disponibilitat de recursos i

de perturbació (WIENS, 1977). Els objectius d'aquest assaig són revisar alguns estudis sobre la competència en comunitats mediterrànies d'arreu del món i assenyalar les limitacions dels mètodes emprats. Es comenta quins aspectes de l'estructura de les comunitats es veuen més afectats per la competència i quins són els mecanismes de competència que s'hi han observat. També es comenten alguns treballs que han explorat la interacció entre la competència i els efectes de les perturbacions en comunitats vegetals mediterrànies. Finalment, es remarquen alguns processos que explicarien com diferents espècies aconsegueixen reduir la competència i, per tant, coexistir.

Evidència de l'existència de la competència

Quasi tots els estudis que s'han dut a terme sobre competència en comunitats mediterrànies són estudis de curt termini (1-3 anys) i quasi tots han trobat evidència que existeix competència en el transcurs de l'estudi. La majoria s'han fet al *chaparral* i al *coastal sage scrub* de Califòrnia o bé a les comunitats mediterrànies australianes.

L'estudi dels patrons de distribució i abundància de les comunitats mediterrànies al *chaparral* han mostrat que la densitat de la vegetació disminueix a mesura que la vegetació envelleix (ZAMMIT & ZEDLER, 1987). És a dir, a mesura que la comunitat es fa madura algunes plantes es fan més grans, però altres es moren. Segons sembla, aquesta mortalitat no està relacionada amb una senescència ontogènica de la planta, sinó amb la disminució dels recursos disponibles de la planta.

Els estudis de veïnatge, els quals justifiquen l'existència de competència si es

demostra una correlació negativa entre algun paràmetre de vigor (ex. creixement) d'una planta focal i el vigor del veïnatge (índex de competència) o bé una correlació positiva entre la suma del vigor de dos veïns i la distància entre veïns, també s'han utilitzat per afirmar la presència de competència. FUENTES & GUTIÉRREZ (1981) varen trobar que existia una correlació positiva entre la suma de les capçades de parells d'arbusts al *matorral* xilè i la distància que els separava tant entre parelles de la mateixa espècie com entre parelles interespecífiques. Però aquest tipus de mètode sovint té problemes. A vegades, quan la densitat vegetal és molt alta i moltes espècies entren en joc no es troba cap correlació significativa i es conclou que no hi ha competència quan en realitat el que succeeix és que no s'hi ha pogut detectar. Per citar-ne un exemple, en un estudi sobre la rebrotada del bruc d'hivern (*Erica multiflora*) s'ha trobat que la biomassa dels rebrots ve determinada molt feblement per la biomassa dels veïns de romaní (*Rosmarinus officinalis*) localitzats en un radi de mig metre al voltant de la planta focal (VILÀ, STOLL & WEINER, dades no publicades). Però en canvi, l'eliminació de les plantes veïnes en aquest radi augmenta significativament la rebrotada de la planta focal, fet que indica que la competència és important.

La majoria dels estudis sobre competència que s'han dut a terme en les comunitats mediterrànies són anomenats *experiments naturals*. Aquests estudis consisteixen a comparar la supervivència, el creixement, la reproducció, etc., d'una espècie A en àrees on un suposat competidor B és absent amb una altra àrea on A i B coexisteixen. Aquest tipus de comparació no permet eliminar la hipòtesi alternativa que les espècies en consideració A i B possiblement no difereixen en la seva tolerància a ambdues àrees d'estudi i que altres causes ontogèniques

o ambientals no relacionades amb la competència determinen el creixement de l'espècie A suposadament afectada per l'efecte de la competència de B. Per exemple, al *chaparral*, KEELEY *et al.* (1981) varen observar que zones recobertes per plantes herbàcies després del foc no ho estaven per espècies llenyoses. Aquests ecòlegs varen suposar que les plantes herbàcies inhibien el creixement dels arbustes, però també podria ser degut a diferències en el desenvolupament d'ambdues formes de creixement després del foc segons el règim de pluges.

