

Sección B

Procesos y mecanismos

- 5. Fenología y características funcionales de las plantas leñosas mediterráneas.**
- 6. Estrés hídrico: ecofisiología y escalas de la sequía.**
- 7. Tasas de crecimiento en especies leñosas: aspectos funcionales e implicaciones ecológicas.**
- 8. Procesos de limitación demográfica.**
- 9. Estructura, dinámica y modelos de ensamblaje del bosque Mediterráneo: entre la necesidad y la contingencia.**

CAPÍTULO 5

Fenología y características funcionales de las plantas leñosas mediterráneas

Gabriel Montserrat Martí, Sara Palacio Blasco y Rubén Milla Gutiérrez

Resumen. *Fenología y características funcionales de las plantas leñosas mediterráneas.* La flora leñosa domina numerosos ambientes del paisaje vegetal mediterráneo en el que presenta bastante diversidad morfológica y taxonómica. Esta diversidad de formas de crecimiento y especies determina una cierta diversidad fenológica, ya que la fenología es muy dependiente de algunas características morfológicas de las plantas, como son la talla, la estructura de las yemas y la variación estacional de biomasa viva. Estas características pueden estar muy condicionadas por la filogenia. En las especies leñosas se distinguen dos estrategias fenológicas bien diferenciadas: la superposición de fenofases en un corto período de tiempo y la secuenciación de éstas durante todo el año o durante un largo período del mismo. La primera parece ajustarse a los climas que presentan un largo e intenso período anual de estrés y un corto período vegetativo, mientras que la segunda parece responder a una distribución más extendida en el año de los períodos favorables para el crecimiento. Ambas estrategias poseen características funcionales propias que determinan diferentes usos de los recursos a lo largo del año. En el clima mediterráneo se producen dos estaciones de intenso estrés climático (invierno y verano) que dividen el período adecuado para el crecimiento vegetal. Esta restricción climática limita la posibilidad de ajuste de la fenología de muchas especies con el clima. Para optimizar dicho ajuste las plantas utilizan varios mecanismos, como establecer complejas relaciones entre fenofases, manifestar una cierta flexibilidad fenológica o poseer la habilidad de realizar diferentes ciclos interanuales de producción de ramas, frutos (vecería) y raíces. También pueden carecer de tales mecanismos si son capaces de crecer durante los períodos de estrés (especies tolerantes al estrés). Sin embargo, los desajustes climáticos de la fenología se observan con frecuencia, ya sean por desarrollo de algunas fenofases en períodos poco favorables, como por presentar estrategias fenológicas poco ajustadas a la estacionalidad del clima. Ello seguramente se debe a los diversos orígenes de las especies que constituyen la flora mediterránea y a la fuerte inestabilidad que ha experimentado el clima durante el Cuaternario.

Summary. *Phenology and functional characteristics of Mediterranean woody plants.* Woody plants dominate many habitat types in the landscapes of the Mediterranean Region, showing a rather high morphological and taxonomical diversity. Such a diversity of growth forms and species brings along some phenological diversity, as phenology is highly dependent on plant's morphological features such as height, bud

structure, or seasonal changes in living biomass. In addition, these characters can be tightly constrained by phylogeny. Two phenological strategies can be identified in woody plants: phenophase overlapping in a short time period and phenophase sequencing along the year. Phenophase overlapping seems to be more appropriate under climates with a single long period of stress and a short favourable season, whereas phenophase sequencing seems better suited for a more scattered distribution of the favourable periods throughout the year. Both strategies have characteristic functional traits that imply different resource uses. Mediterranean climate shows two seasons of climatic stress (summer and winter), that split the favourable period for plant growth in two. This climatic feature constrains the adjustment of phenology to climate. To optimize this adjustment, plants show several mechanisms, e.g. to establish complex relationships among phenophases, to exhibit phenological plasticity, or to arrange the production of branches, fruits and roots in several-year cycles. There are also plants that lack those mechanisms and are able to grow during the periods of climatic stress (stress-tolerant species). Nevertheless, the uncoupling of plant phenology with the rhythms of suitable seasons is not rare. It is common to observe some phenological activity during the harsh climatic periods or unadjusted phenological strategies to climate seasonality. These disagreements between phenology and climate could be explained by the wide variety of floristic origins of the Mediterranean species, together with the high climatic instability registered during the Quaternary.

Definiciones y abreviaturas

Para las definiciones y abreviaturas de las fenofases utilizadas en los diagramas de fenofases se ha seguido a Orshan (1989a).

Fenología. Estudio de la estacionalidad de las fenofases.

Fenomorfología. Estudio de los cambios temporales de la morfología de las plantas y de sus órganos durante su período completo de vida (Orshan 1989b).

Fenofase. Evento del ciclo vital de las plantas.

Patrón fenológico. Modo de distribución de las fenofases durante el año.

Forma de crecimiento. Tipo de planta que comparte la misma morfología básica.

Dolicoblasto. Rama larga.

Braquiblasto. Rama corta que no excede los 3 cm de longitud.

Yema. Brote no extendido y parcialmente desarrollado que tiene en su ápice el meristema apical que lo ha producido (Romberger 1963).

Hipsófilo. Hoja superior en la sucesión foliar de los tallos.

Catáfilo. Hoja inferior en la sucesión foliar de tallos y ramas. A menudo son escuamiformes o de consistencia membranosa o coriácea.

DVG: Crecimiento vegetativo de los dolicoblastos. Incremento en longitud y/o adición de nuevas hojas que son apreciables a simple vista.

BVG: Idem para los braquiblastos.

FBF: Prefloración o formación de las yemas florales. Período en que las yemas florales son apreciables a simple vista.

F: Floración. Período en el que se observan flores abiertas.

FS: Formación del fruto. Desarrollo de los frutos desde la fertilización del óvulo hasta su completa maduración.

SD: Dispersión de diásporas, ya sean semillas, frutos, partes de fruto o infrutescencias.

LSD: En Orshan (1989a) es la muerte de las hojas de los dolicoblastos. En nuestros diagramas de fenofases hemos representado la caída de las hojas (abscisión foliar) de los dolicoblastos para poder comparar esta fenofase con los datos de recolección de hojas en trampas.

LSB: Idem para los braquiblastos.

1. Introducción

En los climas templados la secuencia anual de fenofases de las plantas leñosas está claramente relacionada con la estacionalidad del clima, principalmente con la variación de temperatura y fotoperiodo (Lieth 1974, Rathcke y Lacey 1985). Por ello la mayoría de especies leñosas suelen realizar las mismas fenofases en los mismos momentos del año. Esta sincronía fenológica que se observa en muchas especies de distintas comunidades vegetales puede presuponer la existencia de un ajuste fenológico preciso con la estacionalidad del clima (Lieth 1974). Sin embargo, tal ajuste no es fácil de lograr en el clima mediterráneo que presenta dos períodos anuales de estrés (verano e invierno) que dividen la estación favorable para el crecimiento vegetal (Mitrakos 1980). Además, la característica variabilidad interanual de este clima limita la regularidad y duración de los períodos favorables, aumentando todavía más la dificultad del ajuste fenológico (Mooney y Dunn 1970). Posiblemente estas limitaciones facilitan la coexistencia de diferentes tipos fenológicos en muchas comunidades de plantas leñosas mediterráneas, lo que contrasta con la relativa homogeneidad fenológica de los caducifolios dominantes al Norte de la Región Mediterránea.

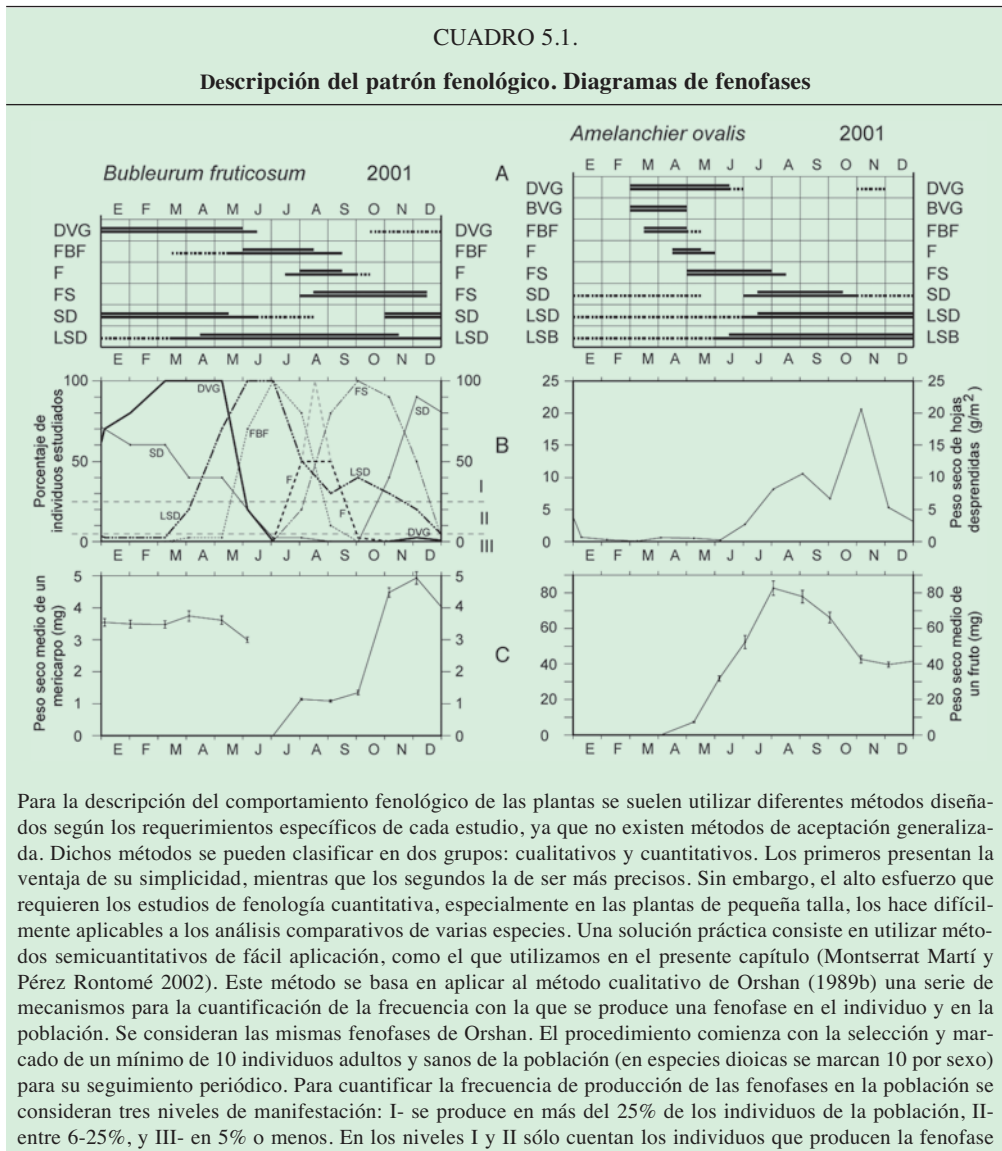
El ajuste fenológico a la estacionalidad del clima presenta una gran importancia adaptativa, muy especialmente en el caso de un clima tan difícil para el crecimiento vegetal como es el mediterráneo (Orshan, 1989, Castro-Díez y Montserrat-Martí 1998). Por ello no debe extrañar que muchos de los estudios fenológicos realizados en la Región Mediterránea y en otras áreas de la Tierra se hayan dirigido a explicar las causas de la ocurrencia de la floración, la fructificación y el crecimiento vegetativo en determinados períodos del año. Estas causas se han explicado como adaptaciones a factores bióticos y abióticos. Los factores que desencadenan el inicio y la duración de las fenofases se ha considerado que pueden ser exógenos, como son la temperatura y el fotoperiodo, o endógenos, como son los cambios de hidratación de los tallos o el momento de llenado de los vasos del xilema (Kramer *et al.* 2000, van Schaik *et al.* 1993, Borchert 1994a, Wang *et al.* 1992).

Otro aspecto que ha motivado mucha investigación científica en las últimas décadas es la flexibilidad en el tiempo de ocurrencia de las fenofases, muy especialmente en respuesta al cambio climático global. Durante las últimas décadas se ha producido un adelanto significativo de las fechas de brotación e inicio de otras fenofases en algunas especies de árboles y arbustos europeos, así como un retraso menos evidente de los eventos otoñales (Menzel 2000, Peñuelas *et al.* 2002).

Desde una perspectiva funcional, se considera a la fenología como un carácter adaptativo fundamental ya que la duración y ocurrencia en el tiempo del crecimiento vegetativo y de la actividad reproductiva tienen gran importancia para determinar las estrategias de asimilación y uso del carbono en las plantas leñosas mediterráneas (Mooney *et al.* 1977). Cabe esperar que las respuestas fenológicas de las plantas a las variaciones del clima, de los recursos básicos (luz, agua y nutrientes) o de los numerosos factores bióticos, sean respuestas integradas de la planta, dependientes del modelo de organización básico de la especie que, a su vez, ha derivado de una larga evolución ocurrida bajo climas continuamente cambiantes. Las plantas son organismos sumamente integrados cuyos escasos órganos repetidos modularmente realizan diversas funciones que están bien coordinadas con el funcionamiento de las demás partes de la planta (Harper 1977). Ello sugiere que las fenofases deben producirse en el curso del año en cada individuo con perfecta coordinación entre ellas y que el patrón fenológico debe estar suficientemente adaptado a las condiciones ambientales para asegurar la supervivencia de la planta. Lamentablemente pocos estudios han examinado el significado funcional de las posibles interrelaciones de las fenofases (van Schaik *et al.* 1993).

El objetivo de este capítulo es explorar la variedad de estrategias fenológicas que presentan las plantas leñosas mediterráneas y analizar las relaciones de dichas estrategias con sus características funcionales. Hemos tratado de llevarlo a cabo a la escala de individuo, que corresponde a la escala de estudio de la ecología funcional (Duarte 1999). La mayoría de estudios fenológicos se han realizado en pocos individuos dentro de las poblaciones consideradas, por lo que la información fenológica de que se dispone a la escala de comunidad vegetal es mucho más modesta (Navarro y Cabezudo 1998). Siempre que ha sido posible hemos tratado de discutir las relaciones exploradas a escalas de organización superiores al individuo y la población (comunidad y paisaje vegetal).

El cuadro 5.1 describe el método empleado para realizar los diagramas de fenofases incluidos en el presente capítulo.



Para la descripción del comportamiento fenológico de las plantas se suelen utilizar diferentes métodos diseñados según los requerimientos específicos de cada estudio, ya que no existen métodos de aceptación generalizada. Dichos métodos se pueden clasificar en dos grupos: cualitativos y cuantitativos. Los primeros presentan la ventaja de su simplicidad, mientras que los segundos la de ser más precisos. Sin embargo, el alto esfuerzo que requieren los estudios de fenología cuantitativa, especialmente en las plantas de pequeña talla, los hace difícilmente aplicables a los análisis comparativos de varias especies. Una solución práctica consiste en utilizar métodos semicuantitativos de fácil aplicación, como el que utilizamos en el presente capítulo (Montserrat Martí y Pérez Rontomé 2002). Este método se basa en aplicar al método cualitativo de Orshan (1989b) una serie de mecanismos para la cuantificación de la frecuencia con la que se produce una fenofase en el individuo y en la población. Se consideran las mismas fenofases de Orshan. El procedimiento comienza con la selección y marcado de un mínimo de 10 individuos adultos y sanos de la población (en especies dioicas se marcan 10 por sexo) para su seguimiento periódico. Para cuantificar la frecuencia de producción de las fenofases en la población se consideran tres niveles de manifestación: I- se produce en más del 25% de los individuos de la población, II- entre 6-25%, y III- en 5% o menos. En los niveles I y II sólo cuentan los individuos que producen la fenofase

en más del 5% de sus ramas. Se requiere una rápida comprobación visual posterior en un número importante de individuos de la población para verificar la exactitud de los porcentajes determinados en los ejemplares seleccionados, muy especialmente los del nivel III. Los muestreos se realizan con periodicidad mensual, pudiendo ampliarlos a la periodicidad quincenal en los períodos en los que las fenofases se producen con mucha rapidez. La observación detenida del estado de las plantas marcadas respecto a cada fenofase permite extrapolar con facilidad su evolución entre cada par de muestreos, pudiéndose ajustar los diagramas de fenofases a la escala de quincena.

Como ejemplo presentamos algunos resultados de nuestros estudios de *Bupleurum fruticosum* y *Amelanchier ovalis* realizados en 2001.

Los gráficos superiores (A) representan los diagramas de fenofases de *B. fruticosum* y *A. ovalis* registrados en dos localidades de la provincia de Zaragoza: Orés a 760 m y Luesia a 780 m. Los niveles de frecuencia de manifestación de la fenofase en la población se representan con doble línea (I), línea simple (II) y línea discontinua (III). *B. fruticosum* corresponde a una especie que secuencia sus fenofases de crecimiento vegetativo de los dolicoblastos (DVG) y reproductivas (FBF, F y FS) durante un largo período de tiempo, mientras que *A. ovalis* las superpone en un período corto. El gráfico central de *B. fruticosum* (B) representa el porcentaje en cada muestreo de individuos de la población que desarrollan las fenofases analizadas. Obsérvese que el pico de máxima floración se ha interpolado entre los muestreos de principio de agosto (los individuos adelantados de la población comenzaban a florecer) y de principio de septiembre (los retrasados estaban todavía en flor). Hacia mitad de agosto todos los individuos de la población estarían en flor: los adelantados finalizándola y los retrasados comenzándola. El gráfico de *A. ovalis* (B) representa el peso seco de la hoja caída por m² bajo los 10 individuos estudiados de la población. Los datos se obtuvieron de las muestras recogidas mensualmente en 10 trampas de 19 cm de diámetro. Los gráficos inferiores (C) representan la variación del peso seco medio de un mericarpo (*B. fruticosum*) y de un fruto (*A. ovalis*) en los muestreos mensuales en los que las plantas tenían frutos. Las muestras corresponden a 50 mericarpos o frutos y las barras representan el error estándar. La caída de los valores tras alcanzar el máximo desarrollo indica la desaparición de los mericarpos y frutos más grandes por caída y por consumo de aves, respectivamente.

2. Clima, paisaje vegetal y tipos fenomorfológicos

Las especies leñosas son componentes muy importantes de la flora mediterránea. Ocupan todo tipo de ambientes y son dominantes en comunidades de aspecto muy diverso, desde tomillares y espinales hasta matorrales y bosques. La dominancia potencial de la flora leñosa se invirtió en los últimos milenios por la intensa actividad antrópica que favoreció el predominio de la vegetación herbácea en el paisaje vegetal por medio de la agricultura, el pastoreo con frecuentes incendios desbrozadores y las intensas talas para leña y carboneo. El paisaje tradicional, sin embargo, reservó grandes superficies de bosque y matorral para garantizar el suministro de leña. El resultado de todas estas acciones fue un paisaje muy diverso que ha contribuido a mantener la extraordinaria diversidad de la flora mediterránea. No obstante, el abandono de muchas actividades tradicionales y la drástica disminución de la ganadería extensiva iniciados en el siglo XX, determinan un predominio creciente de la vegetación leñosa que conduce a una excesiva uniformización del paisaje y una rápida disminución de la diversidad florística. En las últimas décadas esta situación de importante cambio se ha agudizado por la superposición del cambio climático global. El abandono de las actividades tradicionales seguramente seguirá favoreciendo el creciente predominio de la vegetación leñosa sobre la herbácea, pero el efecto del cambio climático parece ser mucho menos predecible.

El control del clima mediterráneo sobre la vegetación se establece mediante el efecto combinado de los dos períodos anuales de estrés, cuya intensidad define situaciones muy distintas en el paisaje vegetal y determina la dominancia de los principales tipos fenomorfológicos de la flora leñosa mediterránea:

Caducifolios de clima templado. Cuando la aridez estival es baja pero el frío invernal es alto, se desarrollan paisajes semejantes a los de los climas templados con dominio de árboles caducifolios. Estas especies están muy adaptadas a la estacionalidad típica de las regiones

templadas, que presentan un sólo período anual de fuerte estrés climático: el invierno (Chabot y Hicks 1982). Son plantas heteromorfas estacionales (presentan aspectos distintos durante las diferentes estaciones del año) que no se ajustan bien al clima mediterráneo, ya que requieren disponer de bastante agua en verano (Orshan *et al.* 1989).

Perennifolios isomorfos estacionales. A medida que aumenta el estrés estival entramos en el dominio de los árboles y arbustos perennifolios (encina, coscoja, madroño) que son plantas isomorfas estacionales, es decir, que presentan un aspecto y una cantidad de follaje verde similares durante todas las estaciones del año (Orshan *et al.* 1989). Estas plantas mantienen la producción fotosintética durante todas las estaciones, con excepción de los períodos de estrés muy severo (Mooney *et al.* 1977). La estrategia isomorfa estacional tampoco se ajusta perfectamente a la fuerte estacionalidad del clima mediterráneo ya que requiere costosos mecanismos de evasión del estrés para mantener una importante cantidad de biomasa transpirante durante los períodos desfavorables (Orshan *et al.* 1989). El mantenimiento del follaje verde durante los veranos e inviernos mediterráneos precisa que las plantas dispongan de raíces profundas y hojas resistentes (Mooney y Dunn 1970).

Perennifolios heteromorfos estacionales. Cuando el estrés estival es muy alto, la vegetación arbórea y arbustiva cede su dominio a las especies heteromorfas estacionales de pequeña talla. Estas plantas son caméfitos perennifolios (tomillos, jarillas, lavandas) que suelen presentar dimorfismo foliar en diferentes tipos de ramas, así como hojas capaces de enrollarse en verano y recuperar su forma normal al rehidratarse (Margaris 1981, Kyparissis y Manetas 1993). De las cuatro estrategias de adaptación a la estacionalidad del clima que citamos, se considera que el dimorfismo estacional es la que mejor se ajusta a las características del clima mediterráneo (Kyparissis y Manetas 1993, Orshan *et al.* 1989).

El aumento de la severidad térmica invernal en las altas montañas también conduce a la sustitución de los árboles y arbustos por comunidades de caméfitos leñosos, que a menudo son isomorfos estacionales. Incluyen diversas especies de pulvínulos espinosos así como otras plantas leñosas de pequeña talla.

Caducifolios estivales. En las zonas que presentan el verano como único período anual de importante estrés, predominan los caducifolios de verano. Como sus homólogos de invierno, son plantas heteromorfas estacionales, pero pierden el follaje durante la estación seca. Parecen ser especies de origen tropical que requieren inviernos templados por lo que son escasos en la Región Mediterránea. Con frecuencia desarrollan las ramas y florecen tras la abscisión foliar en el período de sequía (Mooney *et al.* 1977, Borchert 1983).

Las condiciones de aridez impuestas por el clima pueden ser agudizadas por la degradación del suelo que disminuye su capacidad de retención de agua y nutrientes (Guerrero Campo 1998). Por tanto, el dominio de los distintos tipos fenomorfológicos y la diversidad de comunidades de la región mediterránea no sólo es consecuencia del patrón de distribución de sus fitoclimas, sino que también lo es del uso al que se ha sometido cada parte del territorio. De hecho, la presencia masiva de comunidades de caméfitos perennifolios heteromorfos en extensas áreas peninsulares no se puede explicar sólo por cuestiones climáticas, dada la extrema aridez estival que requiere su dominio climático (Shmida y Burgess 1988).

La duración de los dos períodos favorables para el crecimiento vegetal (primavera y otoño) en climas mediterráneos varía mucho según los distintos fitoclimas, la profundidad de suelo, la posición topográfica y la variabilidad climática interanual. Las plantas perennes deben resistir ciclos de varios años de sequía o inviernos excepcionalmente fríos. Estas condiciones ambientales tan complejas posiblemente justifiquen la coexistencia de diferen-

tes patrones fenológicos que se observa en la flora leñosa mediterránea y que se manifiesta tanto entre las distintas formas de crecimiento como dentro de muchas de ellas (Floret *et al.* 1989).

3. Relaciones filogenéticas de los patrones fenológicos

Una primera aproximación para explicar la coexistencia de diferentes patrones fenológicos en las comunidades de plantas leñosas mediterráneas es el distinto origen filogenético de las especies que las conforman.

Mediante análisis de los patrones de floración en diferentes floras se ha constatado que las especies de distintas familias taxonómicas presentan tiempos de floración significativamente diferentes, lo que estaría de acuerdo con la idea de que los períodos de floración y otros aspectos fenológicos son características relativamente estables de las familias (Kochmer y Handel 1986). A la escala de especie, el tiempo de ocurrencia de varias fenofases está muy condicionado por diversas restricciones filogenéticas, como son la ontogenia y la arquitectura del organismo (Kochmer y Handel 1986, Hallé *et al.* 1978). Por ejemplo, cuando las inflorescencias se desarrollan al final de los dolicoblastos vegetativos es muy difícil que la floración pueda ocurrir antes o a la vez que el crecimiento vegetativo de los dolicoblastos, a no ser que las inflorescencias se desarrollen sobre los dolicoblastos del año anterior. De este modo, *Bupleurum fruticosum* y *B. fruticosens*, *Arbutus unedo* y *Viburnum tinus*, así como muchos caméfitos leñosos, producen las inflorescencias en la parte distal de dolicoblastos determinados. En otros grupos taxonómicos encontramos situaciones diferentes pero también muy condicionadas por las características morfológicas de las especies. Por ejemplo, en *Quercus* los dolicoblastos en desarrollo portan las inflorescencias masculinas y femeninas, con lo que la floración se produce aproximadamente a la vez que el crecimiento de los dolicoblastos. En *Phillyrea* las yemas apicales y subapicales de los dolicoblastos son vegetativas, mientras que las axilares suelen ser reproductivas. El desarrollo de las inflorescencias y la floración se producen antes del comienzo del crecimiento vegetativo de los dolicoblastos. Estos ejemplos sugieren que la diversificación taxonómica y de formas de crecimiento puede contribuir a incrementar la diversidad de patrones fenológicos en las comunidades vegetales.

Puede parecer que las características filogenéticas determinan rígidamente el comportamiento fenológico de las especies. Sin embargo, la ocurrencia y duración de las fenofases no son estrictamente invariables ya que los programas de desarrollo de las plantas parecen ser flexibles (van Schaik *et al.* 1993). Además, la ontogenia y la arquitectura no imponen limitaciones insuperables al cambio evolutivo del tiempo de ocurrencia de las fenofases. Diggle (1999) planteó que por medio de la disociación del desarrollo vegetativo y reproductivo o por adición/delección de nodos vegetativos durante la ontogenia se pueden producir dichos cambios en las fenofases reproductivas. De hecho las especies de un mismo género pueden mostrar patrones fenológicos bastante diferentes. Por ejemplo, las yemas vegetativas y reproductivas de *Pistacia terebinthus* suelen abrirse casi simultáneamente, mientras que las yemas reproductivas de *P. lentiscus* se abren varias semanas antes que las vegetativas, lo que genera patrones fenológicos bien diferenciados (Montserrat Martí y Pérez Rontomé 2002). Estas diferencias sugieren que el patrón fenológico es suficientemente modelable por la evolución para flexibilizar las fuertes limitaciones que impone la filogenia.

4. Formas de crecimiento

En el ambiente mediterráneo, el aumento progresivo de la aridez estival o del frío invernal conducen a una disminución de la talla de las especies dominantes en las comunidades y, asociada a esta reducción, a una variación de las formas de crecimiento dominantes en el paisaje. Un efecto parecido produce el incremento de la intensidad de la perturbación ejercida con frecuencia (Tilman 1988).

En varios estudios se han puesto de manifiesto las relaciones que existen entre la forma de crecimiento y el patrón fenológico de las plantas superiores. Estas relaciones se basan en que las diferencias de distribución de recursos entre las partes de la planta se deben traducir en diferencias de fenología (Harper 1977, Kochmer y Handel 1986).

En los siguientes apartados trataremos de algunos atributos morfológicos de las diferentes formas de crecimiento de las plantas leñosas mediterráneas que influyen en su fenología y en sus características funcionales.

4.1. Importancia de la talla máxima

La talla de la planta determina diferencias funcionales muy importantes en las especies leñosas mediterráneas (Villar Salvador 2000). El aumento de talla modifica la distribución de biomasa invertida en los principales componentes de la planta ya que aumenta la proporción dedicada al sostén respecto de la que se dedica a los órganos productivos, es decir, las hojas, con lo que disminuye la tasa máxima de crecimiento relativo (Tilman 1988). Además, se observa la tendencia a aumentar el tamaño de hojas, frutos, semillas, las dimensiones de los vasos del xilema y, posiblemente también, la dimensión de la raíz (Villar Salvador 2000). Junto a todos estos caracteres, que tienden a ser más grandes cuanto mayor es la talla de la especie, se observan importantes condicionantes de la fenología.

Con el aumento de talla de los árboles el período de crecimiento primario de la parte aérea tiende a disminuir y a ocupar una pequeña fracción del período favorable para el crecimiento vegetativo (Borchert 1978). Es muy posible que el período de crecimiento de las raíces también decrezca del mismo modo, ya que la inversión de carbono en crecimiento y mantenimiento de la raíz no es despreciable. En las plantas leñosas mediterráneas supone un 30-40 % del total de carbono asimilado (Oechel y Lawrence 1981). En *Heteromeles arbutifolia* el desarrollo de la copa acapara el mayor consumo de carbono en primavera, dejando poco disponible para el desarrollo de la raíz, el almacenamiento de reservas y la síntesis de compuestos defensivos. Sin embargo, en otoño e invierno, cuando ya no se produce crecimiento de la copa, la plantas dedican considerables cantidades de carbono a estas últimas funciones (Mooney *et al.* 1977).

En las plantas leñosas el control de los períodos de crecimiento primario de los vástagos y raíces, que es un aspecto esencial del patrón fenológico, parece que tiene mucha relación con la talla de la planta y que se establece por medio de mecanismos endógenos (Borchert 1991). Borchert (1978) propuso que se debe mantener un equilibrio funcional entre el crecimiento primario de la parte aérea y el de la raíz, ya que el crecimiento de la copa está limitado por los recursos que obtiene la raíz (nutrientes y, sobre todo, agua), mientras que el crecimiento de la raíz está limitado por la disponibilidad de los fotosintatos que provienen de la copa. El crecimiento de la parte aérea debe finalizar por deficiencia de agua, mientras que el crecimiento de la raíz debe concluir por escasez de fotosintatos. De este modo se establece una alternancia de períodos de crecimiento de la raíz y de la parte aérea. Reich *et al.* (1980) verificaron este modelo para *Quercus*.

En las plantas leñosas mediterráneas no podemos esperar que la sucesión de breves episodios de crecimiento de cada parte de la planta, que propone el modelo de Borchert, se mantenga continuamente, sino que deben existir períodos de detención del crecimiento condicionados por las estaciones de estrés climático. Cabe suponer que estos períodos de reposo serán tanto más largos cuanto más importante sea el grado de estrés. Por otra parte, la oscilación interanual de producción de dolicoblastos y frutos es muy dependiente de la disponibilidad de recursos de la planta (Mooney *et al.* 1977). Dicha disponibilidad podría depender de la eficiencia con que se producen los ciclos endógenos de crecimiento en relación con la estacionalidad del clima y la fertilidad del hábitat, así como con la variación interanual del clima. Carecemos de la información necesaria para comprobar esta hipótesis, aunque los resultados de un estudio realizado en tres poblaciones de *Phillyrea angustifolia* localizadas en un gradiente altitudinal de diferente temperatura y disponibilidad de agua, parecen estar de acuerdo con la anterior interpretación. La tabla 5.1 muestra la variación de producción de dolicoblastos y frutos durante algunos años consecutivos en las tres poblaciones y la figura 5.1 presenta los diagramas de fenofases de algunos años en las mismas poblaciones. En la población más estresada se observó la existencia de un año en el que apenas se desarrollaron dolicoblastos, mientras que en la población menos estresada las plantas produjeron numerosos dolicoblastos durante los tres años de muestreo. La producción de frutos es todavía más variable entre años y poblaciones, siendo nula o casi nula durante todos los años de estudio en la población más estresada y bastante más alta en la población menos estresada. La producción anual de fruto depende, entre otros factores, de la cantidad de dolicoblastos desarrollados en el año anterior, ya que las inflorescencias se forman a partir de las yemas axilares. Se ha descrito que la disponibilidad de agua condiciona la frecuencia de floración y fructificación en *P. angustifolia* (Pannell y Ojeda 2000). También se han descrito casos de poblaciones de plantas leñosas en climas de tipo mediterráneo que en algún año no realizaron o realizaron muy poco crecimiento de ramas (por ejemplo, Montenegro 1987 y Mooney *et al.* 1977).

Disponemos de muy poca información sobre los períodos de crecimiento primario de las ramas y raíces de las plantas leñosas mediterráneas de menor talla, es decir, de los caméfitos leñosos. Parece que ambos procesos de crecimiento se prolongan durante la mayor parte del período favorable climáticamente. En *Linum suffruticosum*, *Salvia lavandulifolia*, *Lepidium*

TABLA 5.1.

Producción de dolicoblastos y frutos en tres poblaciones de *Phillyrea angustifolia* situadas en un gradiente altitudinal en el que disminuye la disponibilidad hídrica con la altitud. Las tres localidades pertenecen a la provincia de Zaragoza: Orés, El Fragal a 760 m; Murillo de Gállego, río Gállego a 460 m y Zuera, ribera del río Gállego a 245 m. Las cifras corresponden a las cinco categorías de la escala propuesta por McDonald (1992): 0 = sin frutos/dolicoblastos o muy pocos en menos del 5% de los individuos de la población, 1= pocos frutos/dolicoblastos en menos del 25%, 2= pocos frutos/dolicoblastos en más del 25%, 3 = muchos frutos/dolicoblastos entre 25 y 50%, y 4 = muchos frutos/dolicoblastos en más del 50%. Ver también la figura 5.1.

		1999	2000	2001	2002	2003
Orés	Dolicoblastos	0	4	4	2	4
++estrés	Frutos	2	0	1	2	0
Murillo	Dolicoblastos	–	–	3	2	4
+estrés	Frutos	–	–	4	1	1
Zuera	Dolicoblastos	–	–	4	4	4
–estrés	Frutos	–	–	4	3	1

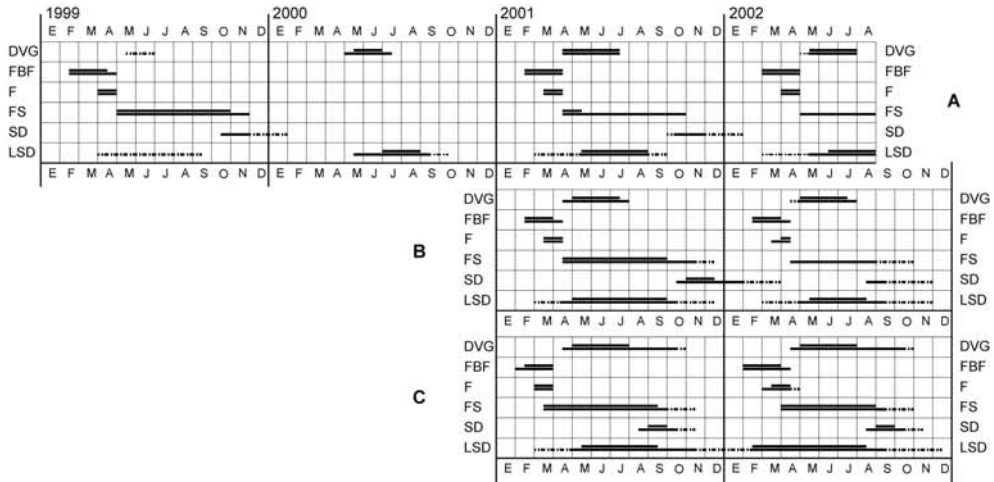


Figura 5.1. Diagramas de fenofases de tres poblaciones naturales de *Phillyrea angustifolia* situadas en un gradiente altitudinal en la provincia de Zaragoza: **A.** Orés, El Fragal a 760 m; **B.** Murillo de Gallego, río Gallego a 460 m; **C.** Zuera, ribera del río Gallego a 245 m. Entre estas localidades los estreses por escasez de agua en verano y por bajas temperaturas en invierno aumentan con la altitud.

subulatum y *Echinopartum horridum* se ha observado que la superposición del crecimiento de la parte aérea con el de la raíz aumenta cuando se prolonga la duración del crecimiento de la parte aérea y que, este último crecimiento, es más importante en primavera y el de la raíz en otoño (Palacio y Montserrat 2007).

4.2. Variación estacional de la forma de la planta

La variación estacional de la forma de las plantas leñosas tiene interés para comprender sus mecanismos de evitación y tolerancia del estrés en los períodos desfavorables del año, lo que condiciona directamente los patrones fenológicos. Los cambios en la cantidad de biomasa viva de la planta suponen un mecanismo muy plástico y eficaz de ajuste de su cuerpo transpirante a la sequedad estival (Orshan 1963). Sin embargo, la pérdida de ramas completas o partes importantes de las mismas constituye una fuerte perturbación que requiere mecanismos especializados de recuperación (Grime 2001). La eficiencia de dicho mecanismo está muy limitada por la talla y la morfología de la planta (Orshan 1963). Por ejemplo, los árboles grandes, cuyo crecimiento anual supone una pequeña proporción de la biomasa total viva, no pueden deshacerse de una parte importante de ésta en el período seco, ya que requerirían mucho más de una estación de crecimiento para reconstruirla. Por este motivo, las plantas heteromorfas estacionales, que pueden perder todos los años una parte importante de sus ramas vivas, deben ser de pequeño tamaño (caméfitos). Los árboles y grandes arbustos suelen perder anualmente algunas estructuras de fácil reposición, como son las hojas. Así, los caducifolios se desprenden de todo su follaje y los perennifolios aproximadamente de una cohorte de hojas. También pierden algunas ramas, aunque este proceso no siempre va acompañado de un mecanismo eficaz de abscisión de ramas (cladoptosis) que facilite la poda de las ramas jóvenes que no se han desarrollado adecuadamente o que están dañadas (Addicott 1978). Las especies que carecen de este mecanismo o que lo presentan poco efectivo (muchos perennifolios mediterráneos) acumulan ramas secas en la copa que caen cuando se rompen y que presentan

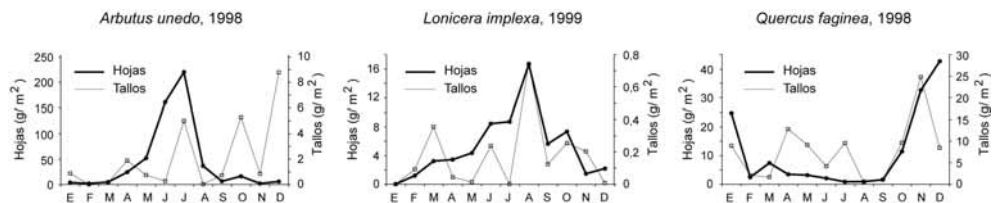


Figura 5.2. Gráficos de caída de tallos y hojas en poblaciones de *Arbutus unedo* (Huesca: Agüero a 750 m, 1998), *Lonicera implexa* (Zaragoza: Orés a 760 m, 1999) y *Quercus faginea* (Huesca: Agüero a 750 m, 1998). Los datos (gramos de materia seca por m²) se obtuvieron de las muestras recogidas mensualmente en 10 trampas de 19 cm de diámetro colocadas bajo cada individuo de estudio.

las limitaciones de sombrear las ramas vivas y aumentar la inflamabilidad de la planta. Por ejemplo, *Quercus faginea* presenta una cladoptosis muy eficaz (figura 5.2), que es superior a la de *Q. ilex* subsp. *ballota* y *Q. coccifera* (G. Montserrat Martí *et al.*, datos no mostrados). No obstante, los árboles y arbustos sanos tienden a mantener viva una gran parte de la biomasa que producen cada año.

Los episodios de frío intenso y de fuerte sequía pueden producir la muerte y el secado de una parte de las ramas o de toda la copa de las especies leñosas (Palacio *et al.* 2005). Si la pérdida alcanza una dimensión considerable, se produce un desajuste funcional entre la raíz y la parte aérea que seguramente interfiere en el ciclo de crecimiento de ambas partes de la planta (Borchert 1978). La solución de este problema pasa por evitar los períodos de estrés o tolerarlos sin sufrir daños (plantas tolerantes al estrés). La primera posibilidad requiere que las plantas concentren su actividad fenológica en los períodos libres de heladas y eviten la sequía estival ocupando ambientes húmedos, desarrollando raíces profundas o reduciendo la relación: biomasa aérea/biomasa subterránea. La segunda precisa que los órganos de la planta soporten el estrés ambiental sin perder su funcionalidad.

4.3. Yemas de renuevo

Los períodos de fuerte estrés ambiental inducen el estado de reposo de las plantas. En estos períodos las plantas confían la protección de sus meristemas apicales a yemas que pueden ser de tres tipos: yemas desnudas, que carecen de órganos especializados para proteger el meristema apical (escamas, catáfilos o hipsófilos), el cual sólo está cubierto por algunas hojas embrionarias o sus estípulas y, eventualmente, por algún resto de las hojas viejas; yemas hipsofilarias, cubiertas por escasos hipsófilos, catáfilos y hojas embrionarias que, a su vez, cubren el meristema; yemas catafilarias, que protegen el meristema con numerosos elementos: escamas, catáfilos y hojas embrionarias (Borchert 1991, Nitta y Ohsawa 1998).

