

Avances en Fitosociología
Advances in Phytosociology

Javier Loidi (Ed.)

Servicio Editorial
UNIVERSIDAD DEL PAÍS VASCO



Argitalpen Zerbitzua
EUSKAL HERRIKO UNIBERTSITATEA

Fitosociología integrada, paisaje y biogeografía

FRANCISCO ALCARAZ ARIZA

Departamento de Biología Vegetal (Botánica). Universidad de Murcia. E-30100 Murcia.

1. INTRODUCCIÓN

1.1. Generalidades

Desde finales de la década de los 70 se aprecia en distintas disciplinas (Geología, Geomorfología, Geobotánica, Geografía y Ecología) el surgimiento del interés por el estudio científico del paisaje. Las causas de este despertar hay que buscarlas en la profunda alteración que está sufriendo la Biosfera, a la cual la intensidad de las actividades humanas alcanzada en este período de enorme desarrollo tecnológico ha afectado de forma muy profunda en pocos años.

Ciertamente, en un momento donde se habla de forma generalizada del interés de un **desarrollo sostenible**, se ha abierto camino a la necesidad de impulsar un conocimiento científico que permita realizar un uso racional del territorio, evitando los desmanes que se vienen cometiendo o, en el peor de los casos, proponer restauraciones enfocadas a regenerar el paisaje.

En la Comunidad Europea la preocupación por la regeneración del medio está creciendo y presumiblemente lo seguirá haciendo en los próximos años. Las directrices de la C.E.E. sobre la disminución del terreno agrícola y su transformación subvencionada y las perspectivas que abre la Directiva Hábitat para la creación de la Red Natura 2000 son buenos exponentes de los retos que nos esperan en los próximos años.

Urge pues elaborar metodologías e hipótesis científicas para la interpretación del paisaje, pero además es importante el enfoque con el que se realice esta aproximación, ya que de él deben poderse desprender propuestas de uso racional de las diversas piezas del mosaico paisajístico, así como, en su caso, las vías más adecuadas para su restauración.

El vocablo **paisaje** ha sido empleado a lo largo de la historia con muy diversas acepciones; las más escuetas eran aquellas que lo consideraban como simple

trasfondo de las actividades humanas. El concepto ha ido evolucionando, predominando hoy en día la idea de que el paisaje es un recurso natural comparable a los restantes o, más aún, integrador de aquellos.

En el presente siglo se han dado dos tendencias muy desiguales en importancia y enfoque en el estudio del paisaje. La que tuvo más éxito hasta finales de los 70 ha sido la **no científica**, basada en la sensación, la cual, a la hora de la valoración, presenta notables dificultades intrínsecas a su propia naturaleza, puesto que se presta a múltiples apreciaciones subjetivas que pueden resultar incluso contrapuestas (González Bernáldez 1981; Escribano et al. 1991; Benayas 1992).

La vía científica al estudio e interpretación del paisaje hunde sus raíces, aunque con aportaciones en segundo plano, en autores como von Humboldt (1769-1859), Darwin (1809-1882) o Dokuchaiev (1864-1903); no obstante, las ideas y conceptos que permitieron el desarrollo de una disciplina bien diferenciada, con un campo de estudio propio, "**el paisaje**", fueron acuñadas en un principio por un grupo de geobotánicos y geógrafos, fundamentalmente a lo largo de la década de los 60, los cuales lo interpretaron como una estructura compuesta por elementos (**biótupos o ecótupos**).

1.2. La interpretación científica del paisaje

Passarge (1908, 1930) escribió sobre lo que él definió como "Ciencia del Paisaje". Algunas aportaciones interesantes son las de Flahault (1901), Braun-Blanquet (1919) y Braun-Blanquet & Pavillard (1928); estos últimos definieron los "Complejos o Mosaicos de Comunidades Vegetales" como la unidad fundamental para el estudio del paisaje en su vertiente vegetal.

A Troll (1939, 1950, 1966, 1968, 1971) se debe la acuñación del término "Ecología del Paisaje" como el *estudio de las principales relaciones causales entre las comunidades de seres vivos y su ambiente en una porción del paisaje*; la incidencia de estas ideas ha sido muy notable en geógrafos (Bertrand 1968, 1969; Mikesell 1968; Rougerie 1969; Grosjean 1975; Grossman 1977; Orme 1980; Luder 1981; Viles 1988; Thornes 1990; Malanson 1993; etc.) y ecólogos (Naveh & Lieberman 1984; Risser et al. 1984; Dansereau 1985; Forman & Godron 1981, 1986; Forman 1990; etc.). R.T.T. Forman y M. Godron son los autores que más influencia están teniendo en el desarrollo de la Ecología del Paisaje; entre sus propuestas cabe destacar la acuñación del concepto de *Elemento de Paisaje* (Landscape element), así como de la consideración de tres tipos de estructuras para dichos elementos: manchas (patches), pasillos (corridors) y matriz o estructura dominante (matrix); además, formularon los siete principios de la Ecología del Paisaje (Forman & Godron 1986).

Más entroncado con la geobotánica, Schmithüsen (1963, 1964, 1967, 1968) consideraba posible el caracterizar las divisiones biogeográficas a partir de complejos de comunidades vegetales y sugirió la posibilidad de usar el método inductivo para este análisis. Enfoques similares los llevaron a cabo, con mayor o menor profusión, Bolòs (1962, 1963, 1984), Tüxen (1973), Rivas-Martínez (1976), Géhu & Rivas-Martínez (1981), etc.

La Geología Ambiental también está incidiendo en el análisis paisajístico desde la óptica propia de esta disciplina (Anguita & Moreno 1993). Por otra parte las relaciones entre paisaje-geomorfología y suelo tuvieron interés en el inicio de la edafología (Dokucháiev 1898), pero se les ha prestado escaso interés en tiempos más recientes (Duchafour 1987; Porta et al. 1994).

1.3. Vegetación como integradora

Como se ha puesto de manifiesto en las líneas precedentes, el paisaje se ha intentado interpretar desde muy distintas ópticas científicas: Geografía, Geomorfología, Geología, Edafología, Ecología y Vegetación. En todos estos análisis ha existido siempre un elemento común y, en buena medida, integrador: **el manto vegetal**. En efecto, reflejo de la Geografía (áreas de distribución de especies y comunidades, respuestas al clima), la Geomorfología (disposición catenal de la vegetación), la Geología y la Edafología (litología y suelos) y Ecología (todos los aspectos ecológicos, algunos estudiados conjuntamente con otras disciplinas: afinidades ecológicas, exponente de las condiciones climáticas, indicador del estado de la sucesión, etc.), la vegetación resulta un factor integrador de los restantes como elemento esencial en el paisaje y así ha pasado a ocupar el primer lugar en la interpretación científica del mismo.

Habida cuenta del doble enfoque que se plantea en la actualidad en la Ciencia de la Vegetación, la siguiente cuestión que debe plantearse es determinar cuál es la vía más adecuada para estudiar el paisaje a través de la cubierta vegetal. Si se atiende al concepto actual de continuum, detallado por Austin & Smith (1989) y fundamentado en el estudio de la vegetación en el entorno de un espacio ecológico, frente al de comunidad vegetal, basado en el reconocimiento de unidades discretas de vegetación ligadas a un espacio de tipo físico o paisajístico, es obvio que las comunidades vegetales y las unidades reconocibles en el paisaje integradas por aquéllas (series y geoseries) deben de ser pilares esenciales en el estudio del paisaje.

Hoy día el método más desarrollado y contrastado para el estudio de las comunidades vegetales es, con diferencia, el fitosociológico de la escuela Sigmatasta, cuyos enfoques más actuales fueron recogidos en Géhu & Rivas-Martínez (1981), algunos de ellos dirigidos directamente hacia el análisis integrado de vegetación,

paisaje, bioclima y biogeografía (*Fitosociología Integrada*). No obstante, muchos de los aspectos contemplados en la Fitosociología Integrada no se han desarrollado suficientemente o los puntos de vista han sido diversos, por lo que se hace precisa una revisión algo detallada al respecto.

1.4. Problemática y objetivos

Bolòs (1962, 1963) contribuyó notablemente al análisis paisajístico bajo una óptica similar a la fitosociológica, si bien sus aportaciones no han tenido hasta ahora el eco que se merecen en la comunidad científica. En efecto, O. Bolòs en sus estudios sobre el paisaje vegetal barcelonés acuña conceptos tan importantes como *Catena* y *Tesela*; es decir, considera que el paisaje vegetal tiene una doble componente: la espacial, relacionable con la geomorfología, y la temporal, relacionable con el dinamismo. O. Bolòs considera que las catenas pueden ser de dos tipos: normales y especiales, y apunta la posibilidad de construir la unidad biogeográfica de base (*Distrito*) a partir de combinaciones repetitivas de *Complejos Teselares* (Catenas).

Sin embargo, la ebullición del estudio del paisaje vegetal entre los fitosociólogos se origina a raíz de las publicaciones de Tüxen (1956, 1973, 1977, 1978 a y b), quien propuso que se adoptara una metodología precisa para el estudio de la componente vegetal del paisaje, basada en la fitosociología. La idea se plasmó, con diversos enfoques, en numerosos trabajos bajo el nombre de *Sinfitosociología* (Béguin & Hegg 1975, 1976; Géhu 1974, 1976, 1977, 1978 b, 1979, 1986; Géhu & Grandtner 1982; Neuhäusl & Neuhäuslova-Novotna 1979 a y b; Schwabe-Braun 1979, etc.). En algunas de estas aproximaciones no se separa la doble componente del paisaje vegetal (dinámica y catenal), la cual ha sido progresivamente aceptada por la mayoría de los fitosociólogos (Rivas-Martínez 1976, 1982 a y b, 1994 b; Géhu 1978 a; Géhu & Géhu-Franck 1978 a y b; Anseau & Grandtner 1990; Deil 1990; Theurillat 1992; Béguin et al. 1994; Loidi 1991; etc.), si bien hay ciertas lagunas y discrepancias en el método a utilizar y, especialmente, en la delimitación de las unidades catenales.

En los aspectos del desarrollo del análisis supracatenal se advierte la existencia de dos enfoques bien diferenciados, uno que camina hacia la unión entre las unidades catenales de paisaje vegetal y las unidades bioclimáticas (Anseau & Grandtner 1990, 1991; Theurillat 1992; Béguin et al. 1994; etc.) y otro que considera la posibilidad de elaborar una biogeografía con pilares en las unidades de paisaje vegetal (Schmithüsen 1968; Bolòs 1962, 1963, 1984; Tüxen 1977; Géhu & Rivas-Martínez 1982; Costa 1992).

Este último enfoque particular de la biogeografía lo sintetizan Géhu & Rivas-Martínez (1982) definiendo el concepto de *Corología Integrada*, como “*La ciencia ecológica que quiere ser la expresión sintética de los datos fitogeográficos, fitosociológicos y ecosistemáticos clásicos, teniendo como base la geografía física*”. En esta misma línea Costa (1992) habla de una *Biogeosinfitosociología*, ciencia que engazaría la fitosociología catenal con la biogeografía.

La vía de engarce de la fitosociología catenal con la biogeografía es mucho más atractiva que con la bioclimatología desde el punto de vista científico, puesto que mientras que el último enfoque culmina con el reconocimiento del Piso de Vegetación, a través de la óptica fitogeográfica se podría construir un cuerpo de estudio de la vegetación de forma integrada que serviría de base para el desarrollo de una “Teoría General de la Ciencia de la Vegetación” fundamentada en el reconocimiento de comunidades vegetales, paralela a la existente con respecto al concepto de Continuum (Austin & Smith 1989).

El análisis de este enfoque integrador, su problemática y la exposición de propuestas metodológicas al respecto constituirán el núcleo del presente trabajo.

2. FITOSOCIOLOGÍA Y PAISAJE

2.1. Niveles en el estudio geobotánico para una integración entre fitosociología y biogeografía

2.1.1. Generalidades

A lo largo de los capítulos precedentes se ha intentado poner de relieve el interés del enfoque integrado de la fitosociología, pero también se ha destacado la existencia de discrepancias y lagunas metodológicas.