Els experiments de camp que impliquen la manipulació de les densitats de les poblacions vegetals són essencials per demostrar que la competència té lloc (AARSEN & EPP, 1990). Però existeixen pocs estudis ben dissenyats sobre competència en comunitats vegetals mediterrànies. Alguns d'aquests estudis publicats es descriuen tot seguit.

1. Mecanismes de competència

1.1. Competència per l'aigua

El clima mediterrani es caracteritza per un fort eixut estival durant els mesos d'estiu que limita el creixement de les espècies vegetals. GRIME (1977) suggereix que la competència és poc important en hàbitats sotmesos a períodes de fort dèficit hídric. Segons aquesta teoria, a les zones de clima mediterrani, la competència hauria de ser poc important comparat amb l'efecte directe de l'eixut estival. GORDON *et al.* (1989) han demostrat que algunes espècies anuals del *chaparral* afecten negativament l'establiment de plàntules i la supervivència de plançons de *Quercus douglasii* en relació amb la disponibilitat d'aigua del sòl. Però

altres estudis han trobat que l'estrat herbaci no té un efecte significatiu en l'establiment de plàntules (MORENO & OECHEL, 1992). Possiblement, la major disponibilitat d'aigua de les plantes herbàcies quedi contrarestat per una menor evapotranspiració del sòl sota la capçada herbàcia. No hi han estudis de manipulació de les densitats de les poblacions vegetals acompanyats de mesures de potencials hídrics de la planta i del sòl per tal d'inferir l'existència de competència per l'aigua en comunitats arbustives.

1.2. Competència pels nutrients del sòl

Experiments de fertilització han demostrat que la deficiència nutritiva de molts sòls limita el creixement dels arbustos mediterranis (McMASTER *et al.*, 1982). Però pocs estudis han establert si diferents nivells de disponibilitat nutritiva indueixen a diferents intensitats de competència. Segons GRIME (1977), si un sòl és pobre en nutrients, la competència és feble perquè les plantes creixen poc i no interfereixen per la llum. Però segons altres ecòlegs (TILMAN, 1987, CHAPIN & SHAVER, 1985), en aquestes circumstàncies la competència pels recursos del sòl seria intensa. Un estudi molt rigorós sobre l'efecte de la competència pels nutrients i l'aigua en l'establiment, i la biomassa d'espècies herbàcies en el *chaparral* ha estat dut a terme per SWANK & OECHEL (1991). Aquests ecòlegs han observat que la competència subterrània de les plantes arbustives limitava l'establiment, la supervivència, la biomassa i el recobriment de les plantes herbàcies. Recentment, en un estudi d'eliminació de veïns i de fertilització (N:P:K) fet en un matollar català, VILÀ & TERRADAS (1995a) han observat que determinar si la competència és present segons la disponibilitat de nutrients en el sòl depèn del paràmetre de

creixement utilitzat. La competència en limitar el nombre de rebrots i de flors d'*Erica multiflora* (bruc d'hivern) va ser més important quan el sòl s'havia fertilitzat, fet que donaria suport al punt de vista de GRIME (1977). Però, en canvi, els dos factors no varen interaccionar en determinar la biomassa d'aquestes dues estructures, i per tant aquest resultat estaria d'acord amb la teoria de TILMAN (1987).

1.3. Competència per la llum

Òbviament, la competència per la llum determina molts dels aspectes verticals de l'estructura de les comunitats. Al *chaparral* s'ha observat que comunitats monoespecífiques de *Ceanothus megacarpus* i d'*Adenostoma fasciculatum* s'autoaclaireixen (*self-thin*) al llarg del temps, i que aquest fenomen va acompanyat d'una reducció dels teixits fotosintètics en relació amb l'acumulació de material llenyós (SCHELESINGER & GILL, 1980). En aquestes poblacions, durant un interval al voltant de 5-15 anys després del foc la competència per l'aigua redueix la densitat de la població, mentre que la competència per la llum limitaria el creixement de les plantes supervivents.