Las yemas desnudas y las hipsofilarias suelen contener pocos elementos preformados (formados con anterioridad al periodo de reposo previo a la brotación) del brote que van a desarrollar. Por este motivo, el crecimiento tras la brotación de la yema suele ser lento, ya que deben generar bastantes elementos nuevos a la vez que se desarrolla el brote (neoformación). Sin embargo, las yemas catafilarias incluyen preformados todos o muchos elementos del futuro brote, con lo que el crecimiento tras la brotación suele ser muy rápido (Kozłowski 1971). Las yemas hipsofilarias, tras su formación en primavera, suelen detener su desarrollo (cese de su actividad meristemática), mientras que las yemas catafilarias lo prosiguen durante largo tiempo (Koriba 1958, Nitta y Ohsawa 1998). Las especies de yemas catafilarias finalizan la

expansión de los brotes desarrollando yemas hipsofilarias que, posteriormente, se transforman en yemas catafilarias. La formación de las yemas catafilarias parece ser un proceso adicional a la formación de la yema hipsofilaria. Este proceso puede haber evolucionado para proteger los meristemas apicales de condiciones ambientales adversas, como bajas temperaturas, corto fotoperiodo, sequedad o perturbaciones (Nitta y Ohsawa 1998).

En los trópicos, los árboles que poseen yemas desnudas suelen crecer de modo continuo, mientras que los que poseen yemas catafilarias o hipsofilarias presentan crecimiento intermitente o cíclico (Koriba 1958). Sin embargo, en los climas fuertemente estacionales como el mediterráneo, es raro que se produzca crecimiento continuo aunque las plantas posean yemas desnudas. El crecimiento continuo se caracteriza por la inexistencia de cambios morfogénéticos en el ápice del tallo (Borchert 1991).

Según la escasa información de que disponemos sobre la morfología de las yemas de los árboles y arbustos de la región Mediterránea, los caducifolios suelen poseer yemas catafilarias y los perennifolios pueden presentar los tres tipos de yema, aunque las yemas desnudas parecen ser muy raras en los árboles y raras en los arbustos. Sin embargo, los caméfitos con frecuencia presentan yemas desnudas en el ápice de sus braquiblastos. Estos braquiblastos muestran una acusada heteroblastia con algunas hojas embrionarias distales que protegen el meristema apical (Palacio y Montserrat 2005 y 2006). Su crecimiento con formación de nuevas hojas se produce durante largo tiempo, pudiendo llegar a abarcar casi todo el año. Durante el otoño y en los períodos favorables del invierno (en clima invernal suave), forman numerosas hojas embrionarias que facilitan el rápido desarrollo de las ramas a final de invierno o principio de primavera. Las hojas que se producen en los períodos favorables para el crecimiento vegetal se desarrollan más y los entrenudos son más largos que los de las hojas que se desarrollan en los momentos menos propicios. En el caméfito *Linum sufruticosum*, las longitudes de las hojas y los entrenudos tienden a ser mayores en los dolicoblastos y menores en los braquiblastos (figura 5.3). Los primeros se desarrollan principalmente en primavera, mientras que los braquiblastos se desarrollan casi todo el año (Palacio y Montserrat 2005 y 2006). La reducción progresiva de la longitud de los entrenudos hacia el ápice del tallo refleja la disminución de la tasa de alargamiento del brote (Borchert 1991). Este mecanismo es la base de la heterofilia que presentan muchos caméfitos leñosos (Orshan 1963). La heterofilia de los caméfitos leñosos mediterráneos asociada a las hojas de dolicoblastos y braquiblastos se ha descrito repetidas veces, así como su dependencia del fotoperiodo (Margaris 1981).

Desde una perspectiva fenológica, los braquiblastos con yemas desnudas y capacidad potencial de crecimiento continuo permiten la prolongación del desarrollo de las ramas a extensos períodos del año, mientras que la posesión de yemas catafilarias o hipsofilarias suele conllevar una importante restricción del desarrollo de las ramas a determinados períodos de clima favorable. Por ello cabe esperar que los braquiblastos con yemas desnudas predominen en las especies de lugares semiáridos, mientras que las yemas con órganos protectores (especializados o no) tiendan a predominar en las zonas más frías (Palacio y Montserrat 2006).

Los aspectos explorados en este apartado ilustran la importancia de algunos rasgos morfológicos en la determinación de la fenología y de algunas características funcionales importantes de las plantas leñosas mediterráneas. Lamentablemente, la escasez de los estudios morfológicos de plantas leñosas mediterráneas, muy especialmente de los caméfitos, impide realizar comparaciones generales o comprobar las hipótesis planteadas.

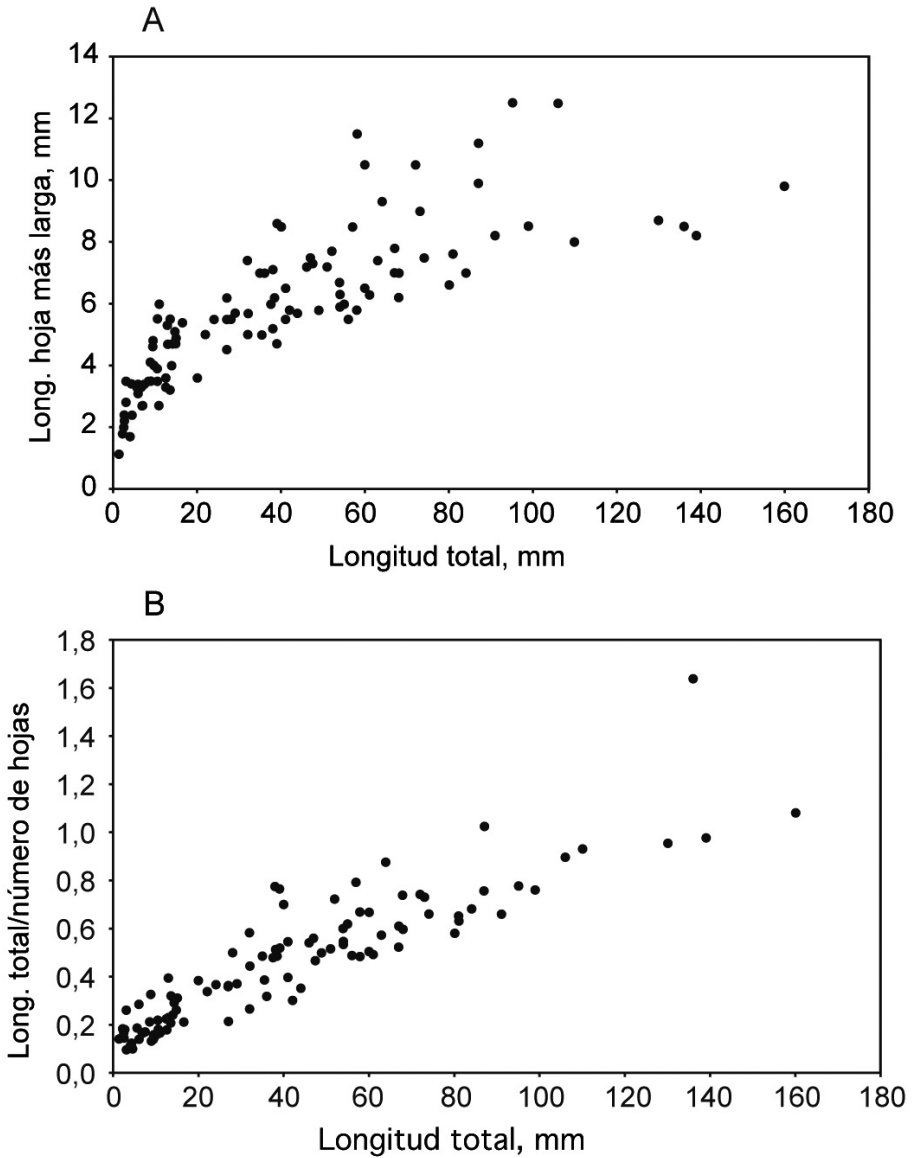


Figura 5.3. A. Relación entre la longitud total de las ramas y la longitud de su hoja más larga. B. Relación entre la longitud de la rama y la longitud media de sus entrenudos (long. total /número de hojas). Datos obtenidos de ramas de una población natural de *Linum suffruticosum* (Zaragoza: Villamayor a 320 m). Las medidas de los dolicoblastos se obtuvieron tras finalizar su desarrollo y las de los braquiblastos en el período anterior a su desarrollo como dolicoblastos. Ambos gráficos representan las mismas ramas, n = 106.

5. Crecimiento primario en los períodos de estrés climático

Tanto el crecimiento primario de los tallos como el de las raíces se ven muy disminuídos en los períodos de intenso estrés climático. Para mantener el crecimiento en verano es necesario que los meristemas estén muy hidratados, ya que es imprescindible un alto potencial de turgencia celular para la extensión de tallos y raíces (Boyer 1988). El crecimiento primario es

el proceso de la vida de las plantas más sensible al estrés hídrico, el cual puede limitarlo incluso a intensidades que no llegan a afectar la fotosíntesis (Hinckley *et al.* 1991; Borchert, 1994b).

En verano algunos árboles y arbustos, como *Pistacia lentiscus*, *Rhamnus lycioides*, *Phillyrea angustifolia* y *Populus nigra*, desarrollan dolicoblastos largos que crecen con lentitud por neoformación de sus elementos (Kozłowski 1971). Otras especies, como *Quercus* spp. y *Pistacia terebinthus*, terminan el crecimiento de los dolicoblastos cuando finaliza la extensión de los elementos preformados en el interior de sus yemas, por lo que la continuación del crecimiento requiere la formación de una nueva yema y el inicio de un nuevo ciclo de desarrollo de dolicoblastos (Kozłowski 1971). Los dolicoblastos de crecimiento estival se observan en plantas de lugares húmedos, individuos jóvenes y plantas de copa muy perturbada (que presentan un fuerte desequilibrio entre la biomasa aérea y la de la raíz), o bien en especies que poseen raíces muy desarrolladas y que pueden acceder al agua almacenada en los horizontes profundos del suelo. En las zonas tropicales, el crecimiento durante la estación seca se produce en plantas que almacenan agua en los tallos o que pueden acceder al agua acumulada en el suelo (Borchert 1994b).

En los caméfitos leñosos mediterráneos el crecimiento de las ramas suele ser muy escaso en verano. Muchos de ellos aparentan una total inactividad en esta estación, aunque los braquiblastos suelen experimentar un desarrollo importante durante su primera etapa de crecimiento, entre el final de la primavera y el inicio del verano, cuando los dolicoblastos finalizan o han finalizado su extensión y se produce la senescencia y el secado de muchas hojas del año anterior.

En invierno también es difícil el crecimiento primario de la parte aérea, tanto más cuanto más frío es el clima. En las zonas de invierno suave puede observarse un cierto crecimiento invernal de los dolicoblastos de algunos arbustos perennifolios (*Lonicera implexa*, *Bupleurum fruticosum*, *Buxus sempervirens*, *Rosa sempervirens*). Estas especies pueden iniciar el desarrollo de los dolicoblastos en otoño para adelantar su producción en primavera. Sin embargo, la mayoría de las especies de árboles y arbustos permanecen con las yemas desarrolladas y cerradas hasta la primavera. A final de invierno se hinchan por desarrollo de los catáfilos y los primordios foliares, proceso que continúa hasta la brotación. El período de crecimiento de las yemas, previo a la brotación, puede presentar una duración muy variable según las especies y las condiciones ambientales. Se considera que cuanto mayor es la tasa de desarrollo ontogenético antes se produce la brotación de la yema (Romberger 1963). En *Lonicera implexa* y *Buxus sempervirens* hemos observado que las yemas pueden comenzar a alargarse en otoño por crecimiento de los catáfilos y de los primordios foliares y algunas comienzan entonces el desarrollo de los primeros dolicoblastos, aunque la mayoría de ellas no brotan hasta la primavera siguiente (figura 5.4).

Los caméfitos leñosos prosiguen el crecimiento de sus braquiblastos en otoño e incluso en determinados momentos del invierno, pero el crecimiento invernal parece estar muy limitado o ser totalmente inexistente en las zonas frías (Palacio y Montserrat 2006).

El crecimiento de las raíces ha sido poco estudiado en las plantas leñosas mediterráneas, aunque parece que en invierno es más importante que el de los tallos aéreos, ya que el suelo mitiga la oscilación térmica que se produce en el aire. En los suelos secos del verano es prácticamente imposible su crecimiento, a no ser que se produzca en los niveles profundos que mantienen humedad. La estacionalidad del crecimiento de la raíz de las plantas leñosas en las zonas de clima mediterráneo parece estar muy condicionada por la humedad del suelo (Kummerow 1983). Por lo tanto, el crecimiento primario de las plantas leñosas en el clima mediterráneo se debe centrar en los dos períodos favorables del año, siendo la primavera especial-

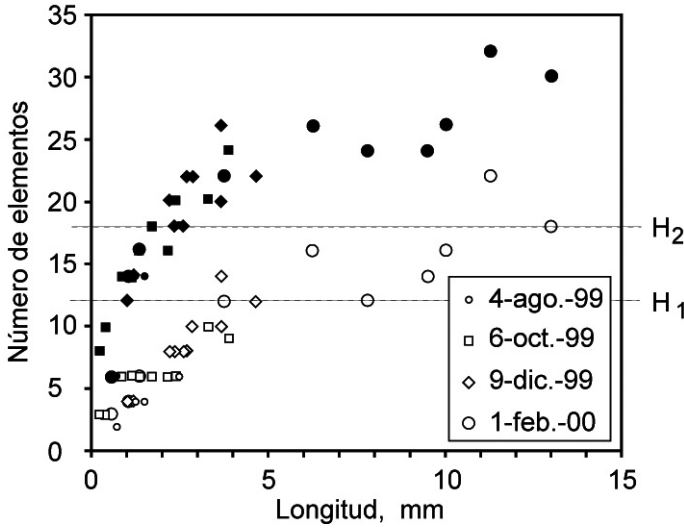


Figura 5.4. Relación entre el número de elementos y la longitud de las yemas de *Lonicera implexa* recolectadas bimensualmente entre agosto de 1999 y febrero de 2000 en una población natural (Zaragoza: Orés, El Fragal a 760 m). Los símbolos vacíos corresponden al número de elementos de la yema visibles externamente y los símbolos llenos al número total de elementos obtenido por disección de las yemas mediante lupa binocular a 40 X. H₁ y H₂ representan los límites inferior y superior de diferenciación de la primera hoja, respectivamente. N = 35.

mente adecuada para el crecimiento de la parte aérea, mientras que el otoño parece serlo para las raíces.

6. El patrón fenológico. Desarrollo de las fenofases

Los estudios fenológicos de plantas leñosas mediterráneas consideran diversas fenofases que se estiman o cuantifican según criterios muy diversos (cuadro 5.2). Como ya hemos comentado, las fenofases estudiadas suelen referirse a la copa y, muy rara vez, a la raíz. A continuación describimos las fenofases analizadas con mayor frecuencia.

6.1. Crecimiento vegetativo de las ramas

Los distintos tipos de ramas pueden presentar patrones de desarrollo estacional muy diferentes. Por este motivo, el crecimiento de los dos tipos básicos de ramas que se consideran en fenomorfología, dolicoblastos y braquiblastos, se incluyen en fenofases diferentes, DVG y BVG (cuadro 5.1). Los dolicoblastos suelen tener hojas y entrenudos mayores que los braquiblastos (Kozłowski 1971) como se observa, por ejemplo, en *Acer monspessulanum*, *Ame-lanchier ovalis*, *Sorbus domestica* y en muchas otras especies. En estas especies las ramas finalizan en una yema catafilaria o en una inflorescencia. Los braquiblastos de árboles y arbustos suelen terminar en una yema apical y su desarrollo se completa en un breve espacio de tiempo. Estas estructuras presentan crecimiento preformado y sirven para cubrir rápidamente la planta de follaje tras brotar en primavera o para desarrollar las inflorescencias, mientras que los dolicoblastos sirven para incrementar el tamaño de la copa y explorar los microambientes favorables próximos a ésta (Hallé *et al.* 1978). Los braquiblastos con yemas apicales desnudas que poseen algunos arbustos como *Cistus laurifolius*, crecen durante un tiempo mucho más largo, generalmente en verano y otoño. También muchos caméfitos leñosos desarrollan los braquiblastos durante una gran parte del año, pero sus dolicoblastos crecen principalmente en primavera y suelen terminar el crecimiento con una inflorescencia (Orshan 1989a).

CUADRO 5.2.

Valoración de la actividad de las fenofases en individuos y poblaciones

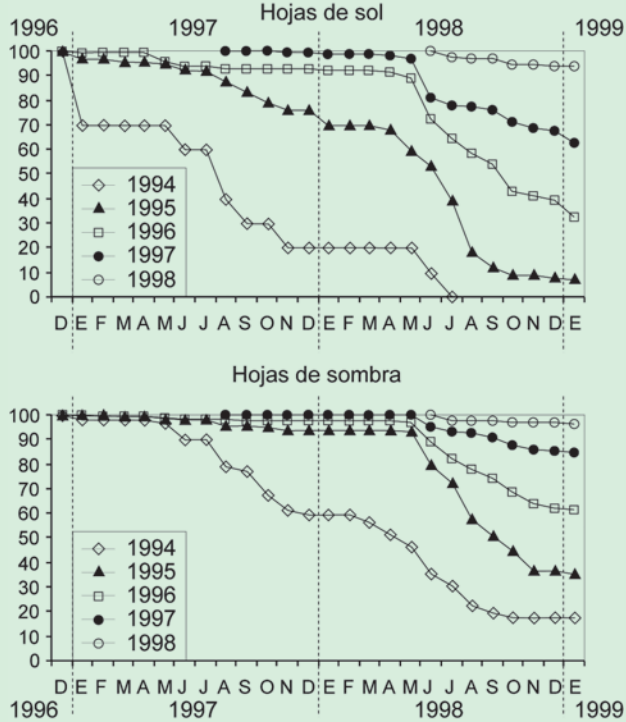
Algunos métodos y problemas que plantean. La estimación y cuantificación de algunas fenofases pueden ofrecer ciertas dificultades. Para ilustrarlas describimos algunos problemas que suelen aparecer al valorar las fenofases DVG, BVG, FS, LSD y LSB, así como las ventajas e inconvenientes de algunos métodos frecuentemente utilizados.

Crecimiento vegetativo de las ramas: DVG y BVG. Comprenden el crecimiento primario de los brotes vegetativos, desde que emergen las primeras hojas de las yemas brotadas o desde que inician el desarrollo visible las hojas protectoras del meristema apical (en caso de yemas desnudas), hasta que termina el estiramiento del tallo y el desarrollo de las hojas superiores. Sin embargo, el inicio de la fenofase no es el principio real del desarrollo de la rama, ya que la yema de renuevo suele contener un cierto número de elementos embrionarios y primordios foliares que se han originado mucho antes de la brotación (Lavender 1991). La brotación de la yema es el resultado de la expansión de los elementos del brote que previamente han realizado su desarrollo ontogenético (Romberger 1963). Por tanto, el desarrollo ontogenético de las ramas no coincide con el desarrollo apreciable visualmente, que es el que se considera en fenología. Otro aspecto que puede ser conflictivo es valorar el desarrollo de las ramas cuando se produce a una tasa de crecimiento muy baja, como ocurre en los braquiblastos de algunos caméfitos leñosos.

Muerte y abscisión de las hojas de dolico blastos y braquiblastos: LSD y LSB. La abscisión foliar en dolico blastos y braquiblastos también puede ser difícil de valorar, ya que todos los métodos disponibles para su estimación o cuantificación presentan limitaciones. El método más simple (estimación visual, según los porcentajes de hojas aparentemente senescentes y que presumiblemente están muy próximas a morir y ser desprendidas) es poco apropiado para las especies que desprenden sus hojas más o menos verdes tras un proceso poco aparente de senescencia. Tampoco es adecuado cuando la senescencia se prolonga durante mucho tiempo, ya que puede conducir a sobrevalorar las tasas de muerte y abscisión de las hojas. Por otra parte, cuando la muerte y el desprendimiento de las hojas no coinciden en el tiempo (como ocurre en muchos caméfitos leñosos y en los árboles y arbustos marcescentes), suele ser difícil encontrar indicadores visuales de la abscisión de las hojas secas. El método de las trampas de recogida de hojarasca también presenta limitaciones. No es apropiado cuando las hojas permanecen secas sobre la planta tras la senescencia. En este caso, la abscisión foliar queda muy desligada de la senescencia, que es el proceso que tiene mayor significado funcional. Además, este método no permite distinguir la procedencia de las hojas recogidas cuando éstas no presentan diferencias morfológicas claras. Las hojas de la parte superior/inferior, de sol/sombra o de diferentes tipos de ramas pueden ser similares en apariencia pero presentar caracteres diferentes, por ejemplo, de masa foliar específica. Sin duda, el método más preciso de cuantificación tanto de la senescencia como de la abscisión foliar es el seguimiento demográfico durante uno o más años de todos los elementos de varias ramas en un número suficiente de individuos de la población. Este método permite conocer la edad de cada clase de hoja en los diferentes tipos de ramas y posiciones de la planta, así como la duración de su senescencia cuando esta fase es visualmente distinguible. Sin embargo, presenta la importante limitación de requerir un gran esfuerzo de realización que impide su aplicación en la mayoría de casos, muy especialmente en el análisis de los caméfitos que poseen órganos de reducido tamaño o los estudios de varias o muchas especies. Como ejemplo, la figura presenta las curvas de supervivencia de las cohortes de hojas de ramas de sol y sombra de *Quercus ilex* subsp. *ballota* durante 25 meses. Las hojas de sombra alcanzan una mayor longevidad que las de sol, al igual que se ha observado en varias especies de árboles y arbustos de distintos territorios (por ejemplo, Nilsen 1986).

Los gráficos representan las curvas de supervivencia de las cohortes anuales de hojas de 5 ramas de sol y 5 de sombra de los 10 árboles de estudio de una población de *Quercus ilex* subsp. *ballota* (Huesca: Agüero a 750 m). El estudio se inició en diciembre de 1996 en ramas de tres años y siguió con muestreos mensuales hasta enero de 1999. Al comienzo del estudio se realizó un esquema de cada rama con todos sus órganos en el que se registraron los cambios producidos mensualmente.

Formación del fruto: FS. Durante la ocurrencia de la fenofase FS suele ser difícil distinguir los períodos de crecimiento de los frutos de aquellos en los que éstos permanecen estacionarios o se desarrollan a una tasa de crecimiento muy baja. En la mayoría de los casos esta apreciación es indistinguible visualmente. Para resolver este problema aplicamos el siguiente método: en cada muestreo seleccionamos unos 10 individuos sanos y bien desarrollados de la población en los que recolectamos al azar pequeñas ramas y tomamos todos sus frutos aparentemente sanos, excluyendo sólo los muertos o dañados por herbívoros. Tomamos una submuestra de 50 frutos al azar, la secamos y pesamos cada uno de ellos individualmente. Los gráficos resultantes se pueden apreciar en las figuras 5.5, 5.6 y en las figuras C de la figura del cuadro 5.1.



Grado de solapamiento entre fenofases. El grado de solapamiento que se produce entre DVG y otras fenofases consumidoras de recursos permite distinguir estrategias fenológicas de mucho interés funcional (ver texto). Para su cuantificación se han propuesto dos índices de fácil aplicación (Castro Díez y Montserrat Martí 1998, Montserrat Martí y Pérez Rantomé 2002):

Índice de secuenciación de las fenofases FBF, F y DVG. Se define según la expresión:

$$PSI = t [DVG + FBF + F] / t [DVG] + t [FBF] + t [F]$$

donde t es el número de meses invertidos en completar las fenofases entre paréntesis. Los valores del índice oscilan entre 0.33 y 1, indicando los más altos un solapamiento nulo o casi nulo de las fenofases consideradas.

Índice de secuenciación de las fenofases FS y DVG. Se define según la expresión:

$$PSIF = t [DVG + FG] / t [DVG] + t [FG]$$

donde FG corresponde al período de FS en el que los frutos incrementan su peso seco de modo evidente. Los valores del índice oscilan entre 0.5 y 1.

Ambos índices se pueden aplicar a diferentes escalas, desde las ramas de un solo individuo hasta los individuos de una población.

Desde una perspectiva funcional, DVG es la fenofase que requiere mayor inversión de recursos, es decir, agua, carbohidratos y nutrientes (Kummerow 1983). Por ello las reservas de asimilados en los caducifolios y perennifolios de las regiones de clima templado disminuyen rápidamente durante la brotación primaveral (Kozłowski 1971). Esta alta demanda de recursos seguramente es la causa de que los mayores esfuerzos de producción de ramas en las plantas leñosas mediterráneas se centren en la primavera, que es la estación óptima de producción fotosintética (Floret *et al.* 1989, Oechel y Lawrence 1981). Sin embargo, esta hipótesis debe considerarse con precaución, ya que, como hemos comentado, en otras zonas de clima mediterráneo y en las de clima tropical estacional es frecuente que la floración y el

desarrollo de los dolicoblastos ocurran en la estación seca. Por otra parte, el esfuerzo de producción de braquiblastos y dolicoblastos es muy variable según las especies. Por ejemplo, *Amelanchier ovalis* realiza una inversión mucho mayor en braquiblastos que en dolicoblastos. En una población estudiada en Luesia (Zaragoza) en 1999 y 2000, las hojas de los dolicoblastos constituyeron entre un 8 y un 17 % de la cantidad total de hojas, mientras que las hojas de los braquiblastos vegetativos y reproductivos supusieron el resto. En otras especies, los dolicoblastos constituyen una parte mucho más importante de las ramas producidas (Milla *et al.*, datos no publicados).

Otro aspecto funcional relevante es el origen de los recursos utilizados en la construcción de ramas e inflorescencias. La preformación de los elementos de ambas estructuras presupone el uso de recursos almacenados en la planta, mientras que la neoformación posibilita el uso preferente de los recursos asimilados a la vez que se produce el desarrollo (Mooney *et al.* 1977, Mooney y Kummerow 1981).

6.2. Prefloración, floración y fructificación

El desarrollo de las yemas florales (FBF) es una fenofase que se produce antes de la floración (F). Las yemas florales pueden ser visibles durante un corto período de tiempo, escasos días o semanas, como ocurre en *Acer*, *Celtis*, *Fraxinus*, *Pistacia* y *Quercus*, o bien ser apreciables durante un período más largo de tiempo, incluso de varios meses, como ocurre en *Arbutus*, *Buxus* y *Viburnum*. El crecimiento prolongado de las yemas florales suele ocurrir cuando éstas se desarrollan en un período distinto de la primavera (verano, otoño e invierno previos a la floración), mientras que el desarrollo breve de esta fenofase ocurre cuando las yemas florales se desarrollan inmediatamente antes de la floración, a final de invierno o en primavera. Al igual que sucede con la fenofase DVG, FBF constituye sólo una parte del desarrollo ontogénico de las yemas florales. Por ejemplo, en *Quercus alba* L. los primordios de las inflorescencias masculinas se detectan al microscopio electrónico desde el final de la primavera del año anterior a la floración (Merkle *et al.* 1980).

En las plantas leñosas, a diferencia de las herbáceas, el desarrollo de las yemas florales desde su inducción hasta la antesis puede no ser continuo y detenerse temporalmente en algún estadio intermedio de desarrollo. La prolongación del período de desarrollo de las yemas florales parece ser una adaptación a la insuficiencia de recursos para su formación, ya sea por efecto de la estacionalidad del clima o por superposición con la fenofase de crecimiento vegetativo de los dolicoblastos (Borchert 1983, Castro Díez y Montserrat Martí 1998).

La floración (F) se produce principalmente en primavera, aunque no suele estar tan centrada en esta estación como el crecimiento vegetativo de los dolicoblastos (Navarro *et al.* 1993, Kummerow 1983, Mooney *et al.* 1977). Por ejemplo, *Daphne gnidium* florece en verano y otoño, *Arbutus unedo*, *Bupleurum fruticosum*, *B. frutescens*, *Hedera helix* y *Satureja montana* a final de verano y en otoño, y *Ulmus minor* y *Fraxinus angustifolia* pueden iniciar la floración en pleno invierno. Algunas especies pueden florecer durante un largo período de tiempo, que suele variar según años y localidades. Por ejemplo, *Buxus sempervirens*, *Lonicera implexa* y *Viburnum tinus* pueden iniciar la floración a final de otoño o en invierno prolongándola hasta la primavera, aunque generalmente lo hacen a principio de primavera. Es bastante frecuente observar episodios puntuales de floración en períodos extraños en algún individuo o en una o pocas de sus ramas.

El período de floración puede ser crítico para el éxito reproductivo de la especie por afectar a procesos como la polinización o el momento de dispersión de las semillas. El tiempo óptimo de floración debe resolver el compromiso de optimizar un conjunto de factores selec-

tivos como son la disponibilidad de polinizadores, la competencia por los polinizadores, la disponibilidad de agua y temperatura adecuadas, las condiciones apropiadas para la germinación de las semillas y el establecimiento de las plántulas (Rathcke y Lacey 1985). Sin embargo, la selección por la ocurrencia temporal y la duración de la floración también depende de muchos otros factores como son la morfología y la ontogenia, así como la duración de otras fenofases y la organización del patrón fenológico (Kummerow 1983, Primack 1985).

En las plantas leñosas FBF y F suelen requerir menos recursos que DVG y, por ello, suelen ser menos dependientes de la disponibilidad estacional de recursos básicos que el crecimiento vegetativo (Kummerow 1983). Sin embargo, al igual que ocurre con DVG, la duración de la floración también puede depender de la disponibilidad de recursos (Rathcke y Lacey 1985).

La fructificación (FS) ocurre tras la floración, a veces después de un período de latencia del fruto antes de iniciar su desarrollo activo (por ejemplo en *Pistacia lentiscus*, Jordano 1988) o tras un período de desarrollo del ovario después de la antesis y antes de la fecundación (por ejemplo en *Quercus suber*, Boavida *et al.* 1999). Estos retrasos del desarrollo de los frutos tras la polinización se han interpretado como una adaptación para reducir la superposición de las inversiones de recursos dedicados al crecimiento vegetativo y a la reproducción (Montserrat Martí y Pérez Rontomé 2002).

FS puede presentar una duración muy variable en distintas especies. En los casos extremos, *Arbutus unedo* invierte unos 12 meses, mientras que algunos caméfitos, como *Lepidium subulatum*, pueden desarrollar los frutos en un mes o menos. *Quercus coccifera* lo hace desde el final de primavera hasta el principio de otoño a partir de flores polinizadas en la primavera del año anterior.

El tiempo de desarrollo de los frutos hasta su maduración puede no ser constante entre individuos ni entre años. También se observan con frecuencia asincronías en el desarrollo de los frutos en las ramas de un mismo individuo. Estas diferencias seguramente reflejan distintas disponibilidades de recursos para la formación de los frutos, ya sea por efecto del clima o por otras causas, lo que puede manifestarse en diferencias tanto de tamaño de los frutos maduros como de las fechas de maduración y dispersión (Killmann y Thong 1995, Rathcke y Lacey 1985).

Existe poca información bibliográfica sobre los patrones temporales de desarrollo de los frutos en las plantas leñosas mediterráneas. La figura 5.5 muestra el desarrollo mensual del peso seco medio de los frutos de una población natural de *Arbutus unedo* y otra de *Fraxinus angustifolia*. Esta información es necesaria para cuantificar el esfuerzo de inversión de recursos dedicados a la producción de los frutos en cada fase de su desarrollo. Además, es básica para analizar la variación temporal de la competencia de inversiones entre los crecimientos vegetativo y reproductivo. Los gráficos de la figura 5.5 muestran que el incremento de peso seco medio de un fruto puede no ser constante durante el desarrollo de FS. Se han descrito variaciones de este tipo, por ejemplo, en *Catalpa speciosa* (Stephenson 1980).

Los frutos y las semillas tienden a ser mayores con el aumento de la talla de las plantas (esta relación presenta bastantes excepciones) y a necesitar más tiempo para su desarrollo y maduración (Castro-Díez *et al.* 2003, Primack 1985).

La fenología de la fructificación de las plantas leñosas de frutos carnosos constituye un claro ejemplo de coevolución difusa entre plantas y animales frugívoros que las dispersan (Herrera, 1982). Sin embargo, si valoramos la fructificación en el contexto de la estacionalidad del clima y del desarrollo del patrón fenológico, puede parecer que no es posible produ-

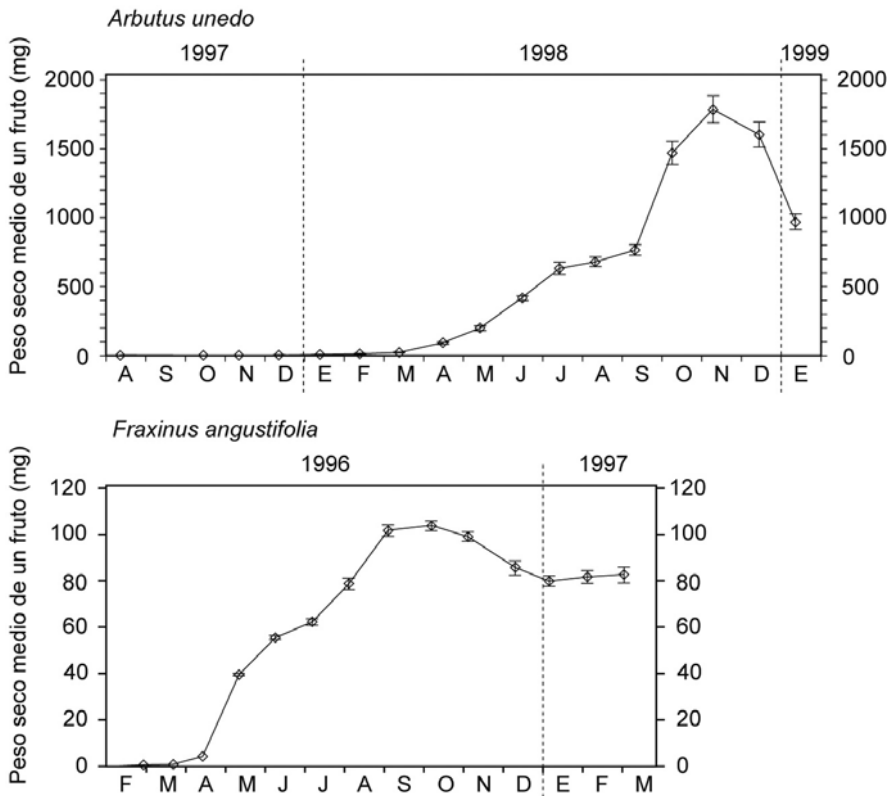


Figura 5.5. Variación mensual del peso seco medio de un fruto de una población de *Arbutus unedo* (Huesca: Agüero a 740 m) (A) y una población de *Fraxinus angustifolia* (Huesca: Huesca a 485 m) (B). Los puntos corresponden al peso seco medio de 50 frutos y las barras representan el error estándar. Los frutos se muestrearon al azar en aproximadamente los mismos individuos cada mes y se pesaron individualmente. El gráfico de *A. unedo* corresponde al ciclo de desarrollo de los frutos de la cohorte de 1997, mientras que el de *F. angustifolia* corresponde a la de 1996.

cir frutos maduros en un período muy diferente del principio de otoño, ya que la brotación ocurre en primavera con moderadas diferencias temporales entre especies. En esta época el crecimiento vegetativo demanda la principal inversión de recursos. Tras finalizar dicho crecimiento suele comenzar el crecimiento activo de los frutos, que es bastante largo por ser frutos de tamaño relativamente grande y, además, coincide con el período de estrés hídrico estival que puede retrasar su desarrollo (Castro-Díez *et al.* 2003). Sin embargo, algunas especies logran producir frutos maduros en verano, como *Amelanchier ovalis* (figura del cuadro 5.1) o *Pistacia lentiscus* en los años que adelanta mucho el inicio de su ciclo fenológico (figura 5.6). En estos casos de fructificación temprana, los frutos maduros pueden permanecer sobre la planta durante varias semanas hasta que son consumidos por aves o se desprenden.

Las especies de fruto pequeño pueden seguir patrones más variados de producción estacional. En algunas de lugares húmedos, como *Populus*, *Salix* y *Ulmus*, la floración muchas veces se adelanta a la brotación vegetativa para lograr así que una buena parte del proceso reproductivo se produzca antes de iniciar el crecimiento vegetativo, a la vez que se evita la interferencia de la polinización con el follaje. De este modo las semillas terminan pronto su desarrollo y pueden germinar en la misma primavera (Janzen, 1967). Un caso típico es el de

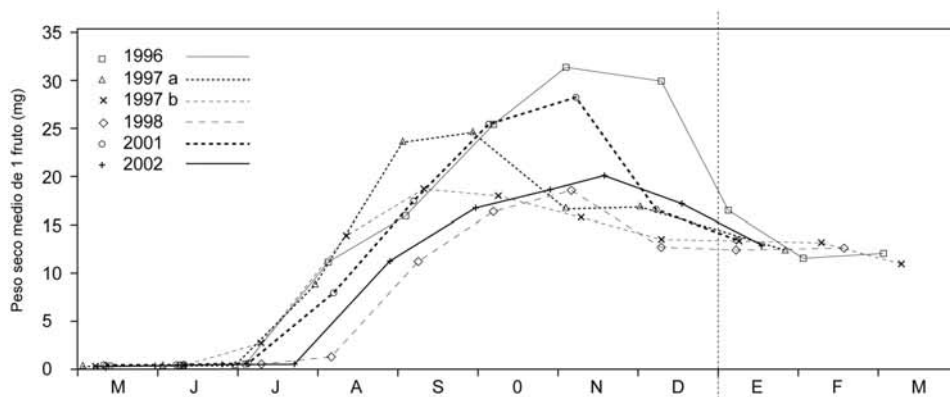


Figura 5.6. Variación mensual del peso seco medio de un fruto durante los ciclos de desarrollo de los frutos de los años 1996-98 y 2001-02 en una población de *Pistacia lentiscus* (Zaragoza: Murillo de Gállego a 460 m). En 1997 se muestrearon dos subpoblaciones situadas en posición topográfica ligeramente distinta: **a.** cerca de la orilla del río Gállego y **b.** en zona algo más elevada y seca. Los puntos corresponden al peso seco medio de muestras de 50 frutos pesados individualmente y muestreados al azar en aproximadamente los mismos individuos cada mes. Se excluyeron de las muestras los frutos dañados por herbívoros pero se mantuvieron los frutos partenocárpicos. No se incluyen las barras de error estándar para facilitar la interpretación de los gráficos de los distintos años. Los valores más altos alcanzados indican que las muestras contienen una alta proporción de frutos llenos.

Ulmus minor que florece a final de invierno y desarrolla frutos alados. Las alas son fotosintéticas durante buena parte del desarrollo de las semillas, con lo que contribuyen a su desarrollo cuando la planta todavía no ha echado las hojas. Al producirse la brotación vegetativa a principio de primavera, las alas de los frutos se secan, los frutos terminan su desarrollo y se dispersan antes de que acabe el crecimiento de los dolicoblastos.

6.3. Abscisión foliar

Al finalizar la vida útil de las hojas comienza su senescencia, que da paso a su muerte y desprendimiento (abscisión) o bien a su secado y permanencia durante algún tiempo sobre la planta (marcescencia). El proceso de senescencia permite recuperar una parte importante de los nutrientes reciclables de la hoja antes de su abscisión (Addicott 1982).

Los árboles y arbustos tropicales, que son las plantas leñosas de mayor diversidad fenológica, presentan cuatro tipos básicos de abscisión foliar (Longman y Jeník 1987): 1) caducifolio: las hojas caen mucho antes de la brotación de las yemas, longevidad foliar de unos 4 a 11 meses; 2) intercambiador de hojas: las hojas caen aproximadamente en el período de brotación de las yemas, longevidad foliar de unos 6 a 12 meses; 3) perennifolio de crecimiento periódico: las hojas caen después de la apertura de las yemas, longevidad foliar de unos 7 a 15 meses o más y 4) perennifolio de crecimiento continuo: producción y caída de hojas continuos, longevidad foliar de unos 3 a 15 meses.

Los árboles y arbustos perennifolios mediterráneos exhiben varios patrones de abscisión foliar (Milla *et al.*, 2002) que se pueden incluir perfectamente en los tipos anteriores. Generalmente, los perennifolios mediterráneos presentan la mayor caída de hojas justo después de ocurrir la máxima producción de dolicoblastos (perennifolios de crecimiento periódico), por lo que este pico de máxima caída se sitúa a final de primavera o a principio de verano (figura 5.2). Además, suelen producir uno o más picos secundarios. Este patrón de

abscisión foliar también es muy frecuente en los árboles y arbustos de otros biomas, lo que sugiere que no depende del clima, sino que probablemente depende de factores de regulación interna (Killmann y Thong 1995, Nitta y Ohsawa 1997, Olivares 1997).

Varios autores han planteado la existencia de una dependencia funcional de la fenología de la abscisión con las relaciones hídricas en las plantas leñosas (Del Arco 1991, Wang *et al.* 1992). En este sentido, se considera que el principal pico de abscisión foliar, que en los perennifolios mediterráneos suele coincidir con el inicio de la estación seca, constituye un mecanismo de evitación de la sequía (Mooney y Dunn 1970). También se ha planteado que la sequía adelanta el inicio de la abscisión foliar y aumenta su duración (Borchert 1991, Escudero y Del Arco 1987). Sin embargo, en algunas especies como *Salvia mellifera*, la abscisión foliar parece estar más relacionada con el desarrollo determinado de los dolíoblastos que con el estado hídrico de la planta (Gill y Mahall 1986). En los bosques tropicales húmedos el estrés hídrico tampoco parece ser el factor desencadenante de la abscisión foliar (Wright y Cornejo 1990).