Un enfoque integrador de los diversos niveles de análisis del manto vegetal que permita engarzar la fitosociología con el paisaje y la biogeografía (Tabla I), sin dejar de lado los aspectos bioclimáticos, precisa sustentarse en una profunda reflexión sobre los planteamientos y métodos a utilizar, buscando, en la medida de lo posible, la aplicación de criterios homogéneos.

2.1.2. Nivel 1: Comunidades vegetales. Criterios

Es notable la importancia que se le ha dado en los últimos años al conocimiento del área de distribución de los sintáxones (asociaciones, alianzas, etc.), un dato de gran valor en la delimitación biogeográfica, porque supone en cierto modo la síntesis de la información corológica aportada por los táxones que integran los mismos (Géhu & Rivas-Martínez 1982).

En nuestras aproximaciones biogeográficas a los territorios murciano-almerienses, por ejemplo, fueron de utilidad los conocimientos de las áreas de distribución de los tomillares (Alcaraz et al. 1989, 1991 a). Las propuestas biogeográficas de Rivas-Martínez (1994 a) sobre Sudamérica se sustentan en un detallado conocimiento del área de distribución de unidades de vegetación con rango de alianza y orden.

TABLA I. Niveles de estudio en Fitosociología Integrada

Denominación	Objeto de estudio	Unidad fundamental
Fitosociología	Contenido de un hábitat	Asociación
Sinfitosociología	Contenido Teselar	Sinasociación
Fitotopografía	Contenido Catenal	Geoserie
Corología Integrada	Complejo Distrital	Distrito

Este enfoque es básico para una adecuada integración de la fitosociología y la biogeografía, pero mientras que empieza a ser ampliamente aceptado en los rangos de asociación y alianza, su consideración como único criterio en la categoría de subasociación no suele haberse llevado a la práctica, proliferando las propuestas de subasociaciones para poner de relieve tanto variaciones geográficas como ecológicas, con los consiguientes problemas de tener a veces que elegir entre varios criterios para una misma mancha de vegetación (Figura I).

Podemos ilustrar esta problemática al analizar la variabilidad de la asociación que comprende los coscojares basófilos mesomediterráneos iberolevantineos (*Rhamno lycioidis-Quercetum cocciferae* Braun-Blanquet & O. Bolòs 1958), descrita del continental valle del Ebro, territorio en el que son constantes especies como *Ephedra nebrodensis* Tineo ex Guss. o *Juniperus thurifera* L. En las áreas manchegas más continentales (Albacete a Madrid), además de la ausencia o rareza de los táxones citados, destaca la presencia de otros que no aparecen en los territorios aragoneses, como *Daphne gnidium* L., *Jasminum fruticans* L., etc., diferencias que han llevado a hablar de una raza geográfica propia de dicho área. En los territorios más próximos al mar en el Sureste peninsular cabe resaltar la frecuente presencia en el seno de la asociación de ciertos elementos termófilos (*Arenaria montana* L. subsp. *intricata* (Duf.) Pau, *Ephedra fragilis* L., *Pistacia lentiscus* L., *Rubia peregrina* L. subsp.

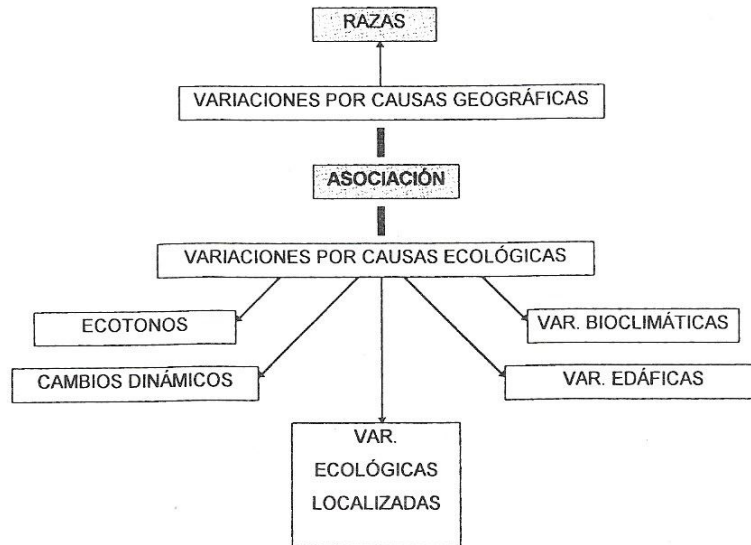


Figura 1. Tipos de posibles variaciones en el seno de una asociación.

longifolia (Poiret) O. Bolòs, etc.), que determinan otra raza geográfica tratada habitualmente con el rango de subasociación (*daphnetosum gnidii* O. Bolòs 1979).

Pero centrémonos en el Sureste de España, territorio que hemos tenido la posibilidad de estudiar con mayor detalle, para poner de relieve que la subasociación geográfica citada para este territorio no es, ni mucho menos, una comunidad absolutamente homogénea. La presencia de contactos con diversas asociaciones de otras series origina la entrada de elementos que le suelen ser extraños en las situaciones más habituales (ej. *Scirpus holoschoenus* L. o *Nerium oleander* L. hacia las ramblas y lugares con manto freático próximo a la superficie, *Juniperus phoenicea* L. en los suelos más superficiales en tránsito a sabinares, etc.); por otra parte son destacables variaciones relacionadas con la propia dinámica de la asociación (entrada de *Quercus rotundifolia* Lam. en los estadios más avanzados de la sucesión bajo ombrótipo seco, o de *Stipa tenacissima* L. en los estadios iniciales de la asociación) (Alcaraz et al. 1991 b).

A veces son cambios ecológicos más sutiles los que determinan algún tipo de variación en el seno de la asociación, relacionados con factores localizados (penetración de elementos nitrófilos por influencia del ganado, como *Bromus matritensis* L., *Stellaria media* (L.) Vill., *Urtica membranacea* Poiret in Lam.; asentamiento de *Dactylis hispanica* Roth. en los claros abiertos por los jabalíes, etc.).

Cambios edáficos pueden ser determinantes de la presencia o ausencia de ciertos táxones (entrada de táxones silicícolas en los *Rhamno-Quercetum cocciferae* asentados en filitas, o de otros gipsícolas en sustratos yesíferos, etc.).

En el límite entre los termotipos Mesomediterráneo y Supramediterráneo el *Rhamno-Quercetum cocciferae* se empobrece notablemente, casi llega a desaparecer *Quercus coccifera* L. y frecuentemente se transforma en una comunidad con fisionomía de enebreal (*Juniperus oxycedrus* L.).

Todos y cada uno de los tipos de variaciones que se han esquematizado en el ejemplo han sido utilizados a veces bajo el rango de subasociación, con los problemas que plantea la coexistencia en ocasiones de más de una de estas posibilidades. ¿Cómo podemos hacer compatible el reconocimiento de todas estas posibles variaciones en el seno de una asociación sin que ello suponga decisiones arbitrarias sobre cuál es el criterio que debe prevalecer en cada caso y consiguiendo que sea compatible con la deseable integración fitogeográfica?.

Estas disquisiciones sirven para poner de relieve la necesidad de mantener un criterio que uniformice la adopción de un tipo de rango u otro, especialmente en lo que respecta al de subasociación, único de los considerados por debajo del de asociación en el Código Internacional de Nomenclatura Fitosociológica (Barkman, Moravec & Rauschert 1986).

Es evidente que si nuestro deseo es el engarce entre las unidades fitosociológicas y las corológicas el único criterio a aplicar para el rango de subasociación debe ser el relativo a las variaciones geográficas de las asociaciones; de este modo se refuerza el sentido geográfico de los diversos sintáxones y se sientan las bases para la creación de un sistema comparable y aplicable sin ambigüedades en todo el mundo. Ecotonos, estadios, cambios debidos a causas edáficas o incluso bioclimáticas se pueden considerar en el rango de variante, sin que ello suponga restarle la importancia que tienen en el campo de las variaciones ecológicas o dinámicas en el seno de una asociación.

2.1.3. Nivel 2: Aspectos dinámicos. Tesela y Sinasociación

2.1.3.1. Generalidades

Como se ha puesto de manifiesto en los apartados anteriores, el primer escalón en el estudio del paisaje vegetal se concreta en los aspectos dinámicos de la vegetación en un entorno macroclimático y macroecológico homogéneo (Bolòs 1962; Géhu & Rivas-Martínez 1981). Estos aspectos se relacionan con el concepto de Serie y con un espacio físico determinado, la Tesela.

Bolòs (1962) fue el primer autor en definir el concepto de **Serie**, como “conjunto ordenado de comunidades que, en un mismo lugar, pueden sucederse en el tiempo”. El espacio ocupable por una única vegetación potencial y sus correspondientes etapas de sustitución fue denominado por Bolòs (1962) como **Tesela** o **Fisiócora**, siendo esta la unidad territorial elemental a estudiar en el campo del análisis dinámico del paisaje.

La unidad abstracta básica en el estudio del aspecto dinámico del paisaje es aceptada por diversos autores bajo la denominación de Sinasociación o Sigmasociación. En principio la Sinasociación resulta de una abstracción a partir del estudio de una tesela en varios puntos de su área de distribución. Sin embargo, aunque pudiera aparentar lo contrario, sinasociación y serie no resultan del todo sinónimas, toda vez que en el espacio teselar existen, además de las etapas de la serie, comunidades condicionadas (ej. terófitos escionitrófilos), dependientes (ej. líquenes epífitos) y transgresivas (ej. briófitos en una roca) que no se corresponden con el dinamismo serial (Ansseau & Grandtner 1990).

Para el estudio de los contenidos teselares Bolòs (1962, 1963, 1984) propuso un método consistente en caracterizar las comunidades presentes en el seno de una tesela diferenciando, según la abundancia, entre comunidades dominantes, extensivas, localizadas y/o esporádicas (Tabla II).

TABLA II. Caracterización de las comunidades presentes en una Tesela (BOLÒS 1962)

Denominación	Características en la superficie estudiada
Dominantes (Dom.)	Cubren más del 50% de la superficie
Extensivas (Ext.)	Cubren entre el 10 y el 50%
Localizadas (Loc.)	Con pequeña extensión pero apareciendo con regularidad
Esporádicas (Spor.)	Aparecen sólo excepcionalmente

Más eco ha tenido el método consistente en levantar inventarios de comunidades (sininventarios) en el seno de una tesela, cuantificando cada una de ellas según el índice clásico de abundancia-dominancia y dando cuenta del modelo de distribución espacial que presenta en el seno del área de muestreo (Géhu & Rivas-Martínez 1982; Ríos 1994) (Tabla III).

La denominación de la unidad básica de la sinfitosociología ha sido indistintamente la de Sinasociación y Sigmasociación; sin embargo, de acuerdo con lo manifestado por Rivas-Martínez (1976) y por Ansseau & Grandtner (1990), al haberse empleado por numerosos autores el término sigmasociación para estudiar mosaicos de comunidades vegetales en un espacio diferente de una tesela, no conviene sinonimizar ambos conceptos. De acuerdo con estas consideraciones utilizaremos exclusivamente el término *Sinasociación* para referirnos a la unidad básica de la fitosociología, siguiendo en su denominación las propuestas de Rivas-Martínez (1976, 1978).

Una problemática de difícil resolución es la referente al tratamiento que deben de recibir las unidades paisajísticas en las que se integran complejos de comunidades permanentes (en el argot geobotánico "comunidades de tiesto") con escasas o nulas relaciones dinámicas (Bolòs 1984; Sánchez Gómez & Alcaraz 1993; Ríos 1994) y en las que la naturaleza uniteselar es muy difícil de verificar, al no correlacionarse con un gradiente ecológico más o menos lineal.

Estas unidades que, por su extensión, suelen representar en el paisaje un papel equivalente al de las series típicas, han sido definidas, al menos parcialmente, como Complejos Pluriteselares (Bolòs 1984), Hipogeosigmasociación (Theurillat 1992) o Complejos Politeselares (Sánchez Gómez & Alcaraz 1993). Sin embargo dichas denominaciones pueden dar lugar a malentendidos, pues tanto "Complejo Pluriteselar" como "Complejo Politeselar" son términos que con frecuencia se han utilizado para denominar geoseries; por otra parte, hipogeosigmasociación hace referencia a un concepto que en su aplicación tiene una amplitud que sobrepasa muchas veces la idea que deseamos expresar (Béguin et al. 1994). Por ello, y de acuerdo con una idea que fue expresada en Ríos (1994), consideramos que tales unidades espaciales con vegetación poco estructurada, ajena a una sucesión serial típica pueden denominarse *Complejos Exoserials* o *Complejos de Vegetación Permanente*.