De tota manera, no sempre l'ombra produïda per les capçades té un efecte negatiu en el desenvolupament de les espècies dels estrats inferiors. Existeixen estudis que indiquen que l'estrat superior afavoreix l'establiment de plàntules (*nurse effects*). CALLAWAY & D'ANTONIO (1991) varen observar que hi havien més plàntules de *Quercus agrifolia* a sota de la capçada d'arbustos que en espais oberts. Aquesta distribució anava lligada a una disminució de l'herbivoria i de l'estrès hídric de les plantes protegides en comparació amb les establertes als espais oberts. Possiblement,

en les comunitats mediterrànies que gaudeixen d'una forta insolació la competència per la llum no sigui tant important com la competència pels recursos del sòl. Estudis fets en un matollar de la costa tarragonina han demostrat que la competència subterrània és més important que la competència per la llum en disminuir la rebrotada d'*Erica multiflora* (VILÀ, 1993).

1.4. Al·lelopatia

La suposada existència de substàncies al·lelopàtiques al *chaparral* i els seus efectes negatius va donar lloc a una extensa literatura durant els anys setanta. Aquests estudis demostren que exsudats o rentats foliars o radicals de certes espècies redueixen la presència d'unes altres (MULLER, 1974) tant en bioassajos fets al laboratori com en experiments de camp. Però sovint les concentracions aplicades són majors que les que es poden trobar en condicions naturals degudes al rentat de la superfície vegetal en peu o de la virosta i això fa dubtar de si en condicions naturals aquest mecanisme de competència és important. DEBANO *et al.*, (1967) han constatat que aquestes substàncies tenen un efecte hidrofòbic en el sòl i inhibeixen el creixement dels bacteris nitrificants i per tant poden disminuir la disponibilitat de N al sòl. Alguns elements químics produïts durant el procés de descomposició de la virosta també poden inhibir la presència de bacteris responsables de la mineralització del sòl i, per tant, la qualitat del sòl pot empitjorar en aquests microambients.

2. Competència i pertorbacions: Competència després del foc.

S'ha postulat que les pertorbacions disminueixen la competència intraespecífica

i interespecífica en un hàbitat perquè disminueixen el nombre d'individus i per tant hi ha més recursos a compartir entre menys individus. En el cas de les plantes, mentre es regeneren són més petites i possiblement requereixen quantitativament menys recursos que en una comunitat madura (SOUSA, 1984). Però el fet que els organismes vegetals siguin sèssils fa que el seu creixement depengui més de la presència de plantes veïnes que de la disminució de la densitat vegetal a gran escala. Per tant, després de pertorbacions, encara que hi hagi menys vegetació, hi haurà competència entre plantes veïnes si estan molt properes.

Les regions mediterrànies experimenten focs freqüents i de gran intensitat. El seguiment de la regeneració de la vegetació després del foc ha rebut una considerable atenció en els darrers vint-i-cinc anys. Reiteradament, s'ha esmentat que les espècies rebrotadores tenen un efecte competitiu major que les espècies que es regeneren per llavors (CHRISTENSEN & MULLER, 1975; KEELEY & ZEDLER, 1978). KEELEY & ZEDLER (1978) admetien que les espècies germinadores del *chaparral* no eren bones competidores comparades amb les rebrotadores. Les espècies rebrotadores com l'*Adenostoma fasciculatum* mantenen el sistema radical ben desenvolupat després del foc, i per tant se suposava que eren competidores superiors que les que morien després del foc (*Arctostaphylos glauca*, *Ceanotus greggii*), les quals havien de germinar per mantenir-se en la comunitat. Però pocs estudis experimentals demostren aquesta hipòtesi. KUMMEROW *et al.* (1985) no varen trobar que la germinació de plàntules de *Ceanotus greggii* sis mesos després d'un foc a San Diego (Califòrnia) depengués de la presència de rebrots o del recobriment de la vegetació herbàcia. En canvi, TYLER (1991) ha trobat que l'eliminació d'arbustos

després del foc millora la supervivència de les plàntules tant de les espècies arbustives com de les plantes anuals. Les diferències en l'efecte i la resposta a la competència deuen ser degudes a diferències en la grandària, en les formes de creixement i en l'adquisició dels recursos entre individus que no pas diferències en el tipus de regeneració.