Las bajas temperaturas también pueden desencadenar abscisión foliar (Addicott 1982). El episodio muy frío que se produjo entre los días 15 y 23 de diciembre de 2001 en el NE de la Península Ibérica, determinó que durante la primavera de 2002 se adelantara la abscisión foliar masiva en las plantas de *Pistacia lentiscus* y *Phillyrea angustifolia* que habían terminado tarde su ciclo fenológico de 2001 (Palacio *et al.* 2005, figura 5.1 C).

Las especies que desprenden las hojas viejas cuando comienzan a desarrollar las hojas nuevas o las yemas florales, seguramente desencadenan la abscisión por el desarrollo de nuevos sumideros de recursos, que son mejores productores de auxina que las hojas viejas. Este cambio en el patrón hormonal parece determinar la abscisión de las hojas viejas (Addicott 1978).

Se han citado numerosos casos de senescencia y abscisión foliar relacionados con la producción de flores y frutos (Borchert 1983, Frankie *et al.* 1974, Lechowicz 1995). Es frecuente observar una mayor abscisión foliar en las plantas de la población que producen mucho fruto que en las que producen poco o que carecen de ellos. Por ejemplo, en septiembre y octubre de los años de buena producción de fruto, se observan en las plantas femeninas de *Pistacia lentiscus* más hojas senescentes en la cohorte del segundo año (hojas de la misma edad que los tallos que producen frutos) que en las plantas masculinas.

En algunos caméfitos leñosos mediterráneos es común que las hojas secas queden sobre la planta durante algún tiempo y, posiblemente, tiendan a caer en los siguientes períodos de activo crecimiento secundario. En muchos casos las hojas secas, o parte de ellas, protegen los dolíoblastos embrionarios o los braquiblastos durante su primera etapa de desarrollo (Palacio y Montserrat 2005 y 2006).

En los caducifolios la abscisión foliar suele ocurrir al final de la estación vegetativa, antes de comenzar el invierno. Este patrón, que constituye una adaptación para evadir el estrés térmico del invierno, determina el desprendimiento de las hojas en otoño tras recuperar y almacenar una parte de los nutrientes que contienen (Chabot y Hicks 1982). Sin embargo, algunos árboles y arbustos, como *Quercus pyrenaica* y *Q. faginea*, retienen parte del follaje seco durante algún tiempo (marcescencia), por lo que la caída de sus hojas se prolonga algunos meses, generalmente hasta después de la brotación primaveral (figura 5.2). Parece que la marcescencia se produce cuando el proceso de senescencia foliar aborta por frío (Hoshaw y Guard 1949). Posiblemente ello ocurre porque estos caducifolios disponen de un corto período vegetativo útil (parte de la primavera y del otoño) que sólo pueden ampliar adelantando la brotación en primavera y retrasando la senescencia foliar en otoño.

Las fenofases citadas se han comentado a escala de individuo y de población. A la escala de comunidad vegetal la producción de las fenofases depende de la suma de los comportamientos fenológicos de las especies que la conforman. Sin embargo, salvo las fenofases de floración y fructificación, rara vez se han considerado otras fenofases en los estudios realizados a dicha escala en el ámbito mediterráneo. Algunas excepciones son, por ejemplo, los estudios de Cabezudo *et al.* (1993) y Navarro *et al.* (1993).

7. Relaciones funcionales entre fenofases

Entre las fenofases descritas se establecen diversas relaciones de gran importancia funcional. Algunas de ellas se comentan a continuación.

7.1. Antagonismo entre el crecimiento vegetativo y la reproducción

El antagonismo que con frecuencia se produce entre el crecimiento vegetativo y la reproducción se interpreta en términos de competencia por los recursos básicos (Loubry 1994). Por este motivo las plantas no suelen desarrollar todos sus órganos a la vez. En parte, ello es debido a la limitación de materiales de construcción y a la prioridad de suministro que se otorga en cada momento a la fenofase más crítica. Sin embargo, la coincidencia temporal de eventos fenológicos también podría deberse a la distinta periodicidad de los factores selectivos que han determinado sus períodos de ocurrencia (Mooney 1983). Por otra parte, la eficiencia del crecimiento de un determinado órgano depende de que los recursos (carbono y nutrientes minerales) utilizados en su construcción se asimilen simultáneamente o que se obtengan de las reservas de la planta. Es más eficiente transferir asimilados directamente a los órganos en crecimiento que almacenarlos en diferentes tejidos, movilizarlos y transferirlos más tarde (Chapin *et al.* 1990, Mooney 1983).

La superposición en el tiempo del crecimiento vegetativo de los dolicoblastos con las fenofases reproductivas requiere la movilización de abundantes recursos en un tiempo corto, generalmente centrado en la primavera (Mooney 1983). Otras especies secuencian la producción de las fenofases durante un período más largo de tiempo, aunque en este caso el desarrollo de la secuencia de fenofases vegetativas y reproductivas no se puede realizar completamente durante la primavera. Esta estrategia fenológica presenta el inconveniente de tener que desarrollar alguna fenofase, por lo menos en parte, durante los períodos de estrés del clima mediterráneo. Sin embargo, presenta la ventaja de precisar una inversión de recursos extendida a un largo período y poder utilizar directamente los carbohidratos sintetizados por el follaje ya producido (Mooney y Kummerow 1981, Mooney *et al.* 1977). Se ha especulado que el patrón morfogénico que determina la ocurrencia de la floración después de producirse el crecimiento vegetativo se produce en plantas que han evolucionado en climas tropicales (Kummerow 1983).

A escalas superiores a las de individuo o población se pueden observar diferentes proporciones de especies de las dos estrategias fenológicas consideradas, es decir, que superponen o que secuencian las fenofases durante el año. Por ejemplo, en las zonas mediterráneas de California las especies que superponen las fenofases son más frecuentes que en Chile (Mooney *et al.* 1977). En ambos territorios se observa una mayor frecuencia de especies que secuencian las fenofases en las zonas de clima suave que en las de clima más contrastado (Mooney y Kummerow 1981).

7.2. *Relación del período de brotación con varias características funcionales y fenofases en los caducifolios de clima templado*

En los caducifolios de clima templado el período de inicio y la duración del desarrollo de los dolicoblastos, así como el período de abscisión foliar, se consideran determinantes de la estrategia para maximizar los beneficios netos de la fotosíntesis (Harada y Takada 1988). Cuando el desarrollo de los dolicoblastos se produce de modo muy rápido por extensión de los brotes preformados en el interior de las yemas, todas las hojas se desarrollan aproximadamente a la vez y este crecimiento depende totalmente de los recursos almacenados en la planta (Kozłowski, 1971). Sin embargo, cuando el desarrollo de los dolicoblastos es más lento porque se produce neoformación de elementos del brote, las primeras hojas formadas aportan fotosintatos a las hojas posteriores y pronto quedan sombreadas por estas últimas. Además, las primeras hojas producidas en la estación de crecimiento vegetativo son más viejas y menos productivas que las últimas por lo que inician la senescencia y la abscisión mucho antes (Kikuzawa 1995). Estos dos tipos de desarrollo primaveral de dolicoblastos se asocian a otras características de alto valor adaptativo, lo que les confiere el carácter de verdaderos tipos funcionales. Los caducifolios que realizan el desarrollo de los dolicoblastos en un período muy breve (emergencia casi simultánea de las hojas) suelen brotar relativamente tarde en primavera, presentan los dolicoblastos preformados en el interior de las yemas, sus yemas están protegidas por numerosas escamas, suelen poseer el xilema en anillo poroso, estructura del dosel monocapa, tallos inclinados, baja capacidad fotosintética, presentan hojas relativamente longevas, suelen ser tolerantes a la sombra, y en la senescencia foliar cambian el color del follaje desde la parte superior de la copa. Por otra parte, los caducifolios con desarrollo de los dolicoblastos extendido en el tiempo (emergencia sucesiva de las hojas) suelen brotar pronto en primavera, sus dolicoblastos sólo están parcialmente preformados en el interior de las yemas, las yemas están protegidas por una cantidad variable de escamas, suelen poseer el xilema en poro difuso, estructura del dosel multicapa, tallos verticales, alta capacidad fotosintética, presentan hojas poco longevas, no son tolerantes a la sombra, y en la senescencia foliar cambian el color del follaje desde la parte interior de la copa (Kikuzawa, 1983, 1995, Koike, 1990, Kozłowski, 1971; Lechowicz, 1984). Sin embargo, no son raras las especies de comportamiento intermedio entre estos dos tipos funcionales (Kikuzawa, 1983). Los caducifolios mediterráneos parece que se ajustan bien a estos dos tipos básicos. Así mismo, se pueden observar síndromes similares en otros tipos de árboles, como son los perennifolios de clima subtropical estacional (Nitta y Ohsawa 1998, Ohsawa y Nitta 1997).

Los caducifolios que presentan emergencia sucesiva de las hojas son característicos de ambientes relativamente fértiles donde deben competir con especies de alta tasa de crecimiento relativo. En estas condiciones, secuenciar al máximo las fenofases permite optimizar los recursos disponibles para el crecimiento. Como ya hemos comentado, en las zonas húmedas son frecuentes las especies que adelantan las fenofases reproductivas al desarrollo de los dolicoblastos. Incluso las especies que presentan numerosas características de la estrategia de emergencia simultánea de las hojas, como *Fraxinus angustifolia*, abren las yemas reproductivas, florecen e inician la fructificación antes de comenzar el desarrollo de los dolicoblastos.

7.3. *Relación entre los períodos de crecimiento primario y abscisión foliar*

En muchas plantas leñosas existe una fuerte relación entre los períodos de producción del crecimiento primario y de la abscisión foliar. Además, las cantidades de hojas producidas y desprendidas suelen estar positivamente correlacionadas (Nitta y Ohsawa 1997).

En los árboles y arbustos perennifolios mediterráneos, el mayor pico de abscisión foliar suele producirse justo después del desarrollo de los dolicoblastos. Sin embargo, en los árboles tropicales la defoliación suele inducir la brotación de las yemas vegetativas o las reproductivas siguiendo una secuencia de desarrollo que rara vez se observa en los árboles de clima templado (Borchert 1983).

En los caméfitos leñosos que mantienen las hojas secas durante varios meses, cabe esperar que la misma relación se produzca con la senescencia foliar, mientras que la abscisión foliar seguramente se relacione mejor con el crecimiento secundario que con el primario. En los caméfitos leñosos mediterráneos que hemos estudiado (*Lepidium subulatum*, *Linum suffruticosum*, *Salvia lavandulifolia* y *Satureja montana*), las hojas de los braquiblastos comienzan la senescencia cuando éstos se desarrollan para formar dolicoblastos y, muchas veces, también lo hacen las hojas inferiores de los nuevos dolicoblastos (Palacio y Montserrat, datos no publicados).

En los caducifolios no existe ninguna sincronía entre la senescencia o la abscisión foliar y el desarrollo de los dolicoblastos, ya que las hojas finalizan su vida antes del invierno y la brotación se produce en la primavera siguiente. Ello es debido a que el invierno determina la separación temporal entre abscisión foliar y brotación en los árboles de climas templados y oscurece la función de romper el reposo correlativo de las yemas que desempeña dicha abscisión en los árboles de climas menos fríos (Borchert 1991). Sin embargo, durante la brotación y el desarrollo de los dolicoblastos se produce la senescencia y, generalmente también, la abscisión de las escamas y los catáfilos de las yemas. En los caducifolios las yemas suelen ser grandes y, además, tienden a poseer un número elevado de elementos protectores, que es tanto mayor cuanto más breve es el período de crecimiento de los dolicoblastos (Kikuzawa 1983). En las especies que extienden el crecimiento de los dolicoblastos durante un tiempo considerablemente largo (como *Populus* y *Salix*) la senescencia y la abscisión de los últimos catáfilos suele continuar con la senescencia de las primeras hojas producidas. Por otra parte, la senescencia foliar en los caducifolios podría coincidir con un período de desarrollo de las yemas, es decir, de los primordios foliares y hojas embrionarias contenidos en ellas. Esta hipótesis se ha planteado para explicar el pico secundario de abscisión foliar que se produce durante el otoño en árboles perennifolios tropicales (Nitta y Ohsawa 1997, 1998). Existe escasa información bibliográfica para verificar esta hipótesis en las plantas leñosas mediterráneas. La figura 5.7 muestra el único caso de caducifolio que hemos estudiado. Las yemas de *Quercus faginea* incrementan aproximadamente un 16 % de su peso seco durante el período de senescencia foliar. Este resultado no apoya la hipótesis planteada ya que esta tasa de incremento no es superior a la registrada en los meses anteriores. Sin embargo, precisamos mucha más información antes de poder rechazar con certeza esta hipótesis.

La fuerte relación que existe entre los períodos de ocurrencia del crecimiento primario y de la abscisión foliar parece ser de carácter endógeno y tener una sólida base funcional (Borchert 1991, Loubry 1994). Se han planteado dos hipótesis para explicar la importante caída de hojas que se produce a la vez o justo después del desarrollo de los dolicoblastos: 1) Al formarse la nueva cohorte de hojas se debe reajustar la superficie foliar transpirante (Borchert 1983, 1994b, Reich y Borchert 1982). 2) Las hojas viejas actúan como almacén de recursos para construir los nuevos brotes por lo que se deben desprender o secar aproximadamente al finalizar el desarrollo de la nueva cohorte de hojas (Addicott 1978, Longman y Jeník 1987; Ohsawa y Nitta 1997).

Las dos hipótesis determinan momentos de senescencia foliar algo distintos. En la primera, la senescencia y el desprendimiento de las hojas viejas debe ocurrir antes de la formación del follaje

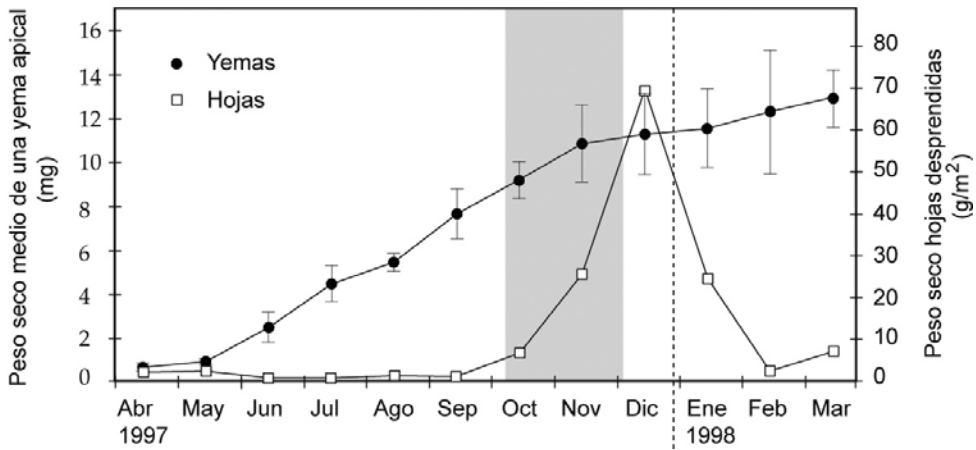


Figura 5.7. Variación mensual de la caída de hojas y del desarrollo de yemas apicales de *Quercus faginea*. Los datos de caída de hojas corresponden al peso seco de las hojas recogidas en 10 trampas de 19 cm de diámetro situadas bajo los 10 individuos de estudio. Los datos de desarrollo de las yemas corresponden al peso seco medio de una yema obtenido pesando individualmente cada yema de tres réplicas de 10 yemas cada una. Las yemas se recolectaron al azar en las ramas de sol de árboles adultos de la población de estudio (Huesca: Agüero a 740 m). Las muestras se recogieron entre abril de 1997 y marzo de 1998. La zona sombreada de la gráfica indica el período en que los árboles de la población disponían, por lo menos, del 5 % de hojas senescentes.

nuevo, ya que así facilitan la rehidratación necesaria para la brotación (Borchert 1994a) y evitan la excesiva superposición de follaje transpirante. En la segunda, la senescencia debe producirse al desarrollarse el nuevo follaje, ya que con ello resulta mucho más eficiente la transferencia de recursos de las hojas viejas a las nuevas (Olivares 1997). En realidad las plantas leñosas presentan todo tipo de picos de abscisión producidos en torno al período de desarrollo de los dolicoblastos (Longman y Jeník 1987), por lo que es muy probable que ambas hipótesis sean perfectamente compatibles. En los trópicos, la brotación de las yemas de la mayoría de especies requiere la hidratación previa de tallos y yemas inducida por la pérdida del follaje viejo (Borchert 1994b) y la desaparición de los efectos de competencia e inhibición ejercidos por las hojas viejas (Addicott 1978). Sin embargo, en la región Mediterránea la dependencia de los recursos contenidos en las hojas viejas parece ser más importante para la formación de nuevos dolicoblastos que el consumo de agua producido por la superposición de dos o más cohortes de hojas, ya que dicha superposición se produce casi siempre en primavera, que suele ser el período de mayor disponibilidad hídrica del año.

Los nutrientes reabsorbidos durante la senescencia foliar pueden suplir gran parte de los requerimientos nutricionales de la producción de nueva biomasa (Chapin y Kedrowski 1983). Sin embargo, esta retranslocación puede no estar totalmente ligada a la senescencia, ya que se produce en todo tipo de hojas durante los períodos de crecimiento intenso y en otros momentos del año (Fife y Nambiar 1984).

La hidratación y el potencial de turgencia celular son factores fundamentales para el crecimiento primario de las ramas (Hinckley *et al.* 1991). Los brotes que inician el crecimiento vegetativo precisan elevadas concentraciones de solutos para mantener, mediante ajuste osmótico, un alto potencial hídrico y una adecuada hidratación de tallos y yemas en desarrollo (Borchert 1994b). El crecimiento del brote continúa mientras los potenciales hídricos del tallo y del xilema se mantienen más altos que el potencial hídrico inducido por el crecimiento de las células de los meristemas activos (Boyer 1988). Sin embargo, el crecimiento perma-

nece inhibido en tallos de alto potencial hídrico por la presencia de hojas senescentes de bajo potencial hídrico. Por lo tanto, para que el crecimiento ocurra parece que se debe mantener un elevado potencial hídrico en las hojas viejas (Borchert 1994b).

La figura 5.8 presenta la variación estacional del contenido hídrico en estado de máxima hidratación de hojas y tallos de *Cistus laurifolius* tras 24 h de rehidratación a 4 ° C. Las hojas viejas, los tallos del año y las hojas nuevas alcanzan valores máximos en el período de desarrollo de los dolícoblastos, mientras que el pico de abscisión foliar se produce aproximadamente seis semanas después de alcanzar la máxima hidratación de los órganos de los dolícoblastos (principio de junio). Por tanto, la senescencia foliar ocurre justo después del período de máximo desarrollo de los dolícoblastos y de la máxima hidratación a plena saturación de los tejidos.

La alta hidratación a saturación que presentan tallos y hojas a principio de junio puede deberse a los azúcares solubles que se producen en este momento de máxima actividad fotosintética, pero también a los osmolitos (azúcares solubles, iones y compuestos orgánicos) que exportan las hojas senescentes a las zonas de la rama en crecimiento. Dichos osmolitos aumentan la hidratación y turgencia de los tejidos embrionarios con lo que facilitan la extensión del tallo y el crecimiento del brote. Al mismo tiempo, las hojas senescentes suelen mantener una alta hidratación ya que la senescencia produce un desmantelamiento progresivo de la maquinaria bioquímica de la hoja, con fragmentación de las moléculas complejas y el consecuente aumento de solutos (Buchanan-Wollaston 1997). Sin embargo, en un estudio reciente, Milla *et al.* (2007) han encontrado que la senescencia de las hojas viejas de *C. laurifolius* no está desencadenada por las demandas de carbono y nutrientes de los órganos en crecimiento, lo que compromete nuestra interpretación.

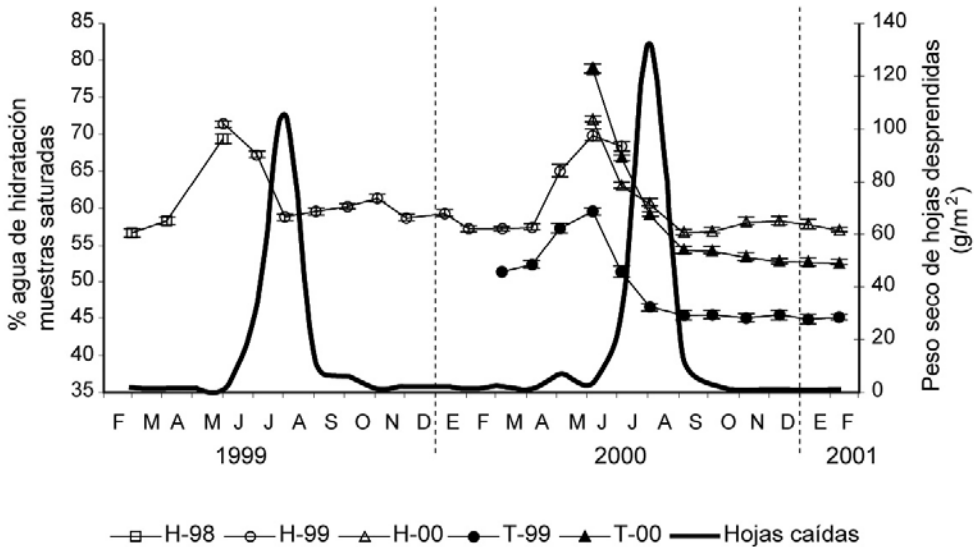


Figura 5.8. Contenido hídrico en hojas y tallos de *Cistus laurifolius* en estado de máxima hidratación y patrón de caída de las hojas. Los datos proceden de muestreos mensuales realizados sobre 10 individuos de una población natural (Zaragoza: Luesia a 780 m). Los datos de caída de hojas corresponden al peso seco de las hojas recolectadas en trampas de 19 cm de diámetro colocadas bajo 10 individuos. El porcentaje de agua en hojas y tallos saturados a máxima hidratación se obtuvo tras la hidratación de las ramas durante 24 h a 4°C, según la fórmula: $WCFH = [(FHW - DW) / FHW] \times 100$, donde WCFH es el contenido de agua en estado de máxima hidratación, FHW el peso fresco a máxima hidratación y DW el peso seco. El muestreo de la abscisión foliar y del contenido hídrico de las hojas se llevó a cabo desde marzo de 1999 hasta febrero de 2001, mientras que el contenido hídrico de los tallos se estudió desde marzo de 2000 hasta febrero de 2001.

8. Sincronía fenológica entre años, entre poblaciones, en una misma población y en un mismo individuo

Dentro de una misma especie se pueden observar diferencias fenológicas importantes, ya sean entre las ramas de un individuo, o bien entre diferentes individuos, poblaciones y años. El valor adaptativo de la sincronía fenológica ha despertado mucho interés durante décadas, especialmente respecto a la fenología de la reproducción. Se han planteado diversas hipótesis que tratan de explicar la variación de dicha sincronización (Bolmgren 1998).

A la escala de un individuo en un mismo año, las diferencias entre ramas suelen ser muy escasas y sólo se manifiestan de modo acusado cuando se producen fenómenos anómalos que afectan a una o pocas ramas. Sin embargo, el efecto de los herbívoros o de otros tipos de perturbación pueden modificar significativamente la fenología de las distintas ramas de un individuo (Leather 2000).

La sincronía entre individuos se ha estudiado mucho más que entre las ramas de un solo individuo (Bolmgren 1998). Las fenofases pueden producirse en un número variable de individuos de la población: desde uno o pocos hasta todos ellos. El grado de sincronía en cada individuo y entre individuos puede modificar la duración de las fenofases (Rathcke y Lacey 1985), que aumenta desde la escala de una rama a la de la población.

Las diferencias entre poblaciones también son fáciles de observar. Se pueden producir entre distintas altitudes, situaciones topográficas, exposiciones, grados de humedad, etc. Por ejemplo, se ha descrito que, asociado al aumento de altitud o a la reducción del período vegetativo, los caducifolios tienden a disminuir la longevidad de sus hojas, mientras que los perennifolios tienden a prolongarla (Kudo *et al.* 2001).

Las diferencias interanuales se han observado numerosas veces a todas las escalas, desde el individuo hasta el paisaje vegetal (Dickinson y Dodd 1976, Nautiyal *et al.* 2001). Sin duda, las variaciones en la brotación y en la floración han sido los aspectos más estudiados, especialmente respecto al cambio climático global (Menzel 2000, Peñuelas *et al.* 2002). El adelanto de la brotación implica algunas importantes ventajas para la planta, como pueden ser el incremento de la producción anual, el acaparamiento de recursos básicos, o la reducción de daños por herbívoros; pero también algunas desventajas, como aumentar el riesgo de sufrir daños por heladas tardías o de disminuir demasiado pronto las reservas hídricas del suelo aumentando la duración del período de estrés hídrico estival (Kramer *et al.* 2000, Leather 2000, Lechowicz 1995, Kramer 1995). En realidad, los adelantos o retrasos de la brotación en diferentes años se basan en la plasticidad fenotípica de las plantas y responden a la necesidad de alcanzar la estación más favorable para el crecimiento disponiendo de la máxima cantidad posible de hojas recientes y muy productivas (Kramer 1995, Harada y Takada 1988).

Desde la perspectiva del patrón fenológico, generalmente no se aprecian diferencias importantes de su desarrollo entre años distintos. Varían algo las fechas de inicio y finalización de las fenofases, pero la secuenciación anual de las fenofases suele mantenerse constante (Dickinson y Dodd 1976, Nautiyal *et al.* 2001). Dicha variación puede afectar por igual a todas las fenofases o a unas más que otras (Lechowicz 1995, Guitián y Guitián 1990). Cabe esperar que el segundo caso suceda cuando existe alguna fenofase que responde a señales ambientales poco variables, por ejemplo, la floración respecto al fotoperiodo (Arroyo 1990).

El grado de solapamiento del crecimiento vegetativo de los dolicoblastos con las fenofases reproductivas presenta una flexibilidad moderada ya que depende, en gran medida, de la ontogenia y la arquitectura de las plantas. Se puede observar una cierta variación interanual

en las mismas poblaciones aunque siempre en torno a un patrón de superposición condicionado por dichos aspectos. Por ejemplo, *Bupleurum fruticosum* desarrolla las inflorescencias en el extremo superior de los dolicoblastos vegetativos sin que ocurra un período de reposo entre los crecimientos vegetativo y reproductivo (figura del cuadro 5.1). Por lo tanto, la única posibilidad de superposición con la floración en un mismo individuo es que se produzca una importante asincronía en el desarrollo de sus dolicoblastos, de modo que la floración de los más adelantados coincida con el crecimiento vegetativo activo de los más atrasados. Esta circunstancia apenas se ha observado en los individuos de una población natural estudiada durante cuatro años (Montserrat *et al.*, datos no publicados).

En climas muy estacionales como el mediterráneo, el patrón fenológico es menos variable entre años diferentes que la cantidad de estructuras producidas o desprendidas anualmente. En los perennifolios la producción de dolicoblastos puede variar mucho entre años y, asociada a ella, suele variar la cantidad de hoja desprendida (Gill y Mahall 1986, Oliveira *et al.* 1994, Nitta y Ohsawa 1997). La producción de flores y frutos también puede ser muy variable en las especies leñosas (Stiles 1978). Poco sabemos de las diferencias interanuales de crecimiento de las raíces y del desarrollo de las yemas, pero cabe suponer que también serán importantes, por lo menos en algunas especies.

La estacionalidad de la ocurrencia de los eventos fenológicos está fuertemente determinada por la duración y la intensidad de las estaciones de estrés climático (Borchert 1994a, Killmann y Thong 1995, figura 5.1). Por ello, en los climas fuertemente estacionales es común la existencia de una alta sincronía fenológica a las escalas de individuo (entre diferentes ramas) y de población (entre diferentes individuos) que contrasta con la baja sincronía que se observa a las mismas escalas en los ambientes no estacionales, como son los bosques ecuatoriales húmedos y otros ambientes tropicales (Borchert 1991). Ello sugiere que el clima es el principal responsable de la sincronía que observamos entre ramas, individuos y poblaciones.

9. Implicaciones y perspectivas para la gestión

En los numerosos estudios publicados sobre fenología durante las últimas décadas se han propuesto multitud de usos científicos y aplicados de esta disciplina. Esta tendencia se ha mantenido en los últimos años o incluso ha aumentado, especialmente al reconocerse la alta capacidad de la fenología para monitorizar la respuesta biótica al cambio climático (Beaubien y Johnson 1994). Ya hemos comentado en los apartados anteriores la gran sensibilidad de respuesta de las especies leñosas a los cambios del clima, especialmente de la temperatura.

Desde un punto de vista aplicado, se ha enfatizado el interés de la fenología para determinar las épocas de reproducción y los ciclos de crecimiento vegetativo de las especies vegetales, para ordenar y gestionar las comunidades vegetales, prevenir alergias, planificar las labores agronómicas, ordenar la fauna terrestre, generar atractivos turísticos, planificar la realización de incendios prescritos, conservar las comunidades naturales, facilitar el manejo de especies de interés forestal o agronómico, etc.

Otras interesantes posibilidades de aplicación de la fenología podrían derivar de un conocimiento más profundo de las relaciones que existen entre la fenología y las características funcionales de las plantas. Esta posibilidad permanece prácticamente inexplorada pero podría ser muy útil, por ejemplo, para la conservación de especies y comunidades vegetales amenazadas. Cabe esperar que muchas de las especies vegetales raras se hallen en desequilibrio con el clima actual, habida cuenta de las numerosas, intensas y rápidas fluctuaciones que ha experimentado el clima durante el Cuaternario (Dansgaard *et al.* 1993). Muchas plantas leñosas de

pequeña talla, tolerantes al estrés, que presentan bajas tasas de crecimiento relativo y que posiblemente pueden soportar un amplio rango de temperaturas (Criddle *et al.* 2000), podrían haber resistido *in situ* la sucesión de episodios glaciales e interglaciales cuaternarios, experimentando expansiones de sus áreas en los episodios favorables y regresiones en los desfavorables. En las situaciones de máxima regresión cabe suponer que presentarían un importante desajuste de sus características funcionales con el clima. Esta posibilidad es difícil de explorar mediante análisis paleopalinológicos ya que muchas de estas especies son polinizadas por animales. Sin embargo, la fenología, apoyada por un adecuado conocimiento funcional de las especies y de sus mecanismos fisiológicos de evasión y tolerancia a los estreses generados por el clima, ofrece una posibilidad de análisis que facilitaría la toma de decisiones en la gestión de dichas especies.

A lo largo del capítulo hemos descrito dos tipos básicos de patrón fenológico, el que condensa las fenofases más consumidoras de recursos en un breve lapso de tiempo y el que las secuencia durante un largo período del año. El primero parece especialmente adecuado para climas que sólo presentan un largo e intenso período de estrés que la planta perenne no puede evadir (invierno muy frío y largo), mientras que el segundo parece adecuarse a climas menos contrastados en los que los períodos de estrés pueden ser evadidos (períodos de sequía). El primer tipo fenológico bien podría responder a las presiones selectivas generadas por los episodios fríos cuaternarios. Sin embargo, conocemos especies, como *Arctostaphylos uva-ursi*, que presentan el patrón fenológico secuenciado y que son capaces de vivir en climas muy fríos. La gayuba puede vivir en un amplio rango ecológico, que en el Norte de la Península Ibérica se manifiesta desde cerca del centro de la Depresión Media del Ebro a 300 m de altitud (clima semiárido) hasta 2.500 m en el Pirineo. Esta especie presenta características de tolerancia al estrés que seguramente le permiten realizar el desarrollo de las yemas florales y la floración en períodos muy fríos. En el caso de las especies de crecimiento más rápido no podemos esperar que se produzcan desajustes fenológicos semejantes al citado, ya que carecen de las características de tolerancia al estrés necesarias para soportarlos (Grime 2001). Estas especies durante los cambios de clima del Cuaternario han debido confiar más en su capacidad de migración que en la de soportar el estrés térmico. Ello queda bien patente en las importantes migraciones que experimentaron muchas especies arbóreas tras el último episodio glacial del Cuaternario (Huntley y Birks 1983). Para desarrollar experimentalmente esta interesante línea de investigación de gran importancia práctica, sólo se requiere aplicar al estudio fenológico los métodos de análisis funcional y fisiológico disponibles actualmente.

Agradecimientos

Queremos expresar nuestro agradecimiento a Carmen Pérez Rontomé y Melchor Maestro Martínez por su colaboración en la toma y elaboración de algunos datos incluidos en el estudio y a Fernando Valladares y los demás compañeros de GLOBIMED por acoger nuestro trabajo en la presente monografía. El estudio se ha realizado en el contexto de los proyectos de investigación AMB93-0806, REN2002-02635/GLO y REN2001-4841-E/GLO (Red Temática GLOBIMED) del Ministerio de Ciencia y Tecnología, así como del proyecto P-024/2001 del Gobierno de Aragón. La participación de Sara Palacio Blasco y Rubén Milla Gutiérrez ha sido financiada por becas predoctorales del Ministerio de Educación, Cultura y Deporte y del Gobierno de Aragón, respectivamente.

Bibliografía

- Addicott, F. T. 1978. Abscission strategies in the behaviour of tropical trees. Páginas: 381-398 en: P. B. Tomlinson y M. H. Zimmermann (editores). *Tropical trees as living systems*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Addicott, F. T. 1982. Abscission. University of California Press, Berkeley.
- Arroyo, J. 1990. Ritmos climáticos y de floración en matorrales del SW de España. *Lagascalia* 16: 25-50.
- Beaubien, E. G. y D. L. Johnson. 1994. Flowering plant phenology and weather in Alberta, Canada. *International Journal of Biometeorology*. 38: 23-27.
- Boavida, L. C., M. C. Varela y J. A. Feijo. 1999. Sexual reproduction in the cork oak (*Quercus suber* L.). I. The pro-gamic phase. *Sexual Plant Reproduction* 11: 347-353.
- Bolmgren, K. 1998. The use of synchronization measures in studies of plant reproductive phenology. *Oikos* 82: 411-415.
- Borchert, R. 1978. Feedback control and age-related changes of shoot growth in seasonal and nonseasonal climates. Páginas: 497-515 en: P. B. Tomlinson y M. H. Zimmermann (editores). *Tropical trees as living systems*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Borchert, R. 1983. Phenology and control of flowering in tropical trees. *Biotropica* 15: 81-89.
- Borchert, R. 1991. Growth periodicity and dormancy. Páginas: 221-245 en: A. S. Raghavendra (editor). *Physiology of Trees*. Wiley, NuevaYork.
- Borchert, R. 1994a. Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology* 75: 1437-1449.
- Borchert, R. 1994b. Water status and development of tropical trees during seasonal drought. *Trees* 8: 115-125.
- Boyer, J. S. 1988. Cell enlargement and growth-induced water potentials. *Physiologia Plantarum* 73: 311-316.
- Buchanan-Wollaston, V. 1997. The molecular biology of leaf senescence. *Journal of Experimental Botany* 48: 181-199.
- Cabezudo, B., A. V. Pérez Latorre, T. Navarro y J. M. Nieto Caldera. 1993. Estudio fenomorfológico en la vegetación del sur de España. II. Alcornocales Mesomediterráneos (Montes de Málaga, Málaga). *Acta Botanica Malacitana*. 18: 179-188.
- Castro Díez, P. y G. Montserrat Martí. 1998. Phenological pattern of fifteen Mediterranean phanerophytes from *Quercus ilex* communities of NE-Spain. *Plant Ecology* 139: 103-112.
- Castro Díez, P., G. Montserrat Martí y J. H. C. Cornelissen. 2003. Trade-offs between phenology, relative growth rate, life form and seed mass among 22 Mediterranean woody species. *Plant Ecology* 166: 117-129.
- Chabot, B. F. y D. J. Hicks. 1982. The ecology of leaf life spans. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 229-259.
- Chapin, F. S. y R. A. Kedrowski. 1983. Seasonal changes in nitrogen and phosphorous fractions and autumn retranslocation in evergreen and deciduous taiga trees. *Ecology* 64: 376-391.
- Chapin, F. S., E.-D. Schulze y H. A. Mooney. 1990. The ecology and economics of storage in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 423-447.
- Criddle, R. S., B. N. Smith, L. D. Hansen y J. N. Church. 2000. Determination of plant growth rate and growth temperature range from measurement of physiological parameters. *Shrubland Ecosystem Genetics and Biodiversity Proceedings* 21: 251-258.
- Dansgaard, W., S. J. Johnsen, H. B. Clausen, D. Dahl-Jensen, N. S. Gundestrup, C. U. Hammer, C. S. Hvidberg, J. P. Steffensen, A. E. Sveinbjörnsdottir, J. Jouzel y G. Bond. 1993. Evidence for general instability of past climate from 250-kyr ice-core record. *Nature* 364: 218-220.
- Del Arco, J. M., A. Escudero y M. Vega Garrido. 1991. Effects of site characteristics on nitrogen retranslocation from senescing leaves. *Ecology* 72: 701-708.
- Dickinson C. E. y J. L. Dodd. 1976. Phenological pattern in the short-grass prairie. *American Midland Naturalist* 96: 367-378.
- Diggle, P. K. 1999. Heteroblasty and the evolution of flowering phenologies. *International Journal of Plant Science* 160 (6 Supl.): s123-s134.
- Duarte, C. M. 1999. Methods in comparative functional ecology. Páginas: 1-8 en: F. I. Pugnaire y F. Valladares (editores). *Handbook of functional plant ecology*. Marcel Dekker, Nueva York.
- Escudero, A. y J. M. del Arco. 1987. Ecological significance of the phenology of leaf abscission. *Oikos* 49: 11-14.
- Fife, D. N. y E. K. Nambiar. 1984. Movement of nutrients in radiata pine needles in relation to growth of shoots. *Annals of Botany* 54: 303-314.
- Floret, C., M. J. Galan, E. L. Floc'h, F. Leprince, y F. Romane. 1989. France. Páginas: 9-97 en: G. Orshan (editor). *Plant pheno-morphological studies in Mediterranean type ecosystems*. Kluwer Acad. Pub., Dordrecht.
- Frankie, G. W., H. G. Baker y P. A. Opler. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 62: 881-913.
- Gill, D. S. y B. E. Mahall. 1986. Quantitative phenology and water relations of an evergreen and a deciduous chaparral shrub. *Ecological Monographs* 56: 127-143.
- Grime, J. P. 2001. *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*. 2ª edición. Wiley, Chichester.

- Guerrero Campo, J. 1998. Respuestas de la vegetación y de la morfología de las plantas a la erosión del suelo. Consejo de la Protección de la Naturaleza de Aragón, Zaragoza.
- Guitián, J. y P. Guitián. 1990. Fenología de la floración y fructificación en plantas de espinal del Bierzo (León, Noroeste de España). *Anales Jardín Botánico de Madrid* 48: 53-61.
- Hallé, F., R. A. A. Oldeman y P. B. Tomlinson. 1978. *Tropical trees and forests. An architectural analysis*. Springer-Verlag, Berlín.
- Harada, Y. y T. Takada. 1988. Optimal timing of leaf expansion and shedding in a seasonally varying environment. *Plant Species Biology* 3: 89-97.
- Harper, J. L. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, Oxford.
- Herrera, C. M. 1982. Seasonal variation in the quality of fruits and diffuse coevolution between plants and avian dispersers. *Ecology* 63: 773-785.
- Hinckley, T. M., H. Richter y P. J. Schulte. 1991. Water relations. Páginas: 137-162 en: A. S. Raghavendra (editor). *Physiology of trees*. Wiley, Nueva York.
- Hoshaw, R. W. y A. T. Guard. 1949. Abscission of marcescent leaves of *Quercus palustris* and *Q. coccinea*. *Botanical Gazette* 110: 587-593.
- Huntley, B. y H. J. B. Birks. 1983. *An atlas of past and present pollen maps for Europe: 0-13.000 years ago*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Janzen, D. H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in central America. *Evolution* 21: 620-637.
- Jordano, P. 1988. Polinización y variabilidad de la producción de semillas en *Pistacia lentiscus* L. (*Anacardiaceae*). *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 45: 213-231.
- Kikuzawa, K. 1983. Leaf survival of woody plants in deciduous broad-leaved forests. 1. Tall trees. *Canadian Journal of Botany* 61: 2133-2139.
- Kikuzawa, K. 1995. Leaf phenology as an optimal strategy for carbon gain in plants. *Canadian Journal of Botany* 73: 158-163.
- Killmann, W. y H. L. Thong. 1995. The periodicity of growth in tropical trees with special reference to *Dipterocarpaceae* - a review. *IAWA Journal* 16: 329-335.
- Kochmer, J. P. y S. N. Handel. 1986. Constraints and competition in the evolution of flowering phenology. *Ecological Monographs* 56: 303-325.
- Koike, T. 1990. Autumn coloring, photosynthetic performance and leaf development of deciduous broad-leaved trees in relation to forest succession. *Tree Physiology* 7: 21-32.
- Koriba, K. 1958. On the periodicity of tree-growth in the tropics, with reference to the mode of branching, the leaf-fall, and the formation of the resting bud. *Gardens Bulletin, Singapur* 17: 11-81.
- Kozłowski, T. T. 1971. *Growth and development of trees*. Academic Press, Nueva York.
- Kramer, K. 1995. Phenotypic plasticity of the phenology of seven European tree species in relation to climatic warming. *Plant, Cell and Environment* 18: 93-104.
- Kramer, K., I. Leinonen y D. Loustau. 2000. The importance of phenology for the evaluation of impact of the climate change on growth of boreal, temperate and mediterranean forests ecosystems: an overview. *International Journal of Biometeorology* 44: 67-75.
- Kudo, G., U. Molau y N. Wada. 2001. Leaf-trait variation of tundra plants along a climatic gradient: an integration of responses in evergreen and deciduous species. *Arctic, Antarctic & Alpine Research* 33: 181-190.
- Kummerow, J. 1983. Comparative phenology of Mediterranean-type plant communities. Páginas: 300-317 en: F. J. Kruger, D. T. Mitchell y J. U. M. Jarvis (editores). *Mediterranean-type ecosystems. The role of nutrients*. Springer-Verlag, Berlín.
- Kyparissis, A. y Y. Manetas. 1993. Autumn revival of summer leaves in the seasonal dimorphic, drought semi-deciduous Mediterranean shrub *Phlomis fruticosa* L. *Acta Oecologica* 14: 725-737.
- Lavender, D. P. 1991. Measuring phenology and dormancy. Páginas: 404-422 en: J. P. Lassoie y T. M. Hinckley (editores). *Techniques and approaches in forest tree ecophysiology*. CRC Press, Boca Raton.
- Leather, S. R. 2000. Herbivory, phenology, morphology and the expression of sex in trees: who is in the driver's seat? *Oikos* 90: 194-195.
- Lechowicz, M. J. 1984. Why do temperate deciduous trees leaf out at different times? Adaptation and ecology of forest communities. *The American Naturalist* 124: 821-842.
- Lechowicz, M. J. 1995. Seasonality of flowering and fruiting in temperate forest trees. *Canadian Journal of Botany* 73: 175-182.
- Lieth, H. 1974. *Phenology and seasonality modeling*. Springer-Verlag, Berlín.
- Longman, K. A. y J. Jeník. 1987. *Tropical forest and its environment*. 2ª edición. Longman Scientific & Technical, Essex.
- Loubry, D. 1994. La phénologie des arbres caducifoliés en forêt guyanaise (5° de latitude nord): Illustration d'un déterminisme à composantes endogène et exogène. *Canadian Journal of Botany* 72: 1843-1857.