Como ejemplos de estos "Complejos" podemos destacar los integrados por la vegetación subacuática de aguas dulces, en la que cada comunidad presente depende exclusivamente de la fuerza de la corriente y del tipo de sustrato que en función de aquella se deposita, o de la rupícola y saxícola, en la que el medio determina el "tipo de tiesto" y, por tanto, el de vegetación que puede asentarse, predominando en extensión, por encima de todas, las comunidades criptogámicas. En caso de extrema simplificación, un Complejo Exoserial puede estar integrado por un único tipo de vegetación vascular permanente (ej. roquedos rezumantes).

Por el contrario, el estudio a nivel catenal está plenamente justificado en el caso de medios especiales en los que se pueden reconocer, cartografiar y relacionar con un gradiente o gradientes ecológicos asociadas varias series, aunque algunas de ellas

puedan estar integradas, por la dureza del ambiente, por pocas etapas; tal es el caso de saladares, sistemas dunares litorales o de las riberas.

TABLA III. Modelos de distribución espacial de las comunidades presentes en una tesela (RÍOS 1994) y su correspondencia con los utilizados en Ecología del Paisaje (FORMAN & GODRON 1986)

Geobotánica	Ecología del Paisaje	Simbología (Geobotánica)
Linear	Line corridor	/
En franja ancha	Strip / Stream corridor	∅
Espacial	Matrix	O
Puntual	Patch	•
Dispersa	Patch	*

2.1.3.2. Variabilidad en las Sinasociaciones y Complejos Exoseriales

Las variaciones en el seno de las sinasociaciones son determinadas por dos tipos de factores básicos: geográficos y ecológicos (Figura 2).

Las *Variaciones Geográficas* dejan su sello en diversas etapas de la serie, afectando en ocasiones a la comunidad madura o potencial (véanse los ejemplos citados sobre la diversificación geográfica del *Rhamno lycioidis-Quercetum cocciferae*). En este sentido se puede citar, por ejemplo, la notable diversidad de los matorrales de la clase *Rosmarinetea* en la provincia Murciano-Almeriense, aún dentro de la serie más extendida (*Sinchamaeropo-Rhamnetum lycioidis*), lo que pone de relieve la diversidad biogeográfica de dicho territorio (Alcaraz et al. 1991 a). Variaciones geográficas más notables suelen ser las que afectan a la asociación que representa la vegetación madura; en este contexto podemos inscribir el caso de la cabeza de serie del *Sinqueretum rotundifoliae*, que presenta al menos tres razas geográficas: una de areal aragonés, otra de distribución manchega continental y una meridional-levantina.

En ocasiones las variaciones geográficas se muestran en relación con un bioclima particular o con otro cambio ecológico que determina la presencia o ausencia en un

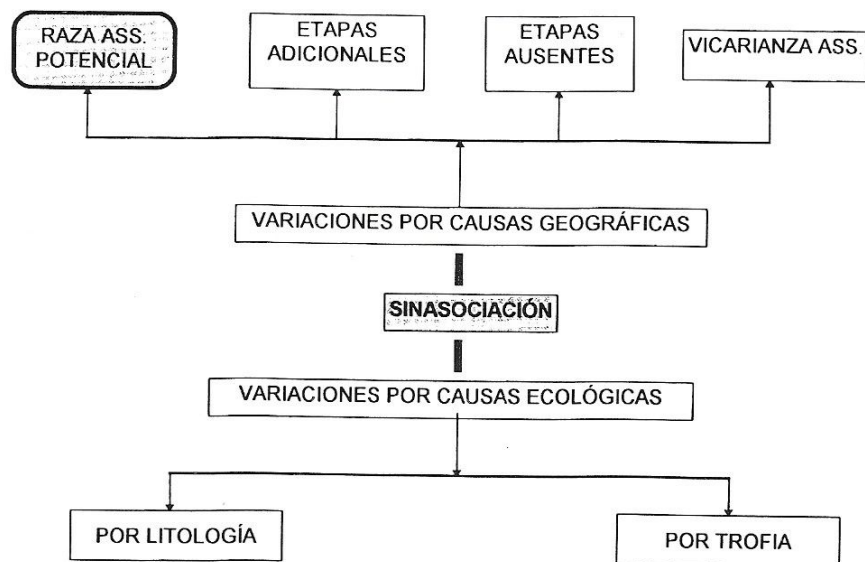


Figura 2. Tipos de posibles variaciones en el seno de una sinasociación.

territorio dado de una o varias etapas en el seno de una serie. Entra en este caso la presencia en ciertas zonas de los territorios murciano-almerienses, algo más favorables ómbriicamente, de una etapa adicional de retamares de genisteas en el seno del *Sinchamaeropo-Rhamnetum lycioidis* (por ejemplo, la presencia de la asociación *Rhamno lycioidis-Genistetum muriccae* en los territorios murciano-meridionales y almerienses-orientales) (Alcaraz et al. 1991 a; Peinado et al. 1992).

Las *variaciones ecológicas* están principalmente relacionadas con alguna particularidad litológica o trófica de orden secundario, que sólo se suele poner de manifiesto en las etapas asentadas en suelos poco evolucionados, en las que se deja notar el efecto de las características químicas del sustrato sobre la vegetación (yesos, dolomías, salinidad débil, etc.). Un caso bien conocido en la España mediterránea es el relativo a la existencia de enclaves yesíferos en un entorno de suelos ricos en carbonato cálcico, que determina la presencia de particulares tomillares gipsófilos, en vez de los más extendidos, mientras que las etapas de la serie más próximas a la madurez no se ven afectadas por este hecho, al asentarse en suelos más evolucionados en los que se diluye el efecto de la presencia de yeso en el sustrato. Como ejemplo de la influencia de las condiciones tróficas en las sinasociaciones resaltaremos los casos de un enriquecimiento más o menos local de nutrientes (por ejemplo en zonas cultivadas o afectadas por animales), que puede determinar la

presencia y a veces considerable extensión de comunidades nitrófilas dentro de las series.

El rango más adecuado de cada uno de estos aspectos de posible diversidad dentro de una sinasociación es discutible, pero en el seno de los objetivos de la fitosociología integrada debe pasar ineludiblemente por *acentuar la importancia de los cambios geográficos* frente a los ecológicos; la generalizada mayor área de las razas de las asociaciones que representan las cabezas de series, por su importancia biogeográfica, hace más apropiado el reservar para este tipo de variaciones geográficas el máximo rango por debajo del de sinasociación (sinsubasociación), frente a los casos que suponen modificaciones en alguna de las etapas seriales (presencia, ausencia, vicarianza).

Tras estas consideraciones, parece oportuno proponer el que las unidades con rango de sinsubasociación sean las que correspondan a variaciones que afectan a la cabeza de serie, la cual estará representada por una raza geográfica peculiar. Las restantes variaciones las reservaremos para el rango de sinvariantes o faciasiones, si bien será preciso diferenciar aquellas de carácter geográfico (faciasiones geográficas), que aún tendrán una cierta importancia como indicadores corológicos, de las faciasiones ecológicas (litológicas y tróficas).

Para los Complejos Exoseriales se debe realizar un tratamiento similar al contemplado en las Sinasociaciones; no obstante es preciso tener en cuenta que dependiendo de sus características predominarán las variaciones ecológicas (p.e. complejos subacuáticos dulceacuícolas) o las geográficas (p.e. complejos rupícolas).

2.1.4. Nivel 3: Aspectos catenales. Catena y Geoserie.

2.1.4.1. Generalidades

La expresión espacial del paisaje viene definida por la *Geoserie*, que podemos definir como la unidad integrada por Series y/o Complejos Exoseriales contiguos, que ocupan las diversas zonas de una catena. Entendida de esta forma, la noción de geoserie resulta más o menos equiparable para la vegetación al concepto de Catena en Edafología y su riqueza en comunidades vegetales estará ligada a la variabilidad de uno o más factores ecológicos determinantes (Bolòs 1962, 1984; Ansseau & Grandtner 1990; Duchafour 1987; Porta et al. 1994).

En la bibliografía ha existido una cierta confusión entre los términos catena y geoserie. En su origen catena es un término geo-edafológico, si bien algunos autores lo han transcrito directamente a la vegetación (Bolòs 1962). Para solucionar esta problemática y paralelamente a la clara distinción que en fitosociología dinámica se ha realizado entre el continente (Tesela) y el contenido (Serie, Sinasociación),

estimamos adecuado distinguir el fondo geomorfológico y edáfico (Catena) en que se integra la vegetación que compone la unidad de paisaje catenal (Geoserie).

Las formas de exponer las geoserias son múltiples, pero la más ilustrativa y didáctica de las propuestas consiste en su esquematización con gráficos que resalten la disposición catenal de las cabezas de serie y, en su caso, de las comunidades más aparentes de los complejos exoseriales que las constituyen (Rivas-Martínez 1978; Alcaraz 1984; Alcaraz & Garre 1987; Ríos 1994).

2.1.4.2. Geoserie: problemas en sus límites

Aunque la idea de geoserie se ha utilizado con profusión, ha tenido casi tantos enfoques como autores han usado el término (Bolòs 1962, 1984; Géhu & Rivas-Martínez 1981; Anseau & Grandtner 1990; Theurillat 1992; Costa 1992; etc.), lo que pone de relieve la existencia de criterios múltiples y ciertas lagunas en su delimitación.

Así, para Géhu & Rivas-Martínez (1981) una geoserie puede ocupar el territorio potencial de varias comunidades climáticas, aconsejando estos autores el que se adscriban geoserias específicas a cada una de las principales unidades geomorfológicas de un territorio (terrazas aluviales, pendientes de ladera, dunas, saladares, cantiles litorales, etc.) a fin de evitar el peligro de los continuum geomorfológicos. Anseau & Grandtner (1990, 1991) y Béguin et al. (1994) consideran que una geoserie debe de estar circunscrita dentro de un piso de vegetación, dejando muy de lado los criterios biogeográficos o incluso geomorfológicos.

Costa (1992) considera que una geoserie debe estar limitada dentro de un piso bioclimático y asentarse en un sustrato de similar trofia química, incluyendo todas las series de vegetación o teselas posibles en dicho ámbito (hidroseries hasta las xeroseries, pasando por la tesela que encabeza la serie climatófila del territorio analizado).

Es obvio que en la delimitación de las geoserias de vegetación como unidades integradoras de paisaje, se debe de tener en cuenta aspectos litológicos, geomorfológicos y edafológicos; ahora bien, si deseamos delimitar unidades que sean útiles en una corología integrada, este proceso se debe realizar fundamentándose en criterios concretos, a fin de que sean **comparables**. Además, cabe la posibilidad de que tales criterios, si son adecuadamente seleccionados, permitan reconocer unidades que sean equivalentes a los "Elementos de Paisaje" que postula la Ecología del Paisaje, lo cual podría suponer un apoyo al desarrollo de una Ciencia del Paisaje más integrada.

De acuerdo con las consideraciones previas, pensamos que son tres las condiciones que debiera cumplir una geoserie para adaptarse a los objetivos: 1) fijación de criterios que permitan reconocer unidades comparables y 2) equivalencia a elementos de paisaje:

A) Ubicarse dentro de una zona con macrobioclima homogéneo (un único Piso Bioclimático o combinación de Termótipo y Ombrótipo).

B) Asentarse sobre sustratos con similares propiedades químicas o tróficas.

C) Estar circunscritas dentro de una única unidad geomorfológica, determinada por un solo gradiente ecológico o grupo de gradientes ecológicos asociados.