En un estudi fet a Catalunya (VILA & TERRADAS, 1995b) s'ha trobat que la rebrotada del bruc d'hivern després d'un foc no depenia de l'eliminació del garric (*Quercus coccifera*), arbust que té un creixement molt vigorós i que prèviament al nostre experiment se suposava ser molt competitiu. La rebrotada tampoc no es va modificar amb la presència d'altres espècies de veïns. Per tant, segons aquests estudis, la competència no sempre és un factor important en la regeneració de les comunitats mediterrànies després del foc.

3. Diferenciació de nínxols

Segons el principi d'exclusió competitiva (HARDIN, 1960), la separació de nínxols explicaria que per evitar la competència per un recurs limitant entre espècies que coexisteixen ha d'existir una certa diferenciació en l'adquisició d'aquest recurs. Però aquest fenomen és difícil de visualitzar en organismes vegetals perquè necessiten un rang de recursos essencials –CO₂, aigua, minerals, llum, espai i pol·linitzadors– molt estret i similar.

Excavacions experimentals han permès veure que els sistemes radicals de plantes llenyoses mediterrànies són extensos. La distribució de les arrels varia segons sigui l'estrat aeri que ocupen. DODD *et al.* (1984) distingeixen cinc tipus de sistemes radicals als ecosistemes mediterranis costaners

d'Austràlia amb diferents tipus de modificacions morfològiques; però és difícil establir classificacions de la morfologia de les arrels d'espècies d'altres comunitats mediterrànies perquè les estructures subterrànies tenen una morfologia molt plàstica (CANADELL & ZEDLER, 1994) i varien molt tant dintre d'una espècie com entre espècies segons sigui l'estructura del sòl. Però, en general, les observacions mostren que sovint els sistemes radicals d'individus veïns es troben molt encavalcats (HOFFMAN & KUMMEROW, 1978), i això ens fa pensar que competeixen.

Estudis de camp han examinat les diferències morfològiques i fisiològiques d'espècies que coexisteixen per tal de determinar si existeix separació de nínxols. Diferències en la fenologia de les espècies coexistents afavoreix l'ús òptim dels recursos del medi i una competència mínima entre les espècies que comparteixen el mateix hàbitat. Múltiples seguiments han determinat diferències en l'època de floració i fructificació entre espècies coexistents (ORSHAN *et al.*, 1989), fet que implica diferències quantitatives en els requeriments dels recursos essencials. Aquesta diversitat morfològica també va lligada a una diversitat de respostes a l'estrès hídric. Diferents tipus de control del balanç hídric de la planta també poden contribuir que la demanda hídrica difereixi entre espècies coexistents. POOLE & MILLER (1975) han trobat diferències en quant als potencials hídrics i al control estomàtic d'espècies en el *chaparral* i al *coastal sage scrub* lligades a diferent morfologia radical.

Diferències en els patrons de pol·linització poden determinar la coexistència d'espècies floralment similars en una àrea determinada. Però estudis de biologia reproductiva fets en comunitats arbustives de Doñana han demostrat que les espècies

que la componen són molt poc especialitzades en quant als mecanismes de pol·linització. La fecundació i la producció de llavors no està limitada pel pol·len (HERRERA, 1988). Aquesta pol·linització generalitzada permet que espècies que floreixen durant la mateixa època de l'any atreiguin el mateix tipus d'insecte. D'aquesta manera es contribuiria a la supervivència i al manteniment de moltes espècies herbàcies mediterrànies amb capacitat colonitzadora.

L'existència de requeriments específics tals com refugis per als herbívors, microtopografia o variabilitat del substracte també afavoreixen la supervivència i el creixement vegetal. L'existència de llocs segurs (*safe sites*) pot restringir l'establiment de plàntules de diferents espècies en àrees particulars d'un mateix hàbitat (LAMONT *et al.*, 1989; CALLAWAY & D'ANTONIO, 1991).