- Margaris, N. S. 1981. Adaptive strategies in plants dominating mediterranean-type ecosystems. Páginas: 309-315 en: F. Di Castri, D. W. Goodall y R. L. Specht (editores). Mediterranean-type shrublands. Elsevier, Amsterdam.
- McDonald, P. M. 1992. Estimating seed crops of conifer and hardwood species. Canadian Journal of Forest Research 22: 832-838.
- Menzel, A. 2000. Trends in phenological phases in Europe between 1951 and 1996. International Journal of Biometeorology 44: 76-81.
- Merkle, S. A., P. P. Feret, J. G. Croxdale y T. L. Sharik. 1980. Development of floral primordia in white oak. Forest Science 26: 238-250.
- Milla, R., S. Palacio, M. Maestro-Martínez y G. Montserrat-Martí. 2007. Leaf exchange in a Mediterranean shrub: water, nutrient, non-structural carbohydrate and osmolyte dynamics. Tree Physiology 27: 951-960.
- Milla Gutiérrez, R., S. Palacio Blasco, P. Castro Díez, C. Pérez Rantomé, M. Maestro Martínez y G. Montserrat Martí. 2002. La caída de la hoja en el bosque mediterráneo. Quercus 196: 26-30.
- Mitrakos, K. A. 1980. A theory for Mediterranean plant life. Acta Oecologica 1: 245-252.
- Montenegro, G. 1987. Quantification of mediterranean plant phenology and growth. Páginas: 469-488 en: J. D. Tenhunen, F. M. Catarino, O. L. Lange y W. C. Oechel. Plant response to stress. Functional analysis in Mediterranean ecosystems. Springer-Verlag, Berlín.
- Montserrat Martí, G. y C. Pérez Rantomé. 2002. Fruit Growth dynamics and their effects on the phenological pattern of native *Pistacia* populations in NE Spain. Flora 197: 161-174.
- Mooney, H. A. 1983. Carbon-gaining capacity and allocation patterns of Mediterranean climate plants. Páginas: 103-119 en: F. J. Kruger, D. T. Mitchell y J. U. M. Jarvis (editores). Mediterranean-type ecosystems. The role of nutrients. Springer-Verlag, Berlín.
- Mooney, H. A. y E. L. Dunn. 1970. Convergent evolution of Mediterranean-climate evergreen sclerophyll shrubs. Evolution 24: 292-303.
- Mooney, H. A. y J. Kummerow. 1981. Phenological development of plants in Mediterranean-climate regions. Páginas: 303-307 en: F. Di Castri, D. W. Goodall y R. L. Specht (editores). Mediterranean-type shrublands. Elsevier, Amsterdam.
- Mooney, H. A., J. Kummerow, W. Johnson, D. J. Parsons, S. Keeley, A. Hoffmann, R. I. Hays, J. Giliberto, y C. Chu. 1977. The producers-their resources and adaptive responses. Páginas: 85-143 en: H. A. Mooney (editor). Convergent evolution in Chile and California. Mediterranean climate ecosystems. Dowden, Hutchinson & Ross, Stroudsburg.
- Nautiyal, M. C., B. P. Nautiyal y V. Prakash. 2001. Phenology and growth form distribution in an alpine pasture at Tungnath, Garhwal, Himalaya. Mountain Research and Development 21: 168-174.
- Navarro, T. y B. Cabezudo. 1998. Estrategias fenomorfológicas de especies de un matorral mediterráneo (Andalucía, España). Acta Botanica Malacitana 23: 133-148.
- Navarro, T., J. M. Nieto-Caldera, A. V. Pérez-La Torre y B. Cabezudo. 1993. Estudios fenomorfológicos en la vegetación del sur de España. III. Comportamiento estacional de una comunidad de badlands (Tabernas, Almería, España). Acta Botanica Malacitana 18: 189-198.
- Nilsen, E. T. 1986. Quantitative phenology and leaf survivorship of *Rhododendron maximum* in contrasting irradiance environments of the southern Appalachian mountains. American Journal of Botany 73: 822-831.
- Nitta, I. y M. Ohsawa. 1997. Leaf dynamics and shoot phenology of eleven warm-temperate evergreen broad-leaved trees near their northern limit in central Japan. Plant Ecology 130: 71-88.
- Nitta, I. y M. Ohsawa. 1998. Bud structure and shoot architecture of canopy and understorey evergreen broad-leaved trees at their northern limit in East Asia. Annals of Botany 81: 115-129.
- Oechel, W. C. y W. Lawrence. 1981. Carbon allocation and utilization. Páginas: 185-235 en: P. C. Miller (editor). Resource use by chaparral and matorral. A comparison of vegetation function in two Mediterranean type ecosystems. Springer-Verlag, Nueva York.
- Ohsawa, M. y I. Nitta. 1997. Patterning of subtropical/warm-temperate evergreen broad-leaved forests in East Asian mountains with special reference to shoot phenology. Tropics 6: 317-334.
- Olivares, E. 1997. Prolonged leaf senescence in *Clusia multiflora* H. B. K. Trees 11: 370-377.
- Oliveira, G., O. Correia, M. A. Martins-Louçao y F. M. Catarino. 1994. Phenological and growth patterns of the Mediterranean oak *Quercus suber* L. Trees 9: 41-46.
- Orshan, G. (editor) 1963. Seasonal dimorphism of desert and Mediterranean chamephytes and its significance as a factor in their water economy. Páginas: 207-222 en: A. J. Rutter y F. H. Whitehead (editores). The water relations of plants. Blackwell, Londres.
- Orshan, G. 1989a. Plant pheno-morphological studies in Mediterranean type ecosystems. Kluwer Acad. Pub, Dordrecht.
- Orshan, G. 1989b. Introduction. Páginas: 1-4 en: G. Orshan (editor). Plant pheno-morphological studies in Mediterranean type ecosystems. Kluwer Acad. Pub., Dordrecht.
- Orshan, G., C. Floret, E. Le Floc'h, A. Le Roux, G. Montenegro y F. Romane. 1989. General Synthesis. Páginas: 389-399 en: G. Orshan (editor). Plant pheno-morphological studies in Mediterranean type ecosystems. Kluwer Acad. Pub., Dordrecht.

- Palacio, S. y G. Montserrat-Martí. 2005. Bud morphology and shoot growth dynamics in two species of Mediterranean sub-shrubs coexisting in gypsum outcrops. *Annals of Botany* 95: 949-958.
- Palacio, S. y G. Montserrat-Martí. 2006. Comparison of the bud morphology and shoot growth dynamics of four species of Mediterranean sub-shrubs growing along an altitude gradient. *Botanical Journal of the Linnean Society* 151: 527-539.
- Palacio, S. y G. Montserrat-Martí. 2007. Above and belowground phenology of six Mediterranean sub-shrubs growing along an altitude gradient in NE Spain. *Journal of Arid Environments* 68: 522-533.
- Palacio, S., R. Milla y G. Montserrat-Martí. 2005. Phenological hypothesis on the termophilous distribution of *Pistacia lentiscus* L. *Flora* 200: 527-534.
- Pannell, J. R. y F. Ojeda. 2000. Patterns of flowering and sex-ratio variation in the Mediterranean shrub *Phillyrea angustifolia* (*Oleaceae*): implications for the maintenance of males with hermaphrodites. *Ecology Letters* 3: 495-502.
- Peñuelas, J., I. Filella y P. Comas. 2002. Changed plant and animal life cycles from 1952 to 2000 in the Mediterranean region. *Global Change Biology* 8: 531-544.
- Primack, R. B. 1985. Patterns of flowering phenology in communities, populations, individuals, and single flowers. Páginas: 571-593 en J. White (editor). *The Population Structure of Vegetation*. Kluwer Acad. Publ., Dordrecht.
- Rathcke, B. J. y E. P. Lacey. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16: 179-214.
- Reich, P. B. y R. Borchert. 1982. Phenology and ecophysiology of the tropical tree, *Tabebuia neochrysantha* (*Bignoniaceae*). *Ecology* 63: 294-299.
- Reich, P. B., R. O. Teskey, P. S. Johnson y T. M. Hinckley. 1980. Periodic root and shoot growth in oak. *Forest Science* 26: 590-598.
- Romberger, J. A. 1963. Meristems, growth, and development in woody plants. Technical Bulletin. U.S. Dept. of Agriculture 1293: 1-214.
- Shmida, A. y L. Burgess. 1988. Plant growth-form strategies and vegetation types in arid environments. Páginas: 211-241 en: M. J. A. Werger, P. J. M. v. d. Aart, H. J. Doring y J. T. A. Verhoeven (editores). *Plant form and vegetation structure*. SPB Academic Pub., La Haya.
- Stephenson, A. G. 1980. Fruit set, herbivory, fruit reduction, and the fruiting strategy of *Catalpa speciosa* (*Bignoniaceae*). *Ecology* 6: 57-64.
- Stiles, F. G. 1978. Temporal organization of flowering among the hummingbird flowers of a tropical wet forest. *Biotropica* 10: 194-210.
- Tilman, D. 1988. *Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Van Schaik, C. P., J.W. Terborgh y S. J. Wright. 1993. The phenology of tropical forests: Adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 353-377.
- Villar Salvador, P. 2000. Estrategias ecológicas y funcionales del xilema en plantas leñosas mediterráneas. Tesis Doctoral. Universidad de Valencia.
- Wang, J., N. E. Ives y M. J. Lechowicz. 1992. The relation of foliar phenology to xylem embolism in trees. *Functional Ecology* 6: 469-475.
- Wright, S. J. y F. H. Cornejo. 1990. Seasonal drought and leaf fall in a tropical forest. *Ecology* 71: 1165-1175.

CAPÍTULO 6

Estrés hídrico: ecofisiología y escalas de la sequía

Fernando Valladares, Alberto Vilagrosa, Josep Peñuelas, Romá Ogaya, Jesús Julio Camarero, Leyre Corcuera, Sergio Sisó y Eustaquio Gil-Pelegrín

Resumen. *Estrés hídrico: ecofisiología y escalas de la sequía.* El clima mediterráneo impone una doble adversidad a los sistemas biológicos: la limitación hídrica y la irregularidad (impredecibilidad) de las precipitaciones, y esta adversidad se verá incrementada por el cambio climático. Las plantas muestran ante el estrés hídrico respuestas que tienden a evitarlo o bien mecanismos o adaptaciones que permiten tolerarlo, y ambas estrategias coexisten en sistemas mediterráneos donde las especies que sufren un mayor estrés durante la sequía son las que muestran una mayor transpiración y viceversa. Existen rasgos ecofisiológicos que están correlacionados dando lugar a grupos funcionales de especies que responden de forma similar a la sequía. La combinación de raíces profundas, hojas esclerófilas con una conductancia estomática y una transpiración cuticular bajas permite un comportamiento hidroestable, como el que se observa en la encina, mientras que las raíces someras están asociadas con hojas malacófilas o ausentes en verano y dan lugar a un comportamiento ecofisiológico fluctuante. Si bien la resistencia a la cavitación con el incremento del déficit hídrico es importante en la tolerancia de la sequía no siempre determina la supervivencia en condiciones de campo. La sequía disminuye significativamente la capacidad para secuestrar carbono atmosférico, y, contrariamente a un paradigma extendido, disminuye la eficiencia en el uso del agua de ciertos encinares cuando ésta eficiencia se calcula a nivel de ecosistema y no de hoja. El bosque afecta a la humedad relativa e incluso al régimen de precipitaciones local, pudiendo dar lugar a un ciclo en el que el bosque favorece las condiciones hídricas para que se mantenga el propio bosque, lo cual puede ser empleado en la gestión de sistemas bien documentados como las laderas costeras mediterráneas. El grupo funcional más sensible a un recrudecimiento de la aridez es el de los esclerófilos, particularmente los relictos del Terciario, mientras que los grupos funcionales favorecidos serían caméfitos y arbustos decíduos de verano y malacófilos xerofíticos. El incremento de aridez daría lugar a cambios evolutivos y a migraciones altitudinales y latitudinales en las especies mediterráneas si fuera más lento, pero según las predicciones actuales es más probable que dé lugar a cambios en la dominancia de las especies del bosque y a extinciones locales. Diversas evidencias señalan un declinar de la encina acelerado por el creciente déficit hídrico, lo cual requiere de la recuperación de la gestión tradicional del monte bajo y del encinar así como de actuaciones silvícolas integradas y apoyadas en evidencia científica para conservar estos y otros bosques mediterráneos en un escenario de cambio global.

Summary. *Water stress: ecophysiology and scales of drought.* Mediterranean climate imposes a double adversity to the biological systems: drought and erratic (unpredictable) rainfalls. And this double adversity is expected to be increased by global climate change. Plants exhibit responses to drought aimed at either avoiding or tolerating it, and both strategies (avoidance and tolerance) co-occur in Mediterranean ecosystems, where species that exhibit higher water stress are in general those with higher transpiration rates. Many ecophysiological traits are correlated giving rise to functional groups of species according to their response to drought. The combination of deep roots with sclerophyllous leaves exhibiting a reduced stomatal conductance and cuticle transpiration leads to a hydrostable behaviour, such as that observed in Holm oak, while shallow roots and malacophyllous leaves, sometimes absent during the summer, leads to a fluctuating ecophysiological behaviour. Even though resistance to cavitation at increasing water deficits is important for drought tolerance, it is not always linked to increased survival in the field. Drought significantly reduce the capacity of vegetation to sequester atmospheric carbon, and, contrary to an extended paradigm, it reduces water use efficiency of Holm oak forests when this efficiency is estimated at the whole ecosystem level and not at the leaf level. Forests influence relative humidity of the air and even the local precipitation regime, giving rise to a cycle in which the forest favours local hydric conditions required by the forest itself. This should be considered in the management of areas such as coastal Mediterranean slopes where this cycle has been well-documented. The functional group more sensitive to an increase of aridity is that of sclerophylls, particularly those that are Tertiary relicts, while the groups that would be favoured by the expected climate change are those of chamaephytes, summer deciduous shrubs and malacophyllous xerophytic plants. The increase in aridity could lead to evolutionary changes and latitudinal or altitudinal migrations, but current rates of change, which are expected to increase, are too fast, so changes in relative abundances of species and even local extinctions are more likely. Several pieces of evidence suggest that Holm oak forests are declining, particularly when aridity is coupled with the abandonment of traditional practices. Thus, an integrated, adaptive and scientifically-based forestry management of these and other Mediterranean forests is required if they are to be conserved in a global change scenario.

1. Introducción

La idea de estrés en general y de estrés hídrico en particular es central para comprender el funcionamiento y la evolución de los sistemas mediterráneos (Mitrakos 1980). A la característica climática general de déficit hídrico, particularmente durante el verano, hay que añadir una notable fluctuación interanual en los regímenes de temperaturas y lluvias, lo cual magnifica el efecto del estrés hídrico al ser poco o nada predecible cuando, con qué intensidad y bajo qué temperaturas tendrá lugar la sequía. Por ejemplo, el porcentaje de variación de las medias móviles ponderadas de 30 años de la pluviometría de la España atlántica es del 11-15%, mientras que es del 25-30% en la España mediterránea (Rodó y Comín 2001). Esta escasa predecibilidad climática hace difícil que los organismos puedan anticiparse al momento más adverso y estar fisiológica y morfológicamente bien preparados. Por ello resulta fácil de justificar el valor adaptativo en zonas de clima mediterráneo de un uso conservativo de los recursos, caracterizado por una respuesta en general poco pronunciada y encaminada más al ahorro y la tolerancia que al gasto y la productividad (Valladares *et al.* 2000). No obstante, esto es un posible paradigma no del todo cierto en muchos casos, ya que, como veremos, especies perennifolias como la encina, con una productividad baja o moderada y en principio muy capaces de tolerar estreses ambientales, no parecen mejor adaptadas para sobrellevar la sequía

que especies caducifolias o semidecíduas de verano capaces de aprovechar con intensidad los poco predecibles pulsos de benignidad particularmente en primavera. Y la tendencia de esta doble adversidad climática, por limitante y por impredecible, es a incrementar. De hecho, y sin necesidad de recurrir a las predicciones de modelos climáticos, ya se ha constatado en el Mediterráneo occidental una disminución significativa de la precipitación en las últimas décadas del siglo XX (Maheras 1988). El aumento de la sequía no será el resultado sólo de una menor precipitación anual, sino también de un patrón de distribución estacional diferente, con lluvias torrenciales e irregulares de escasa utilidad para el rendimiento del ecosistema, que tenderán a aumentar durante el invierno, seguidas de largos períodos secos, que tenderán a aumentar durante el verano (Rambal y Debussche 1995, Reichstein *et al.* 2002). Además, la disponibilidad real de agua para las plantas disminuirá durante el siglo XXI debido al incremento de evapotranspiración como consecuencia del incremento de temperatura (IPCC 2001). El aumento de 2-4° C previsto para mediados del siglo XXI conllevará un incremento de evapotranspiración de 200-300 mm, el cual agravará la sequía y comprometerá la supervivencia de formaciones mediterráneas que ya se encuentran en el límite de sus posibilidades desde el punto de vista hídrico (De Luis *et al.* 2001, Martínez-Vilalta *et al.* 2002a). Si estos cambios climáticos serán importantes a nivel de comunidades establecidas, a nivel de reclutamiento de individuos juveniles pueden ser incluso más preocupantes. En este sentido, analizando el éxito de las reforestaciones en el levante peninsular, Vallejo *et al.* (2000) han observado que períodos superiores a 120 días sin precipitaciones significativas (mayores de 5 mm) producen tasas de mortalidad superiores al 80%, independientemente de la especie.

En este capítulo desarrollaremos conceptos básicos relacionados con la respuesta general al estrés, para pasar a continuación a describir las estrategias presentes entre las distintas especies de plantas para sobrevivir en condiciones de estrés hídrico. Se revisarán las respuestas fisiológicas y morfológicas de las plantas mediterráneas ante la sequía y se discutirán los principales grupos funcionales y su sensibilidad diferencial al cambio climático. Se mencionarán brevemente las distintas escalas desde la hoja hasta el dosel que están implicadas en la respuesta ante la escasez de agua, y qué relaciones recíprocas existen entre la cubierta forestal, el micro y el macroclima, para acabar resumiendo las perspectivas que este aún fragmentado conocimiento ecológico plantea sobre la gestión de las masas arboladas ibéricas ante un incremento de aridez.

2. Respuestas generales al estrés

El estudio de las respuestas de las plantas al estrés es un aspecto fundamental de la fisiología ambiental o ecofisiología, la cual se propone conocer cómo las plantas funcionan en sus ambientes naturales y cuáles son los patrones que determinan su distribución, supervivencia y crecimiento (Kramer y Boyer 1995, Lambers *et al.* 1998, Ackerly *et al.* 2002). Cuando una planta está sometida a unas condiciones significativamente diferentes de las óptimas para la vida se dice que está sometida a *estrés*, si bien las diferentes especies o variedades difieren en sus requerimientos óptimos y por tanto en su susceptibilidad a un determinado estrés (Hsiao 1973, Levitt 1980). Además, hay períodos o etapas del desarrollo, como el estadio de plántula, donde las especies pueden ser particularmente sensibles (o insensibles) a un estrés determinado. El conocimiento de los mecanismos de resistencia al estrés permiten comprender los procesos evolutivos implicados en la adaptación de las plantas a un ambiente adverso como el mediterráneo y predecir hasta cierto punto la respuesta vegetal al incremento de la adversidad asociada en muchos casos al cambio global. Además, pueden ser aplicados para mejorar las características de las plantas tanto en su fase de cul-

tivo como en la selección de variedades que se ajusten a unos requerimientos ambientales determinados o, simplemente, en mejorar la productividad de una especie (Kozłowski *et al.* 1991, Nilsen y Orcutt 1996).

En sistemas biológicos se ha adoptado el concepto físico de tensión-deformación (*stress-strain*) para analizar los procesos que ocurren cuando una planta se encuentra sometida a una situación de estrés. El estrés biológico sería cualquier factor ambiental capaz de producir una deformación (*strain*) potencialmente nociva en un organismo (Levitt 1980). La deformación o *strain* sería la extensión o compresión -respuesta al estrés- resultante de una tensión o *estrés* determinado al que está sometido una planta (Fig. 6.1). Evidentemente, esto se trata de una analogía, ya que en sistemas biológicos no se producirá una extensión o compresión, sino una respuesta del organismo a escala funcional que intentará minimizar el efecto del estrés. La respuesta de organismo puede ser una deformación o cambio físico (e.g. rotura de membranas celulares, flujo citoplasmático, etc.) o una deformación química (e.g. cambios en la síntesis de metabolitos). Por lo tanto, la resistencia al estrés en una planta se podría definir como la tensión necesaria para producir una determinada deformación, y un valor que se suele utilizar como medida de resistencia al estrés es el DL50, o el punto donde se produce la muerte del 50% de los individuos (Levitt 1980). Si nos fijamos en la curva resultante de la respuesta a un estrés (Fig. 6.1), la primera parte, hasta el punto P, correspondería a una respuesta proporcional que se establece entre el incremento del estrés y la deformación. Más allá del punto P, la respuesta no es proporcional y si la tensión continúa de forma muy acentuada se llegará a producir una deformación muy severa, y una vez pasado el punto de límite de resistencia del

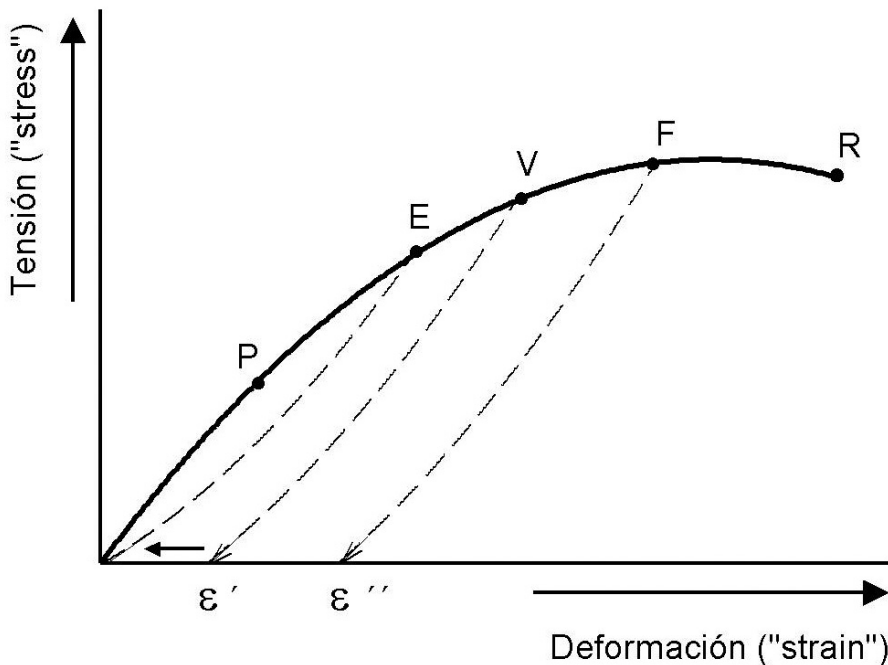


Figura 6.1. Esquema conceptual que representa la relación física entre la tensión y la deformación (*"stress-strain"*) de materiales y que puede ser empleado para describir los procesos que ocurren en una planta en condiciones de estrés. P, fase de respuesta proporcional entre la tensión y la deformación; E, límite de elasticidad del material; V, límite de la deformación elástica (*"elastic strain"*, ϵ'); F, límite de la deformación plástica (*"plastic strain"*, ϵ''); R, límite de resistencia del material. Elaborado a partir de Levitt (1980), Glaser (2001) y Larcher (1995).

material (R) la planta sufrirá un daño permanente y tendría comprometida la supervivencia. La respuesta es reversible si no se sobrepasa el punto o límite de elasticidad (E). Es decir, la respuesta del sistema volverá automáticamente a las condiciones iniciales cuando el estrés deje de actuar (e.g. cierre estomático ante la falta de agua). La deformación que se produce (i.e. los cambios estructurales o funcionales como respuesta al continuado incremento de la tensión) será, pues, de dos tipos: una deformación elástica (hasta el punto V), donde se produce una deformación (ϵ') que, en caso de desaparecer el estrés, recuperará las condiciones iniciales (respuesta reversible); o una deformación plástica (hasta el punto F), donde la deformación persistirá a pesar de desaparecer el estrés (ϵ'') (respuesta irreversible). La deformación plástica produciría la típica respuesta de *endurecimiento* de las plantas frente a unas condiciones ambientales adversas, muy aprovechada en la producción comercial de plantas en viveros, mientras que la deformación elástica representaría *aclimatación*, generalmente mediada por rasgos fisiológicos (ver plasticidad y flexibilidad fenotípica en el Capítulo 12). Este concepto difiere del concepto de *adaptación* ya que no implica la variación de un carácter de forma que afecte al genotipo y pueda transmitirse a la descendencia (Jones y Jones 1989, Pianka 2000).

3. Estrategias frente al estrés hídrico

La disponibilidad hídrica está considerada como el principal factor que afecta la actividad de las plantas en ecosistemas mediterráneos (Di Castri *et al.* 1981, Blondel y Aronson 1999). Esta falta de agua o déficit hídrico sería la tensión o estrés que actuaría sobre las plantas, y toda tensión produce dos tipos de respuesta en los organismos: respuestas que tienden a evitar o prevenir la tensión (mecanismos evitadores) y mecanismos o adaptaciones que permiten soportar o resistir el estrés (mecanismos tolerantes) (Fig. 6.2). En las plantas, las respuestas o mecanismos para afrontar esta situación, han sido denominados estrategias, y son características de cada especie (Larcher 1995). Diversos autores han realizado clasificaciones más o menos extensas en las cuales se definen las principales estrategias de las especies que pueden denominarse en general mecanismos de resistencia. Estas clasificaciones, aunque utilizan diferentes nomenclaturas, se refieren a mecanismos similares (Cuadro 6.1). En 1980, Jacob Levitt describió extensamente los dos tipos de estrategias de resistencia al déficit hídrico: la *estrategia evitadora de la sequía* y la *tolerante de la sequía* y cómo los mecanismos ecofisiológicos de resistencia se articulaban entorno a cada una de las estrategias (Cuadro 6.2). Las especies evitadoras de la sequía serían especies homeohídricas (comportamiento hídrico estable) o bien “reguladoras” en el sentido de Hickman (1970), ya que regulando la transpiración evitarían tensiones excesivas en el xilema, mientras que las especies tolerantes serían “conformistas” según este mismo autor. Otro tipo de estrategia, no considerado por muchos autores como de auténtica resistencia al déficit hídrico, es la *estrategia elusiva o de escape* de la sequía, que es aquella donde las plantas completan su ciclo vital antes de la llegada del estrés hídrico y, por lo tanto, el período desfavorable lo pasan en forma de semilla. Esta estrategia es típica de los terófitos. No obstante, dentro de esta estrategia de escape cabe incluir especies que entran en una dormancia vegetativa parcial durante el período de sequía, como las jaras (malacófilos xerofíticos deciduos o semideciduos de verano) o las gramíneas rizomatosas (e.g. *Stipa*, *Lygeum*, *Brachypodium*). En las otras dos estrategias, las plantas soportan el período desfavorable en estadio vegetativo activo. Las especies con estrategia tolerante serían para Levitt las plantas que toleran que el estrés llegue a afectar en sus tejidos. Estas especies tienen mecanismos que minimizan o eliminan la deformación (*strain*) que pueden sufrir como consecuencia del estrés, alcanzando un equilibrio termodinámico con el estrés sin sufrir daños. Los mecanismos de tolerancia son muy específicos de la deformación que se pro-

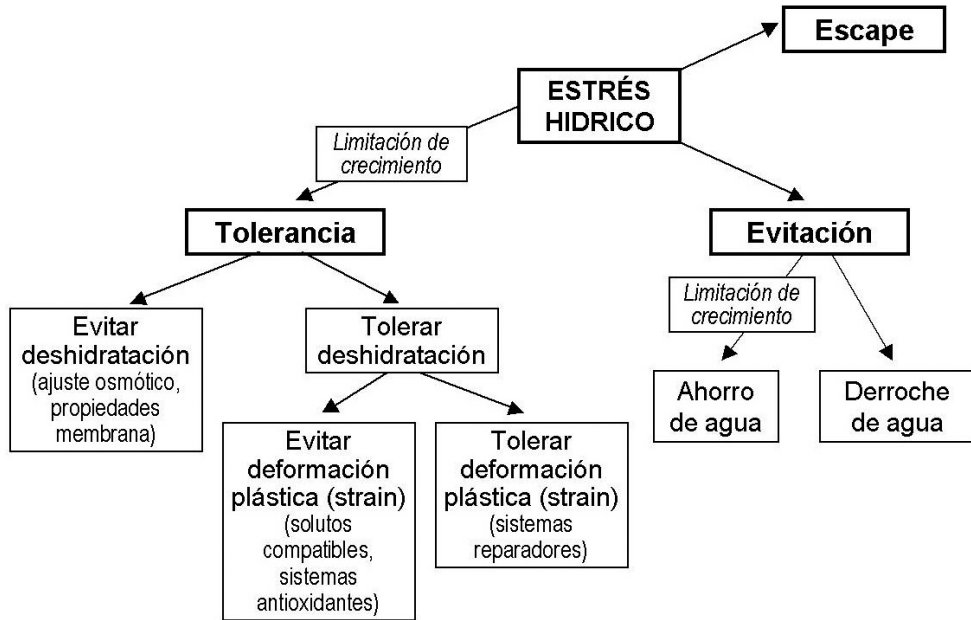


Figura 6.2. Ante el estrés hídrico caben tres respuestas posibles: escapar, evitarlo o tolerarlo. Mientras todas las estrategias de tolerancia conllevan una limitación mayor o menor del crecimiento, solo la estrategia de ahorro de agua conlleva un crecimiento limitado en el caso de la evitación del estrés. Las especies que derrochan agua son en general más productivas y tienen mecanismos que les permiten una eficaz extracción del agua del suelo y una elevada conductividad hidráulica interna para abastecer con rapidez toda la parte aérea de la planta. Esto les confiere una gran competitividad, pero no es siempre una estrategia viable en medios secos, particularmente cuando la carencia de agua es crónica.

duzca, desencadenándose diferentes modos de resistencia e incluso llegando a ser toleradas las deformaciones plásticas (Cuadro 6.2). Un aspecto importante de esta estrategia son los mecanismos reparadores de ese estrés, que la planta tiene que poner en funcionamiento cuando éste ha dejado de actuar (Levitt 1980).

En la estrategia evitadora del estrés hídrico las plantas previenen o minimizan la penetración del estrés en sus tejidos, ya que éstos son muy sensibles a la deshidratación. Las especies que siguen esta estrategia o bien maximizan la absorción de agua (e.g. sistemas radicales profundos) o bien minimizan las pérdidas de agua (cierre de estomas rápido y sensible a ligeros descensos del contenido hídrico de los tejidos o al potencial hídrico, valores en general bajos de conductancia estomática, paredes celulares poco elásticas que inducen cambios rápidos de potencial hídrico en respuesta a pequeñas pérdidas de agua, hojas pequeñas, bajas tasas de transpiración), por lo que dentro de esta estrategia encontraríamos dos mecanismos evitadores: uno por derroche de agua, el cual permite mantener hidratados los tejidos en plena sequía siempre que el acceso al agua del suelo y su distribución interna por el xilema no sea limitante, y otro por ahorro de agua (Fig. 6.2; Cuadro 6.2). Ambos mecanismos mantienen a las plantas dentro del estado de turgor, con contenidos hídricos relativamente altos. Cuando las condiciones de déficit hídrico se acentúan, los derrochadores no pueden mantener las elevadas tasas de transpiración, y o bien se vuelven ahorradores o bien el individuo muere (Levitt 1980, Kozlowski *et al.* 1991).

CUADRO 6.1.

Nomenclatura de las estrategias hídricas. La respuesta de las plantas ante el déficit hídrico ha sido clasificada y denominada de diversas formas, si bien muchas de ellas son equivalentes. Aquí se muestran las equivalencias de los términos y clasificaciones más empleados. Se incluye en cursiva el término inglés originalmente empleado por el autor.

Denominación del mecanismo o estrategia por distintos autores					
	Levitt (1980)	Turner (1986)	Kozłowski <i>et al.</i> (1991)	Jones (1992)	Larcher (1995)
Descripción	Resistencia a la sequía <i>Drought resistance</i>	Resistencia a la sequía <i>Drought resistance</i>	Tolerancia a la sequía <i>Drought resistance</i>	Tolerancia a la sequía <i>Drought resistance</i>	Resistencia a la sequía <i>Drought resistance</i>
Especies que completan el ciclo vital antes del período de estrés	Evasión <i>Escape</i>	Evasión <i>Escape</i>	Evitación <i>Avoidance</i>	Evitación <i>Avoidance</i>	Elusiva de sequía (árido-pasiva) <i>Drought evading (arido-passive)</i>
Especies que evitan la deshidratación celular	Evitación <i>Avoidance</i>	Tolerancia con alto potencial hídrico <i>Tolerance with high Ψ</i>	Aplazamiento de deshidratación <i>Dehydration postponement</i>	Evitación <i>Avoidance</i>	Evitadora de desecación (árido-activa) <i>Desiccation avoidant (arido-active)</i>
Especies que toleran la deshidratación celular	Tolerancia <i>Tolerance</i>	Tolerancia con bajo potencial hídrico <i>Tolerance with low Ψ</i>	Tolerancia de deshidratación <i>Dehydration tolerance</i>	Tolerancia <i>Tolerance</i>	Tolerante de desecación (árido-tolerante) <i>Desiccation tolerant (arido-tolerant)</i>

Una vez que una planta determinada está ya sometida a estrés hídrico debe ser capaz de resistirlo, bien por mecanismos tolerantes o bien por mecanismos evitadores (Cuadro 6.2). Pero cuál de las dos estrategias es más exitosa en ambientes áridos? Diversos trabajos muestran que ambas estrategias son exitosas, ya que co-existen en especies adaptadas a ambientes deficitarios hídricamente, como los hábitats mediterráneos (Davis y Mooney 1986b, Davis & Mooney 1986 a y b), Lo Gullo y Salleo 1988, Rambal 1994, Abril y Hanaño 1998, Nardini *et al.* 1999). Sin embargo, como señala Levitt (1980), las plantas han evolucionado hacia el desarrollo de mecanismos que evitan el déficit hídrico, mientras que los mecanismos tolerantes serían un factor que complementarían a los mecanismos anteriores. De esta forma, el desarrollo de mecanismos evitadores eficientes permitiría no solo sobrevivir al estrés sino continuar creciendo y desarrollándose en condiciones de agua limitante. Los mecanismos para evitar el estrés serían más exitosos que los tolerantes en climas áridos ya que evitarían cualquier tipo de deformación (“strain”) elástica o inelástica y los costes energéticos asociados. Sin embargo, dado que una planta no es perfectamente impermeable a las pérdidas de agua, necesita mecanismos que le permitan tolerar un cierto déficit hídrico en sus tejidos. No obstante, y aunque las plantas deben desarrollar ambas estrategias, cada especie vegetal tiende a desarrollar principalmente una de las dos estrategias. Los

CUADRO 6.2.

Mecanismos de respuesta al estrés hídrico.—A continuación se relacionan los principales mecanismos de tolerancia (TOL) o evitación (EVIT) del déficit hídrico según: Levitt (1980), Turner (1986), Kozłowski *et al.* (1991), Jones (1992), Larcher (1995), Ludlow (1987), Prasad (1996), Boyer, (1996), Nilsen & Orcutt (1996). Leyenda: RWC, contenido hídrico relativo; SLW, peso específico foliar; Y: potencial hídrico.

Rasgo	Estrategia
Hojas	
– Mantenimiento de Ψ alto	EVIT
– Mantenimiento de Ψ bajo	TOL
– Cierre de estomas a RWC alto	EVIT
– Cierre de estomas a RWC bajo	TOL
– Fuerte cierre de estomas al mediodía	EVIT
– Baja absorción de la radiación	EVIT
– Alta capacitancia foliar	EVIT
– Baja conductancia cuticular	EVIT
– Alto SLW	EVIT
– Poca cantidad de hojas	EVIT
– Abscisión foliar durante el estrés	EVIT
Raíces	
– Raíces profundas	EVIT
– Gran densidad de raíces	EVIT
– Alta superficie de absorción en relación con baja superficie transpirante	EVIT
– Raíces suberificadas	EVIT
– Alta relación biomasa radical / biomasa aérea	EVIT
– Sistema radical dual	EVIT
– Alto peso específico radical	EVIT
– Alta conductividad hidráulica	EVIT
Anatomía/Metabolismo	
– Tejidos sensibles a deshidratación (RWC letal > 50%)	EVIT
– Tejidos resistentes a deshidratación (RWC letal < 25%)	TOL
– Resistente a la cavitación del xilema	TOL
– Pequeño tamaño celular	TOL
– Ajuste osmótico	TOL
– Alta elasticidad pared celular	TOL
– Capacidad de rebrote	TOL
– Resistencia a la disfuncionalidad de membrana celular	TOL
– Acumulación sustancias osmoprotectoras (prolina, betaína,...)	TOL
– Sistemas antioxidantes	TOL
– Estabilidad pigmentos fotosintéticos	TOL
– Alta fotoinhibición	TOL

trabajos en los que se evalúan las estrategias hídricas de las plantas se apoyan en el análisis de variables diversas, desde las relaciones hídricas a nivel celular (Lo Gullo y Salleo 1988, Rhizopoulou y Mitrakos 1990, Nardini *et al.* 1999), hasta el intercambio de vapor de agua y CO₂ entre la planta y la atmósfera (Tenhunen *et al.* 1987, Acherar y Rambal 1992, Beyschlag *et al.* 1992, Sala y Tenhunen 1994), y, más recientemente, la vulnerabilidad a la cavitación por embolias producidas cuando el déficit hídrico impone una tensión excesiva en los vasos del xilema (Salleo y Lo Gullo 1989, Salleo *et al.* 1996, Nardini y Pitt 1999, Nardini y Tyree 1999, Tyree 1999, Vilagrosa *et al.* 2003).

4. Respuesta de las plantas mediterráneas ante la sequía

4.1. Plántulas versus adultos, laboratorio versus condiciones de campo

La mayor parte de los estudios sobre los que se apoya nuestro conocimiento ecofisiológico de la respuesta de las plantas mediterráneas al estrés hídrico han sido realizados con plántulas, lo cual introduce un importante sesgo a la hora de interpretar las estrategias hídricas desarrolladas por la vegetación leñosa mediterránea. La proliferación de estudios ecofisiológicos con plántulas de árboles y arbustos mediterráneos (e.g. Broncano *et al.* 1998, Leiva y Fernandez-Ales 1998, Corcuera *et al.* 2002, Valladares *et al.* 2002, Vilagrosa *et al.* 2003) se debe en buena medida a la relativa facilidad de su manejo frente a la complejidad logística de estudios semejantes con ejemplares arbóreos. Sin embargo, se ha visto en diversos trabajos que tanto la estrategia hídrica como las diferencias entre especies pueden variar significativamente a lo largo del desarrollo, particularmente en plantas leñosas longevas. Por ejemplo, las plántulas de *Quercus ilex* y *Q. faginea* muestran una estrategia menos conservativa del uso del agua que los adultos, y las diferencias entre ambas especies son más significativas entre ejemplares adultos que entre plántulas (Mediavilla y Escudero 2004). La convergencia en la fase de plántula hacia una estrategia menos conservadora, ligada a un mayor crecimiento, ha sido interpretada como una respuesta evolutiva a la competencia con las plantas herbáceas durante las fases iniciales de establecimiento de estas especies. El estado de desarrollo o la edad biológica de la planta tiene una serie de efectos sobre las medidas fisiológicas y morfológicas que se denominan de deriva ontogenética y que deben ser bien estimados y comprendidos antes de generalizar los resultados para una especie o variedad determinada (ver Capítulos 7 y 12).