A. La limitación a un macrobioclima homogéneo ya fue apuntada por Forman & Godron (1986), Anseau & Grandtner (1990), Costa (1992), etc. Esta condición es una de las primeras barreras que se opone al continuum geomorfológico en laderas de montañas con amplio rango altitudinal. De hecho, las geoserias de dos montañas de altitudes muy diferentes, previsiblemente con diversidad bioclimática, presentes en un mismo territorio biogeográfico sólo pueden ser fácilmente comparables y, por tanto, equiparables, si están delimitadas dentro de cada piso bioclimático (Figura 3). Apoyando esta idea, en nuestros estudios sobre las unidades paisajísticas en la vegetación ripícola de la Cuenca del Segura (SE de España), se puso de relieve que las grandes cesuras en el paisaje ripario son relacionables con los límites de los pisos bioclimáticos que atraviesa la cuenca (Alcaraz et al. en prensa; Ríos 1994).

B. Variaciones importantes en las características químicas del suelo suelen suponer, salvo en algunos territorios poco lluviosos, cambios seriales muy manifiestos (ej. sustratos silicatados frente a sustratos carbonatados). Como caso representativo de este hecho podemos citar la sustitución de sustrato que acontece entre las sierras andaluzas de Filabres (materiales silicatados) y Baza (materiales carbonatados), que origina dentro del mismo piso bioclimático un cambio total en las series de vegetación y, por tanto, en el paisaje del territorio.

C. Gradientes ecológicos distintos actúan de manera diferente sobre el paisaje vegetal. Así, el integrar en la misma geoserie teselas y complejos exoseriales cuya disposición está determinada por un gradiente de humedad y textura en ladera, con las que están ligadas a uno combinado de flujo de agua, inundaciones laterales y avenidas (riberas), o las relacionadas con uno de salinidad (saladares), se pierde una información muy valiosa, además de crearse unidades difícilmente comparables (Figura 4).

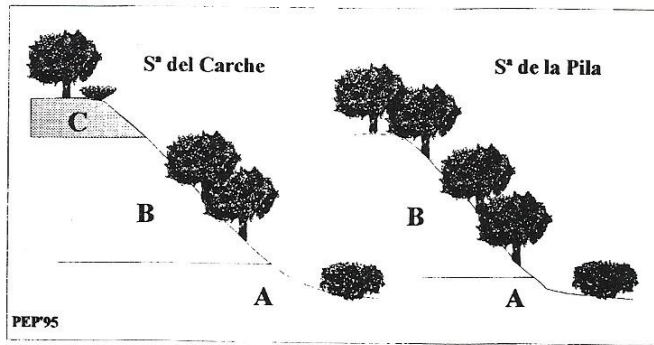


Figura 3. Las Sierras del Carche y de la Pila (Murcia, España) presentan una flora y vegetación muy similares, por lo que suelen haberse incluido en la misma unidad biogeográfica a nivel superdistrital. Sin embargo los pisos bioclimáticos presentes en la primera son tres (A = Mesomediterráneo Semiárido, B = Mesomediterráneo Seco y C = Supramediterráneo Subhúmedo), mientras que en la Pila sólo se dan los dos primeros. Si las geoserias principales no estuvieran limitadas a un piso bioclimático, en un análisis biogeográfico integrado de ambos macizos sería muy difícil poner de manifiesto estas relaciones corológicas.

El gradiente ambiental más generalizado es el de lavado oblicuo y erosión (Duchafour 1987) a través de la unidad geomorfológica más extendida en las tierras emergidas de nuestro planeta: **cresta - ladera/valle - fondo de valle**; en esta unidad geomorfológica el relieve controla la redistribución de masa y energía (Porta et al., 1994), así como de diásporas. La erosión rejuvenece y descarna el suelo, pero tiene una intensidad mucho más alta en las crestas, debido a la mayor pendiente. El lavado oblicuo o lateral arrastra desde arriba hacia abajo, entre la masa del perfil, los elementos coloidales o solubles, por escorrentía de las aguas a lo largo de la pendiente, y el agua misma; por el contrario los elementos gruesos permanecen *in situ* (Duchafour 1987). En la ladera/valle se da una compensación entre los aportes y el lavado, razón por la cual en ella se asienta la serie climatófila, correspondiente al piso bioclimático del territorio; la cresta en principio se caracteriza por una xericidad mayor que la determinada por el piso bioclimático de la zona, mientras que el fondo de valle se verá afectado por una capa freática más o menos profunda (Figura 5).

Existen otros gradientes, generalmente peor representados en extensión, caracterizados por determinar tipos de paisajes de los que no suele formar parte la

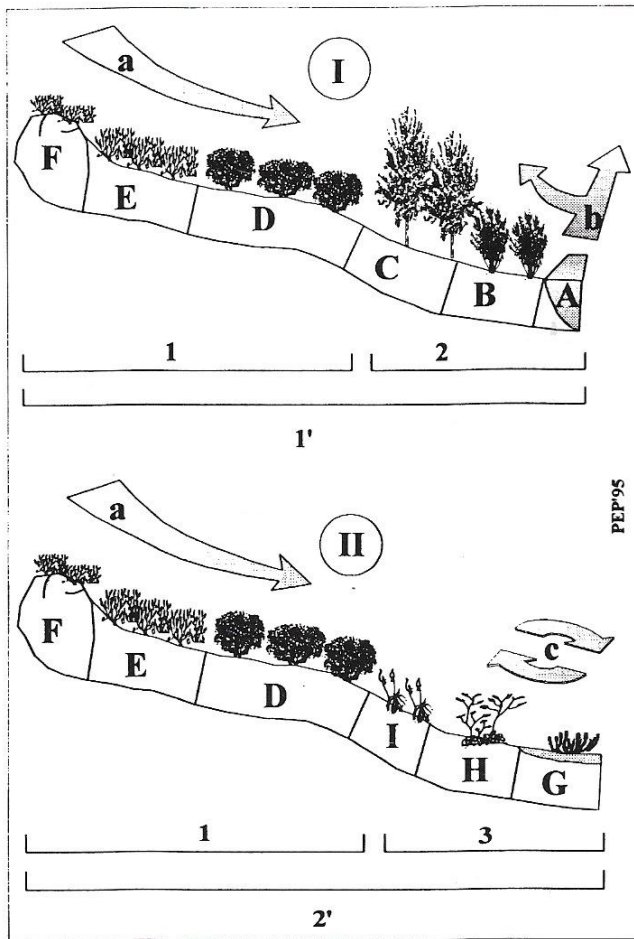
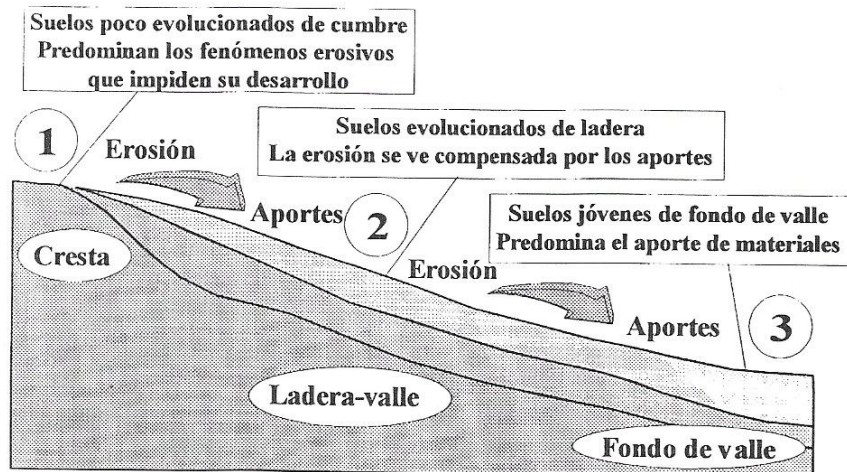


Figura 4. Comparación entre la disposición catenal de 9 teselas en un mismo territorio biogeográfico. En el esquema I el valle está atravesado por un río, mientras que en el II el área es endorreica y presenta saladares en la zona topográficamente más deprimida. Si la geoserie comprendiera todo el conjunto, los dos paisajes no serían comparables (1' y 2'); sin embargo, si consideramos tres geoseries en función de los gradientes ecológicos más destacables (a, b y c), la geoserie número 1 se repite en ambas áreas y nos permite tener un nexo de comparación y unión (el ejemplo se corresponde bien con lo que pasa al norte y al sur de la Sierra de Carrascoy (Murcia, España). (a = gradiente de ladera; b = gradientes de flujo e inundación de ríos; c = gradientes asociados de salinidad e inundación por aguas salobres).



1.- SERIE O COMPLEJO EXOSERIAL EDAFOXERÓFILO

2.-SERIE CLIMATÓFILO

3.-SERIE EDAFOHIGRÓFILO

Figura 5. En la unidad geomorfológica más común en la superficie terrestre (Cresta - Ladera/Valle - Fondo de Valle), el relieve controla la redistribución de masa y energía, condicionando la presencia de tres series o complejos exoseriales, que constituyen una *Geoserie Climatófila* o *Principal*.

serie climatófila territorial, como los presentes en riberas, ramblas, saladares, acantilados, lagos, zonas pantanosas, dunas, solanas abruptas, etc.

De acuerdo con estas consideraciones y siguiendo las propuestas de Bolòs (1962, 1963, 1984), consideramos que se pueden distinguir dos grandes tipos de geoserias: *Principales* o *Climatófilas* y *Especiales* o *Edafófilas*.

En la denominación de las geoserias, además del apelativo "climatófila" o "edafófila" parece adecuado resaltar otros detalles del medio en que se presentan (piso bioclimático, aspectos de física y/o química del suelo de interés) y referencias a su ubicación geográfica (ej. Geoserie climatófila mesomediterránea subhúmeda basófila bética).

Parece aún algo prematuro el entrar en la discusión acerca de las unidades infrageoserials, pero en nuestra intención de ligar la fitosociología catenal con la biogeografía serán aspectos geográficos los que deban de ensalzarse en tales subunidades.

2.1.4.3. Geoseries climatófilas

La *Geoserie Principal* está asociada con una catena edáfica; de este modo, sustrato, geomorfología, vegetación y bioclima se recogen en esta unidad fundamental de paisaje. La Geoserie Climatófila es, por tanto, la que integrando la catena básica (cresta, ladera-llano, vaguada) tiene como centro gravitacional la serie climatófila de la zona, que suele ocupar una posición central y privilegiada del paisaje. Incluye este tipo de geoserie tres series o, en su caso, complejos exoseriales; entre ellas una climatófila, que es la dominante en las zonas de pie de monte y llanura (Catena Principal según Bolòs 1962). Comprende también una serie o complejo exoserial edafoxerófilo, en los cresteríos más o menos rocosos de las cimas, y una serie edafohigrófila en el fondo de valle; esta última está afectada por un manto freático relativamente próximo a la superficie, el cual puede provocar inundaciones verticales por afloramiento del manto freático (Figura 6).

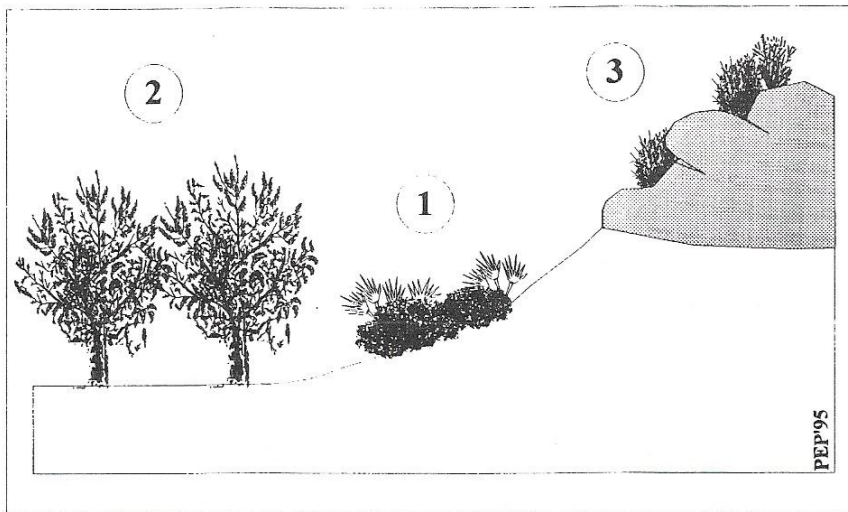


Figura 6. Geoserie climatófila en Río Aguas (Almería, España), piso bioclimático Termomediterráneo Semiárido: 1- *Sinchamaeropo humilis-Rhamnetum lycioidis*, 2- *Sinagrostio stoloniferae-Tamaricetum canariensis sinsuaedetosum verae*, 3- Complejo exoserial rupícola almeriense-occidental (incluye la asociación *Asparago horridi-Genistetum retamoidis*).