En alguns estudis no s'ha observat que hi hagi diferenciació de nínxols quan la vegetació ha assolit un estadi de maduresa. Però hi pot haver segregació en els estadis de regeneració o reproducció (nínxol de regeneració), per exemple en quant a la producció de llavors, la dispersió dels fruits o llavors, la germinació de les llavors i l'establiment de plàntules (BOND *et al.*, 1992). Aquestes diferències en els requeriments dels recursos en els estadis més primerencs, junt amb l'heterogeneïtat dels microambients disponibles (ex. compartimentació del sòl), explicaria que diferents espècies competeixin poc en els períodes inicials de la seva existència i que no hi hagi diferenciació de nínxols en estadis més madurs de la comunitat.

Agraïments

Agraeixo els comentaris d'un avaluador anònim. La Comissió Interdepartamental de Recerca i Innovació Tecnològica (Generalitat de Catalunya) va finançar l'autora durant la redacció del treball.

Bibliografia

- AARSEN, L.W. & EPP, G.A. 1990. Neighbour manipulations in natural vegetation: a review. *J. Veg. Sci.*, 1: 13-30.
- BOND, W.J.; COWLING, R.M. & RICHARDS, M.B. 1992. Competition and coexistence. In: COWLING, R.M. (ed.) *The ecology of fynbos: nutrients, fire and diversity*. Oxford University Press, Cape Town, p. 206-225.
- CHAPIN, F.S. III & SHAVER, G.R. 1985. Individualistic growth response of tundra plant species to environmental manipulations in the field. *Ecology*, 66: 564-576.
- CALLAWAY, R.M. & D'ANTONIO, C.M. 1991. Shrub facilitation of coast live oak establishment in central California. *Madroño*, 38: 158-169.
- CANADELL, J & ZEDLER, P. 1994. Underground structures of woody plants in mediterranean ecosystems of Australia, California, and Chile. In: *Ecology and biogeography of mediterranean ecosystems in Chile, California, and Australia* (M.T. K. Arroyo, P.H. Zedler & M.D. Fox Ed.). Springer-Verlag, Nova York, p. 177-210.
- CHISTENSEN, N.L. & MULLER, C.H. 1975. Effects of fire on factors controlling plant growth in *Adenostoma* chaparral. *Ecological Monographs*, 45: 29-55.
- CONNELL, J.H. 1990. Apparent versus «real» competition in plants. In: Tilman, D. & Grace, (eds.). *Perspectives on plant competition*. Academic Press, p. 9-26.
- DEBANO, L.F.; OSBORN, J.F.; KRAMMERS, J.S. & LETEY, J. JR. 1967. *Soil wettability and wetting agents-our current knowledge of the problem*. California Pac SW Forest & Range Exp Sta 13 p. U.S. Forest Service Res Pap PSW-43.
- DODD, J.; HEDDLE, E.M.; PATE, J.S. & DIXON, K.W. 1984. Rooting patterns of sandplain plants and their functional significance. In: Pate, J.S., Beard, J.S. (eds.). *Plant life of the sandplain*. University of western Australia Press, p. 146-177.
- FOWLER, N. 1986. The role of competition in plant communities in arid and semiarid regions. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 17: 89-110.
- FUENTES, E.R. & GUTIÉRREZ, J.R. 1981. Intra- and interspecific competition between matorral shrubs. *Oecol. Plant.*, 2: 283-289.