4.2. Correlaciones e interacciones entre el estrés hídrico y otros estreses: la necesidad de experimentos en condiciones naturales

La respuesta ante el estrés hídrico está estrechamente correlacionada con la respuesta al estrés térmico y lumínico, y suele generar un estado de mayor resistencia de la planta ante estos estreses aún antes de que lleguen a producirse (Valladares y Pearcy 1997). Esta respuesta general está mediada por hormonas, principalmente por el ácido abscísico (Larcher 1995, Terradas 2001). En un estudio comparativo de cuatro especies de árboles mediterráneos que coexistían en zonas áridas del Maestrazgo (*Quercus ilex*, *Q. coccifera*, *Pinus halepensis* y *Juniperus phoenicea*) se observó que la evitación del estrés hídrico se correlaciona con la evitación del estrés lumínico (fotoinhibición) y, de forma análoga, la tolerancia del estrés hídrico se correlaciona con la tolerancia del estrés lumínico (Martinez-Ferri *et al.* 2000). Ambas formas de tolerancia estuvieron asociadas con el mantenimiento de una actividad fotosintética sostenida pero baja, mientras que la evitación de ambos tipos de estrés estuvo asociada con una actividad fotosintética más dinámica, con momentos del día o estaciones del año de elevadas tasas fotosintéticas seguidos de momentos o estaciones de escasa o nula actividad. La ocurrencia simultánea de estreses hídricos, lumínicos y térmicos (ver Capítulos 12 y 13) y las correlaciones e interacciones encontradas en las respuestas ecofisiológicas correspondientes hace que sean necesarios estudios experimentales con manipulaciones o diseños factoriales en condiciones naturales o al menos realistas, para disociar los efectos de cada uno y ver hasta que punto es la respuesta a la sequía, y no a otros factores o a la combinación de los mismos, lo que realmente determina las estrategias funcionales de la vegetación mediterránea frente al estrés.

4.3. Ecofisiología y arquitectura hidráulica

Las plantas pueden amortiguar o responder a las oscilaciones en la disponibilidad de agua mediante respuestas de cuatro tipos: i) variando la superficie foliar por la que el agua se trans-

pira y se pierde, ii) controlando la pérdida de agua por unidad de superficie foliar mediante los estomas, iii) modificando la conductividad hidráulica entre las distintas partes de la planta para minimizar las embolias, iv) adaptando el sistema radicular para mejorar la captación de agua. Las tres primeras respuestas suelen estar estrechamente coordinadas entre si, y se desarrollarán en esta sección. El cuarto tipo de respuesta está relacionado con el déficit hídrico que la planta realmente sufre en condiciones de campo y será abordado en una sección posterior.

El estudio de las relaciones hídricas mediante las denominadas curvas de presión-volumen que se obtienen al ir midiendo el potencial hídrico durante la desecación de una planta o de un tallo (Tyree 1999, Corcuera *et al.* 2002) permite comprender importantes aspectos de la estrategia de cada especie frente al estrés hídrico, especialmente cuando estas curvas pueden relacionarse con la arquitectura hidráulica de cada especie, es decir con la conductividad hidráulica de cada parte de la planta, y con la pérdida de área foliar y el punto crítico de supervivencia del individuo a medida que avanza el déficit hídrico. La pérdida de conductividad hidráulica y de biomasa foliar a medida que aumenta el déficit hídrico fueron estudiadas en *Quercus coccifera* y *Pistacia lentiscus* (Fig. 6.3) (Vilagrosa *et al.* 2003). En la evolución de estas variables con el avance de la desecación se observaron dos fases: una fase óptima desde plena hidratación hasta la pérdida de turgencia ($\Psi_{\text{turgor}}=0$) y una fase de resistencia, donde se produjeron fenómenos de cavitación del xilema y las plantas debieron regular la biomasa foliar para evitar la muerte del individuo. De acuerdo con los postulados de Hsiao (1973), la fase óptima sería la fase donde $\Psi_{\text{turgor}} > 0$, y durante esta fase la planta mostraría respuestas orientadas a evitar el estrés hídrico regulando la conductancia estomática. En esta fase las respuestas ante el estrés serían respuestas elásticas ya que en el momento que retornasen las condiciones de hidratación, la planta volvería a las condiciones iniciales. Superado el punto de pérdida de turgencia ($\Psi_{\text{turgor}} = 0$), la planta se encontraría en la fase de resistencia al estrés hídrico. Con el incremento de las condiciones de déficit hídrico se sobrepasa el límite elástico de resistencia y se produce una deformación en la planta, en este caso la pérdida de conductividad hidráulica por cavitación del xilema y la pérdida de biomasa foliar. Si las condiciones estresantes mejoran, la planta puede rebrotar y por lo tanto recuperar biomasa foliar. En este caso se trataría de una deformación relativamente elástica, ya que si la planta no puede recuperar la conductividad hidráulica completa posiblemente no recupere la biomasa foliar inicial y se trataría en realidad de una deformación plástica. En caso de que persistan las condiciones de estrés, la planta sobrepasaría el límite de resistencia del material produciéndose la muerte del individuo. Volviendo al estudio comparativo de las dos especies, mientras *P. lentiscus* mostró una estrategia de derroche hídrico conservando su superficie foliar hasta casi alcanzar el valor de crisis hidráulica, *Q. coccifera*, con una estrategia de ahorro de agua, ajustó su área foliar gradualmente a medida que se acentuaba el estrés hídrico (Fig. 6.3) (Vilagrosa *et al.* 2003). En contra de lo obtenido en otros estudios, la especie que mostró menor mortandad de plántulas en condiciones de sequía (*P. lentiscus*) fue la mas susceptible de cavitación y la que operó con menores márgenes de seguridad. Esta estrategia de mayor riesgo le permite aprovechar mejor que otras especies episodios breves e impredecibles de buena disponibilidad hídrica, por ejemplo tras una tormenta.

En un estudio comparativo de la arquitectura hidráulica de nueve especies leñosas que coexistían en un bosque mediterráneo catalán, se comprobó que mientras *Ilex aquifolium*, *Phillyrea latifolia* y *Juniperus oxycedrus* fueron resistentes a la cavitación del xilema provocada por la sequía, especies como *Quercus ilex*, *Arbutus unedo* y *Acer monspessulanum* fueron mucho mas vulnerables (Martinez-Vilalta *et al.* 2002b). Se observó además que esta diferente vulnerabilidad a la cavitación estuvo correlacionada con los potenciales hídricos que cada especie mostraba en el campo, confirmando la existencia de estrategias hídricas diferen-

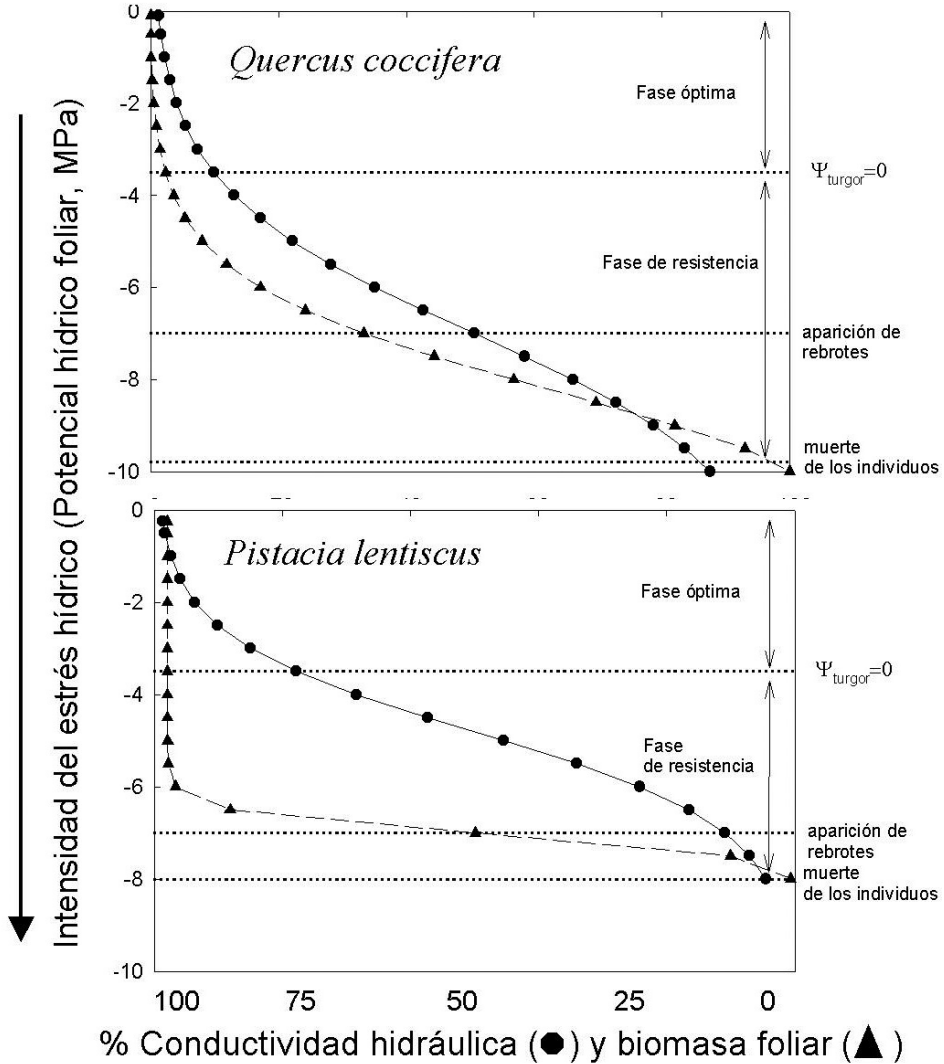


Figura 6.3. Pérdida de conductividad hidráulica debida a la cavitación del xilema y pérdida de biomasa foliar (valores relativos entre 0 y 100%) a medida que aumenta el déficit hídrico en *Quercus coccifera* y *Pistacia lentiscus*. Se observan dos fases: una fase óptima desde plena hidratación hasta la pérdida de turgencia ($\Psi_{turgor}=0$) y una fase de resistencia, donde se producen los fenómenos de cavitación del xilema y las plantas deben regular la biomasa foliar para evitar la muerte del individuo. Mientras *P. lentiscus* muestra una estrategia de derroche hídrico conservando su superficie foliar hasta casi alcanzar el valor de crisis hidráulica, *Q. coccifera*, con una estrategia de ahorro de agua, ajusta su área foliar gradualmente a medida que se acentúa el estrés hídrico. Elaborado a partir de Vilagrosa *et al.* (2003).

tes que hacen que especies que crecen juntas pasen la sequía estival con distintos niveles de estrés y con márgenes de seguridad ante embolias también diferentes.

En otro estudio ecofisiológico que se proponía explicar los mecanismos subyacentes a los efectos de las fuertes sequías de 1994 y 1998 en tres especies de pino (*Pinus nigra*, *P. pinaster* y *P. sylvestris*) se encontró que a pesar de las significativas diferencias en la mortandad debida a la sequía, la conductividad hidráulica máxima y la vulnerabilidad a las embolias eran prácticamente idénticas en las tres especies (Martínez-Vilalta y Piñol 2002). Sin embargo, la

especie más afectada por la sequía (*P. sylvestris*) tenía una menor conductividad hidráulica por unidad de área foliar, lo cual, al generar mayores gradientes de potencial hídrico durante la transpiración y dar lugar a mayores niveles de embolia, se propuso como el mecanismo causante de la mayor mortandad de esta especie durante sequías intensas (Martínez-Vilalta y Piñol 2002).

4.4. Supervivencia, fotosíntesis y crecimiento bajo limitaciones hídricas: coexistencia y posibles reemplazamientos de especies

Los efectos de la sequía sobre la vegetación mediterránea se han estudiado no sólo en los rasgos ecofisiológicos más característicos como el intercambio gaseoso, la conductividad hidráulica o el potencial hídrico durante los períodos más secos del año, sino también en la propia supervivencia de los ejemplares de una población y en el crecimiento de las plantas supervivientes bien en años particularmente secos o bien en simulaciones experimentales de sequía. En un encinar montano de la Sierra de Prades (Tarragona), se ha realizado un experimento de inducción de sequía a nivel de parcela. Para ello se han cavado trincheras que desvían el agua de escorrentía de los horizontes superficiales del suelo, y se han instalado plásticos que recogen y desvían el agua de lluvia fuera de la parcela. El resultado es una disminución de aproximadamente el 15% de la humedad del suelo (Ogaya *et al.* 2003). Dos años después del tratamiento, la mortalidad observada fue reducida (un 2,5% en promedio, considerando las tres especies dominantes: encina –*Quercus ilex*–, labiérnago negro –*Phillyrea latifolia*– y madroño –*Arbutus unedo*–) y afectó principalmente a la encina. El tratamiento comportó una disminución sutil de las tasas fotosintéticas sólo apreciable durante las horas centrales del día (de como máximo un 20% y sólo en determinadas estaciones del año en la encina), y de la eficiencia fotoquímica durante los períodos más fríos del año (Ogaya y Peñuelas 2003). En cambio, comportó una más drástica reducción de la cantidad total de hojas en encina (30%) y ninguna disminución en el labiérnago negro (Fig. 6.4). Como resultado, el tratamiento de sequía redujo el crecimiento diametral de los árboles de encina en un 55%, pero no se observaron reducciones significativas en el labiérnago negro. Esta reducción afectó principalmente a las clases diamétricas intermedias, ya que las encinas más pequeñas presentaron unos crecimientos muy bajos incluso en las parcelas control, y las más grandes presentaron una gran variabilidad en el patrón de crecimiento. La posición en el dosel arbóreo también determinó el efecto de la sequía inducida, siendo las encinas suprimidas las que se vieron más afectadas. Todo ello se tradujo en una menor capacidad para secuestrar carbono atmosférico y acumular nueva biomasa (1,9 Mg ha⁻¹ y 1,1 Mg ha⁻¹ en las parcelas control y sequía respectivamente). La producción de flores y frutos disminuyó ligeramente en la encina y más claramente en otras especies del bosque como el madroño. La aparición de diversos estadios fenológicos fue también alterada por la sequía experimental, especialmente en el madroño, cosa que podría afectar las relaciones tróficas con las demás especies del ecosistema. Los efectos de la sequía no fueron pues iguales para todas las especies (Fig. 6.4), resultando favorecidas las más tolerantes a la sequía y al calor como el labiérnago negro en detrimento de las más sensibles como la encina.

Se ha constatado en varias ocasiones que especies con diferentes susceptibilidades a la cavitación, y por tanto capaces de operar en condiciones de sequía con márgenes de seguridad hidráulica muy diferentes, coexisten en ambientes mediterráneos secos (Martínez-Vilalta *et al.* 2002b, Vilagrosa *et al.* 2003). Este hecho ha sido explicado por diferencias debidas a la filogenia (Martínez-Vilalta *et al.* 2002b). Sin embargo, aunque la pérdida de conductividad hidráulica con la sequía es un buen indicador de los límites de tolerancia de una especie, una mayor resistencia a la cavitación no siempre esta acompañada de una mayor supervivencia

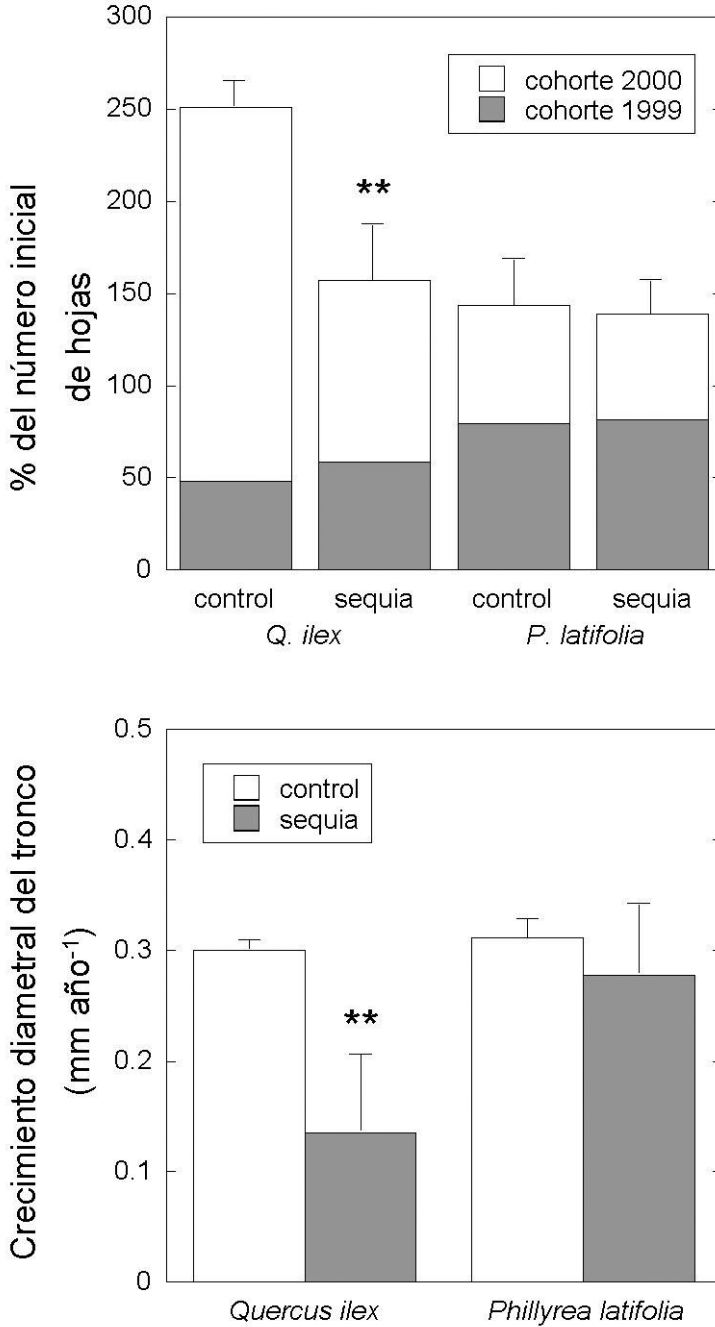


Figura 6.4. Efecto del tratamiento experimental de sequía (disminución del 15% de la humedad del suelo) sobre el número de hojas y el crecimiento diametral de *Phillyrea latifolia* y *Quercus ilex* en las montañas de Prades (Tarragona) (Diferencias significativas * $p < 0,05$). Modificado de Ogaya *et al.* (2003).

ante la sequía en condiciones de campo (Vilagrosa *et al.* 2003), lo cual indica que la supervivencia en condiciones de déficit hídrico es el resultado de toda una serie de características morfo-funcionales, dentro de las cuales la arquitectura hidráulica y la consiguiente distribución de resistencias al paso del agua entre las distintas partes de la planta son sólo algunas de las múltiples facetas que afectan esta supervivencia.

El hecho de que diversas especies que coexisten presenten una resistencia poblacional a los episodios de sequía muy diferente ha llevado a proponer que la repetición de estos episodios puede conducir a una sustitución de las especies dominantes del bosque. Es el caso del labiérnago negro (*Phillyrea latifolia*), una especie con gran presencia en los bosques meridionales de la Península Ibérica y que presenta unos mecanismos ecofisiológicos más eficientes para soportar episodios de calor y estrés hídrico que la encina (Peñuelas *et al.* 2000), actualmente dominante en muchos bosques ibéricos (Costa *et al.* 1998). No obstante esta especie se muestra más vulnerable a las bajas temperaturas invernales que la encina (Fig. 6.5), lo que concuerda con su reducida presencia en zonas de inviernos muy fríos. A pesar de la aparente recuperación de las coberturas arbóreas tras las sequías inusualmente intensas, existen indicios de que las secas generalizadas dejan secuelas que persisten durante varios años. La repetición cada vez más frecuente de los episodios de sequía puede acelerar estos cambios a nivel de comunidad. En la sierra de Sant Llorenç del Munt, cerca de Barcelona, se ha observado que los individuos que habían experimentado una pobre recuperación después de un episodio anterior de sequía (1985) mostraron mayores dificultades para recobrase después de la sequía de 1994 (Dalmases, comunicación personal). Este patrón se manifestaba en ambientes extremos, como son las laderas rocosas en las que el suelo ha desaparecido por completo, excepto en algunas concavidades del terreno, donde se mantienen pequeños parches de vegetación.

4.5. En busca de explicaciones generales: profundidad de raíces, tipos de hojas y grupos funcionales

Los estudios sobre el estrés hídrico en la vegetación mediterránea de América del Norte y del Sur realizados en los años 70 del pasado siglo dieron lugar a un modelo sencillo y atractivo según el cual la respuesta ecofisiológica frente al estrés hídrico dependía de la profundidad de la raíz y por tanto del acceso al agua durante la sequía estival (Poole y Miller 1975, Poole y Miller 1981). Las especies de raíces someras tenían un acceso limitado al agua durante la sequía y sufrían un mayor déficit hídrico que las especies de raíces profundas. Se encontró que el potencial hídrico era muy bajo en verano en las especies de raíces someras, que sus tejidos eran muy resistentes a la desecación y que esto iba asociado con una gran sensibilidad estomática al déficit hídrico. Cuando este tipo de estudios se extendió a las plantas leñosas de la cuenca Mediterránea se observaron numerosas excepciones que dejaban a la profundidad de la raíz como un factor más, pero no decisivo, en la estrategia hídrica general de la especie (Joffre *et al.* 2001). En un estudio de once especies perennes mediterráneas, la única tendencia clara que se encontró es la de un aumento de la conductancia estomática máxima con la disminución del potencial hídrico mínimo (Rhizopoulou y Mitrakos 1990), es decir, las especies que sufrían un mayor estrés hídrico durante la sequía fueron aquellas que mostraron una mayor conductancia estomática. La combinación de raíces profundas, hojas esclerófilas con una conductancia estomática baja y una transpiración cuticular también baja permite un comportamiento hidroestable, como el que se observa en la encina, mientras que las raíces someras suelen ir asociadas con hojas malacófilas o ausentes en verano dando lugar a un comportamiento morfológico y fisiológico fluctuante a lo largo del año, como el que se observa en jaras y tomillos (Larcher 1995, Terradas 2001). En los últimos treinta años, los ejercicios de agrupar especies en estrategias funcionales, y en el caso particular de los ecosistemas medite-

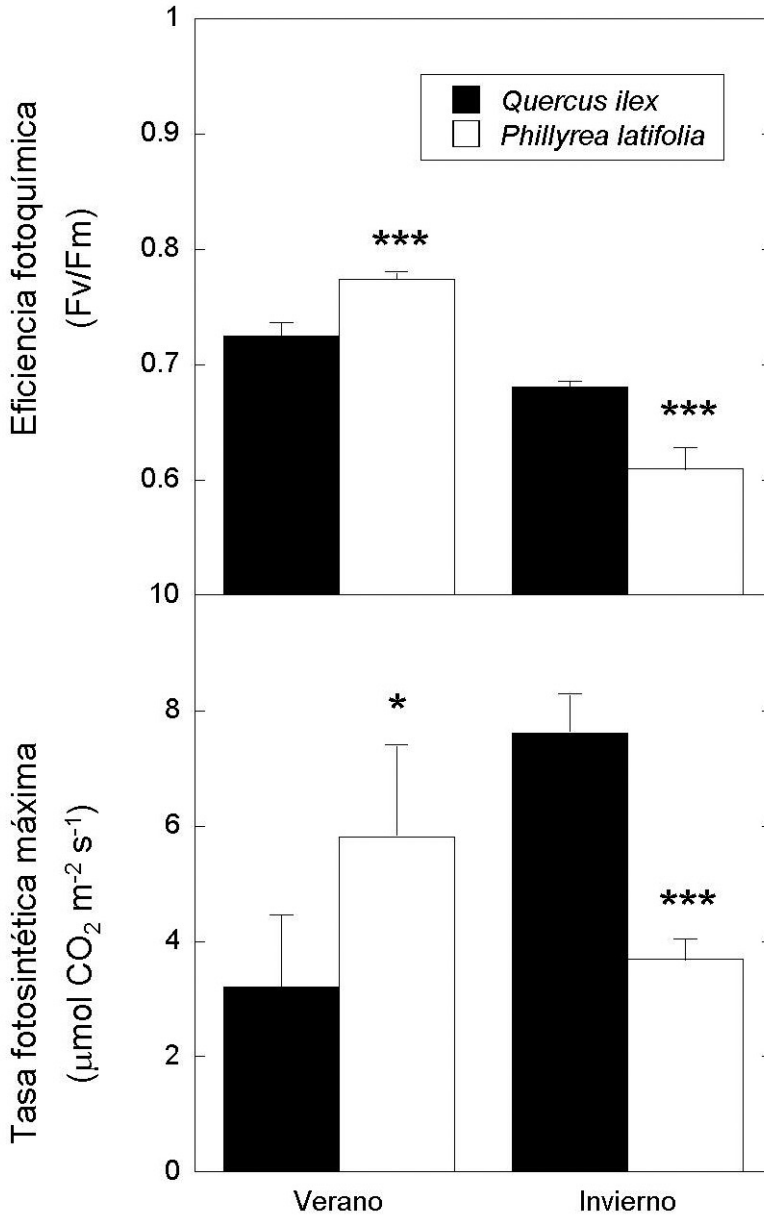


Figura 6.5. Máxima eficiencia fotoquímica (Fv/Fm) y tasas fotosintéticas máximas matinales de *Phillyrea latifolia* y *Quercus ilex* en invierno y verano en las montañas de Prades (Tarragona) (Diferencias significativas * $p < 0.10$, *** $p < 0.01$). Modificado de Ogaya y Peñuelas (2003a).

rráneos de agruparlas en estrategias hídricas, han continuado a buen ritmo, mejorando nuestro entendimiento de los mecanismos que permiten la coexistencia de especies.

Una de las agrupaciones funcionales más simples y ya clásicas entre las plantas leñosas en general es la de agrupar especies perennifolias por un lado y especies caducifolias por otro. La recurrencia y éxito relativo de esta clasificación funcional se basa en la constatación de síndromes o conjuntos de rasgos funcionales que son coherentes dentro de cada grupo y con-

trastados entre ambos grupos (ver Capítulo 7). En una nueva comparación de este tipo, Mediavilla y Escudero (2003) han profundizado en las diferencias ecofisiológicas entre árboles y arbustos mediterráneos perennifolios y caducifolios mostrando que una longevidad foliar superior al año se alcanza evitando daños irreversibles durante la sequía estival. En este trabajo se confirman las estrategias propuestas por Levitt (1980) (Cuadros 6.1 y 6.2), con especies caducifolias como *Quercus faginea* y *Q. pyrenaica* que mantienen altos niveles de actividad fotosintética y transpiración durante el verano perdiendo mucha agua por transpiración, frente a especies perennifolios como *Q. ilex* y *Q. suber* que reducen su intercambio gaseoso durante el verano y evitan así contenidos o potenciales hídricos muy bajos. Los arbustos caducifolios *Crataegus monogyna* y *Pyrus bourgeana* mostraron una muy baja eficiencia del uso de agua, con conductancias estomáticas y transpiraciones estivales muy altas y una respuesta de los estomas poco sensible a la sequía (Fig. 6.6). Estos arbustos mostraron una longevidad foliar muy corta (abscisión foliar temprana) provocada por embolias en el xilema como resultado de los bajos potenciales hídricos que experimentan durante la sequía estival (Martínez-Vilalta *et al.* 2002b). Una vez más se confirma el compromiso entre la tasa fotosintética máxima y la longevidad foliar (Mediavilla y Escudero 2003), pero, contrariamente a lo esperado, las especies de perennifolios mostraron una respuesta estomática mas sensible a la sequía que los caducifolios (Fig. 6.6). Este hecho sumado a la baja tasa fotosintética de las especies de perennifolios hacen mas que dudoso que estas especies sean capaces de obtener un balance anual de carbono favorable en condiciones de sequía cada vez más intensas y prolongadas. Esto podría ser especialmente importante en zonas de clima continental con inviernos fríos como los que se experimentan en el interior de la Península, ya que en inviernos adversos las especies de perennifolios no podrían compensar las limitaciones fotosintéticas estivales causadas por la sequía, mientras que los árboles y arbustos caducifolios son mas eficientes en el aprovechamiento fotosintético de la escasa agua disponible en verano.

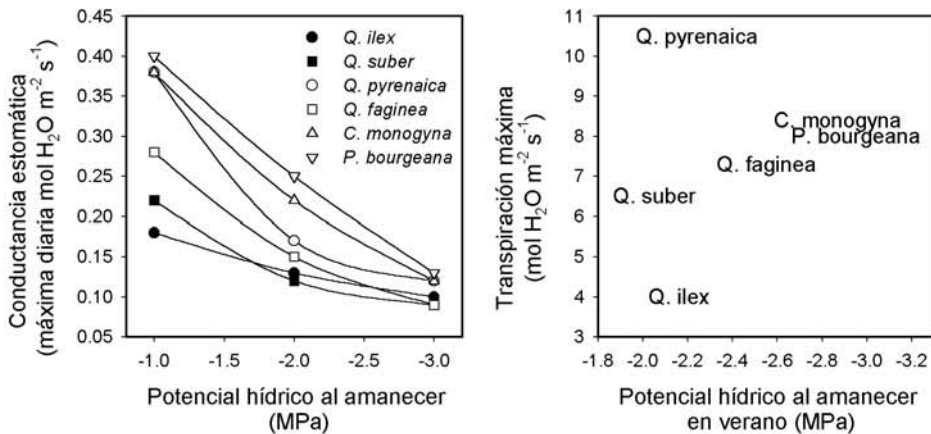


Figura 6.6. Relación entre la conductancia estomática máxima y el potencial hídrico al amanecer (gráfico izquierdo) y la transpiración máxima y el potencial hídrico al amanecer en verano (gráfico derecho) en dos especies de árboles perennifolios (*Quercus ilex* y *Q. suber*, símbolos negros), dos de árboles caducifolios (*Quercus faginea* y *Q. pyrenaica*) y dos arbustos caducifolios (*Crataegus monogyna* y *Pyrus bourgeana*). Mientras los perennifolios presentan conductancias estomáticas moderadas, que coinciden con valores altos de potencial hídrico en verano, los caducifolios, particularmente los arbustos, presentan conductancias y transpiraciones elevadas que llevan a un potencial hídrico muy bajo en verano. Elaborado a partir de Mediavilla y Escudero (2003). Cada línea del gráfico de la izquierda es en realidad la curva limitante superior (*upper boundary line*) de la representación conductancia estomática-potencial hídrico para mas de 50 medidas.

El hábito foliar decídúo unido a una mayor conductividad hidráulica del xilema de las especies caducifolias hace en principio que éstas sean más capaces de sobrellevar la sequía, contrariamente a uno de los paradigmas más extendidos sobre la vegetación mediterránea: la pretendida supremacía de los esclerófilos en condiciones mediterráneas secas. No obstante, esta refutación de un paradigma clásico concuerda con otras observaciones sobre uno de los perennifolios esclerófilos más emblemáticos, la encina: i) Joffre *et al.* (2001) y Martínez-Vilalta *et al.* (2002a) muestran una mediocre tolerancia de la sequía en esta especie, ii) Gracia *et al.* (1997, 2001) observan un envejecimiento asociado con bajas tasas de fotosíntesis y escaso desarrollo en las masas de encina que no se gestionan mediante aclareos y resalveos, un balance de carbono negativo durante el verano que debe ser compensado por las reservas de carbono que puedan acumularse durante otros períodos del año, y un período de regeneración de 20 años de los carbohidratos empleados en el rebrote tras un incendio, todo lo cual hace muy sensible a esta especie a sequías prolongadas y recurrentes, y iii) los resultados de Ogaya y Peñuelas (2003) sugieren una escasa competitividad de la encina, especialmente en condiciones de sequía intensa. Una respuesta que ya empieza a observarse en la encina es el acortamiento de la vida media de las hojas con el incremento de la temperatura y la aridez (Gracia *et al.* 2001), como si esta especie esclerófila estuviera abandonando su estrategia basada en hojas duras y longevas ante el cambio climático.

4.6. En busca de predicciones: cambio climático, ecofisiología y grupos funcionales

La diversidad biológica se ha intentado simplificar y sistematizar desde los inicios de la historia natural y una de las formas más inmediatas de hacerlo es reunir las especies que comparten rasgos o adaptaciones comunes en grupos o tipos funcionales (Smith *et al.* 1993). Hemos visto hasta aquí varios intentos de agrupación de las especies según el hábito foliar, la profundidad de la raíz o la arquitectura hidráulica. Una de las ventajas de agrupar las especies según su comportamiento ecológico o fisiológico es que se alcanza un nivel predictivo sobre los posibles cambios en las comunidades vegetales debidos al cambio climático significativamente mayor que el que se puede obtener a partir del conocimiento necesariamente incompleto de la ecofisiología de cada especie individual. Como hemos visto, la estrategia hídrica de cada especie está asociada con todo un síndrome de rasgos funcionales que incluyen características tanto morfológicas y anatómicas como fisiológicas y bioquímicas. El desafío ahora es integrar estas respuestas y síndromes, simular la respuesta diferencial de las especies en un escenario de cambio climático, y llegar a validar experimentalmente estas simulaciones. Existen ya algunos logros en esta dirección. Por ejemplo, la información sobre la arquitectura hidráulica de especies leñosas que coexisten en ciertos bosques ibéricos se ha combinado con el incremento de la demanda evaporativa esperable con el incremento de temperatura y con duraciones crecientes de la sequía en un modelo ecofisiológico que tiene en cuenta el balance de carbono de la planta para estimar su supervivencia en los ambientes climáticos esperados para el siglo XXI (Martínez-Vilalta *et al.* 2002a). Se obtuvo en las predicciones del modelo que la mortalidad de *Quercus ilex* era siempre mayor que la de *Phillyrea latifolia* y que esta mortalidad aumentaba abruptamente si la sequía duraba más de tres meses, que es la duración habitual de la sequía en la zona (Martínez-Vilalta *et al.* 2002a). Esto concuerda con la mortalidad de más de un 80% de los individuos de *Q. ilex* en la intensa sequía de 1994, que, sin embargo, apenas afectó a *P. latifolia*. Es importante destacar que estas simulaciones y predicciones generadas por modelos que tienen en cuenta sólo algunas variables ecofisiológicas deben comprobarse con estudios demográficos (ver capítulo 14), a ser posible en condiciones naturales, ya que como se ha visto en el caso de la comparación entre *Quercus coccifera* y *Pistacia lentiscus* descrito anteriormente (Fig. 6.3, sección 4.3) (Vilagrosa *et al.* 2003), las espe-

cies más sensible a la cavitación pueden mostrar menor mortandad en condiciones naturales de sequía.

Las sequías pueden ser moderadas o extremas, crónicas o agudas, recurrentes o esporádicas, y las respuestas de una misma especie pueden variar dependiendo de estas características de la sequía así como del momento y la rapidez con que se establece. Las predicciones sobre el cambio climático apuntan hacia un aumento de la duración e intensidad de las sequías durante el s. XXI, asociadas con un régimen más irregular de las precipitaciones y con temperaturas más extremas y en general más cálidas (IPCC 2001). Como se ha adelantado en otras partes de este capítulo al hablar de la ecofisiología y la tolerancia diferencial a la sequía de las especies que coexisten actualmente en los ecosistemas mediterráneos, es de prever que este cambio climático dé lugar a extinciones locales y cambios en la dominancia de las especies del bosque. La incertidumbre radica una vez mas en predecir qué especies desaparecerán y cuales podrían volverse dominantes en los nuevos escenarios climáticos. A modo de resumen integrador de los distintos rasgos funcionales y estrategias hídricas de la vegetación leñosa mediterránea discutidos hasta aquí, hemos reunido las especies en cinco grupos que se segregan bien en función del potencial hídrico que presentan durante la sequía de verano y de la profundidad de su raíces (Fig 6.7). Estos grupos se segregan también en función de su sensibilidad al cambio climático. Las especies de raíces someras (tomillos, malacófilos xerofíticos como las jaras) y los espinos decíduos de verano serían más capaces de aprovechar lluvias irregulares y de tolerar sequías cada vez más intensas que otras especies, mientras que los esclerófilos, en particular los de hoja lauroide (e.g. *Myrtus*, *Arbutus*, *Viburnum*), principales

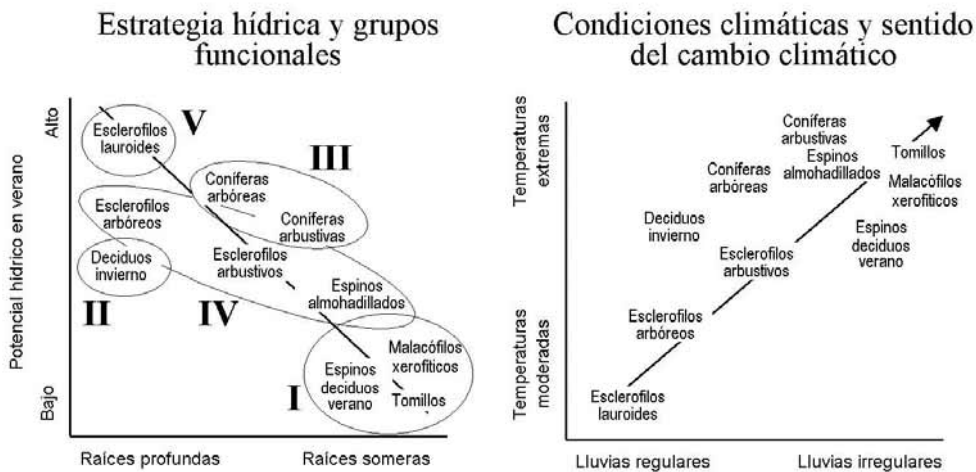


Figura 6.7. Estrategia hídrica de los principales grupos funcionales de plantas leñosas mediterráneas (gráfico izquierdo) y distribución de estos grupos según condiciones climáticas y en función de las previsiones de cambio climático (gráfico derecho). La profundidad de la raíz, la respuesta estomática a la sequía y la conductividad hidráulica determinan diferentes potenciales hídricos en verano; estas relaciones permiten distinguir cinco grupos principales: I escape del estrés (dormancia total o parcial durante la sequía, reducción del área foliar), II evitación del estrés mediante el derroche de agua, III evitación del estrés mediante ahorro de agua (cierre estomático), IV tolerancia del estrés y tolerancia de la deshidratación, V tolerancia del estrés con poca tolerancia de la deshidratación. Ordenando estos grupos funcionales según la regularidad de las precipitaciones (correlacionada con la aridez) y los extremos térmicos (continentalidad, olas de calor) se observa un sensibilidad al cambio climático muy diferente entre estos grupos, de forma que los esclerófilos lauroides (auténticos restos del Terciario) serían los primeros en desaparecer, mientras que los caméfitos como los tomillos y los arbustos malacófilos como las jaras (aparecidos tras el establecimiento del clima mediterráneo en el Plioceno) serían los menos afectados. Si predominan inviernos muy fríos, los esclerófilos serían más sensibles que las coníferas y los árboles y arbustos decíduos.

relictos de la vegetación Terciaria, serían los más sensibles al cambio climático (Fig. 6.7). Esta mayor sensibilidad de los esclerófilos estaría amplificada por temperaturas extremas, que favorecerían a los decíduos de invierno y a las coníferas en zonas de clima continental o si los extremos térmicos incluyen temperaturas bajas. Según este esquema, con el cambio climático el bosque iría dando lugar en muchos casos a matorrales cada vez de menor porte y productividad, dominados por especies surgidas tras el establecimiento del clima mediterráneo en el Plioceno (e.g. familias Cistaceae y Labiatae), que lejos de mantener una estrategia hidroestable como los esclerófilos presentan tasas de transpiración y en general un metabolismo muy variable, y son capaces de aprovechar con éxito un recurso hídrico no sólo más escaso sino también más fluctuante. De todas formas, este esquema basado en la sensibilidad diferencial de las especies al cambio climático podría verse alterado por una capacidad también diferencial de cada especie de evolucionar y adaptarse a las condiciones locales cambiantes. Se ha constatado, por ejemplo, una notable capacidad de adaptación de las relaciones hídricas a la disponibilidad local de agua en el caso de la encina (Rambal 1992, Sala y Tenhunen 1994). Pero el problema es la tasa del cambio ambiental, ya que si bien el ajuste evolutivo al cambio climático puede atenuar los efectos adversos de éste, en especies leñosas estos ajustes requieren un mínimo de 200 años para ser efectivos, como ha sido estimado en *Pinus contorta* (Rehfeldt *et al.* 2001).