Obvia decir que en un área dada podrá presentarse más de una geoserie climatófila en función de la naturaleza química del sustrato. Este cambio de una geoserie climatófila por otra conlleva una información biogeográfica sumamente importante.

La serie o complejo exoserial de crestas en la geoserie principal es biogeográficamente muy interesante, pues en ella participan plantas muy resistentes y poco exigentes, que pueden invadir, tras alteración, áreas correspondientes a la serie climatófila adyacente. Es decir, en paisajes alterados los restos de vegetación climatófila pueden estar "deformados" por la introgresión de elementos con óptimo en las crestas (ej. *Amelanchier rotundifolia* (Lam.) Dum-Courset en las aceredas, *Juniperus oxycedrus* en encinares silicícolas, etc.). Cabe destacar las interpretaciones en esta línea que sobre el origen de muchas sabanas africanas postula Schnell (1971).

La serie o complejo exoserial de las crestas suele haberse calificado de edafoxerófilo (Rivas-Martínez 1987; Peinado & Rivas-Martínez 1987), pero esta interpretación no es generalizable, puesto que en las áreas de ombrótipo árido, hiperárido o ultrahiperárido los suelos ricos en materiales finos, a la inversa de lo que sucede bajo ombrótipes más favorables, representan las residencias ecológicas más secas para las plantas, mientras que los sustratos arenosos y, especialmente, los rocosos, proporcionan un mejor abastecimiento de agua a los vegetales (Walter 1977). Por estas razones en el desierto de Arizona o en el Negev los tipos de vegetación potencial de mayor biomasa se instalan en las crestas rocosas (Figura 7).

2.1.4.4. Geoserias especiales

Sometidas a las mismas restricciones que las climatófilas, se trata de células de paisaje especiales que suelen estar ligadas a una catena geomorfológica y edáfica particular (Bolòs 1962). Entre otras, incluyen las células de paisaje de dunas litorales, saladares, manglares, acantilados, riberas, ramblas, etc. Aunque pueden estar constituidas por varias series o complejos exoseriales (sistemas dunares, saladares, manglares, etc.) algunas integran una sola unidad, como sucede con las termo-xerófilas de solanas más o menos abruptas, o con las mesófilas de situaciones con algún tipo de compensación ómbrica.

Es prematuro el realizar aquí una propuesta completa de tipos de Geoserias Especiales, pero haremos referencia a algunas muy extendidas bajo diversos macrobioclimas o particularmente frecuentes y características en ciertos territorios.

2.1.4.4.1. Geoserias termo-xerófilas

Corresponden a laderas abruptas en exposición de solana, lo que origina la existencia de residencias ecológicas más cálidas que las determinadas por el macroclima local. Esto es debido a que los rayos solares llegan durante gran parte del año a la superficie del suelo con un ángulo próximo a los 90°, por lo que la cantidad de

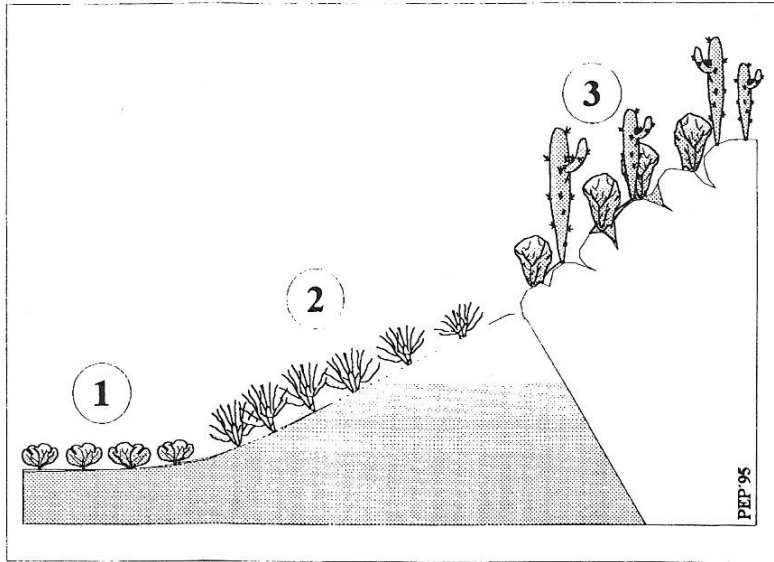


Figura 7. Ejemplo de geoserie climatofila en un territorio árido, en el cual la cresta sustenta la vegetación con mayor biomasa (Big Horn Mountains (Arizona, USA), piso bioclimático Mesotropical Árido): 1- *Sinatriplicetum polycarpeae*, 2- *Sinambrosio deltoideae-Larreetum tridentatae*, 3- *Sincercidio microphylli-Carnegietum giganteae*.

energía calorífica suministrada por unidad de superficie es muy alta. En relación con el hecho anterior, la evapotranspiración se intensifica, por lo que cabe calificar a dichas geoserias como termo-xerófilas. Estas geoserias suelen estar integradas por una sola serie o complejo exoserial y presentan el carácter de relícticas, pues están integradas por comunidades vegetales propias de territorios más cálidos y secos que los del entorno (Series termomediterráneas en territorios macroclimáticamente mesomediterráneos, o inframediterráneas en zonas termomediterráneas, etc.).

Su presencia en un territorio revela la existencia de periodos más cálidos que el actual, en los que tales tipos de vegetación termófilos y xerófilos pudieron incluir la vegetación climatofila. En otras palabras, estas geoserias suponen avanzadillas o infiltraciones en un territorio de asociaciones vegetales que previsiblemente podrían volver a extenderse si el clima virara a más cálido y seco; por ello su expansión o reducción por causas no antrópicas resulta sumamente interesante para valorar posibles cambios climáticos.

Como ejemplo de este tipo de geoserias citaremos las manifestaciones inframediterráneas en las solanas abruptas de la Sierra de Orihuela (Alicante) del

Periplocion angustifoliae y *Cosentinio-Lafuenteion rotundifoliae* en un entorno termomediterráneo (Alcaraz & Garre 1987; Peinado et al. 1992), o la presencia en Ensenada (Baja California, México), en un contexto termomediterráneo inferior, de matorrales arrosados crasifolios de carácter inframediterráneo (Delgadillo 1995).

2.1.4.4.2. Geoserias mesófilas

Representan la antítesis del caso anterior, al instalarse en depresiones en exposiciones umbrías, en las que la evapotranspiración se reduce como consecuencia de la menor insolación, mientras que topográficamente el suelo recibe aportes adicionales de agua de escorrentía, pero sin que ello suponga que el manto freático pueda afectar a las raíces de las plantas implicadas. En áreas de encajonamiento de ríos la existencia de este tipos de situaciones es particularmente frecuente, debido al microambiente saturado en humedad que se origina en torno a estos cursos de agua.

Al igual que en el caso precedente, estas geoserias, que son monoseriales, tienen un carácter de refugio de comunidades vegetales relicticas, las cuales pudieron estar notablemente extendidas en periodos más húmedos que el actual y suponen, por tanto, un reservorio de tipos de vegetación que podrían expandirse en el supuesto caso de un cambio climático más favorable ómbriamente.

Como ejemplos de este tipo de geoserias podemos citar las áreas relicticas con vegetación potencial de *Rubio longifoliae-Quercetum rotundifoliae* en el termomediterráneo semiárido murciano-almeriense (Sierra de Orihuela, Sierra de Carrascoy o Dehesa de Campoamor en la provincia de Alicante), que suponen una reliquia de ombrótipo seco en un entorno semiárido, o las áreas potenciales de avellanadas hiperhúmedas béticas (*Geo urbani-Coryletum avellanae*) en el entorno supramediterráneo húmedo de las Sierras de Segura (Albacete, Jaén y Granada).

2.1.4.4.3. Geoserias de suelos con toxicidad por metales pesados

Propias de afloramientos de materiales ricos en metales pesados, cuyos fenómenos de toxicidad sobre las plantas suponen una notable limitación para el asentamiento de las mismas. La cobertura vegetal se muestra más escasa que la de los territorios circundantes, con inclusión de endemismos y ecótijos edafófilos; no resulta rara la extensión de coníferas, que en ocasiones pueden pasar a constituir los elementos más evidentes en paisajes poco alterados. Ejemplos de estas geoserias monoseriales abundan en el sur de España (Sierra Bermeja, Málaga) o en el norte de California (montañas Klamath).

2.1.4.4.4. Geoserias riparias (ríos, ramblas, ríos salados, arroyos de montaña)

La limitación de la vegetación riparia, y por tanto las geoserias riparias, frente al entorno ha sido motivo de polémicas diversas, especialmente en el aspecto de la

consideración o no como ripícolas de las áreas húmedas que no suelen estar afectadas por el régimen ripario de forma directa.

En este orden de cosas Brown et al. (1979) asumen que la *inundación lateral* con agua es la principal fuerza que organiza y regula la función de las áreas riparias y que, por tanto, las tierras húmedas (wetlands), afectadas por un nivel freático elevado y por esporádicas inundaciones verticales, deben de separarse del concepto de riberas. Esta inundación produce efectos de alteración en el dinamismo de los cauces, afecta mecánicamente a las plantas, a la viabilidad de las semillas, a la fertilidad del suelo y a la oxigenación de las raíces (Stevens & Warning 1985; Metzler & Damman 1985; Blom et al. 1990; Rikard 1988; Titus 1990; Huennecke & Sharitz 1990).

Brinson (1990) considera la importancia del hidroperiodo como determinante fundamental de la vegetación de riberas; Hupp (1988, 1990) y Hupp & Simon (1991), desde la óptica de la ecología del paisaje, limitan las riberas a las terrazas activas de los ríos; Graf (1985) simplemente define como ripario lo que está cerca del cauce del río y directamente bajo la influencia de los procesos relacionados con él. Malanson (1993) considera como riparios los ecosistemas adyacentes a los ríos, siempre que estén afectados por procesos erosivos, de deposición o inundación lateral; además, este autor pone de relieve que la naturaleza del régimen hidrológico del lugar es lo que distingue a las áreas riparias de la "matriz" que les rodea.

Así pues, diversos enfoques científicos (geológicos, geomorfológicos, ecológicos, hidrológicos, etc.) coinciden en que lo fundamental en la determinación de la vegetación ripícola, y por tanto en las geoseries ripícolas, es el hecho de que esté sometida a la suma de la acción lenta y constante de erosión, transporte y deposición producidos por la corriente fluvial y del potente y episódico arrastre, inundación y soterramiento provocado por las avenidas (flujo). Estos factores imprimen a las geoseries de riberas una fuerte direccionalidad desde la cabecera hacia la desembocadura y siempre arrastra materiales, de modo que parte de la producción de aguas arriba va a parar aguas abajo, sin que exista la relación inversa (Malanson 1993; Ríos 1994).

En resumidas cuentas, es evidente que aunque en las geoseries principales hay teselas que presentan compensación edáfica por influencia de una capa freática próxima a la superficie del suelo, son independientes de los ríos, al no soportar tanto sus ritmos constantes como episódicos de gran potencia (avenidas).

Con esta concepción, las geoseries de riberas en su óptimo (suelos de vega) están integradas por dos series emergidas de vegetación vascular y por un complejo exoserial subacuático. Sin embargo, dentro de las geoseries ripícolas es necesario hacer distinciones entre las puramente dulceacuícolas de las de ríos salados, así como entre las de los cauces estacionales o permanentes sin suelos de vega (ramblas,

uadis, arroyos de montaña) y las de riberas amplias con fluvisoles potentes; cada uno de estos tipos presenta condicionantes ecológicos relativamente distintos, los cuales determinan particularidades en las geoserias.

2.1.4.4.5. Geoserias de lagos naturales

Integran a las series de vegetación de los márgenes de lagos, afectadas más o menos ocasionalmente por la subida del nivel del agua y por la influencia del manto freático, así como a la vegetación subacuática inmediata.