- GORDON, D.R.; WELKER, J.M.; MENKE, J.W. & RICE, K.J. 1989. Competition for soil water annual plants and blue oak (*Quercus douglasii*) seedlings. *Oecologia*, 79: 533-541.
- GRIME, J.P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Am. Nat.*, 111: 1169-1194.
- HARDIN, G. 1960. Competitive exclusion principle. *Science*, 131: 1292-1297.
- HERRERA, J. 1988. Pollination relationships in southern Spanish Mediterranean shrublands. *J. Ecol.*, 76: 274-287.
- HOFFMAN, A. & KUMMEROW, J. 1978. Root studies in the Chilean matorral. *Oecol.*, 32: 57-69.
- KEELEY, S.; KEELEY, J.E.; HUTCHINSON, S.M. & JOHNSON, A.W. 1981. Postfire succession of the herbaceous flora in southern California chaparral. *Ecology*, 62: 1608-1621.
- KEELEY, J.E. & ZEDLER, P.H. 1978. Reproduction of chaparral shrubs after fire: a comparison of sprouting and seedling strategies. *Am. Midl. Nat.*, 99: 142-161.
- KUMMEROW, J.; ELLIS, B.A. & MILLS, J.N. 1985. Post-fire establishment of *Adenostoma fasciculatum* and *Ceanothus greggii* in southern California chaparral. *Madroño*, 32: 148-157.
- LAMONT, B.B.; ENRIGHT, N.J. & BERGL, S.M. 1989. Coexistence and competitive exclusion of *Banksia hookeriana* in the presence of congenic seedlings along a topographic gradient. *Oikos*, 56: 39-42.
- MCMASTER, G.S.; JOW, W.M. & KUMMEROW, J. 1982. Response of *Adenostoma fasciculatum* and *Ceanothus greggii* chaparral to nutrient additions. *J. Ecol.*, 70: 745-756.
- MORENO, J.M. & OECHEL, W.C. 1992. Factors controlling postfire seedling establishment in southern California chaparral. *Oecologia*, 90:50-60.
- MULLER, C.H. 1974. Allelopathy in the environment complex. In: Strain, B.R. & Billings, W.D. (eds.). *Handbook of vegetation science VI. Vegetation and environment*. Junk, The Hague. p. 78-85.
- ORSHAN, G.; FLORET, C.H.; LE FLOC'H, E.; LE ROUX, A.; MONTENEGRO, G. & ROMANE, F. 1989. General Synthesis. In: Orshan, G. (ed.). *Plant phenomorphological studies in mediterranean type ecosystems*. Kruwer Academic publishers, Dordrecht, p. 389-399.
- POOLE, D.K. & MILLER, P.C. 1975. Water relations of selected species of chaparral and coastal sage communities. *Ecology*, 56: 1118-1128.
- SCHLESINGER, W.H. & GILL, D.S. 1980. Biomass, production, and changes in the availability of light, water, and nutrients during the development of pure stands of the chaparral shrub, *Ceanothus megacarpus*, after fire. *Ecology*, 61: 781-789.
- SOSA, W.P. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 15: 353-391.
- SWANK, S.E. & OECHEL, W.C. 1991. Interactions among the effects of herbivory, competition, and resource limitation on chaparral herbs. *Ecology*, 72: 104-115.
- TILMAN, D. 1987. The importance of the mechanisms of interspecific competition. *Am. Nat.*, 129: 769-774.
- TYLER, M.C. 1991. Factors affecting seedling establishment after fires in chaparral. *Bull. Ecol. Soc. Am.*, 72: 272.
- VILÀ, M. 1993. *Efecte de la competència en la rebrotada, en el creixement i en la floració d'Erica multiflora L. sotmesa a diferents perturbacions*. Tesis doctoral. Universitat Autònoma de Barcelona.
- VILÀ, M. & TERRADAS, J. 1995a. Effects of nutrient availability and neighbours on shoot growth, resprouting and flowering of *Erica multiflora*. *J. Veg.Sci.*, 6: 411-416.
- VILÀ, M. & TERRADAS, J. 1995b. Effects of competition and disturbance on the resprouting performance of the mediterranean shrub *Erica multiflora* L. (Ericaceae). *Amer. J. Bot.*, 82: 1241-1248.
- WIENS, J.A. 1977. On competition on variable environments. *Am. Sci.*, 65: 560-597.
- ZAMMIT, C. & ZEDLER, P.H. 1992. Size structure and seed production in even-aged populations of *Ceanothus greggii* in mixed chaparral. *J. Ecol.*, 81: 499-511.