4.7. Otras agrupaciones funcionales y nuevos síndromes de caracteres

Además de los tipos o grupos funcionales principales discutidos anteriormente existen otros grupos funcionales de especies leñosas que también han tenido éxito en los ecosistemas mediterráneos. Entre ellos destacan los arbustos de hojas aciculiformes o en escama de los géneros *Erica* y *Calluna* y las leguminosas de tallos verdes fotosintéticos, con frecuencia espinosas. Ambos grupos funcionales son muy resistentes a la sequía, particularmente en el caso de las leguminosas de tallos verdes (Nilsen 1992, Larcher 1995). Los tallos fotosintéticos de estas leguminosas evitan eficazmente la fotoinhibición y el sobrecalentamiento por exceso de radiación y son tolerantes de potenciales hídricos muy bajos (Haase *et al.* 1999, Valladares y Pugnaire 1999).

Posiblemente el avance más significativo del conocimiento en las próximas décadas no dará lugar a nuevas re-agrupaciones de especies según sus formas de vida o tipos biológicos, sino que se apoyará en el establecimiento de correlaciones entre los rasgos y sus diversas implicaciones funcionales, así como en la interpretación evolutiva de estas correlaciones. Por ejemplo, Sisó *et al.* (2001) han mostrado cómo el mayor grado de lobulación de las hojas de distintas especies de robles caducifolios implica una mejora hídrica dado que las hojas más lobuladas tienen una menor resistencia hidráulica (Fig. 6.8). Este caso representa, además, un compromiso entre necesidades hídricas y lumínicas, ya que las hojas más lobuladas son hidráulicamente más eficaces pero disponen de menor superficie de captación de luz. Dado que en ambientes mediterráneos la luz no es tan limitante como el agua, la lobulación podría suponer una ventaja para los robles mediterráneos que deben maximizar el crecimiento (y por tanto el transporte de agua) durante el período relativamente breve que media entre la producción primaveral de hojas y el advenimiento de la sequía estival. Además, a nivel de follaje y debido al efecto penumbra, las hojas lobuladas permiten una mejor transmisión de la radiación hacia capas inferiores, con lo que la fotosíntesis del dosel se hace más eficiente cuanto más lobuladas estén las hojas (Valladares 1999). El grado de lobulación tiene implicaciones también para el balance energético de la hoja y la transpiración, ya que la lobulación tiende a atenuar la capa límite aumentando la transpiración. Este síndrome de rasgos funcionales asociados a la lobulación haría a las especies de hojas más lobuladas más eficaces en la

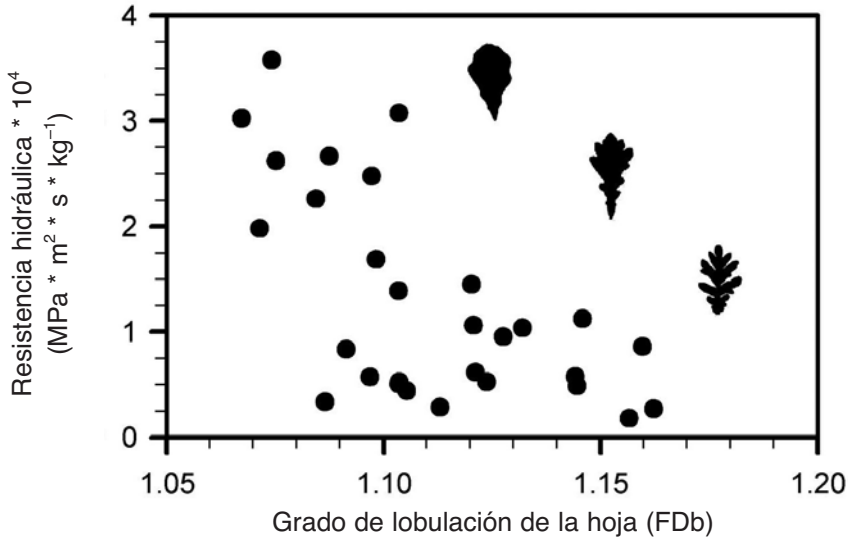


Figura 6.8. Relación entre la resistencia hidráulica de las hojas y el grado de lobulación, (estimado usando la dimensión fractal del borde de las hojas calculada mediante el método de conteo de cajas, *FDb*), en diversas especies de robles caducifolios. La relación inversa es altamente significativa ($r^2 = 0,56$, $p < 0,001$, $n = 45$). Las hojas más lobuladas corresponden a *Q. pyrenaica* y *Q. frainetto* y las menos lobuladas a *Q. rubra* y *Q. velutina*. Modificado de Sisó *et al.* (2001)

conducción del agua y en la repartición de luz entre las distintas unidades del follaje pero también más susceptibles a la desecación. Otros rasgos ecofisiológicos como el módulo de elasticidad máximo, derivado de las curvas presión-volumen, permiten reunir especies en función del ambiente en el que se encuentran y de la tolerancia de un período de estrés hídrico más o menos acentuado. El módulo de elasticidad alcanzó valores máximos en las especies de robles y encinas mediterráneas y valores mínimos en las especies nemorales, mientras que los robles submediterráneos como *Q. faginea* o *Q. pyrenaica*, con valores intermedios, formaron un grupo funcional consistente (Fig. 6.9).

5. Eficiencia en el uso del agua desde la hoja al bosque

Hasta ahora hemos visto cómo responden las plantas a la escasez del agua, pero no hemos discutido la eficiencia con la que usan el agua disponible, aunque en el término “derroche” empleado para describir algunas estrategias ya está implícita una baja eficiencia. De hecho, la eficiencia en el uso del agua está estrechamente relacionada con la estrategia frente al estrés hídrico, ya que las especies tolerantes de estrés suelen mostrar elevadas eficiencias, mientras que las elusivas del estrés presentan eficiencias más bajas. Esto ha sido recientemente comprobado en series temporales largas mediante el estudio de los isótopos 12 y 13 del carbono en la madera de distintas procedencias de dos árboles mediterráneos, el pino carrasco o de Alepo, una especie evitadora, y la encina, una especie tolerante (Ferrio *et al.* 2003).

Hay dos escalas principales en el análisis de la eficiencia con la que el agua es empleada por las plantas para crecer, y el significado de esta eficiencia es completamente diferente en cada una: en la escala del individuo, el uso del agua puede ser (y en muchos casos es) eco-

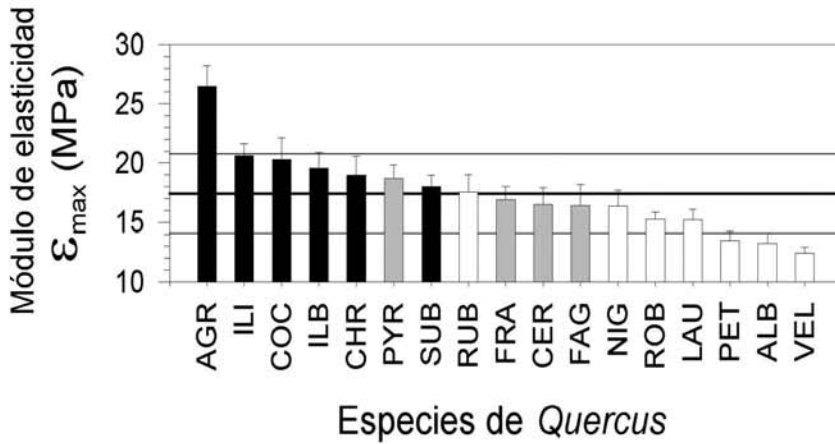


Figura 6.9. Valores medios en orden decreciente del módulo de elasticidad máximo de la pared celular (inverso de la elasticidad real de las paredes, $\epsilon_{\text{máx}}$) para plántulas de distintas especies del género *Quercus*. Los colores de las barras corresponden al fitoclima en el que aparece mayoritariamente cada especie: mediterráneo (negro), submediterráneo (gris) y templado no mediterráneo (blanco). Abreviaturas de las especies: *Q. agrifolia* (AGR), *Q. ilex* subsp. *ilex* (ILI), *Q. coccifera* (COC), *Q. ilex* subsp. *ballota* (ILB), *Q. chrysolepys* (CHR), *Q. pyrenaica* (PYR), *Q. suber* (SUB), *Q. rubra* (RUB), *Q. frainetto* (FRA), *Q. cerris* (CER), *Q. faginea* (FAG), *Q. nigra* (NIG), *Q. robur* (ROB), *Q. laurifolia* (LAU), *Q. petraea* (PET), *Q. alba* (ALB) y *Q. velutina* (VEL). La línea horizontal gruesa es la media global y las líneas finas corresponden a la desviación estándar. Modificado de Corcuera *et al.* (2002).

lógica y evolutivamente optimizado, mientras que en la escala de comunidad no tiene sentido hablar de una optimización del uso del agua, aunque sí puede hablarse de (y calcularse) la eficiencia con la que el agua es usada por las distintas plantas que forman la comunidad. El concepto de eficiencia en el uso del agua se origina en realidad a nivel de hoja, ya que se determina mediante la proporción de carbono absorbido y de agua transpirada por unidad de área foliar y se basa en el hecho de que son los estomas los que controlan simultáneamente el paso del vapor de agua y del CO₂ (Lambers *et al.* 1998). Para trasladar este concepto a escalas superiores (individuo, comunidad, ecosistema) bastaría con estimar la relación entre producción y consumo hídrico. En una reciente revisión de la respuesta al estrés hídrico de las plantas mediterráneas, Chaves y colaboradores (2002) concluyen que mientras los árboles y arbustos tienden a ser tolerantes del estrés hídrico y mantener valores de eficiencia en el uso del agua elevados, las plantas herbáceas aprovechan en general el período óptimo de la primavera y no maximizan esta eficiencia. En realidad, en un entorno competitivo carece de significado adaptativo maximizar la eficiencia en el uso del agua, ya que el agua que un individuo ahorre será gastada por un competidor. No obstante y como se ha desarrollado en secciones anteriores, una estrategia de ahorro hídrico puede permitir trabajar dentro de unos márgenes fisiológicos de seguridad, minimizando el riesgo de embolias y cavitación de vasos, algo que es fundamental para especies longevas que tardan muchos meses o años en iniciar la reproducción y cerrar el ciclo vital como son muchos de los árboles y arbustos mediterráneos.

El trasladar procesos ecofisiológicos estimados en hojas a todo el dosel del bosque puede dar como resultado no sólo un incremento de la imprecisión, sino grandes errores. Y estos errores son aún mayores si se pretende escalar a todo el ecosistema, incluyendo el suelo y los distintos estratos de vegetación. La reducción de la conductancia estomática con el avance de la sequía observada en las especies leñosas dominantes del bosque mediterráneo ha llevado a

estimar que la eficiencia en el uso del agua por parte del bosque aumenta durante la sequía estival (Sala y Tenhunen 1996). Sin embargo, en un estudio reciente en el que se comparan tres encinares distintos en Italia y Francia se ha observado precisamente todo lo contrario: la eficiencia en el uso del agua disminuye con el estrés hídrico, ya que no sólo la transpiración sino la propia ganancia de carbono disminuye en cerca de un 90% durante la sequía (Reichstein *et al.* 2002). Dado el importante papel de las condiciones hídricas y térmicas del suelo en la respiración del ecosistema, el balance neto de carbono durante los períodos secos dependerá de la duración e intensidad de la sequía y de la cantidad de agua disponible para las raíces de los árboles en las capas profundas del suelo. Este trabajo se apoya en medidas integradoras (covarianza Eddy y flujos de savia) y no permite dilucidar los mecanismos ecofisiológicos precisos que podrían subyacer a este eventual cambio de paradigma, pero desafía las estimas actuales del balance de carbono de los ecosistemas áridos y hace reflexionar sobre las importantes limitaciones en los modelos actuales que se basan casi exclusivamente en el control estomático del flujo de gases del ecosistema.

6. La “seca” de la encina

Una manifestación alarmante de posibles desequilibrios hídricos en el arbolado es la denominada “seca” (Mesón y Montoya 1993, Fernández-Cancio 1997), que en la Península Ibérica comenzó a detectarse a principios de la década de los 80, con manifestaciones severas (amarilleamiento foliar, defoliación, atabacado de la copa) en distintas especies del género *Quercus*. En la explicación de este proceso se articularon dos frentes, con interpretaciones diferentes de las razones que subyacían a la realidad observada: la explicación fitopatológica, que atribuía el fenómeno a la destrucción de las raíces del árbol por parte de hongos patógenos (Brasier *et al.* 1993) y la explicación climática, que estableció una relación entre la muerte masiva de árboles con la existencia de episodios climáticos adversos (Peñuelas 2001). Esta última idea se apoyaba en estudios realizados durante las intensas sequías registradas en las décadas de los 80 y 90 del siglo XX en la Península Ibérica. La “seca” ibérica presentaba características que promovían su vínculo con tales episodios de sequía extrema (Peñuelas 2001, Corcuera *et al.* 2003) ya que participaba de los criterios de inespecificidad, ubicuidad, sincronía y reversibilidad (Fernández-Cancio 1997). La seca se aborda con más detalle en el capítulo 14.

7. Efectos de retroalimentación bosque-clima: la escala local y la interacción con el macroclima

Los ecosistemas se consideran importantes reguladores del clima global, influyendo decisivamente en los ciclos biogeoquímicos y en las características de la atmósfera (ver Capítulos 10, 15 y 17). Un aspecto crucial en la actualidad es determinar hasta qué punto los ecosistemas terrestres pueden actuar como sumideros de carbono y atenuar así el calentamiento global, pero como hemos visto la estima del balance de carbono de los bosques mediterráneos es compleja por el efecto de la sequía, que altera en cascada diversos procesos ecofisiológicos y funcionales del dosel. A pesar de las incertidumbres que aún existen, parece claro que la eficiencia en el uso del agua disminuye con la sequía y que el balance de carbono tiende a hacerse positivo (el bosque se vuelve fuente de CO₂) no sólo durante el verano, sino también en años secos y cálidos (Gracia *et al.* 2001, Joffre *et al.* 2001, Reichstein *et al.* 2002).

Pero el bosque puede afectar también a la humedad relativa e incluso al régimen de precipitaciones local, pudiendo dar lugar a un ciclo de retroalimentación en el que el bosque favorece las condiciones hídricas para que se mantenga el propio bosque. Si bien es un hecho cons-

tatado en numerosas ocasiones que cuando la cobertura vegetal es alta (aumenta el índice de área foliar o LAI) hay menos agua disponible en el ecosistema al aumentar la transpiración (Rambal y Debussche 1995), el bosque puede actuar como captador de agua en ciertas condiciones mediterráneas. Datos experimentales y simulaciones numéricas indican que la presencia de masas arboladas en las laderas de las montañas costeras favorece significativamente la formación de tormentas de verano y la captura del agua que en forma de nieblas mas o menos densas se eleva desde el mar (Millán 2002). Si bien estos efectos locales del bosque sobre el microclima y la precipitación son notables y están bien probados, la influencia en el clima regional (macroclima) es menos clara. En simulaciones del efecto de una deforestación extensa en España y Francia se ha obtenido que el bosque sólo favorece las lluvias cuando éstas se dan en verano mediante nubes de evolución diurna, en la formación de las cuales puede intervenir activamente la transpiración del bosque (Gaertner *et al.* 2001).

8. Implicaciones y perspectivas para la gestión

El conocimiento de los mecanismos de resistencia al estrés permiten comprender los procesos evolutivos implicados en la adaptación de las plantas al ambiente mediterráneo y predecir hasta cierto punto la respuesta vegetal al incremento de la adversidad asociada al cambio global. Además, pueden ser aplicados para mejorar las características de las plantas que vayan a ser empleadas en proyectos de restauración ecológica, tanto en su fase de cultivo como en la selección de variedades que se ajusten a unos requerimientos ambientales determinados o, simplemente, para mejorar la productividad de una especie (Kozłowski *et al.* 1991, Nilsen y Orcutt 1996). El conocimiento de estos mecanismos puede hacer posible la utilización de especies sensibles como bioindicadoras de estrés o el uso de determinadas especies o reacciones específicas como biomonitores (Larcher 1995).

La vegetación arbórea de Europa ha migrado latitudinal y altitudinalmente en los distintos períodos geológicos como respuesta a los cambios climáticos registrados (Ver Capítulo 1). Las principales especies leñosas europeas migraron en latitud durante las glaciaciones con tasas de entre 50 y 500 metros por año, excepcionalmente mas de 1 kilómetro al año en los géneros *Acer*, *Alnus*, *Carpinus* y *Ulmus* (Huntley y Webb III 1988). El límite superior del bosque, el que se encuentra limitado por temperatura, ha avanzado en los períodos más favorables del Holoceno entre 10 y 100 centímetros al año y en los Pirineos centrales se han registrado avances de hasta 80 centímetros al año durante el último siglo (Camarero 1999). El cambio climático previsto permitiría la expansión de especies termófilas, pero la disminución de las precipitaciones frenaría este avance, comprometería a las especies poco tolerantes a la sequía, y afectaría negativamente al límite inferior del bosque (limitado por disponibilidad hídrica). La vegetación podría extenderse hacia las zonas más altas de las montañas, pero las comunidades alpinas que ya se encuentran en estas zonas altas se extinguirían. En muchos casos, la única migración posible es hacia latitudes norteñas. Pero las tasas de migración no serían eficaces en el actual escenario de cambio global, ya que por un lado el clima cambia demasiado deprisa y por otro lado el territorio se encuentra muy fragmentado, lo cual restringe significativamente la posibilidad real de migraciones latitudinales o altitudinales de la vegetación.

La sequía y los extremos climáticos producirán cambios en las comunidades y podrán dar lugar a la extinción local de las especies peor adaptadas. Ya hay claros indicios de que el aumento de la aridez y de la temperatura no sólo afectará negativamente a la productividad primaria neta de las especies ahora presentes sino que inducirá su sustitución por otras más resistentes a las nuevas condiciones climáticas (Peñuelas *et al.* 2001, Martínez-Vilalta *et al.* 2002a). Por ejemplo, el incremento de la aridez climática puede comprometer la superviven-

cia de varias poblaciones de *P. sylvestris* de la cuenca Mediterránea (Martínez-Vilalta y Piñol 2002) y especies como *Quercus coccifera* y *Q. ilex* podrían ir siendo desplazadas por especies más resistentes a la sequía como *Pistacia lentiscus* y *Phyllirea latifolia* (Filella *et al.* 1998, Ogaya y Peñuelas 2003, Vilagrosa *et al.* 2003). Según el esquema propuesto a partir de las estrategias hídricas de los principales grupos funcionales de plantas leñosas mediterráneas (Fig. 6.7), las primeras extinciones locales amenazarían a los esclerófilos lauroides relictos del Terciario (e.g. *Myrtus*, *Arbutus*, *Viburnum*), seguidos por los esclerófilos arbóreos (e.g. quercíneas), mientras que los que se verían menos afectados o incluso favorecidos serían los caméfitos (e.g. tomillos), los malacófilos xerofíticos (e.g. jaras) y en general los arbustos decíduos de verano. A mas corto plazo que el reemplazamiento de grupos funcionales, se registrarían, y ya se están registrando, cambios en las dominancias relativas de las especies leñosas del bosque mediterráneo, algunas bastante bien documentadas.

Evidencias procedentes de diversos estudios coinciden en apuntar hacia un progresivo declinar de la encina, un paradigma de esclerófilo mediterráneo que ha dominado y aún domina muchos bosques de la Península Ibérica. La sensibilidad observada en la encina ante el cambio climático se apoya en su mediocre tolerancia ecofisiológica a sequías severas (Joffre *et al.* 2001, Martínez-Vilalta *et al.* 2002a), su baja eficiencia en el uso del agua durante la sequía (Reichstein *et al.* 2002), el envejecimiento (“reviejado” ver Capítulo 1) de las masas de encina y del monte bajo que no se gestionan mediante aclareos y resalveos, los episodios de “seca” de la encina, el balance de carbono negativo durante el verano, el largo período de regeneración de mas 20 años de los carbohidratos empleados en el rebrote tras un incendio (Gracia *et al.* 1997, Gracia *et al.* 2001), y los resultados de Ogaya y Peñuelas (2003a, b) que sugieren una escasa competitividad de esta especie en condiciones de sequía intensa. Esta paulatina crisis hídrica sin duda se verifica ya en algunos encinares, y también en pinares y otros bosques mediterráneos, que se encuentran en su límite hídrico con tasas de evapotranspiración casi iguales a las de precipitación (Peñuelas 2001). En estos bosques, como el de Prades (Tarragona), uno de los bosques densos mediterráneos de latitudes más meridionales, y donde la evapotranspiración representa por término medio el 92% de la precipitación, el recrudecimiento de la aridez durante el verano podría ser la causa última o, al menos, un factor de predisposición a la muerte masiva del arbolado.

Dado que el bosque afecta al ciclo hidrológico, la gestión del bosque repercute directamente en el agua disponible y en la eficiencia con que este agua es empleada por el bosque. La recuperación y puesta en práctica de los aspectos básicos de la gestión tradicional del matorral y bosque mediterráneo, así como la aplicación de técnicas silvícolas nuevas que mejoren la eficiencia en el uso del agua tanto de los pies individuales como del ecosistema en general son las principales medidas disponibles para corregir la tendencia general de decaimiento y para prevenir respuestas bruscas tipo umbral ante el incremento de la aridez y de la irregularidad de las precipitaciones (Gracia *et al.* 1997, Gracia *et al.* 2001, Joffre *et al.* 2001). Con el conocimiento climático y ecológico que se tiene actualmente de las costas del Mediterráneo, una reforestación adecuada en las laderas de estas montañas costeras podría utilizarse para reactivar mecanismos de disparo y retroalimentación de las tormentas de verano y guiar así el sistema hacia una configuración con más vegetación, estabilizando alguno de los efectos anticipados como resultado del cambio climático (Millán 2002).

Los efectos de la sequía en el balance de carbono y agua de los ecosistemas mediterráneos son importantes no sólo por la creciente preocupación por la conservación de estos ecosistemas sino también por su papel regulador de las emisiones de CO₂. Cox *et al.* (2000) han estimado que el incremento de respiración causado por el incremento de temperaturas podría

convertir a muchos ecosistemas en fuentes y no sumideros de CO₂ para el año 2050. No obstante, el efecto de la sequía no se ha tenido en cuenta, la cual, como han mostrado Reichstein *et al.* (2002) puede alterar profundamente el balance de agua y carbono estimados a partir de modelos que sólo contemplan la respuesta estomática de la vegetación. La sequía disminuye significativamente la capacidad para secuestrar carbono atmosférico y acumular nueva biomasa como han mostrado estudios experimentales en encinares en los que una sequía de un 15% menos de humedad en el suelo, la cual se espera que sea habitual en el s. XXI, lleva a una reducción de más de un 40% del carbono fijado anualmente (1,9 Mg ha⁻¹ y 1,1 Mg ha⁻¹ en las parcelas control y sequía respectivamente, (Ogaya y Peñuelas 2003b).

El que nuevos trabajos ecofisiológicos revelen nuevos patrones, modificaciones y excepciones a las estrategias hídricas de las especies leñosas mediterráneas y a los paradigmas establecidos sobre la eficiencia de estas especies en el uso del agua revela que nuestro conocimiento es aún limitado y posiblemente insuficiente para satisfacer la urgente necesidad de predicciones y recomendaciones precisas para la gestión de los ecosistemas mediterráneos en un mundo cambiante donde la sequía jugará un papel cada vez más determinante.

Agradecimientos

Este trabajo se apoya en resultados obtenidos mediante diversos proyectos del Ministerio de Ciencia y Tecnología (ECOFIARB REN2000-0163-P4 y TALMED REN2001-2313 de FV, REN2000-0278 y REN-2001-0003 de JP, 1FD97-0911-C03-01 de EGP) y la colaboración del Depto. de Medio Ambiente del Gobierno de Aragón. JJC escribió este manuscrito gracias a un contrato postdoctoral INIA-CCAA. El trabajo de AV ha sido financiado por la Conselleria de Territorio y Vivienda (Generalitat Valenciana) y Bancaja a través del proyecto “I+D en relación con la Restauración de la Cubierta Vegetal en la Comunidad Valenciana” y el proyecto “REDMED (ENV4-CT97-0682)” financiado por la Comisión Europea.

Bibliografía

- Abril, M. y R. Hanano. 1998. Ecophysiological responses of three evergreen woody Mediterranean species to water stress. *Acta Oecologica* 19: 377-387.
- Acherar, M. y S. Rambal. 1992. Comparative water relations of four mediterranean oak species. *Vegetatio* 99-100: 177-184.
- Ackerly, D., C. Knight, S. Weiss, K. Barton y K. Starmer. 2002. Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: contrasting patterns in species level and community level analyses. *Oecologia* 130: 449 - 457.
- Beyschlag, W., H. Pfanz y R. J. Ryel. 1992. Stomatal patchiness in mediterranean evergreen sclerophylls - phenomenology and consequences for the interpretation of the midday depression in photosynthesis and transpiration. *Planta* 187: 546-553.
- Blondel, J. y J. Aronson. 1999. *Biology and wildlife of the Mediterranean region*. Oxford University Press, New York.
- Boyer, J. S. 1996. *Advances in drought tolerance in plants*. Advances in Agronomy. Academic Press,
- Brasier, C. M., F. Robredo y J. F. P. Ferraz. 1993. Evidence for *Phytophthora cinnamomi* involvement in Iberian oak decline. *Plant Pathology* 42: 140-145.
- Broncano, M. J., M. Riba y J. Retana. 1998. Seed germination and seedling performance of two Mediterranean tree species, holm oak (*Quercus ilex* L.) and Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.): a multifactor experimental approach. *Plant Ecology* 138: 17-26.
- Camarero, J. J. 1999. *Growth and regeneration patterns and processes in Pinus uncinata Ram treeline ecotones in the Pyrenees and in an isolated population in the western distribution limit in Spain*. University of Barcelona, Barcelona.
- Chaves, M. M., J. S. Pereira, J. Maroco, M. L. Rodriguez, C. P. P. Ricardo, M. L. Osorio, I. Carvalho, T. Faria y C. Pinheiro. 2002. How plants cope with water stress in the field: photosynthesis and growth. *Annals of Botany* 89: 907-916.

- Corcuera, L., J. J. Camarero y E. Gil-Pelegrin. 2002. Functional groups in *Quercus* species derived from the analysis of pressure-volume curves. *Trees, structure and function* 16: 465-472.
- Corcuera, L., J. J. Camarero y E. Gil-Pelegrín. 2004. Effects of a severe drought on *Quercus ilex* radial growth and xylem anatomy. *Trees Structure and Function* 18: 83-92.
- Costa, M., C. Morla y H. Sainz. 1998. Los bosques de la Península Ibérica. Una interpretación geobotánica. Geoplana, Barcelona.
- Cox, P. M., R. A. Betts y C. D. Jones. 2000. Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model. *Nature* 408: 184-187.
- Davis, S. D. y H. A. Mooney. 1986a. Tissue water relations of four co-occurring chaparral shrubs. *Oecologia* 70: 527-535.
- Davis, S. D. y H. A. Mooney. 1986b. Water use patterns of four co-occurring chaparral shrubs. *Oecologia* 70: 172-177.
- De Luis, M., M. F. García-Cano, J. Cortina, J. Raventós, J. C. González-Hidalgo y J. R. Sánchez. 2001. Climatic trends, disturbances and short-term vegetation dynamics in a Mediterranean shrubland. *Forest Ecology and Management* 14: 25-37.
- Di Castri, F., D. W. Goodall y R. L. Specht. 1981. Mediterranean-type shrublands. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam.
- Fernández-Cancio, A. 1997. Naturaleza y significado de „la seca“. *Vida Rural* 40: 56-58.
- Ferrio, J. P., A. Florit, A. Vega, L. Serrano y J. Voltas. 2003. D13C and tree-ring width reflect different drought responses in *Quercus ilex* and *Pinus halepensis*. *Oecologia* 442: 512-518.
- Filella, I., J. Llusia, J. Piñol y J. Peñuelas. 1998. Leaf gas exchange and fluorescence of *Phillyrea latifolia*, *Pistacia lentiscus* and *Quercus ilex* saplings in severe drought and high temperature conditions. *Environmental and Experimental Botany* 39: 213-220.
- Gaertner, M. A., O. Christensen, J. A. Prego, J. Polcher, C. Gallardo y M. Castro. 2001. The impact of deforestation on the hydrological cycle in the Western Mediterranean: an ensemble study with two regional climate models. *Climate Dynamics* 17: 857-873.
- Glaser, R. 2001. *Biophysics*. Springer-Verlag, Berlin.
- Gracia, C., J. Bellot, S. Sabaté, E. Albeza, A. Djema, B. León, B. López, J. M. Martínez, I. Ruíz y E. Tello. 1997. Análisis de la respuesta de *Quercus ilex* L. a tratamientos de aclareo selectivo. Páginas: 547-601 En: R. Vallejo, edit. *La restauración de la cubierta vegetal en la Comunidad Valenciana*. Fundación Centro de Estudios Ambientales del Mediterráneo, Valencia.
- Gracia, C., S. Sabaté, B. López y A. Sánchez. 2001. Presente y futuro del bosque mediterráneo: balance de carbono, gestión forestal y cambio global. Páginas: 351-372 En: R. Zamora y F. I. Pugnaire, edit. *Aspectos funcionales de los ecosistemas mediterráneos*. CSIC-AEET, Granada.
- Haase, P., F. I. Pugnaire, S. C. Clark y L. D. Incoll. 1999. Diurnal and seasonal changes in cladode photosynthetic rate in relation to canopy age structure in the leguminous shrub *Retama sphaerocarpa*. *Functional Ecology* 13: 640-649.
- Hickman, J. C. 1970. Seasonal course of xylem sap tension. *Ecology* 51: 1052-1056.
- Hsiao, T. C. 1973. Plant responses to water stress. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 24: 519-570.
- Huntley, B. y T. Webb III. 1988. *Vegetation history. Handbook of vegetation*. Kluwer Academic Publisher, Dordrecht.
- IPCC. 2001. *Climate change 2001: the scientific basis*. Páginas: En: J. T. Houghton, Y. Ding, J. Griggs, M. Noguer, P. J. Van der Linden, X. Dai, K. Maskell y C. A. Johnson, edit. *Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Joffre, R., S. Rambal y T. Winkel. 2001. Respuestas de las plantas mediterráneas a la limitación de agua: desde la hoja hasta el dosel. Páginas: 37-85 En: R. Zamora y F. I. Pugnaire, edit. *Aspectos funcionales de los ecosistemas mediterráneos*. CSIC-AEET, Granada.
- Jones, H. G. 1992. *Plants and Microclimate. A quantitative approach to environmental plant physiology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Jones, H. G. y M. B. Jones. 1989. Introduction - some terminology and common mechanisms. Páginas: 1-10 En: H. G. Jones, T. J. Flowers y M. B. Jones, edit. *Plants Under Stress*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kozłowski, T. T., P. J. Kramer y S. G. Pallardy. 1991. *The physiological ecology of woody plants*. Academic Press., Toronto.
- Kramer, P. J. y J. S. Boyer. 1995. *Water relations of plants and soils*. Academic Press, San Diego.
- Lambers, H., F. S. Chapin III y T. L. Pons. 1998. *Plant physiological ecology*. Springer Verlag, York PA.
- Larcher, W. 1995. *Physiological plant ecology. Ecophysiology and stress physiology of functional groups*. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg.
- Leiva, M. J. y R. Fernandez-Ales. 1998. Variability in seedling water status during drought within a *Quercus ilex* subsp. *ballota* population, and its relation to seedling morphology. *Forest Ecology and Management* 111: 147-156.
- Levitt, J. 1980. *Responses of plants to environmental stresses*. Academic Press, New York.

- Lo Gullo, M. A. y S. Salleo. 1988. Different strategies of drought resistance in three Mediterranean sclerophyllous trees growing in the same environmental conditions. *New Phytologist* 108: 267-276.
- Ludlow, M. M. 1987. Strategies of response to water stress. Páginas: En: K. H. Kreeb, H. Richter y T. M. Hinckley, edit. *Structural and Functional Responses to Environmental Stresses: Water Shortage*. SPB Academic Pub, The Hague.
- Maheras, P. 1988. Changes in precipitation conditions in the western Mediterranean over the last century. *Journal of Climatology* 8: 179-189.
- Martínez-Ferri, E., L. Balaguer, F. Valladares, J. M. Chico y E. Manrique. 2000. Energy dissipation in drought-avoiding and drought-tolerant tree species at midday during the Mediterranean summer. *Tree Physiology* 20: 131-138.
- Martínez-Vilalta, J. y J. Piñol. 2002. Drought-induced mortality and hydraulic architecture in pine populations of the NE Iberian Peninsula. *Forest Ecology and Management* 161: 247-256.
- Martínez-Vilalta, J., J. Piñol y K. Beven. 2002a. A hydraulic model to predict drought-induced mortality in woody plants: an application to climate change in the Mediterranean. *Ecological Modelling* 155: 127-147.
- Martínez-Vilalta, J., E. Prat, I. Oliveras y J. Piñol. 2002b. Xylem hydraulic properties of roots and stems of nine Mediterranean woody species. *Oecologia* 133: 19-29.
- Mediavilla, S. y A. Escudero. 2003. Stomatal responses to drought at a Mediterranean site: a comparative study of co-occurring woody species differing in leaf longevity. *Tree Physiology* 23: 987-996.
- Mediavilla, S. y A. Escudero. 2004. Stomatal responses to drought of mature trees and seedlings of two co-occurring Mediterranean oaks. *Forest Ecology and Management* 187: 281-294.
- Mesón, M. L. y J. M. Montoya. 1993. Factores desencadenantes de la seca de los *Quercus* en España. *Quercus* 92: 30-31.
- Millán, M. M. 2002. El ciclo hídrico en el Mediterráneo: un estudio del efecto de las masas arboladas. Páginas: 19-45 En: J. Charco, edit. *La regeneración natural del bosque mediterráneo en la Península Ibérica*. ARBA-Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- Mitrakos, K. 1980. A theory for Mediterranean plant life. *Acta Oecologica* 1: 245-252.
- Nardini, A., M. A. Lo Gullo y S. Salleo. 1999. Competitive strategies for water availability in two Mediterranean *Quercus* species. *Plant Cell and environment* 22: 109-116.
- Nardini, A. y F. Pitt. 1999. Drought resistance of *Quercus pubescens* as a function of root hydraulic conductance, xylem embolism and hydraulic architecture. *New Phytologist* 143: 485-493.
- Nardini, A. y M. T. Tyree. 1999. Root and shoot hydraulic conductance of seven *Quercus* species. *Annals of Forest Science* 56: 371-377.
- Nilsen, E. T. 1992. The influence of water stress on leaf and stem photosynthesis in *Spartium junceum* L. *Plant Cell and environment* 15: 455-461.
- Nilsen, E. T. y D. M. Orcutt. 1996. *Physiology of plants under stress*. John Wiley & Sons, Inc, New York.
- Ogaya, R. y J. Peñuelas. 2003a. Comparative field study of *Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia*: photosynthetic response to experimental drought conditions. *Environmental and Experimental Botany* 50: 137-148.
- Ogaya, R., J. Peñuelas, J. Martínez-Vilalta y M. Mangirón. 2003b. Effect of drought on diameter increment of *Quercus ilex*, *Phillyrea latifolia*, and *Arbutus unedo* in a holm oak forest of NE Spain. *Forest Ecology Management* 180: 175-184.
- Peñuelas, J. 2001. Cambios atmosféricos y climáticos y sus consecuencias sobre el funcionamiento y la estructura de los ecosistemas terrestres mediterráneos. Páginas: 423-455 En: R. Zamora y F. Pugnaire, edit. *Ecosistemas Mediterráneos. Análisis funcional*. CSIC-AEET, Madrid.
- Peñuelas, J., I. Filella, F. Lloret, J. Pinol y D. Siscart. 2000. Effects of a severe drought on water and nitrogen use by *Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia*. *Biologia Plantarum* 43: 47-53.
- Peñuelas, J., F. Lloret y R. Montoya. 2001. Severe drought effects on Mediterranean woody flora in Spain. *Forest Science* 47: 214-218.
- Pianka, E. R. 2000. *Evolutionary ecology*. Benjamin-Cummings, San Francisco.
- Poole, D. K. y P. C. Miller. 1975. Water relations of selected species of Chaparral and Coastal sage communities. *Ecology* 56: 1118-1128.
- Poole, D. K. y P. C. Miller. 1981. The distribution of plant water-stress and vegetation characteristics in Southern California chaparral. *American Midland Naturalist* 105: 32-43.
- Prasad, J. 1996. *Plant Ecophysiology*. John Wiley & Sons, Inc., India.
- Rambal, S. 1992. *Quercus ilex* facing water stress: a functional equilibrium hypothesis. *Vegetatio* 99-100: 147-153.
- Rambal, S. 1994. Water balance and pattern of root water uptake in *Quercus coccifera* L. evergreen scrub. *Oecologia* 62: 18-25.
- Rambal, S. y G. Debussche. 1995. Water balance of Mediterranean ecosystems under a changing climate. Páginas: 386-407 En: J. M. Moreno y W. C. Oechel, edit. *Global change and Mediterranean-type ecosystems*. Springer Verlag, New York.

- Rehfeldt, G., W. R. Wyckoff y C. C. Ying. 2001. Physiological plasticity, evolution, and impacts of a changing climate on *Pinus contorta*. *Climatic Change* 50: 355-376.
- Reichstein, M., J. D. Tenhunen, O. Roupsard, J. M. Ourcival, S. Rambal, F. Miglietta, A. Peressotti, M. Pecchiari, G. Tirone y R. Valentini. 2002. Severe drought effects on ecosystem CO₂ and H₂O fluxes at three Mediterranean evergreen sites: revision of current hypotheses? *Global Change Biology* 8: 999-1017.
- Rhizopoulou, S. y K. Mitrakos. 1990. Water relations of evergreen sclerophylls. I. Seasonal changes in the water relations of eleven species from the same environment. *Annals of Botany* 65: 171-178.
- Rodó, X. y F. Comín. 2001. Fluctuaciones del clima mediterráneo: conexiones globales y consecuencias regionales. Páginas: 1-36 En: R. Zamora y F. I. Pugnaire, edit. Aspectos funcionales de los ecosistemas mediterráneos. CSIC-AEET, Granada.
- Sala, A. y J. D. Tenhunen. 1994. Site-specific water relations and stomatal response of *Quercus ilex* L. in a Mediterranean watershed. *Tree Physiology* 14: 601-617.
- Sala, A. y J. D. Tenhunen. 1996. Simulations of canopy net photosynthesis and transpiration in *Quercus ilex* L. under the influence of seasonal drought. *Agricultural and Forest Meteorology* 78: 203-222.
- Salleo, S. y M. A. Lo Gullo. 1989. Different aspects of cavitation resistance in *Ceratonia siliqua*, a drought avoiding Mediterranean tree. *Annals of Botany* 64: 325-336.
- Salleo, S., M. A. Lo Gullo, D. De Paoli y M. Zippo. 1996. Xylem recovery from cavitation-induced embolism in young plants of *Laurus nobilis*: A possible mechanism. *New Phytologist* 132: 47-56.
- Sisó, S., J. J. Camarero y E. Gil-Pelegrín. 2001. Relationship between hydraulic resistance and leaf morphology in broadleaf *Quercus* species: a new interpretation of leaf lobation. *Trees, Structure and Function* 15: 341-345.
- Smith, T. M., H. H. Shugart, F. I. Woodward y P. J. Burton. 1993. Plant functional types. *Vegetation Dynamics & Global Change* 272-292.
- Tenhunen, J. D., P. C. Harley, W. Beyschlag y O. L. Lange. 1987. A model of net photosynthesis for leaves of the sclerophyll *Quercus coccifera*. Páginas: 339-354 En: J. Tenhunen, F. Catarino, O. Lange y W. Oechel, edit. NATO ASI Series Vol.G15; Plant response to stress. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- Terradas, J. 2001. Ecología de la vegetación. De la ecofisiología de las plantas a la dinámica de comunidades y paisajes. Ed. Omega, Barcelona.
- Turner, N. C. 1986. Adaptation to water deficits: a changing perspective. *Australian Journal of Plant Physiology* 13: 175-190.
- Tyree, M. T. 1999. Water relations and hydraulic architecture. Páginas: 221-268 En: F. I. Pugnaire y F. Valladares, edit. Handbook of functional plant ecology. Marcel Dekker, New York.
- Valladares, F. 1999. Architecture, ecology and evolution of plant crowns. Páginas: 121-194 En: F. I. Pugnaire y F. Valladares, edit. Handbook of functional plant ecology. Marcel Dekker, New York.
- Valladares, F., L. Balaguer, E. Martínez-Ferri, E. Pérez-Corona y E. Manrique. 2002. Plasticity, instability and canalization: is the phenotypic variation in seedlings of sclerophyll oaks consistent with the environmental unpredictability of Mediterranean ecosystems? *New Phytologist* 156: 457-467.
- Valladares, F., E. Martínez-Ferri, L. Balaguer, E. Pérez-Corona y E. Manrique. 2000. Low leaf-level response to light and nutrients in Mediterranean evergreen oaks: a conservative resource-use strategy? *New Phytologist* 148: 79-91.
- Valladares, F. y R. W. Pearcy. 1997. Interactions between water stress, sun-shade acclimation, heat tolerance and photoinhibition in the sclerophyll *Heteromeles arbutifolia*. *Plant, Cell and Environment* 20: 25-36.
- Valladares, F. y F. I. Pugnaire. 1999. Tradeoffs between irradiance capture and avoidance in semiarid environments simulated with a crown architecture model. *Annals of Botany* 83: 459-470.
- Vallejo, V. R., I. Serrasolsas, J. Cortina, J. P. Seva, A. Valdecantos, and A. Vilagrosa. 2000. Restoration strategies and actions in Mediterranean degraded lands. Pages 221-233 in G. Enne, Ch. Zanolla, and D. Peter, editors. Desertification in Europe: mitigation strategies, land-use and planning. European Communities EUR 19390, Brussels.
- Vilagrosa, A., J. Bellot, V. R. Vallejo y E. Gil-Pelegrín. 2003. Cavitation, stomatal conductance, and leaf dieback in seedlings of two co-occurring Mediterranean shrubs during an intense drought. *Journal of Experimental Botany* 54: 2015-2024.