2.1.4.4.6. Geoserias de zonas pantanosas

Los procesos erosivos, de una intensidad inusitada en las áreas tropicales pluviales y pluviestacionales (excepcionalmente en las infracolinias), originan la existencia de grandes llanuras que pueden estar sometidas a inundación buena parte del año. Estas áreas pantanosas tienen una vegetación muy peculiar que determina unos elementos de paisaje excepcionales. En general las áreas pantanosas tropicales no presentan aguas estancadas, sino que aquellas fluyen con lentitud en un sistema de drenaje extensivo, como sucedía en buena parte de la península de Florida (U.S.A.) antes de que la influencia humana modificara este sistema natural.

La vegetación de las zonas pantanosas tropicales se distribuye en función de la profundidad media del agua y de las posibilidades de desecación parcial o total en superficie en el período seco si se trata de un área tropical pluviestacional.

2.1.4.4.7. Geoserias de zonas turbosas

La acumulación de agua y la anoxia radical determinan la existencia de estas geoserias especiales, de especial extensión en las áreas frías templadas y boreales, pero existentes incluso en las altas montañas tropicales, como el monte Kenia o los altiplanos andinos.

2.1.4.4.8. Geoserias de zonas salinas

Comprenden la vegetación de zonas afectadas por salinidad edáfica y en ocasiones por inundaciones verticales con aguas salobres. En los saladares mediterráneos ibéricos los tarayales (*Tamaricion boveano-canariensis*) están en posiciones particulares, más favorables desde el punto de vista edáfico, como ciertas elevaciones o situaciones topográficas que faciliten la circulación del agua, lo que conlleva descensos de salinidad; además de los datos edáficos que sustentan estas afirmaciones, la tendencia contagiosa en la presencia de los tarays y la frecuente linealidad que muestran son indicios de las mismas (Ortiz et al. 1995).

Las series de las zonas salinas, muchas de ellas integradas por una o pocas etapas, se disponen catenalmente en función de la existencia de períodos más o menos prolongados de inundación por aguas salobres, de las oscilaciones de la

salinidad a lo largo del año y de los valores máximos de salinidad en los horizontes superiores del perfil edáfico (Alcaraz et al. 1989).

2.1.4.4.9. Geoseries de manglares

Las zonas intermareales termo e infratropicales y, con un notable empobrecimiento, las infracolinias, en ensenadas y otros lugares resguardados de los embates de las tempestades y el oleaje directo son asiento de una de las unidades de paisaje más relevantes de las costas tropicales, el manglar. En esta unidad catenal las series de vegetación se distribuyen en bandas paralelas a la costa, en relación con la variable duración del periodo de cobertura del sustrato por las aguas marinas.

2.1.4.4.10. Geoseries de sistemas dunares litorales

En ellas la vegetación se enfrenta a la movilidad del sustrato, una cierta sequía fisiológica, pobreza en nutrientes y, al menos parcialmente, el pernicioso efecto de la maresía o hálito marino. La zonación en estas geoseries es muy marcada bajo todos los macrobioclimas de la tierra, con áreas de playa alta, duna embrionaria, cresta de duna, duna semifija y duna fija, interrumpidas en algunos puntos por depresiones interdunares más o menos afectadas por una capa freática salina.

2.1.4.4.11. Geoseries de costas de acantilado

Están afectadas por un gradiente negativo de salinidad aérea desde el nivel del mar hasta una distancia variable de la costa, en función de la intensidad media del oleaje y de los vientos. En lo que respecta a series de vegetación con predominio de plantas vasculares, integran dos unidades con distinta intensidad de maresía, pero hay que incluir también las áreas exclusivamente colonizadas por criptógamas en contacto más o menos directo con las olas.

2.1.4.4.12. Geoseries de zonas con prolongada acumulación de nieve

En general son de reducida extensión, pero conforman unos elementos de paisaje muy evidentes, en los que las teselas, caso de presentarse más de una, se disponen en cinturones más o menos concéntricos en función de la duración del periodo de innivación. En la Europa Occidental los neveros están colonizados por comunidades briofíticas o cormofíticas herbáceas y arbustivas, pero esta pauta puede variar en otros territorios en función del fondo florístico; así, por ejemplo, en la costa pacífica de Norteamérica los neveros oromediterráneos inferiores llevan el impresionante *Abies magnifica* Andr. Murray, los oromediterráneos superiores se caracterizan por *Tsuga mertensiana* (Bong.) Carrière, los subalpinos hiperhúmedos por *Chamaecyparis nootkatensis* (D. Don) Spach, etc.

3. FITOSOCIOLOGÍA Y BIOGEOGRAFÍA

3.1. Generalidades

La unidad básica en biogeografía vegetal es aceptada por la mayoría de los autores con la denominación de Distrito. Sin embargo, los criterios para delimitar dicha unidad son muy diversos y en general predominan en la literatura los fundamentados en el conocimiento del área de distribución de táxones.

En un contexto más relacionado con la fitosociología, Braun-Blanquet (1969) considera a los distritos como territorios *poseedores de comunidades particulares de rango inferior (variantes, facies), sin especies endémicas en asociaciones propias*. Incidiendo en esta forma de integrar áreas de distribución de táxones y sintáxones en el reconocimiento y delimitación de la unidad distrital, Rivas-Martínez (1987) considera que el distrito debe ser una *comarca caracterizada por la existencia de asociaciones y especies peculiares que faltan en áreas o distritos próximos, así como por un uso tradicional del territorio ejercido por el hombre*; considera además este autor que un tratamiento en esta línea favorecería la unión entre la Geografía Humana y la Biogeografía.

Bolòs (1962, 1963, 1984), centrándose más de lleno en lo que sería el sentido de la fitosociología integrada, propone que la unidad básica en biogeografía, el distrito, se reconozca a partir de la *combinación repetitiva de geoseries, climatófilas y especiales, en un territorio dado*.

3.2. Consideraciones sobre el sentido del distrito dentro de una Fitosociología Integrada

Las propuestas de Oriol de Bolòs se enclavan en la que parece ser la vía más lógica para ligar fitosociología catenal y fitosociología biogeográfica, pero la construcción de un sistema biogeográfico con este fundamento no está exenta de ciertos problemas sobre los que es preciso reflexionar. En efecto, la aceptación generalizada de una biogeografía con unidades jerarquizadas, en varios niveles, nos obliga a tener en mente desde el primer momento la necesidad de definir criterios que permitan unir por similitudes los distritos para definir superdistritos, sectores y así sucesivamente, hasta el máximo rango, el reino.

En otras palabras, los distritos pueden constituirse a partir de una combinación repetitiva de geoseries, pero la unión de dos o más distritos en una unidad de rango superior (superdistrito o sector) precisa de que tengan rasgos comunes que nos permitan identificarlos científicamente como similares y, por tanto, agrupables en una estructuras de rango superior. El esfuerzo en la definición de las geoseries que se ha realizado en el capítulo anterior iba en buena medida dirigido a abrir este camino,

de modo que exista la posibilidad de que dos distritos más o menos próximos espacialmente puedan unirse por similitudes para integrar una unidad superior, al compartir unas determinadas geoserias.

Tal y como se han conceptualizado en el capítulo anterior, las geoserias climatófilas suelen ser las de mayor extensión superficial y en las que se acentúan los aspectos biogeográficos territoriales (incluye las series climatófilas y las series y/o complejos exoseriales edafoxerófilos, ricos en paleoendemismos de areal a veces muy restringido); por estas razones resultan ser el núcleo de vertebración más apropiado para unir distritos biogeográficos próximos en el ámbito de la fitosociología integrada, dando lugar a la unidad inmediata de rango superior o Superdistrito.

En base a la discusión anterior, podemos decir que un distrito corresponderá a un territorio de amplitud relativamente reducida, caracterizado por poseer al menos una geoserie climatófila, más o menos completa, y alguna o algunas geoserias especiales.

La diferencia entre un distrito y los adyacentes que pertenecen a la misma unidad superior (superdistrito), y que por tanto comparten alguna geoserie climatófila, se sustenta en el hecho de poseer una o más geoserias edafófilas ausentes en aquellos, que a su vez también tendrán geoserias especiales diferenciales.

Un problema a tener presente es el de los isleos, particularmente evidentes en el caso de las áreas montañosas en un entorno más cálido. Si estas áreas elevadas sobre el entorno, que pueden incluir pisos bioclimáticos ausentes en aquél, se considerasen como unidades distritales particulares, no habría criterio científico para ligarlas a las tierras bajas que las rodean. Al menos en estos casos, es evidente la necesidad de considerar unidades distritales que se extiendan a través de dos o más pisos bioclimáticos; esto no debe suponer una desventaja, pues tales peculiaridades pueden ser de gran utilidad en la posterior caracterización de superdistritos, sectores o incluso provincias biogeográficas (por ejemplo, Alcaraz *et al.* (1989) destacan que las montañas elevadas dentro del sector Almeriense presentan series de marcado matiz bético, mientras que las montañas del sector Murciano manifiestan relaciones manchegas).

Tras estas consideraciones, la definición de Distrito desde nuestra óptica de la Biogeografía integrada podría ser la siguiente: *Territorio, generalmente de extensión reducida, geomorfológicamente homogéneo, caracterizado por poseer al menos una geoserie climatófila y una o más edafófilas, el cual se diferencia de cualquier distrito colindante al menos en una de sus geoserias especiales.*

Los resultados de aplicar estos criterios serán probablemente muy similares a los obtenidos en las aproximaciones biogeográficas en las que se le dio gran importancia al área de distribución de sintáxones (Alcaraz *et al.* 1989, 1991 a; Rivas-Martínez 1987), pero permitirán precisar mucho más las características y límites de los

distritos, al presentar éstos combinaciones repetitivas, por tanto cartografiables, de unidades geomorfológicas y edáficas.

En este orden de cosas, en la figura 8 se presenta una aproximación con esta óptica para un territorio reducido del sureste ibérico (provincias de Alicante y Murcia). De forma orientativa se ha usado el término subgeoserie para destacar cualquier tipo de variación geográfica en el seno de una geoserie, si bien este concepto deberá ser matizado en el futuro. En la figura los distritos se destacan por un número de orden y una letra indicativa de la pertenencia a un superdistrito u otro. En el sentido biogeográfico dado hasta ahora para el territorio (Alcaraz *et al.* 1991a) los distritos que llevan la letra **A** pertenecen al subsector Murciano-Meridional, con la letra **B** al Alicantino y con la letra **C** al Murciano-Septentrional.