CAPÍTULO 7

Tasas de crecimiento en especies leñosas: aspectos funcionales e implicaciones ecológicas

Rafael Villar, Jeannette Ruiz-Robledo, José Luis Quero, Hendrik Poorter,
Fernando Valladares, Teodoro Marañón

Resumen. *Tasas de crecimiento en especies leñosas: aspectos funcionales e implicaciones ecológicas.* Las especies vegetales difieren notablemente en su capacidad de crecimiento cuando se cultivan en condiciones parecidas. ¿Cuáles son las causas que determinan un mayor crecimiento? En general, una variable muy simple, a nivel foliar, como es el área específica foliar (la relación entre área y peso foliar) está estrecha y positivamente asociada con las tasas de crecimiento relativo (RGR) (explicando hasta un 80% de la variación de RGR). También otros factores como la fisiología (la tasa de asimilación neta, NAR) puede explicar, aunque en menor grado, las diferencias en RGR entre especies. La distribución de biomasa a las hojas también se encuentra generalmente relacionada positivamente con RGR, mientras que la distribución a raíces lo está negativamente. También, el papel de la arquitectura de la copa parece tener una cierta importancia, siendo mayor en plantas de mayor tamaño. Por otro lado, la biomasa de una planta en un momento determinado, no solo depende de su RGR sino también de la biomasa inicial, que viene determinada en los primeros estadios por el peso de la semilla. En un estudio de cuatro especies de *Quercus*, la biomasa de la plántula estaba correlacionada con el peso de la semilla. Sin embargo, la importancia de la semilla era mucho mayor en condiciones de luz limitante (alrededor de un 3%, típica de ambientes de bosque cerrado). Las tasas de crecimiento relativo también estaban asociadas a la concentración de compuestos químicos de la hoja. La concentración de proteínas estaba correlacionada positivamente con RGR, mientras que la concentración de fenoles solubles y lignina lo estaban negativamente. Estos resultados apoyarían la hipótesis de un compromiso entre crecimiento y defensa, de forma que la energía que una planta dedica a sintetizar compuestos defensivos lo hace a costa de un menor crecimiento y viceversa. De forma general, las características asociadas a una mayor capacidad de crecimiento son aquellas que están asociadas negativamente a la supervivencia de las plántulas.

Summary. *Growth rates of woody plant species: functional aspects and ecological implications.* Plant species widely differ in their growth potential when they are grown under similar conditions. What are the factors related to a high growth potential? In general, a simple variable as the specific leaf area (the ratio between leaf area and leaf dry mass) is strongly and positively related to the relative growth rate (RGR) (explaining up to a 80% of variation in RGR). Also another factors as physiology (the net assimilation rate, NAR) can explain, although to a lesser extent, the differences in RGR between species. The biomass

allocation to leaves is generally found to be positively related with RGR, whereas the allocation to roots is negatively related to RGR. The role of the architecture of the plant canopy is of increasing importance in plants of increasing size, but it has not been extensively studied. The biomass of a plant does not only depend on its RGR, but also on the initial biomass, which in the early stages is determined by the seed mass. In a study of four *Quercus* species, the biomass of the seedlings was positively correlated with the seed mass. However, the importance of the seed mass was higher in shade conditions (about 3 % of incident light, a typical value in closed forest). The relative growth rates were also associated with the concentration of leaf chemical compounds. Protein concentration was positively correlated with RGR, but phenols and lignin concentration were negatively correlated with RGR. These results support the hypothesis of a trade-off between growth and defence: the energy is allocated to the synthesis of defence compounds, but at the expenses of a lower growth rate. In general, the characteristics associated with a higher growth capacity are those negatively related to seedling survivorship.

1. Introducción

La regeneración de los árboles y arbustos del bosque es una secuencia demográfica que incluye la producción de frutos, la dispersión de las semillas, su germinación y establecimiento como plántulas. La fase de plántula suele ser crucial en la dinámica de las poblaciones vegetales. La plántula recién emergida ya no tiene la capacidad de resistencia de la semilla, pero tampoco tiene la robustez física de los árboles adultos (Kitajima y Fenner 2000). Durante este período vulnerable, la joven planta debe crecer rápidamente, establecer una raíz profunda que le asegure el agua en los períodos de sequía, competir por el espacio, la luz y los nutrientes con las hierbas y arbustos del sotobosque, y dotarse de defensas químicas y mecánicas para resistir la presión de los herbívoros. Es bien conocido que el crecimiento está influenciado por las condiciones ambientales, por ejemplo las plantas crecen más rápido cuando disponen de abundancia de agua y nutrientes; pero las tasas de crecimiento tienen también un importante componente genético. La tasa de crecimiento resultante del genotipo y del ambiente tiene consecuencias ecológicas en cuanto a la regeneración natural de las poblaciones y la dinámica de las comunidades, así como implicaciones evolutivas. El componente genético de la tasa de crecimiento se ha comprobado en diferentes especies cultivadas en condiciones uniformes que mostraron una gran variabilidad en las tasas de crecimiento y la distribución de biomasa y nutrientes. Estos patrones observados en igualdad de condiciones ambientales reflejarían diferentes presiones selectivas de sus hábitats originales, así como constricciones de su historia filogenética.

El análisis del crecimiento de las plantas se ha desarrollado durante las últimas décadas como una disciplina, relacionada con la ecofisiología, la ecología vegetal y la agronomía, con sus propios conceptos, términos (donde abundan las siglas) y herramientas de cálculo (véanse revisiones en Evans 1972; Hunt 1982, 1990; Poorter 1989a; Lambers y Poorter 1992; Hunt *et al.* 2002; cuadros 7.1 y 7.2). El concepto central es la **tasa de crecimiento relativo** (también conocida por las siglas **RGR**, del inglés “relative growth rate”), que se define como el incremento de biomasa por unidad de biomasa y tiempo (véase cuadro 7.1). Durante los primeros estadios de una planta, el crecimiento suele tener una dinámica exponencial y suele reflejar diferencias significativas entre especies. Por ejemplo, en un estudio de 24 especies leñosas cultivadas en invernadero, bajo condiciones favorables y cercanas al óptimo para su crecimiento, se observaron grandes diferencias en la evolución de la biomasa con el tiempo (Figura 7.1; sólo se muestran 7 especies para mayor claridad), que reflejaron a su vez las diferencias inherentes entre estas especies en sus respectivas tasas de crecimiento relativo y las diferencias en la biomasa inicial debido al peso de la semilla (Antunez *et al.* 2001; Ruíz-Robledo y Villar 2005).

CUADRO 7.1.

Análisis de crecimiento: definiciones y fórmulas

La tasa de crecimiento relativo (RGR, siglas del inglés “relative growth rate”) es la medida principal del análisis de crecimiento y se define como la ganancia de biomasa por unidad de biomasa y tiempo.

Asumiendo que el crecimiento de las plántulas en los primeros estadios suele ser de tipo exponencial, el peso de la plántula en un momento determinado vendría determinado por la ecuación:

$$P_2 = P_1 * e^{RGR \times (t_2 - t_1)}; \quad (\text{ecuación 1})$$

Siendo P_2 y P_1 el peso de la plántula en los tiempos 2 y 1 (t_2 y t_1 , respectivamente) y RGR la tasa de crecimiento relativo. Si hacemos los logaritmos neperianos a los dos términos de la ecuación, tenemos que:

$$\ln P_2 = \ln P_1 + RGR \times (t_2 - t_1);$$

Despejando, tendríamos la fórmula para calcular la RGR:

$$RGR = (\ln P_2 - \ln P_1) / (t_2 - t_1) \quad (\text{ecuación 2})$$

En general, es difícil realizar medidas de la biomasa total de una misma planta en distintos intervalos de tiempo, condición necesaria para poder calcular su RGR. En algunos estudios (por ej., Villar *et al.* 1998), que han utilizado plantas en cultivo hidropónico (donde las raíces de las plantas se encuentran en agua enriquecida con nutrientes y oxígeno), se han podido pesar los mismos individuos en diferentes tiempos. Así, con este método se puede determinar la RGR para cada individuo (calculada a partir del peso fresco), pero es necesario comprobar que no se producen interferencias en el crecimiento durante la manipulación y pesado de las plántulas y que la relación peso fresco/peso seco se mantenga constante (Villar *et al.* 2005).

Dada la cierta complejidad del citado método, se utilizan otras aproximaciones para el cálculo de la RGR, que consiste en cosechar un número suficiente de plantas (replicados) en tiempos distintos (ver Cuadro 7.2 para más detalles metodológicos). La tasa de crecimiento se calcula con los promedios de peso en los dos tiempos distintos (ecuación 2), por tanto se necesita un número relativamente elevado de replicados [se recomiendan más de 12 individuos por especie y tiempo, en el caso de las plantas leñosas; ver Poorter y Garnier (1996)]. En cuanto al cálculo para obtener RGR, se aplica la ecuación 2, pero hay que tener presente que el resultado puede variar según la forma de hacer los cálculos. Por ejemplo, se puede calcular primero, para cada tiempo, el peso medio (P_1 y P_2) y a continuación aplicar los logaritmos, y seguir con los cálculos de la ecuación 2, pero esta opción puede inducir a errores (Hoffman y Poorter 2002). Alternativamente, se pueden calcular primero los logaritmos neperianos de los pesos individuales de las plantas y luego calcular, para cada tiempo, la media de esos logaritmos; ésta sería la opción recomendable (Hoffmann y Poorter 2002).

La proporción de raíz (RMF, siglas del inglés “root mass fraction”) es la relación de biomasa de raíz y biomasa total de la planta. Se expresa en kg (raíz) kg^{-1} (planta).

La razón de área foliar (LAR, siglas del inglés “leaf area ratio”) es la relación de área foliar y peso total de la planta. Se expresa en m^2 (hoja) kg^{-1} (planta).

El área específica foliar (SLA, siglas del inglés “specific leaf area”) es la relación de área foliar y peso de hoja. Se expresa en m^2 (hoja) kg^{-1} (hoja).

La proporción de hoja (LMF, siglas del inglés “leaf mass fraction”) es la relación de biomasa de hojas y la biomasa total de la planta. Se expresa en kg (hoja) kg^{-1} (planta).

La proporción de tallo (SMF, siglas del inglés “stem mass fraction”) es la relación de biomasa de tallo y biomasa total de la planta. Se expresa en kg (tallo) kg^{-1} (planta).

El contenido de materia seca (DM, siglas del inglés “dry matter”) es la relación de peso seco y el peso fresco de la planta. Se expresa en kg (peso seco) kg^{-1} (peso fresco).

La razón de área foliar (LAR) es igual al producto de SLA por LMF:

$$[\text{m}^2 \text{ (hoja) } \text{kg}^{-1} \text{ (planta)}] = [\text{m}^2 \text{ (hoja) } \text{kg}^{-1} \text{ (hoja)}] \times [\text{kg (hoja) } \text{kg}^{-1} \text{ (planta)}]$$

La tasa de asimilación neta (NAR, siglas del inglés “net assimilation rate”) es la tasa de incremento en el peso de la planta por unidad de área foliar. Se expresa en kg (planta) m^{-2} (hoja) día^{-1} .

La tasa de crecimiento relativo (RGR) es igual al producto de LAR por NAR:

$$[\text{kg kg}^{-1} \text{ día}^{-1}] = [\text{m}^2 (\text{hoja}) \text{ kg}^{-1} (\text{planta})] \times [\text{kg} (\text{planta}) \text{ m}^{-2} (\text{hoja}) \text{ día}^{-1}]$$

Hunt *et al.* (2002) han publicado un artículo en el que se explica como realizar todos estos cálculos y se incluye un fichero de Microsoft Excel 2000 para realizarlos. Acceso gratuito en la dirección: <http://aob.oupjournals.org/content/vol90/issue4/images/data/485/DC1/Mcf214suppl.xls>

CUADRO 7.2.

Un método sencillo para hacer un estudio de crecimiento de plántulas

El método que se expone a continuación tiene como objetivo conocer las tasas de crecimiento relativo (RGR) durante la fase de plántula, para varias especies leñosas, y durante un intervalo concreto de tiempo; sin tener en cuenta la variación ontogenética de RGR con la edad. El primer paso es conseguir que las semillas de todas las especies germinen aproximadamente al mismo tiempo, para que el inicio del crecimiento de las plántulas esté sincronizado. Para ello conviene conocer previamente los requerimientos de germinación de las diferentes especies [por ej., Catalán Bachiller (1991), García Fayos *et al.* (2001)]. Cuando sea necesario, se realizarán tratamientos previos para inducir la germinación (por ej., estratificación, escarificación, etc.) y en el caso de especies con baja tasa de germinación, se utilizará un número de semillas suficientemente grande para garantizar un número mínimo de plántulas para el análisis de crecimiento.

Las especies de plantas leñosas exhiben una gran variación en el tiempo de germinación y en el tamaño de semilla, todo ello determina una gran variabilidad en el tamaño inicial de las plántulas. Se recomienda por tanto comenzar con un número suficiente de plántulas, por ejemplo 50 de cada especie, a partir de las cuales seleccionar unos 30 individuos que tengan un tamaño similar en el momento inicial del experimento (se puede considerar el estadio de plántula con 3 a 7 hojas que ya es relativamente independiente de las reservas de la semilla). La razón de elegir los individuos más similares entre sí es que una menor dispersión en la biomasa de las plántulas en el estado inicial permite una estima más fiable de la tasa de crecimiento (Poorter y Garnier 1996).

En este momento inicial (t_1) de los 30 individuos, se eligen al azar 15 individuos de cada especie; se separan las raíces cuidadosamente del sustrato, metiéndolas en un recipiente con agua y secándolas luego con papel absorbente. Se separan las hojas, tallos y raíces y se van pesando, rápidamente antes de que pierdan agua (será el peso fresco), asignándole a cada individuo y sus fracciones un número de identificación. Las hojas se almacenan en una bolsita de plástico, con un poco de papel humedecido (para que no se sequen y deformen) y una etiqueta de identificación, hasta que se mida su área. Conviene colocarlas en un sitio fresco o frigorífico para evitar la pérdida de agua. Por otro lado, los tallos y raíces se guardan en sobres de papel, con su correspondiente identificación de: individuo, fecha de recolección y fracción de la planta (tallo o raíz). Estos sobres se colocan en una estufa a unos 80° C durante al menos 2 días. Al cabo de ese tiempo, los sobres se sacan de la estufa, se colocan rápidamente en un desecador con sílica gel (para que no absorban humedad y aumenten de peso), se espera a que se enfríen (al menos media hora) y se pesan (se obtiene así el peso seco).

El área foliar se puede medir por varios métodos. Existen medidores automáticos de área foliar, provistos de una cámara de video, tarjeta de digitalización y programa informático de análisis de imagen que permiten medidas de área (además de otras dimensiones: ancho, longitud, etc.) de numerosas hojas con bastante rapidez. Si no se dispone de este sistema, se pueden fotocopiar las hojas o escanearlas y mediante un programa de análisis de imagen, estimar la superficie. Existen diferentes programas de análisis de imágenes como Image Pro, para calcular el área foliar. Una sencilla alternativa es recortar las siluetas de las hojas fotocopiadas y pesarlas. Se recorta, además un trozo del mismo papel con superficie conocida para obtener la relación área/peso del papel. La multiplicación del peso de las hojas recortadas por la relación área/peso papel nos da el área de las hojas [ver Castro-Diez (2002) para una explicación más detallada]. Una vez medida la superficie de las hojas, éstas se guardan en sobres de papel, con su identificación, se secan en estufa y se pesan para obtener así el “peso seco”, como se ha indicado para los tallos y raíces. Finalmente se introducen los datos en una hoja de cálculo y bien se calcula según las ecuaciones expuestas o se introducen en la hoja de cálculo de Hunt *et al.* (2002).

Los otros 15 individuos que no se utilizaron en la cosecha 1 se cultivan y cuando llevan creciendo un cierto tiempo, por ejemplo 1-2 meses, se realiza la segunda cosecha (tiempo t_2). Se repite el proceso descrito anteriormente con estos 15 individuos restantes de cada especie. El cálculo de los parámetros del crecimiento de las plántulas en el intervalo t_1-t_2 se explica en el cuadro 7. 1 y en Hunt *et al.* (2002). Es importante resaltar que el intervalo de tiempo entre las dos cosechas no debe ser muy grande; por ejemplo conviene que el área foliar de la segunda cosecha no supere al doble del área de la primera, porque afectaría los cálculos de las tasas de asimilación neta (NAR) (Poorter 1989a).

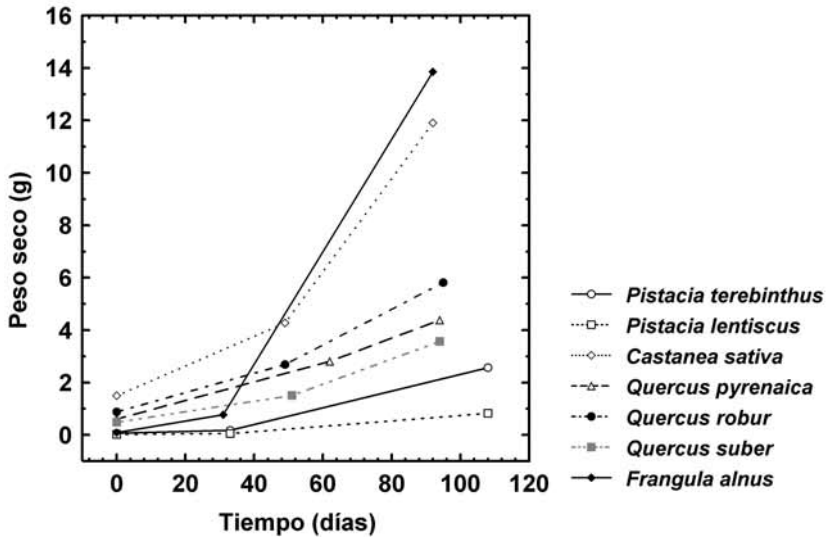


Figura 7.1. Variación en el tiempo del valor medio del peso seco total de plántulas de 7 especies leñosas cultivadas en condiciones uniformes de invernadero (Antúnez *et al.* 2001; Ruíz-Robledo y Villar 2005).

Algunas plantas herbáceas producen en un día una cantidad de biomasa equivalente a casi la mitad de su peso total (por ej., $400 \text{ mg g}^{-1} \text{ día}^{-1}$ en *Arabidopsis thaliana*). En el otro extremo, las especies leñosas suelen presentar valores mucho más bajos (por ej., $10 \text{ mg g}^{-1} \text{ día}^{-1}$). Para dar una idea aproximada de esta variabilidad, se pueden citar los intervalos de valores de RGR encontrados en plantas herbáceas ($100 - 400 \text{ mg g}^{-1} \text{ día}^{-1}$), lianas (promedio de $150 \text{ mg g}^{-1} \text{ día}^{-1}$), árboles caducifolios ($50 - 200 \text{ mg g}^{-1} \text{ día}^{-1}$) y perennifolios ($10 - 130 \text{ mg g}^{-1} \text{ día}^{-1}$); véanse revisiones en Poorter y Remkes (1990), Reich *et al.* (1992) y Cornelissen *et al.* (1996, 1998).

¿A qué se deben estas diferencias tan grandes en las tasas de crecimiento relativo entre las distintas especies? En un principio se podría pensar en una variación en la actividad fisiológica: por ejemplo, las especies que crecen más rápido ¿tienen una mayor tasa de fotosíntesis? ¿o una tasa de respiración más baja? ¿o una combinación de ambas?. Una explicación alternativa podría estar basada en diferencias morfológicas: por ejemplo, esas especies que crecen a más velocidad ¿tienen una mayor proporción de biomasa en hojas? ¿tienen una mayor área específica foliar?.

Para contrastar estas hipótesis, la tasa de crecimiento relativo se disecciona en dos componentes: uno morfológico, la **razón de área foliar** (LAR, del inglés “leaf area ratio”) y otro componente fisiológico, la **tasa de asimilación neta** (NAR, del inglés “net assimilation rate”

o bien ULR, del inglés “unit leaf rate”). La razón de área foliar (LAR) se define como la cantidad de área foliar dividida por la biomasa total de la planta (se expresa en $\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$). La tasa de asimilación neta (NAR) se define como la tasa de incremento en la biomasa de la planta por unidad de área foliar (se expresa en $\text{g m}^{-2} \text{día}^{-1}$). La tasa de crecimiento relativo (RGR) equivale al producto de LAR por NAR (ver Cuadro 7.1; Evans 1972; Poorter y Remkes 1990).

El componente morfológico del crecimiento, LAR, se puede diseccionar a su vez en dos componentes: el **área específica foliar** (SLA, del inglés “specific leaf area”) y la **proporción de la biomasa foliar** (LMF, del inglés “leaf mass fraction”). El área específica foliar (SLA) se define como la cantidad de área foliar por peso de hoja y es un rasgo morfológico de gran trascendencia funcional y ecológica. La proporción de la biomasa foliar (LMF) se define como la fracción del total de biomasa que la planta distribuye a hojas; es decir una medida de su inversión en órganos fotosintéticos. La razón del área foliar, LAR, por tanto, equivale al producto de SLA por LMF (ver Cuadro 7.1).

Por su parte, el componente fisiológico del crecimiento: la tasa de asimilación neta (NAR) es el resultado del balance neto entre las ganancias por la tasa de fotosíntesis y las pérdidas por las tasas de respiración de hojas, tallos y raíces. No obstante, también intervienen otros factores en NAR, como la distribución de biomasa a diferentes órganos, la composición química y la formación de área foliar (Poorter 1989b).

Al diseccionar las tasas de crecimiento (RGR) entre sus componentes, podemos conocer la contribución relativa de los aspectos morfológicos (LAR, SLA y LMF) frente a los fisiológicos (NAR), en la variabilidad interespecífica de RGR. Si tenemos un conjunto numeroso de especies podremos calcular regresiones entre los valores promedio de RGR (considerada como variable dependiente) y los rasgos morfológicos (por ejemplo LAR, SLA y LMF) o el componente fisiológico (NAR) (como variables independientes). Con ello podremos determinar cuáles son las variables que están asociadas en mayor grado a esas diferencias en la velocidad de crecimiento entre distintas especies.

¿Por qué puede ser importante para una planta poseer una tasa de crecimiento rápida? Una ventaja ecológica sería el conseguir un mayor tamaño (biomasa) en menor tiempo, que le permite a su vez captar más recursos (luz, agua y nutrientes) y en definitiva le confiere una mayor capacidad competitiva. Pero lo que supone una ventaja en condiciones ambientales favorables (donde la competencia es un proceso determinante de la supervivencia) puede no serlo en condiciones adversas (por ejemplo, sequía, altas o bajas temperaturas, escasez de nutrientes, salinidad, etc.) donde lo importante es tener capacidad de tolerancia al estrés. En general, la tolerancia implica un coste energético que supone un menor crecimiento pero a cambio tiene una mayor probabilidad de supervivencia. Basada en esta dicotomía se ha propuesto una clasificación ecológica de las estrategias vegetales (Grime, 1979): las especies **competitivas** presentan unas altas tasas de crecimiento, pero muestran una baja tolerancia al estrés; por el contrario, las especies **tolerantes** al estrés tienen bajas tasas inherentes de crecimiento (incluso en condiciones favorables) pero una capacidad elevada de soportar el estrés; por último, estarían las **especies ruderales** que se caracterizan por su resistencia a las perturbaciones, pero que pueden tener altas tasas de crecimiento (durante los intervalos entre perturbaciones). Por otra parte, una tasa rápida de crecimiento, que permita a la plántula escapar pronto de los tamaños pequeños, más vulnerables, requiere unos tejidos de menor densidad y menos defendidos y que por tanto las vuelven más vulnerables a la acción de los herbívoros. Esto es lo que se denomina el compromiso en la distribución de los recursos entre crecimiento y defensa (Coley 1988; Kitajima y Fenner 2000).

Dentro de las especies leñosas, se pueden distinguir dos grupos funcionales definidos por su longevidad foliar: **caducifolias**, aquellas especies cuyas hojas duran menos de un año, mientras que las **perennifolias** tienen hojas con una longevidad superior al año. Ambos grupos presentan, por lo general, características ecofisiológicas muy contrastadas (Chabot y Hicks 1982; Kikuzawa 1991; Aerts 1995; Villar, Held y Merino 1995; Larcher 2003). Así, las especies con menor longevidad foliar (caducifolias) suelen presentar unas tasas altas de fotosíntesis, una concentración alta de nitrógeno en hoja, y un área específica foliar elevada (Reich *et al.* 1992; Aerts 1995; Reich *et al.* 1997; Wright *et al.* 2004), mientras que las concentraciones de compuestos defensivos son bajas (Coley 1988; Ruíz-Robledo 2002; Villar *et al.* 2006). En consecuencia, las especies caducifolias suelen crecer más rápidamente que las perennifolias (Reich *et al.* 1992; Cornelissen *et al.* 1996, 1998; Antunez *et al.* 2001; Ruíz-Robledo y Villar 2005).

El objetivo general de este capítulo es revisar los aspectos funcionales de las diferencias inter e intraespecíficas en la tasa de crecimiento de las especies leñosas mediterráneas durante sus primeros estadios de desarrollo (fase de plántula). Los objetivos particulares son: a) evaluar la importancia relativa de los componentes fisiológicos y morfológicos en las variaciones entre especies de las tasas inherentes de crecimiento relativo (RGR); b) evaluar las relaciones entre estas tasas de crecimiento (RGR) con algunos rasgos funcionales de las plantas, como la arquitectura de la copa y la captura de luz, la composición química de la hoja y su longevidad y la resistencia al estrés; c) examinar las principales diferencias entre caducifolias y perennifolias, en cuanto a sus tasas de crecimiento y los rasgos funcionales asociados y las consecuencias ecológicas para su distribución; d) examinar la importancia que tiene el peso de la semilla (disponibilidad inicial de recursos) con las tasas de crecimiento de las plántulas y su probabilidad de supervivencia; e) revisar los estudios donde se ha investigado el compromiso entre la tasa de crecimiento de plántulas y la probabilidad de supervivencia; y f) resumir las principales implicaciones que tienen estos aspectos funcionales y demográficos para la gestión y restauración del bosque.

2. Componentes fisiológicos y morfológicos del crecimiento

Cuando se disecciona la RGR en sus componentes, existe un acuerdo casi general en que el componente morfológico, y en particular el área específica foliar (SLA), es el factor más importante tanto para las plantas herbáceas (Poorter 1989b; Poorter y Remkes 1990; Garnier 1992; Lambers y Poorter 1992; Marañón y Grubb 1993; Garnier y Laurent 1994), como para las leñosas (Reich *et al.* 1992; Huante *et al.* 1995; Cornelissen *et al.* 1996; Antúnez *et al.* 2001; Ruíz-Robledo y Villar 2005). Este rasgo aparentemente simple de la planta, el cociente entre la superficie y el peso de su hoja, puede explicar en ocasiones hasta el 80% de la variación en sus tasas de crecimiento. A pesar de que otros factores, como la proporción de biomasa distribuida en los diferentes órganos, las tasas de fotosíntesis y respiración, o la composición química de la hoja, también parecen intervenir de forma decisiva en las tasas de crecimiento.

En un estudio del crecimiento de plántulas de 24 especies leñosas (Tabla 7.1) cultivadas en invernadero, bajo condiciones favorables y cercanas al óptimo se observó que estas especies diferían fuertemente en los valores RGR: desde 82 hasta 4 mg g⁻¹ día⁻¹. Las diferencias morfológicas entre las especies, representadas en el LAR, explicaron la mayor parte (81%) de la variación interespecífica de RGR (Figura 7.2 A). En cambio, las diferencias ‘‘fisiológicas’’ en tasas de asimilación (NAR) sólo explicaron el 36% de la variación interespecífica en RGR (Figura 7.2 B). A su vez, el componente morfológico LAR se pudo diseccionar en el producto de SLA por LMF (Figura 7.3). De ellas, el área foliar específica, SLA, fue el carácter morfológico más relevante, explicando tanto las variaciones inter-específicas en LAR (81%; Figu-

TABLA 7. 1.

Conjunto de las 24 especies leñosas utilizadas en el estudio comparativo de tasas de crecimiento relativo entre caducifolias (C) y perennifolias (P). Datos de Antunez *et al.* (2001) y Ruiz-Robledo y Villar (2005). Nomenclatura de las especies según Romero (1984), Castroviejo *et al.* (1986) y Valdés *et al.* (1987)

Familia	Especie	Longevidad foliar	RGR (mg g ⁻¹ día ⁻¹)
Anacardiaceae	<i>Pistacia terebinthus</i>	C	33,0
	<i>Pistacia lentiscus</i>	P	32,4
Caprifoliaceae	<i>Lonicera xylosteum</i>	C	35,3
	<i>Lonicera implexa</i>	P	8,7
Fagaceae	<i>Castanea sativa</i>	C	23,1
	<i>Quercus coccifera</i>	P	8,1
	<i>Quercus pyrenaica</i>	C	21,0
	<i>Quercus ilex</i> subsp. <i>ballota</i>	P	13,1
	<i>Quercus robur</i>	C	19,2
	<i>Quercus suber</i>	P	20,0
	<i>Quercus faginea</i>	C	12,8
Leguminosae	<i>Gleditsia triacanthos</i>	C	42,0
	<i>Ceratonia siliqua</i>	P	29,2
Moraceae	<i>Ficus carica</i>	C	81,7
	<i>Ficus retusa</i>	P	50,7
Oleaceae	<i>Fraxinus angustifolia</i>	C	53,0
	<i>Olea europaea</i> subsp. <i>sylvestris</i>	P	30,3
	<i>Fraxinus ornus</i>	C	22,8
	<i>Phillyrea angustifolia</i>	P	17,1
Rhamnaceae	<i>Frangula alnus</i>	C	44,8
	<i>Rhamnus alaternus</i>	P	20,9
Rosaceae	<i>Prunus dulcis</i>	C	18,1
	<i>Prunus lusitanica</i>	P	4,1

ra 7.3 B) como el resultado neto del crecimiento, RGR (64% de la variación; Figura 7.2 C). Estos resultados, por lo general, corroboran las tendencias generales encontradas en estudios anteriores.

Existen bastantes evidencias sobre la menor importancia relativa del componente fisiológico sobre el crecimiento de las plantas. Por ejemplo, el coeficiente de correlación entre la fotosíntesis máxima y la tasa intrínseca de crecimiento relativo (RGR) suele ser muy bajo (Poorter *et al.* 1990). Además, las tasas fotosintéticas máximas son muy parecidas entre diferentes especies, con independencia de que se hayan medido en plantas de clima mediterráneo

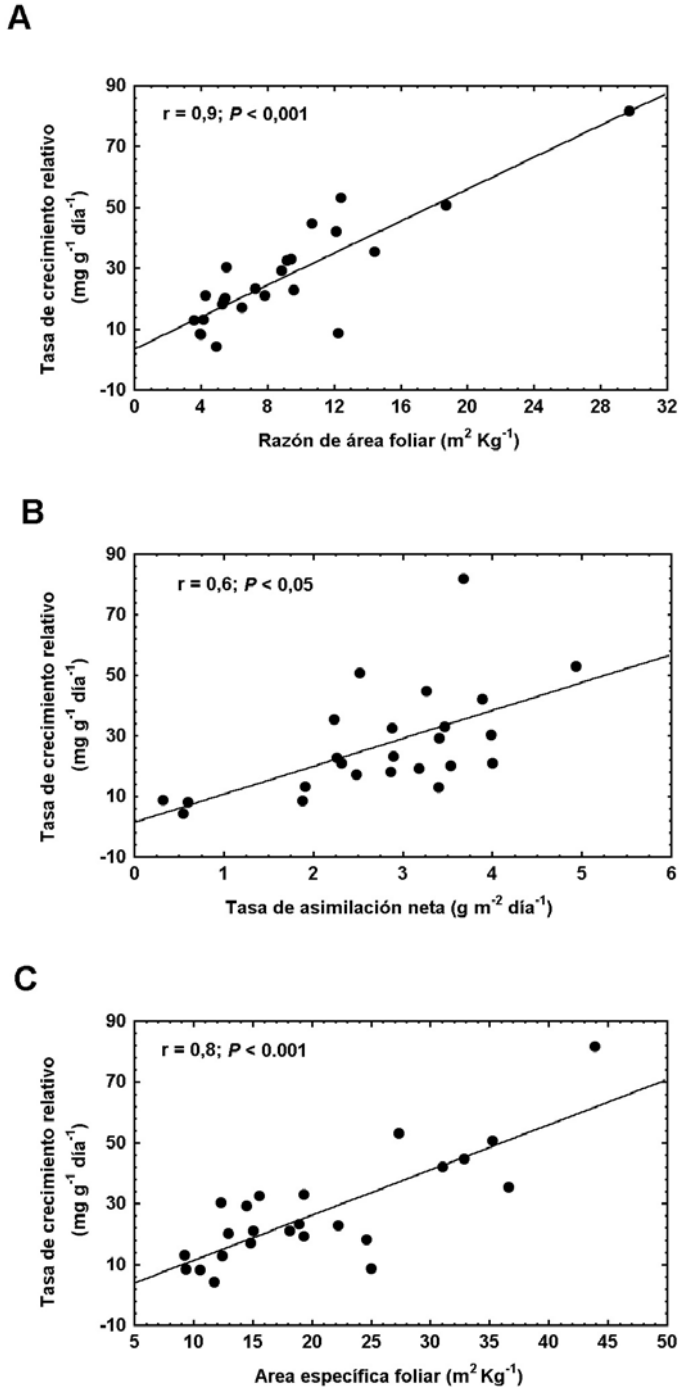


Figura 7.2. Análisis de crecimiento de 24 especies leñosas cultivadas en condiciones uniformes de invernadero. Relación entre las tasas de crecimiento relativo (RGR) y sus componentes: (A) razón de área foliar (LAR); (B) tasa de asimilación neta (NAR) y (C) área específica foliar (SLA). Las líneas representan las rectas de regresión significativas a $P < 0,05$. Datos extraídos de Antunez *et al.* (2001) y Ruiz-Robledo y Villar (2005).

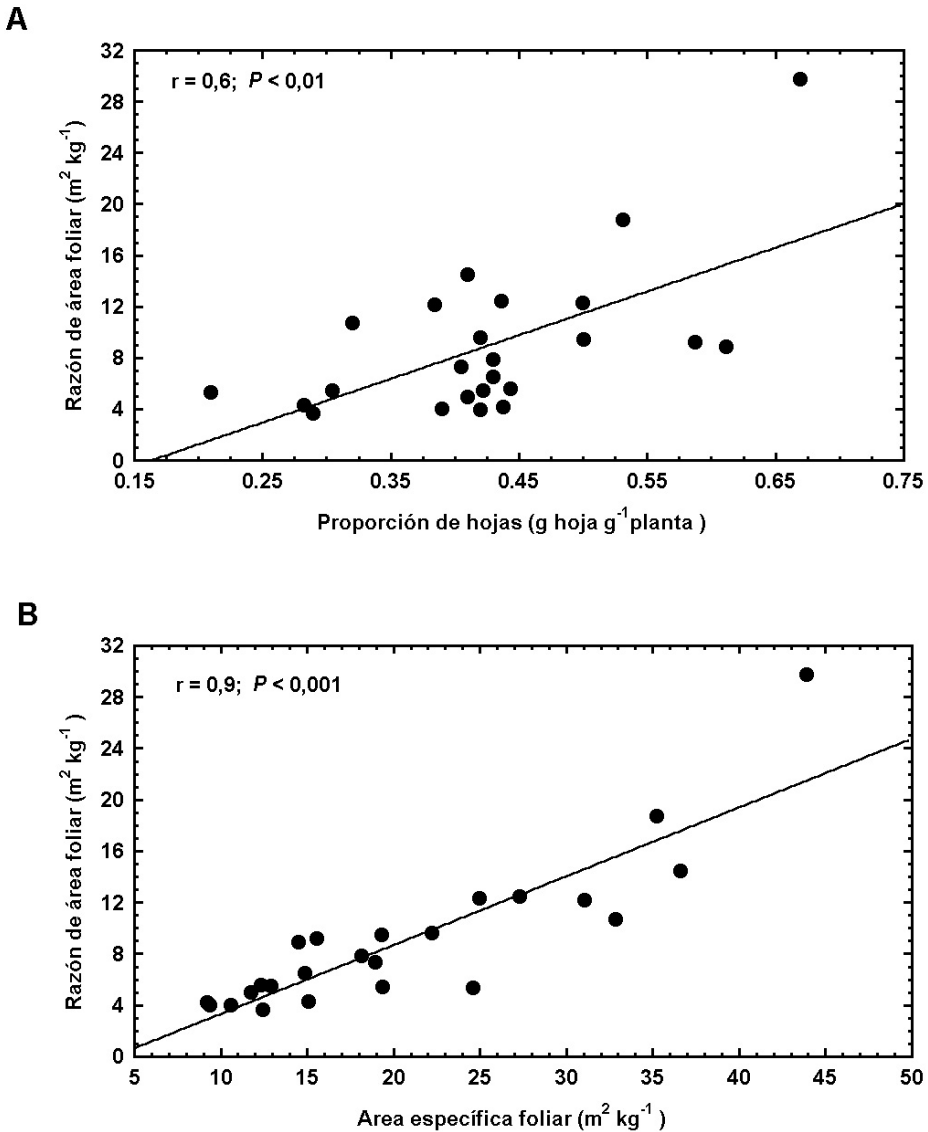


Figura 7.3. Relación entre la razón de área foliar (LAR) y sus componentes: (A) proporción de hojas (LMF) y (B) área específica foliar (SLA). Las líneas representan las rectas de regresión significativas a $P < 0,05$. Datos extraídos de Antunez *et al.* (2001) y Ruiz-Robledo y Villar (2005).

o de otros ambientes. En general, la principal limitación para la fotosíntesis es la disponibilidad de nitrógeno (Field y Mooney 1986; Bölder 1987; Wright *et al.* 2004).

Sin embargo, en algunos estudios se ha demostrado que el componente fisiológico (NAR) es importante a la hora de explicar las diferencias en RGR entre especies (Veneklaas y Poorter 1998; Antúnez *et al.* 2001; Shipley 2003; Villar *et al.* 2004). También en algunos trabajos, el crecimiento estaba correlacionado positivamente con la tasa de fotosíntesis (Pereira 1994) o con una estima del balance de carbono diario (Quero *et al.* 2008). En el trabajo con 24 especies leñosas citado anteriormente, se ha encontrado que NAR explica una parte significativa (36%) de la variación en RGR. Para resolver esta aparente contradicción, Shipley (2002) ha propuesto que

la importancia de NAR sobre RGR puede efectivamente ser muy alta si las condiciones de radiación son intensas. Estos estudios, que han puesto de manifiesto la importancia de la tasa fotosintética de las hojas sobre el crecimiento de la planta, cuestionan porqué se ha podido subestimar su papel en otros trabajos previos. La mayoría de los experimentos de crecimiento se han realizado en cámaras de cultivo, donde la iluminación suele ser baja ($< 300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de radiación fotosintéticamente activa). Cuando la intensidad de radiación es baja, la inversión en enzimas fotosintéticos no se maximiza (Lambers *et al.* 1998) y las diferencias intrínsecas entre especies, respecto a su capacidad fotosintética, no se expresan. Por tanto, en estas condiciones de baja iluminación cobran mayor importancia relativa la morfología y la arquitectura de la copa. Es decir, se maximiza el LAR pero existen limitaciones para maximizar el NAR, al derivarse el nitrógeno foliar hacia la captura de fotones (Evans *et al.* 1988). Por otro lado, en condiciones naturales (y en ciertos experimentos de laboratorio), las plántulas a pesar de que están expuestas a radiaciones intensas no pueden aprovecharlas de una forma óptima, bien por las limitaciones en la disponibilidad de nitrógeno, que restringe la cantidad de enzimas fotosintéticos, y/o por los procesos de fotoinhibición (Evans *et al.* 1988). Queda por tanto por definir más claramente el papel de la tasa fotosintética sobre el crecimiento de las plantas y hasta qué punto existe un componente genético en la tasa fotosintética que está en general fuertemente determinada por el ambiente lumínico y la disponibilidad de nutrientes.

En un estudio comparado de los dos grupos funcionales de plantas leñosas –caducifolias frente a perennifolias– se han encontrado diferencias claras en sus patrones de crecimiento (Figura 7.4). En general, la biomasa final de las plántulas (tras cuatro meses de crecimiento) fue mayor para las especies caducifolias que las perennifolias (Figura 7.4A); resultado de unas mayores tasas de crecimiento (RGR) de las plantas caducifolias (Figura 7.4B). Este crecimiento más rápido asociado a la menor longevidad de la hoja, también ha sido encontrado en otros estudios comparativos (por ej., Reich *et al.* 1992, 1997; Cornelissen *et al.* 1996, 1998). Sin embargo, haciendo un análisis de contrastes filogenéticos independientes de las 24 especies leñosas, se observó que en 3 de los 12 pares analizados, no existían diferencias significativas en RGR entre los dos grupos funcionales. Por lo que se puede concluir que aunque en general las caducifolias crecen más rápido que las perennifolias, no siempre es así, existiendo a veces un solapamiento grande entre ambos grupos funcionales. Resultados similares con respecto a otras características se ha encontrado en la recopilación de Wright *et al.* (2005).