Las principales características de cada uno de los distritos reconocidos se detallan a continuación:

- 1A- (*Distrito Miravete - Paisaje Lunar*) Piso bioclimático Termomediterráneo Semiárido superior. Alternancia de margas, areniscas y calizas, estas últimas en las cumbres; existencia de lavado de sales hacia las depresiones, en las que se presentan áreas salinas. Geoserie climatófila termomediterránea semiárida superior murciano-almeriense (subgeoserie murciano-meridional), Geoserie edafohalófila termo-mesomediterránea murciano-almeriense (subgeoserie alicantino-murciana), Geoserie ripícola-halófila murciano-almeriense.
- 2A- (*Distrito huertas de Murcia - Orihuela*) Piso bioclimático Termomediterráneo Semiárido superior. Valle aluvial del Segura, incluyendo la llanura de inundación y el pie de monte. Geoserie climatófila termomediterránea semiárida superior murciano-almeriense (subgeoserie murciano-meridional, pero con representación fundamentalmente de la serie edafohigrófila), Geoserie edafófila ripícola termomediterránea semiárida murciano-almeriense.
- 3A- (*Distrito sierras de Orihuela - Callosa*) Piso bioclimático Termomediterráneo Semiárido superior. Llanos cuaternarios de materiales blandos y elevaciones abruptas de calizas y dolomías con acusadas pendientes en las solanas debido a la existencia de fenómenos de cabalgamiento. Geoserie climatófila termomediterránea semiárida superior murciano-almeriense (subgeoserie murciano-meridional), Geoserie termo-xerófila inframediterránea reléctica murciano-meridional, Geoserie mesófila termomediterránea reléctica murciano-meridional, Geoserie murciano-almeriense de ramblas pedregosas.
- 4A- (*Distrito Espinardo - Cabezo de Torres*) Piso bioclimático Termomediterráneo Semiárido superior. Materiales aluviales del antiguo cauce

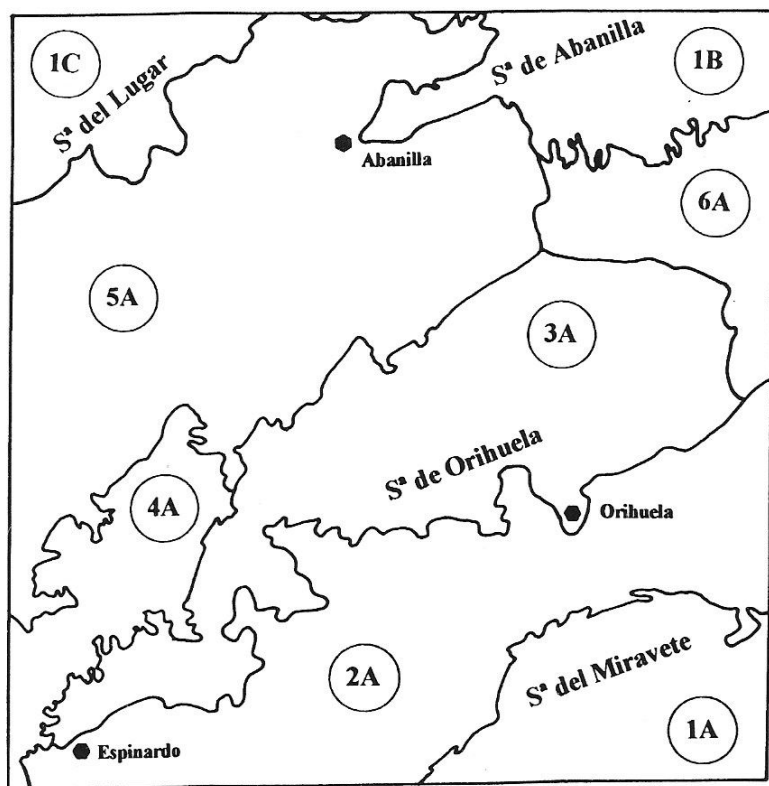


Figura 8. Aplicación de las propuestas sobre el concepto en Fitosociología Integrada de Distrito para un territorio murciano-almeriense situado entre las provincias de Alicante y Murcia (detalles en el texto).

del Río Segura, relieves redondeados casi sin escarpes acusados. Geoserie climatofila termomediterránea semiárida superior murciano-almeriense (subgeoserie murciano-meridional, con escasísima representación del complejo exoserial de crestas), Geoserie murciano-almeriense de ramblas limo-arcillosas.

- 5A- (Distrito Molina de Segura - Fortuna - Abanilla) Piso bioclimático Termomediterráneo Semiárido superior. Abundantes margas yesíferas, que dan relieves redondeados; tendencia a la acumulación de sales solubles en las depresiones, mientras que los yesos duros pueden abundar en los resaltes del relieve. Geoserie climatofila termomediterránea semiárida superior murciano-almeriense (subgeoserie murciano-meridional, con ausencia del complejo

exoserial de crestas), Geoserie edafóhalófila termo-mesomediterránea murciano-almeriense (subgeoserie alicantino-murciana).

- 6A- (*Distrito Albaterra - El Hondo*) Piso bioclimático Termomediterráneo Semiárido superior. Zona con acusado endorreísmo y salinización, materiales finos (limos y arcillas). Geoserie climatófila termomediterránea semiárida superior murciano-almeriense (subgeoserie murciano-meridional, muy fragmentaria y representada fundamentalmente por la serie edafohigrófila), Geoserie edafóhalófila termo-mesomediterránea murciano-almeriense (subgeoserie alicantino-murciana).

- 1B- (*Distrito sierras de Abanilla - Crevillente*) Piso bioclimático Termomediterráneo Semiárido superior, ligera representación del mesomediterráneo inferior. Relieves abruptos, particularmente en solanas, integrados por calizas y areniscas; materiales coluviales en los márgenes de las elevaciones. Geoserie climatófila termomediterránea semiárida superior murciano-almeriense (subgeoserie alicantina), Geoserie climatófila mesomediterránea inferior semiárida murciano-almeriense (subgeoserie alicantina). Geoserie murciano-almeriense de ramblas pedregosas.

- 1C- (*Distrito Estación de Blanca - La Garapacha*) Piso bioclimático Mesomediterráneo inferior semiárido. Elevaciones de materiales carbonatados duros y depresiones más o menos margosas, interrumpidas localmente por extrusiones diapíricas. Geoserie climatófila mesomediterránea inferior semiárida murciano-almeriense (subgeoserie murciano-septentrional). Geoserie murciano-almeriense de ramblas pedregosas.

Bibliografía

- Alcaraz, F. 1984. *Flora y vegetación del N.E. de Murcia*. Serv. Publ. Universidad de Murcia, Murcia.
- Alcaraz, F., Díaz, T., Rivas-Martínez, S. & Sánchez Gómez, P. 1989. Datos sobre la vegetación del Sureste de España: Provincia Biogeográfica Murciano-Almeriense. IV Excursión Internacional de Fitosociología. *Itinera Geobot.* 2: 5-133.
- Alcaraz, F. & Garre, M. 1987. Vegetación de las montañas del sector Murciano. *Lazaroa* 7: 473-485.
- Alcaraz, F., Ríos, S., Inocencio, C. & Robledo, A. (en prensa). Variation in the riparian landscapes along the Segura river basin (SE Spain). *J. Veg. Sci.*
- Alcaraz, F., Sánchez Gómez, P. & de la Torre, A. 1991a. Biogeografía de la provincia Murciano-Almeriense hasta el nivel de subsector. *Rivasgodaya* 6: 77-100.
- Alcaraz, F., Sánchez Gómez, P., De La Torre, A., Ríos, S. & Álvarez Rogel, J. 1991b. *Datos sobre la vegetación de Murcia (España)*. *Guía Geobotánica de la excursión de las XI Jornadas de Fitosociología*. DM & PPU eds., Lérida.

- Anguita, F. & Moreno, F. 1993. *Procesos geológicos externos y geología ambiental*. Ed. Rueda, Madrid.
- Anseau, C. & Grandtner, M.M. 1990. Symphytosociologie du paysage végétale. *Phytocoenologia* 19 (1): 109-122.
- Anseau, C. & Grandtner, M.M. 1991. Synassociations de trois secteurs collinéens du Québec méridional. *Phytocoenologia* 19: 429-444.
- Austin, M.P. & Smith, T.M. 1989. A new model for the continuum concept. *Vegetatio* 83: 35-47.
- Barkman, J.J., Moravec, J. & Rauschert, S. 1986. Code of Phytosociological Nomenclature. *Vegetatio* 67: 145-195.
- Béguin, C. & Hegg, O. 1975. Quelques associations d'associations (sigmassociations) sur les anticlinaux jurassiens recouvertes d'une végétation naturelle potentielle (essai d'analyse scientifique du paysage). *Doc. Phytosociol.* 9-14: 9-18.
- Béguin, C. & Hegg, O. 1976. Une sigmassociation remarquable au pied du premier anticlinal jurassin (Σ *Xerobrometum/Coronillo-Quercetum...*). *Doc. Phytosociol.* 15-18: 15-24.
- Béguin, C., Grandtner, M.M. & Gervais, C. 1994. Analyse symphytosociologique de la végétation littorale du Saint-Laurent près de Cap-Rouge, Québec. *Phytocoenologia* 24: 27-51.
- Benayas, J. 1992. *Paisaje y educación ambiental. Evaluación de cambios de actitudes hacia el entorno*. M.O.P.T., Madrid.
- Bertrand, G. 1968. Paysage et géographie physique globale. Esquisse méthodologique (1). *Revue géographie des Pyrénées et du Sud-Ouest* 39(3): 249-272.
- Bertrand, G. 1969. Écologie de l'espace géographique. Recherches pour une "Science du paysage". *C. R. Soc. Biogéogr.* 406: 195-205.
- Blom, C.W.P.M., Bogemann, G.M., Laan, P.; van der Sman, A.J.M., van de Steeg, H.M. & Voeselek, L.A.C.J. 1990. Adaptations to flooding in plants from river areas. *Aquatic Botany* 38: 29-47.
- Bolòs, O. 1962. *El paisaje vegetal barcelonés*. Universidad de Barcelona.
- Bolòs, O. 1963. Botánica y Geografía. *Mem. R. Acad. Ci. Artes Barcelona* 34: 443-480.
- Bolòs, O. 1984. Plant landscape (phytotopography). In: Kuhbier, H., Alcover J.A. & Guerau, T. (eds.) *Biogeography and Ecology of the Pityusic Islands*: 185-221, The Hague.
- Braun-Blanquet, J. 1919. Essai sur les notions d'élément et de territoire phytogéographiques. *Arch. Sc. Phys. et Nat.*
- Braun-Blanquet, J. 1969. *Fitosociología. Bases para el estudio de las comunidades vegetales*. Ed. H. Blume, Madrid.

- Braun-Blanquet, J. & Pavillard, J. 1928. *Vocabulaire de Sociologie Végétale*, 3^a ed., Montpellier.
- Brinson, M.M. 1990. Riverine forests. In: Lugo, A. E., Brinson, M. & Brown, S. (eds.), *Forested Wetlands. Ecosystems of the World* 15: 87-141. Elsevier, Amsterdam.
- Brown, S., Brinson, M.M. & Lugo, A.E. 1979. Structure and function of riparian wetlands. In: Johnson, R.R. & McCormick, J.F. (eds.), *Strategies for Protection and Management of Floodplain Wetlands and other Riparian Ecosystems*. US Forest Service General Technical Report WO-12: 17-31.
- Costa, M. 1992. Estudio del paisaje vegetal. Comunicación presentada al Congreso de la Asociación Italiana de Fitosociología. Nápoles.
- Dansereau, P. 1985. *Essai de classification et de cartographie écologique des espaces*. Études écologiques 10, Lab. écol. for., Univ. Laval, Québec.
- Deil, U. 1990. Approches géobotaniques pour l'analyse des structures végétales anthropiques à travers des exemples marocains. In: Bencherifa, A. & Popp H. (eds.) *Le Maroc: espace et société*. Passauer Mittelmeerstudien 1., Passau.
- Delgadillo, J. 1995. *Introducción al conocimiento bioclimático, fitogeográfico y fitosociológico del Suroeste de Norteamérica (Estados Unidos y México)*. Tesis Doctoral, Univ. Alcalá de Henares.
- Dokuchaiev, V.V. 1898. *Écrits (en ruso)*. Reimpresión 1951. Vol. 6. Akad. Nauk, Moscou.
- Duchafour, PH. 1987. *Manual de edafología*. Masson S.A., Barcelona
- Escribano, M.M.; De Frutos, M.; Iglesias, E.; Mataix, C. & Torrecilla, I. 1991. *El paisaje*. M.O.P.T., Madrid.
- Flahault, CH. 1901. Introduction sur la flore et la végétation de la France. In: Coste, H.; *Flore descriptive et illustrée de la France, de la Corse et des contrées limitrophes*: 1-52. Albert Blanchard., Paris.
- Forman, R.T.T. 1990. The beginnings of landscape ecology in America. In: Zonneveld, I.S. & Forman, R.T.T. (eds.), *Changing Landscapes: An Ecological Perspective*: 35-41. Springer-Verlag, New York.
- Forman, R.T.T. & Godron, M. 1981. Patches and structural components for a landscape ecology. *BioScience*, 31: 733-740.
- Forman, R.T.T. & Godron, M. 1986. *Landscape Ecology*. Wiley, New York.
- Géhu, J.M. 1974. Sur l'emploi de la méthode phytosociologique sigmatiste dans l'analyse, la définition et la cartographie des paysages. *C.R. Acad. Sc. Paris* 279: 1167-1170.
- Géhu, J.M. 1976. Sur les paysages végétaux ou sigmassociations des prairies salées du Nord-Ouest de la France. *Doc. Phytosociol.* 15-18: 57-62.
- Géhu, J.M. 1977. Le concept de sigmassociation et son application a l'étude du paysage vegetal des falaises atlantiques françaises. *Vegetatio* 34 (2): 117-125.

- Géhu, J.M. 1978a. Les sigmassociations de la xérocère des dunes atlantiques françaises de Dunkerque à Biarritz. In: Tüxen, R. (ed.), *Assoziationskomplexe (Sigmeten)* Ber. Intern. Symposium IVV: 77-82. Ed. Cramer, Vaduz.
- Géhu, J.M. 1978b. Premières éléments pour un sigmasystème des dunes sèches holarctiques. In: Tüxen, R. (ed.), *Assoziationskomplexe (Sigmeten)* Ber. Intern. Symposium IVV: 267-272. Ed. Cramer, Vaduz.
- Géhu, J.M. 1979. Pour une approche nouvelle des paysages végétaux: la symphytosociologie. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 126: 213-223.
- Géhu, J.M. 1986. Des complexes de groupements végétaux à la phytosociologie paysagère contemporaine. *Inform. Bol. Ital.* 18: 53-83.
- Géhu, J.M. & Géhu-Franck, J. 1978a. Essai sur les synassociations forestières du Jura français moyen. In: Tüxen, R. (ed.) *Assoziationskomplexe (Sigmeten)*. Ber. Intern. Symposium IVV: 179-188. Ed. Cramer, Vaduz.
- Géhu, J.M. & Géhu-Franck, J. 1978b. Approche symphytosociologique des Agrocénoses du Nord de la France. In: Tüxen, R. (ed.) *Assoziationskomplexe (Sigmeten)* Ber. Intern. Symposium IVV: 303-308. Ed. Cramer, Vaduz.
- Géhu, J.M. & Grandtner, M.M. 1982. Les unités symphytosociologiques des sables côtiers des îles de la Madeleine, Québec. *Naturaliste Can.* 109: 205-212.
- Géhu, J.M. & Rivas-Martínez, S. 1981. Notions fondamentales de phytosociologie. In: Dierschke, H. (ed.) *Syntaxonomie*. Ber. Intern. Symposium IVV: 5-53. Ed. Cramer, Vaduz.
- González Bernáldez, F. 1981. *Ecología y Paisaje*. H. Blume, Madrid.
- Graf, W.L. 1985. *The Colorado River*. Resource Publications in Geography. Association of American Geographers, Washington.
- Grosjean, G. 1975. Raumtypisierung nach geographischen Gesichtspunkten als Grundlage der Raumplanung auf höherer Stufe. *Geographica Bernensia*: 58 pp.
- Grossman, L. 1977. Man-environmental relationships in anthropology and geography. *Assoc. Amer. Geogr. Ann.* 67: 126-144.
- Huenneke, L.F. & Sharitz, R.R. 1990. Substrate heterogeneity and regeneration of a swamp tree, *Nyssa aquatica*. *American Journal of Botany* 77: 413-419.
- Hupp, C.R. 1988. Plant ecological aspects of flood geomorphology and paleoflood history. In: Baker, V.R., Kochel, R.C. & Patton, P.C. (eds.) *Flood Geomorphology*: 355-356. J. Wiley, New York.
- Hupp, C.R. 1990. Vegetation patterns in relation to basin hydrogeomorphology. In: Thornes, J.B. (ed.) *Vegetation and Erosion*: 217-237. J. Wiley, New York.
- Hupp, C.R. & Simon, A. 1991. Bank accretion and the development of vegetated depositional surfaces along modified alluvial channels. *Geomorphology* 4: 111-124.
- Loidi, J. 1991. Vegetation series: its use for small scale geobotanical mapping. *Phytocoenosis* 3 (N.S.): 119-122.

- Luder, P. 1981. The diversity of landscape ecology. Definition and attempt at empirical identification. *Angewandte Botanik* 55: 321-329.
- Malanson, G. 1993. *Riparian landscapes*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Metzler, K.J. & Damman, A.W.H. 1985. Vegetation patterns in the Connecticut River floodplain in relation to frequency and duration of flooding. *Nature Canada* 112: 535-547.
- Mikesell, M.W. 1968. Landscape. *Int. Encyclo. Soc. Sci.* 8: 575-580.
- Naveh, Z. & Lieberman, A.S. 1984. *Landscape Ecology. Theory and Application*. Springer-Verlag, New York.
- Neuhäusl, R. & Neuhäuslova-Novotna, Z. 1979a. Pflanzengesellschaften und Landschaftstypen am Beispiel des Gebirges Zelezne hory. *Doc. Phytosociol. N.S.*, 4: 757-766.
- Neuhäusl, R. & Neuhäuslova-Novotna, Z. 1979b. Synökologische Differenzierung der natürlichen Waldgesellschaften des Zelezne hory-Gebirges (Ostböhmen). *Phytocoenologia* 6: 455-483.
- Orme, A.R. 1980. The need for physical geography. *Professional Geographer* 32: 141-148.
- Ortiz, R., Álvarez Rogel, J. & Alcaraz, F. 1995. Soil-vegetation relationships in two coastal salt marshes in Southeastern Spain. *Arid Soil Res. Rehab.* 9.
- Passarge, S. 1908. Die natürlichen Landschaften Afrikas. *Petermanns Mitt.* 54: 147-160.
- Passarge, S. 1930. Wesen, Aufgaben und Grenzen der Landschaftskunde. *Petermanns Mitt.* (Ergänzungsheft) 209: 29-44.
- Peinado, M., Alcaraz, F. & Martínez-Parras, J.M. 1992. *Vegetation of Southeastern Spain*. Flora et Vegetatio Mundi, 10. Ed. Cramer, Berlin.
- Peinado, M. & Rivas-Martínez, S. 1987 (eds.). *La vegetación de España*. Ed. Universidad de Alcalá de Henares.
- Porta, J., López-Acevede, M. & Roquero, C. 1994. *Edafología para la agricultura y el medio ambiente*. Mundi-Prensa, Madrid.
- Rikard, M.W. 1988. *Hydrologic and Vegetative Relationships of the Congaree Swamp National Monument (South Carolina)*. Ph. Dr. dissertation, Clemson University, Clemson.
- Ríos, S. 1994. *El paisaje vegetal de las riberas del Río Segura (S.E. de España)*. Tesis Doctoral, Universidad de Murcia.
- Risser, P.G., Karr, J.R. & Forman, R.T.T. 1984. *Landscape Ecology. Directions and Approaches*. Illinois Natural History Survey Special Publications N° 2, Champaign.
- Rivas-Martínez, S. 1976. Sinfitosociología, una nueva metodología para el estudio del paisaje vegetal. *Anales Inst. Bot. Cavanilles* 33: 179-188.

- Rivas-Martínez, S. 1978. Sobre las sinasociaciones de la Sierra de Guadarrama. In: Tüxen, R. (ed.) *Assoziationskomplexe (Sigmaten)* Ber. Intern. Symposium IVV: 189-212. Ed. Cramer, Vaduz.
- Rivas-Martínez, S. 1982a. Series de vegetación de la región Eurosiberiana de la Península Ibérica. *Lazaroa* 4: 155-166.
- Rivas-Martínez, S. 1982b. *Memoria del mapa de series de vegetación de la provincia de Madrid*. Diputación de Madrid.
- Rivas-Martínez, S. 1987. *Memoria del mapa de series de vegetación de España*. I.C.O.N.A., Madrid.
- Rivas-Martínez, S. 1994a. Clasificación bioclimática de la Tierra. *Folia Botanica Matritensis* 12: 1-20.
- Rivas-Martínez, S. 1994b. Dynamic-zonal phytosociology as landscape science. *Phytocoenologia* 24: 23-25.
- Rivas-Martínez, S., Arnáiz, C., Barreno, E. & Crespo, A. 1977. Apuntes sobre las provincias corológicas de la Península Ibérica e Islas Canarias. *Opusc. Bot. Pharm. Complutensis* 1: 1-48.
- Rougerie, G. 1969. *Géographie des paysages*. P.U.F., Paris.
- Sánchez Gómez, P. & Alcaraz, F. 1993. *Flora, vegetación y paisaje vegetal de las Sierras de Segura Orientales*. Instituto de Estudios Albacetenses, Albacete.
- Schmithüsen, J. 1963. Der wissenschaftliche Landschaftsbegriff. *Mitteilungen der floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft* NF 10: 9-19.
- Schmithüsen, J. 1964. *Was ist eine Landschaft?*. Erkundliches Wissen, Part 9. Franz Steiner, Wiesbaden.
- Schmithüsen, J. 1967. *Fliessengefüge der Landschaft und Oekotop*. Zum Gegenstand und zur Methode der Geographie, Darmstadt: 444-464, Darmstadt.
- Schmithüsen, J. 1968. *Allgemeine Vegetationsgeographie*. Lehrbuch der Allgemeinen Geographie, 4, Berlin.
- Schnell, R. 1971. *Introduction a la phytogéographie des pays tropicaux. 2. Les milieux-Les groupements végétaux*. Gauthier-Villars, Paris.
- Schwabe-Braun, A. 1979. Sigma-Soziologie von Weidefeldern im Schwarzwald: Methodik, Interpretation und Bedeutung für den Naturschutz. *Phytocoenologia* 6: 21-131
- Stevens, L.E. & Warning, G.L. 1985. The effects of flooding on the riparian plant communities in Grand Canyon. In: Johnson, R.R., Ziebell, C.D., Patton, D.R., Folliot, P.F. & Hamre, R.H. (eds.), *Riparian Ecosystems and Their Management: Reconciling Conflicting Uses*. US Forest Service General Technical Report RM.120: 81-86.
- Theurillat, J.P. 1992. L'analyse du paysage végétal en symphytocoenologie: ses niveaux et leurs domaines spatiaux. *Bull. Ecol.* 23: 83-92.
- Thornes, J.B. 1990. *Vegetation and Erosion*. J. Wiley, Chichester.

- Titus, J.H. 1990. Microtopography and woody plant regeneration in a hardwood floodplain swamp in Florida. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 117: 429-437.
- Troll, C. 1939. Luftbildplan und ökologische Bodenforschung. *Zeitschrift der Gesellschaft für Erdkunde, Berlin*: 241-298.
- Troll, C. 1950. Die geographische Landschaft und ihre Erforschung. *Studium Generale (Heidelberg)* 3: 163-181.
- Troll, C. 1966. *Ökologische Landschaftsforschung und vergleichende Hochgebirgsforschung*. Erdkundliches Wissen. Schriftenfolge für Forschung und Praxis. Heft II. Franz Steiner, Wiesbaden.
- Troll, C. 1968. Landschaftsökologie. In: Tüxen, R. (ed.), *Pflanzensoziologie und Landschaftsökologie*. Ber. Int. Symp. IVV: 1-21. W. Junk, Den Haag.
- Tüxen, R. 1956. Die heutige potentielle natürliche Vegetation als Gegenstand für Vegetationskartierung. *Angew. Pflanzensoziologie* 13.
- Tüxen, R. 1973. Vorschlag zur Aufnahme von Gesellschaftskomplexen in potentielle natürlichen Vegetationsgebieten. *Acta Bot. Acad. Sc. Hungaricae*, 19: 379-384.
- Tüxen, R. 1977. Zur Homogenität von Sigmassoziationen, ihrer syntaxonomischen Ordnung und ihrer Verwendung in der Vegetationskartierung. *Doc. Phytosociol. N.S.* 1: 321-328.
- Tüxen, R. 1978a. Bemerkungen zur historischen, begrifflichen und methodischen Grundlagen der Synsoziologie. In: Tüxen, R. (ed.), *Assoziationskomplexe (Sigmeten)*. Ber. Intern. Symposium IVV: 3-12. Vaduz.
- Tüxen, R. 1978b. Versuch zur Sigma-Syntaxonomie mitteleuropäischen Flusstal-Gesellschaften. In: Tüxen, R. (ed.), *Assoziationskomplexe (Sigmeten)* Ber. Intern. Symposium 1977 in Rinteln: 273-286. Ed. Cramer, Vaduz.
- Viles, H.A. (ed.) 1988. *Biogeomorphology*. Blackwell, Oxford.
- Walter, H. 1977. *Zonas de vegetación y clima*. Omega, Barcelona.