Lo interesante a destacar, en el contexto de las componentes de RGR, es que las tasas de asimilación neta (NAR) fueron las responsables de la mayor velocidad de crecimiento de las plantas caducifolias (Figura 7.4 C; significación de $P < 0,05$), mientras que las diferencias en LAR fueron irrelevantes (Figura 7.4 D; significación de $P = 0,26$). Sin embargo, un aspecto morfológico, el área foliar específica (SLA) sí que estuvo asociado significativamente a la longevidad de la hoja (Figura 7.4 E) siendo los valores medios de SLA de las caducifolias significativamente mayores ($25 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$) que los de las perennifolias ($16 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$). Es interesante también destacar que en cada uno de los 12 pares de especies caducifolia-perennifolia relacionados filogenéticamente se encontraron diferencias significativas en SLA. De esta relación tan consistente entre la variable morfológica SLA y la longevidad de la hoja (carácter caducifolio-perennifolio) se pueden inferir dos consecuencias de ecología evolutiva:

- 1) El cambio genético desde un ancestro perennifolio a una especie caducifolia más reciente podría venir determinado principalmente por un cambio en SLA. De forma que las variaciones en las demás variables relacionadas con el crecimiento (RGR, LAR, NAR, etc.) serían consecuencia de los cambios en SLA. Según la hipótesis de Lambers y Poorter (1992), la variable diana para la selección natural sería el área foliar específica (SLA) y

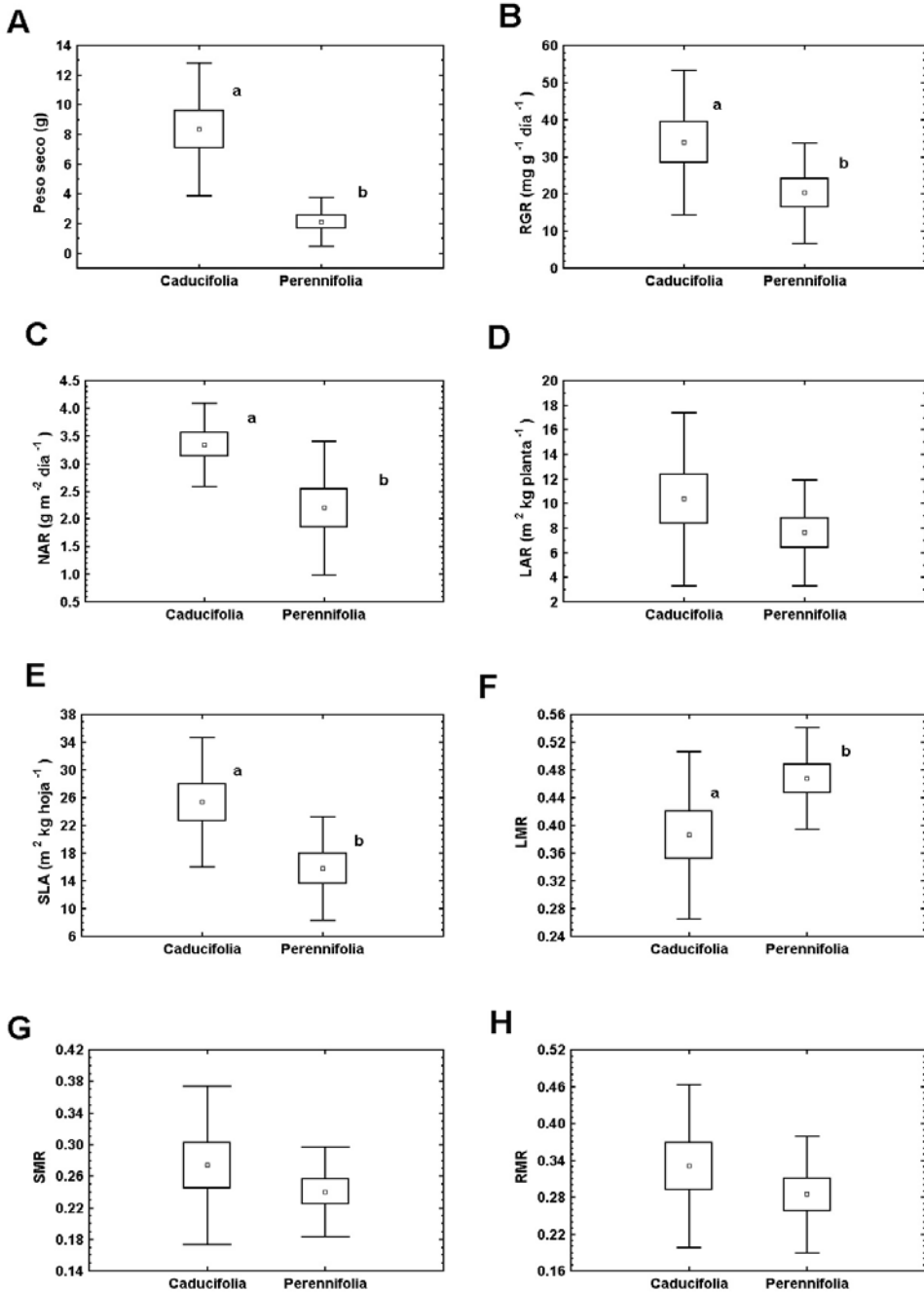


Figura 7.4. Comparación en los valores medios de 12 especies caducifolias y 12 perennifolias para: (A) peso total de la plántula tras cuatro meses de crecimiento, (B) tasas de crecimiento relativo (RGR), (C) tasa de asimilación neta (NAR), (D) razón de área foliar (LAR), (E) área específica foliar (SLA), (F) proporción de biomasa de hojas (LMF), (G) proporción de biomasa de tallos (SMF), y (H) proporción de masa de raíces (RMF). Las barras representan la desviación estándar y la caja el error estándar. Letras diferentes significan que existe una diferencia significativa ($P < 0.05$) entre caducifolias y perennifolias. Datos extraídos de Antunez *et al.* (2001) y Ruiz-Robledo y Villar (2005).

csu cambio afectaría a la tasa de crecimiento (RGR). Además, Chabot y Hicks (1982) han sugerido que el cambio genético del carácter perennifolio al caducifolio debe implicar muy pocos genes, ya que se presenta en gran cantidad de géneros distintos.

- 2) El área específica foliar (SLA) tendría un significado adaptativo, de forma que las especies con alto SLA tendrían ventajas en hábitats productivos a costa de una menor longevidad foliar (i.e. las caducifolias), mientras que las especies con bajo SLA pero mayor longevidad foliar (i.e. las perennifolias) tendrían ventajas en hábitats con escasez de nutrientes y agua (Cornelissen *et al.* 1996, 1998; Antúnez *et al.* 2001). Esto explica, al menos en parte, la distribución diferencial de las especies caducifolias y perennifolias en los ambientes mediterráneos (Blanco *et al.* 1997; véase apartado 7.6 más adelante).

2.1. Asignación de recursos a los órganos de la planta

La planta invierte sus recursos de forma diferente entre los órganos con función de captación de luz y asimilación de CO₂ (hojas), de captación de agua y nutrientes minerales (raíces) y de sostén y transporte de solutos (tallos).

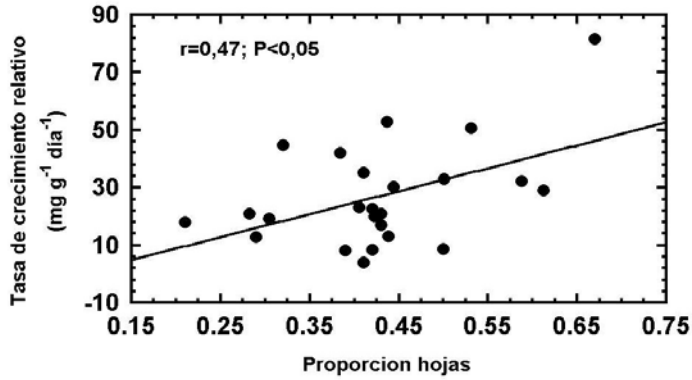
¿Cómo influyen las diferentes proporciones de biomasa asignadas a hojas, tallos y raíces sobre la tasa de crecimiento de la planta? Se podría pensar que una planta que invierte más en tejido foliar tendrá un crecimiento más rápido. En efecto, diversos estudios con especies leñosas han encontrado una correlación positiva entre RGR y la proporción de hoja (Cornelissen *et al.* 1996; Wright y Westoby 2000; Antúnez *et al.* 2001). Posiblemente como consecuencia indirecta, también se ha encontrado que RGR estaba correlacionada negativamente con la proporción de biomasa asignada a raíz (Antúnez *et al.* 2001).

En el ejemplo de las 24 especies leñosas (ya comentado anteriormente) también se ha encontrado una correlación positiva de RGR con la proporción de hojas (Figura 7.5A) y negativa con la proporción de raíz (Figura 7.5B); por otro lado, la proporción de tallo no parece estar relacionada con el crecimiento (Figura 7.5C). De todas formas, hay que tener en cuenta que los coeficientes de regresión son bajos; así las diferencias en proporción de hojas sólo explicarían el 22% de la variación en RGR, mientras que el poder explicativo de la proporción de raíces sería algo menor, un 19%.

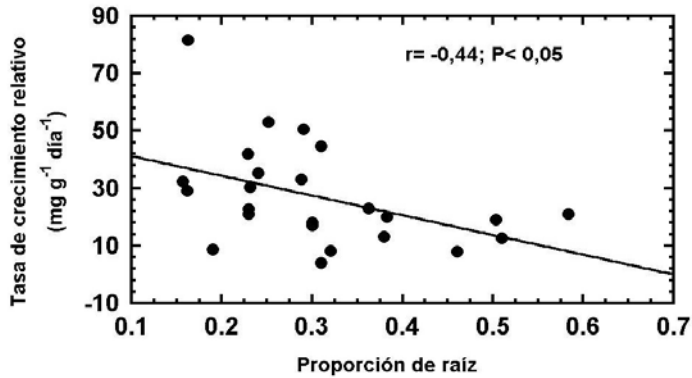
Existe, por tanto, un compromiso para la planta entre una mayor asignación de biomasa a hojas, con la consecuente mayor capacidad para captar luz y CO₂, redundando en su mayor tasa de crecimiento o bien, en una mayor asignación de biomasa a las raíces, consiguiendo así captar más agua y nutrientes del suelo, pero a la expensa de un menor crecimiento. Desde el punto de vista ecológico, una planta con mayor proporción de biomasa en raíz tendría un crecimiento más lento, pero en cambio podría tener algunas ventajas (una mayor superficie de absorción) y una mayor supervivencia en hábitats donde los recursos del suelo (agua y nutrientes) son limitantes (véase la sección 7 de este capítulo). En una comparación entre especies leñosas típicas de bosque templados (Gran Bretaña) frente a bosques mediterráneos (Península Ibérica) cultivadas en las mismas condiciones, se comprobó cómo las especies mediterráneas poseían una tasa de crecimiento menor y una mayor proporción de raíz que podría ser ventajosa en situaciones de sequía o limitación de nutrientes (Castro-Díez 2002).

En cuanto a las diferencias asociadas a la longevidad de la hoja, las plantas perennifolias (en el ejemplo de las 24 especies) mostraron mayor proporción de biomasa asignada a hojas (Figura 7.4F). En cambio, las plantas caducifolias compensaron esa menor proporción de biomasa foliar produciendo hojas con más superficie por masa foliar (mayor SLA, Figura 7.4E); resultando así una razón de área foliar (LAR) semejante entre los dos grupos funcionales

A



B



C

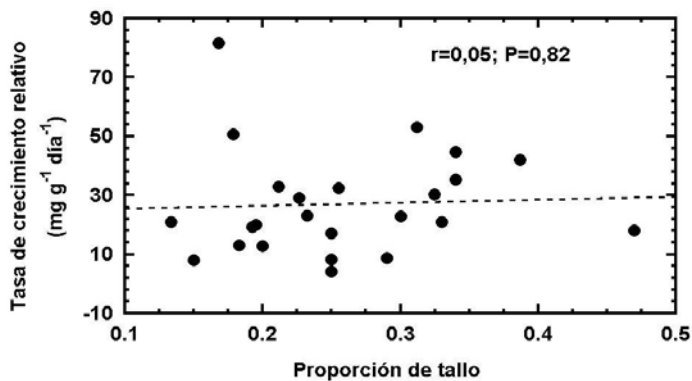


Figura 7.5. Análisis de crecimiento de 24 especies leñosas cultivadas en condiciones uniformes de invernadero. Relación entre las tasas de crecimiento relativo (RGR) y las asignaciones de biomasa a los diferentes órganos: (A) hojas (LMF), (B) raíces (RMF) y (C) tallos (SMF). Las líneas continuas representan las rectas de regresión significativas ($P < 0,05$); mientras que las líneas discontinuas no son significativas ($P > 0,05$). Datos extraídos de Antunez *et al.* (2001) y Ruiz-Robledo y Villar (2005).

(Figura 7.4D). Por otro lado, no se encontraron diferencias en cuanto a la asignación a tallos y raíces entre caducifolias y perennifolias (Figuras 7.4G y H).

Por otro lado, la morfología funcional y en particular la asignación de biomasa a esos diferentes órganos de la planta varía mucho con el desarrollo ontogenético. Así, las plántulas de las especies leñosas tienen una gran proporción de biomasa foliar (sobre el 40% del peso total), comparable a las plantas herbáceas, mientras que en los árboles y arbustos adultos la mayor parte de la biomasa (70-80%) está en forma de tallos (tronco y ramas) (Tabla 7.2; Poorter y Nagel 2000).

TABLA 7. 2.

Valores medios de distribución de biomasa para cuatro categorías de plantas. Proporción de la parte aérea con respecto a la parte subterránea (S/R) y proporción de hojas (LMF), tallos (SMF) y raíces (RMF) con respecto al peso total de la planta. Elaboración a partir de Poorter y Nagel (2000): los datos de plántulas (n = 750) y herbáceas (n = 500) fueron extraídos de la literatura; los datos de coníferas y caducifolias pertenecen a plantas adultas y fueron tomados de Körner (1994)

Tipo de planta	S/R	LMF	SMF	RMF
Conífera adulta	4,1	0,04	0,76	0,20
Caducifolia adulta	5,2	0,01	0,81	0,17
Plántula leñosa	2,1	0,40	0,28	0,32
Herbácea	2,3	0,46	0,24	0,30

3. Importancia de la arquitectura de la copa en la absorción de luz, el crecimiento y la supervivencia

Las plantas captan la energía procedente de la luz, a través de las hojas, para sintetizar los compuestos orgánicos, que redundarán en un aumento de biomasa con el tiempo, es decir en su crecimiento. La absorción de luz depende de distintos aspectos como la arquitectura de la copa, el índice de área foliar, el modo en que la superficie fotosintética de la planta está dispuesta en el espacio y el ciclo estacional en la producción y caída de las hojas; todos estos factores a su vez influirán sobre el crecimiento potencial de la planta.

La distribución espacial del follaje determina dos parámetros claves en la absorción de la luz: el **área foliar proyectada** y el **área foliar expuesta**. El área foliar proyectada es la fracción del área foliar que resulta de proyectar la hoja hacia la fuente de luz teniendo en cuenta el ángulo y la orientación de la misma, esto es, el área foliar multiplicada por el coseno del ángulo de incidencia de la luz. Por otro lado, el área foliar expuesta es el área proyectada total menos el área autosombreada por los elementos del follaje. Con una misma área foliar total y mediante las distintas combinaciones posibles entre una serie de parámetros sencillos como la filotaxia (la disposición de las hojas en el tallo), la distancia entre nodos sucesivos, el ángulo foliar y el tamaño de las hojas, se puede conseguir un abanico muy amplio de eficiencias en la absorción de luz (Campbell y Grime 1989; Berendse *et al.* 1999; Valladares y Brittes 2004). En un estudio comparado de tres especies: encina (*Quercus ilex*), madroño (*Arbutus unedo*) y torvisco (*Daphne gnidium*), se ha observado que la eficiencia de absorción de radiación fue muy diferente entre las especies, considerando la misma área foliar (Figura 7.6). *Quercus ilex* presentó los mayores porcentajes de eficiencia de absorción de radiación, mientras que *Daphne gnidium* tuvo los más bajos, debido a que las hojas de esta última especie presentan un mayor autosombreado al poseer hojas muy juntas y con internodos muy cortos.

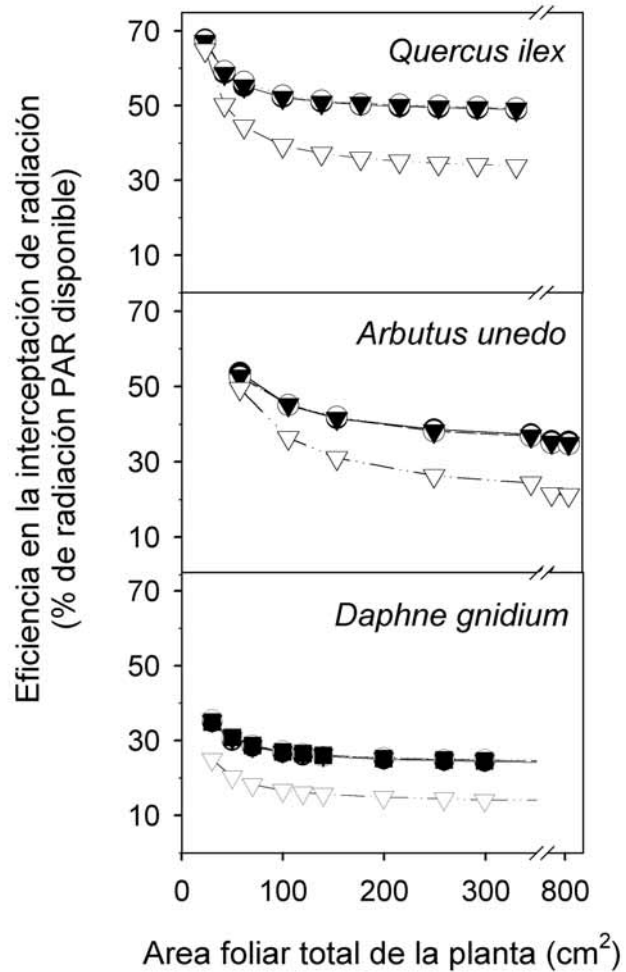


Figura 7.6. Relación entre la eficiencia en la interceptación de radiación y el área foliar de la planta para tres especies leñosas mediterráneas. Los símbolos oscuros son los propios de cada especie considerando que las hojas tienen filotaxia (disposición de las hojas a lo largo del eje) espiral (la característica de las especies). Los símbolos claros representarían la situación de una filotaxia opuesta simulada (hojas opuestas que generan un mayor autosombreado). Modificado de Valladares y Brites (2004).

La disposición de las hojas a lo largo del eje del tallo, también es una característica importante para la eficiencia en la absorción de radiación. En la Figura 7.6 se puede observar que los valores de eficiencia de absorción de radiación son mayores con la filotaxia de tipo espiral (propia de estas tres especies estudiadas) que aquellos calculados con las hojas con una filotaxia opuesta (hojas dispuestas una frente a otra). La disposición de hojas opuestas determina un aumento del autosombreado y por tanto disminuye la eficiencia en la captación de la luz (Valladares y Brites 2004).

La eficiencia de absorción de radiación tiende a disminuir conforme la planta aumenta de área foliar y en general de tamaño (Figura 7.6). Por tanto, el papel de la arquitectura del follaje en la absorción de radiación y en el subsiguiente crecimiento vegetal será cada vez más relevante, ya que a medida que una planta crece, la presencia de un número cada vez mayor de hojas aumenta el autosombreado entre ellas (Figura 7.6). Por otro lado, el autosombreado entre las unidades del follaje crea un ambiente lumínico muy heterogéneo que genera a su vez una gran heterogeneidad en el rendimiento fotosintético de las distintas hojas individuales. En consecuencia, la relación entre crecimiento y área foliar será menos directa para las plantas

más grandes y con follajes más complejos, respecto a la comúnmente observada en los estudios con plantas pequeñas. Hay que tener en cuenta que la mayor parte de nuestro conocimiento sobre la tasa de crecimiento y los mecanismos que la determinan se ha obtenido con plantas herbáceas y con plántulas de especies leñosas, y se debe tener cautela al realizar extrapolaciones a los árboles y arbustos.

Existen pocos estudios que hayan investigado la importancia de la absorción de la luz sobre el crecimiento. En un experimento con dos especies de matorral (*Cistus ladanifer* y *C. laurifolius*) se ha observado que la eficiencia en la absorción de luz tiene una escasa relación con la tasa de crecimiento relativo (Figura 7.7). Las interacciones entre la disponibilidad de recursos (por ejemplo de luz) y el programa genético de cada especie (que determina, en gran medida, el reparto de biomasa en hojas, tallos y raíces), son complejas y por tanto la relación con el crecimiento no siempre es predecible. Además, las dos especies de *Cistus* mostraron relaciones muy contrastadas, con tasas de crecimiento relativo similares en condiciones de sombra (84 y 71 $\text{mg g}^{-1} \text{día}^{-1}$ para *C. ladanifer* y *C. laurifolius*, respectivamente; Figura 7.7) pero muy diferentes a pleno sol (86 y 52 $\text{mg g}^{-1} \text{día}^{-1}$ para *C. ladanifer* y *C. laurifolius*, respectivamente). La especie más tolerante a la sombra (*C. laurifolius*) mostró una eficiencia de absorción de radiación relativamente alta y constante (alrededor del 50%), mientras que la especie intolerante a la sombra (*C. ladanifer*) mostró una eficiencia baja en el tratamiento de sombra (menos del 40%; Figura 7.7). La baja eficiencia en la sombra, sumada a un metabolismo alto (con valores altos de respiración), resultó en una mortalidad significativamente mayor de *C. ladanifer* en la sombra comparada con la de *C. laurifolius*.

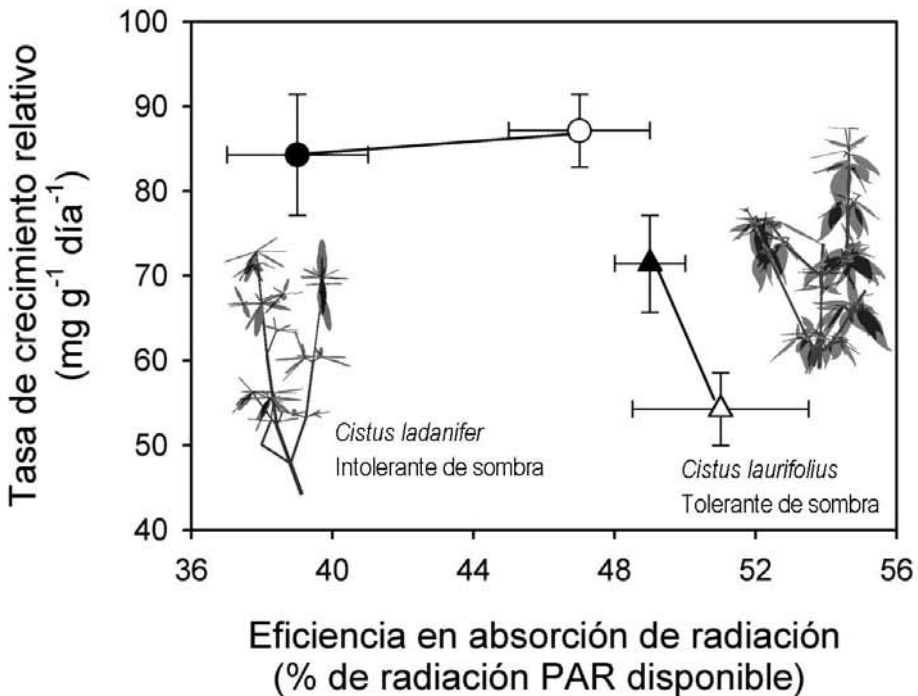


Figura 7.7. Relación entre la tasa de crecimiento relativo y la eficiencia en absorción de radiación para *Cistus ladanifer* (círculos, especie intolerante a la sombra) y *Cistus laurifolius* (triángulos, especie tolerante a la sombra), cultivadas en sol (símbolo en blanco) y en sombra (en negro). Datos de Valladares (inédito).

Otro aspecto determinante de la captación de luz y que puede influir sobre la tasa de crecimiento es el ritmo de producción y renovación de las hojas. La fenología foliar es parte integrante de la estrategia de captura de luz de las plantas e influye significativamente en la producción vegetal. Se pueden distinguir tres aspectos bien diferenciados: la longevidad foliar (vida media de cada hoja individual), el hábito foliar (follaje siempreverde, caduco o marcescente) y el ritmo de emergencia de las hojas (Kikuzawa 1995, 2003). Se ha comprobado que la longevidad de la hoja está interrelacionada con su costo de construcción (Villar y Merino 2001) y con su tasa fotosintética máxima (Wright *et al.* 2004); de forma que hojas longevas y costosas y con tasas fotosintéticas generalmente bajas compensan sus altos costos de construcción mediante largos períodos productivos. Esta estrategia perennifolia permitiría optimizar el uso de los recursos en condiciones adversas, cuando estos recursos (por ejemplo nutrientes) son escasos (Aerts 1995).

El ritmo de emergencia de las hojas se puede presentar como una producción simultánea (sincronizada) o bien de una forma sucesiva; el tipo de ritmo determinará el ambiente lumínico de las hojas individuales y la eficiencia fotosintética del dosel. Se ha sugerido que la emergencia sucesiva de hojas es propia de hábitats abiertos, mientras que la emergencia simultánea sería más propia de hábitats de sombra (Kikuzawa 1995). En un estudio comparado de ocho especies del género *Quercus*, se ha podido observar que la fenología foliar estaba asociada a todo un síndrome de caracteres morfológicos y de eficiencia en la captura de luz (Figura 7.8). Las especies siempreverdes, como el alcornoque (*Quercus suber*) y la encina (*Q. ilex*) produjeron las hojas de forma sucesiva, siendo las hojas pequeñas, con internodos cortos y una baja eficiencia en la captura de luz. En contraste, las especies caducifolias como los robles (*Q. rubra* y *Q. alba*) produjeron las hojas de forma simultánea, siendo hojas grandes y espacia-

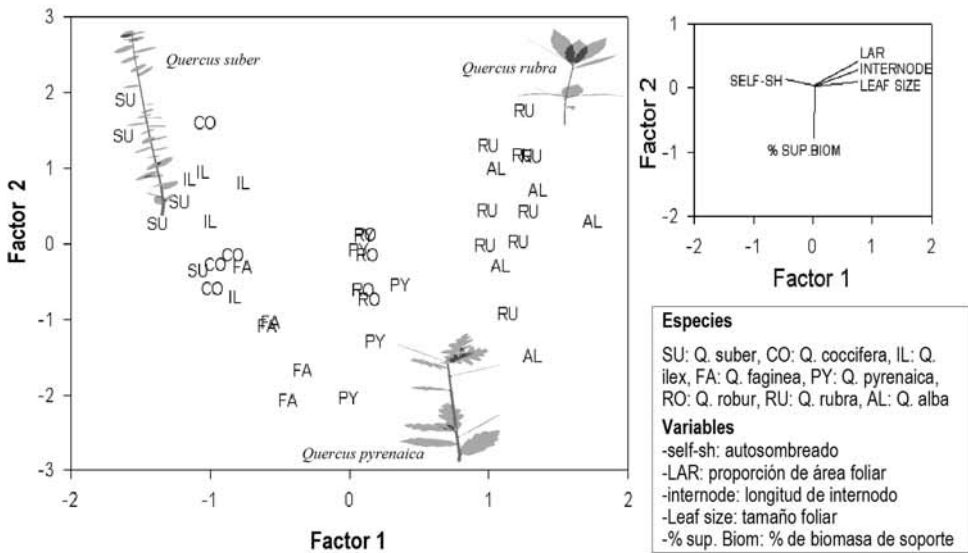


Figura 7.8. Análisis en componentes principales de plántulas de dos años, de ocho especies del género *Quercus*, empleando cinco variables arquitecturales y de eficiencia en interceptación de la luz. Las especies segregadas según el Factor 1 (que absorbió el 74% de la varianza) y el Factor 2 (19,5% de varianza) quedaron agrupadas en tres grupos principales: 1) las especies perennifolias que producen las hojas de forma sucesiva tuvieron un alto autosombreado, internodos cortos y hojas pequeñas (por ejemplo *Q. suber*); 2) las especies caducifolias que producen las hojas simultáneamente tuvieron un bajo autosombreado, hojas grandes y espaciadas (por ejemplo *Q. rubra*); 3) especies marcescentes que fueron intermedias para los caracteres anteriores y mostraron gran inversión relativa en biomasa de soporte y poca en hojas (por ejemplo *Q. pyrenaica*). Se midieron cinco plántulas de cada especie y se reconstruyeron tridimensionalmente con el programa Yplant (datos inéditos de F. Valladares, J. Esteso y E. Gil-Pelegrín).

das, y con mayor eficiencia en la captura de luz; confirmando estos resultados las hipótesis de Kikuzawa (1995). En un grupo intermedio se encontraban el roble melojo (*Q. pyrenaica*) y el quejigo (*Q. faginea*), que tienen hojas marcescentes, y que presentaron características intermedias entre los dos grupos extremos (perennifolias vs. caducifolias), mostrando una gran inversión en biomasa de soporte y poca en hojas (Figura 7.8).

A pesar de que tanto un incremento en la absorción de la luz o bien del nivel de radiación puede incrementar el crecimiento, niveles elevados de radiación pueden ser una fuente de estrés para las plantas, provocando una limitación en su crecimiento e incluso una menor supervivencia. Ante esta radiación en exceso, las plantas poseen diferentes soluciones o adaptaciones estructurales y fisiológicas. Por un lado, las soluciones estructurales consisten en reducir la exposición de las superficies fotosintéticas al sol, especialmente durante las horas centrales del día, cuando la radiación es máxima, la fotosíntesis está más limitada por el déficit hídrico y el riesgo de sobrecalentamiento es alto. Esta reducción se puede realizar sobre la base de estructuras permanentes, como ángulos solares elevados e internodos cortos, o bien mediante geometrías variables, que permiten un rápido seguimiento fenotípico de las condiciones ambientales. Las especies leñosas mediterráneas se pueden agrupar según estas dos estrategias principales: especies como *Heteromeles arbutifolia*, *Quercus ilex*, *Retama sphaerocarpa* o *Stipa tenacissima* tienen estructuras permanentes que apenas exponen un 20-30% de su superficie fotosintética a mediodía, mientras que otras como las jaras (*Cistus* spp.) tienen geometría variable que exponen hasta un 50% de su área foliar total a mediodía, pero sólo durante la estación favorable en la que el agua y la temperatura permiten maximizar la fotosíntesis (Valladares y Pearcy 1998; Berendse *et al.* 1999; Martínez-Ferri *et al.* 2000). Las especies de arquitectura variable pueden modificar no sólo el ángulo foliar en unas pocas horas o días, sino también reducir el área foliar total hasta en un 50% o más, mediante la pérdida facultativa de hojas durante la estación desfavorable, evitando así el estrés de una forma eficaz. Las especies siempreverdes y de arquitectura permanente, como la encina (*Q. ilex*) o la coscoja (*Q. coccifera*), son tolerantes (y no “evitadoras”) del estrés lumínico y presentan un rendimiento fotosintético sostenido durante todo el año, en lugar de maximizar el rendimiento en los períodos favorables del año.

Cada vez más evidencias ecofisiológicas indican que la estrategia de la hoja siempreverde no sería la más adecuada para un clima mediterráneo extremo (a pesar de haber sido considerada como paradigma de “adaptación” a este tipo de clima). Los balances negativos de carbono (más pérdidas que ganancias) para muchas especies siempreverdes como la encina (*Q. ilex*), en particular durante los años muy secos o adversos, podrían estar determinados por la mala eficiencia fotosintética de este tipo de hoja, tanto en su componente estructural como fisiológica. De esta forma, en un escenario de cambio climático, con un aumento de aridez y una acentuación de los valores extremos, se podría predecir una sustitución progresiva de las especies siempreverdes esclerófilas por otras especies más oportunistas y flexibles, como las jaras y las labiadas (romero, lavanda, tomillo, etc.).

4. Importancia del peso de la semilla

El peso de la semilla es crucial, como punto de partida, en la biomasa que alcanza la plántula en las primeras etapas, generalmente decisivas, de su crecimiento (Cuadro 7.1, ecuación 1).

Se han propuesto diferentes mecanismos para explicar las relaciones del peso de semilla con el crecimiento de las plántulas (Westoby *et al.* 1996, Leishman *et al.* 2000). Entre ellos están los llamados: el “efecto de la reserva”, el “efecto metabólico” y el “efecto en la plántula”. El “efecto de la reserva” postula que las semillas más grandes, retendrán proporcionalmente mayor cantidad

de reservas, de ese modo, las plántulas podrían disponer de una cantidad extra de reservas ante un riesgo potencial (Green y Juniper 2004). El “*efecto metabólico*” predice que habrá una relación negativa entre el tamaño de semilla y RGR, así los recursos pueden ser consumidos más lentamente permitiendo prolongar la supervivencia de las plantas ante diferentes riesgos (Green y Juniper 2004). Por último, el “*efecto en la plántula*” predice que las semillas más grandes producirán plántulas de mayor tamaño, las cuales son más robustas de manera que pueden emerger de suelos más profundos (Bond *et al.* 1999), producen una mayor parte aérea que les permite capturar más fotones en condiciones limitantes de luz (Foster 1986) y además pueden desarrollar una raíz más grande para explorar horizontes más profundos del suelo y ser más eficientes en la captación de agua en la estación seca (Metcalfe y Grubb 1997). Quero *et al.* (2007) han demostrado como existe una conexión de los tres mecanismos expuestos. Parece ser que el “*efecto en la plántula*” (EP) depende de la pendiente resultante de la relación entre la proporción de reservas usadas y el tamaño de semilla (A) y de la pendiente resultante de la relación entre RGR y el tamaño de semilla (B) y también de la duración del crecimiento (T), de la siguiente forma:

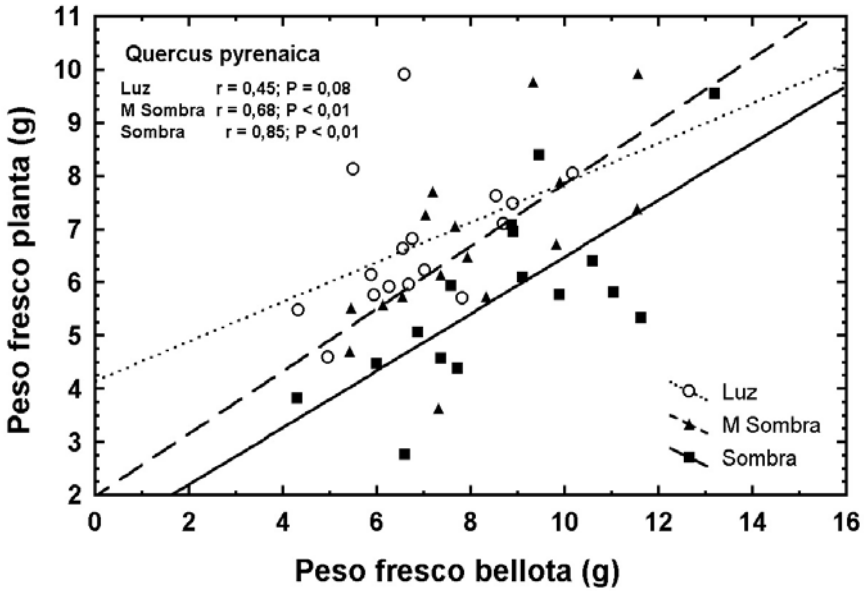
$$EP = A + B \times T \quad (\text{ecuación 3})$$

Se ha demostrado que combinando distintos valores de las pendientes A y B, el resultado es un “*efecto en la plántula*” para la mayoría de los casos. Es decir, en general se encuentra que semillas grandes dan plántulas grandes. Sólo cuando la proporción de reservas usadas decrece con el tamaño de semilla ($A < 1$), cuando hay un fuerte “*efecto metabólico*” ($B < 1$) o cuando el crecimiento se prolonga en el tiempo, no existe una clara relación entre tamaño de semilla y biomasa de plántula (es decir el “*efecto en la plántula*”). De hecho, el “*efecto en la plántula*” está ampliamente aceptado en literatura (McComb 1934; Bonfil 1998; Ke y Werger 1999; Baraloto *et al.* 2005), pese a la controversia existente con los otros dos efectos. Así, Green y Juniper (2004) encuentran “*efecto reserva*” sólo en 7 de las 22 especies estudiadas; por otro lado, el “*efecto metabólico*” también es controvertido, ya que en la literatura se encuentran relaciones entre el tamaño de semilla y RGR negativas (Marañón y Grubb 1993), positivas (Meerts y Garnier 1996) o ausentes (Reich *et al.* 1994). Por último, otros autores han demostrado que el “*efecto en la plántula*” suele desaparecer con el tiempo (Castro 1999; Poorter y Rose 2005), tal y como predice la ecuación 3.

En el estudio de las 24 especies leñosas ya comentado anteriormente, el peso de semilla no estaba relacionado con la tasa de crecimiento de las plántulas, pero sí lo estaba, de forma negativa, con las variables morfológicas LAR y SLA [véase también el estudio de Hoffmann y Franco (2003) con un resultado parecido]. Se podría pensar que las plántulas emergidas a partir de semillas pequeñas, con menos recursos propios, invertirían preferentemente en área foliar para crecer lo más rápido posible. El área foliar específica (SLA) es una característica morfológica que podría haber sido seleccionada evolutivamente para aumentar la velocidad de crecimiento de las plántulas (como se discutió en el apartado 7.2). Precisamente la variación en SLA fue el principal factor explicativo del mayor crecimiento (RGR) de las plántulas de semilla pequeña en el estudio comparativo de Marañón y Grubb (1993).

Por otro lado, la importancia relativa del peso de la semilla sobre la biomasa de la plántula depende, además de la especie, de las condiciones ambientales, tales como la disponibilidad de nutrientes (Jurado y Westoby 1992), el daño por herbivoría (Harms y Dalling 1997) o la disponibilidad lumínica (Poorter y Rose 2005). Quero *et al.* (2007), en un experimento con plántulas de cuatro especies de *Quercus* cultivadas en tres niveles de radiación (100, 27 y 3% de luz solar) encontró una correlación positiva de la biomasa de la planta (después de 50 días de crecimiento) con el peso inicial de la semilla (véase por ejemplo *Q. pyrenaica* en Figura 7.9 A). Sin embargo, este efecto no fue general para los tres niveles de radiación. En condiciones de poca luz (3%), la variación en el peso de la semilla explicaba hasta el 76% (para *Q. ilex*) del peso de la plántula (Figura 7.9 B). A estos niveles de radiación (3%) las correla-

A



B

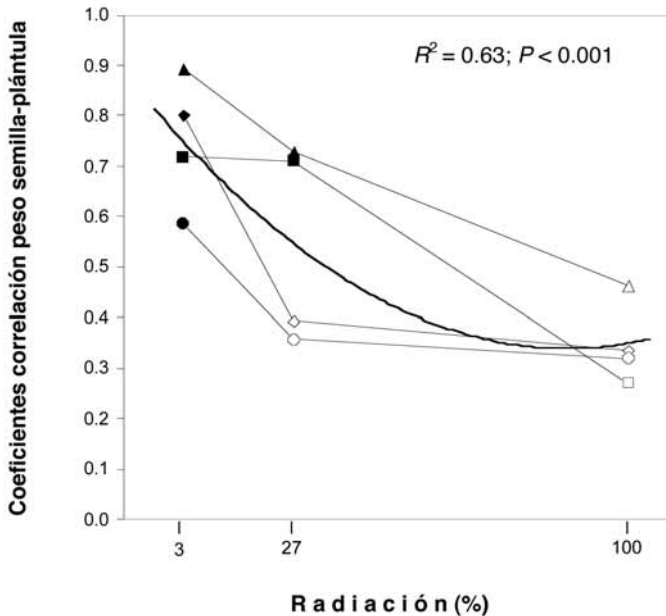


Figura 7.9. (A) Relación entre el peso fresco de la plántula (con 50 días) y el peso fresco de la semilla para *Quercus pyrenaica*, cultivadas en condiciones uniformes de invernadero, con tres tratamientos lumínicos: 100% de luz solar (círculo), sombra parcial (27% de luz solar; triángulos), sombra densa (3% de luz solar; cuadrados). Datos de Quero *et al.* (inédito). (B) Coeficientes de correlación de Pearson para el tamaño de semilla vs. tamaño de plántula tras 50 días de crecimiento para cuatro especies de *Quercus* sometidas a tres niveles de radiación (3, 27, y 100%). *Q. ilex* subsp. *ballota* (Δ), *Q. canariensis* (\square), *Q. suber* (\diamond), y *Q. pyrenaica* (\bullet). Los símbolos negros indican que los coeficientes de correlación son significativos ($P < 0.05$). La línea gruesa representa un ajuste polinomial de segundo grado. Figura modificada de Quero *et al.* (2008).

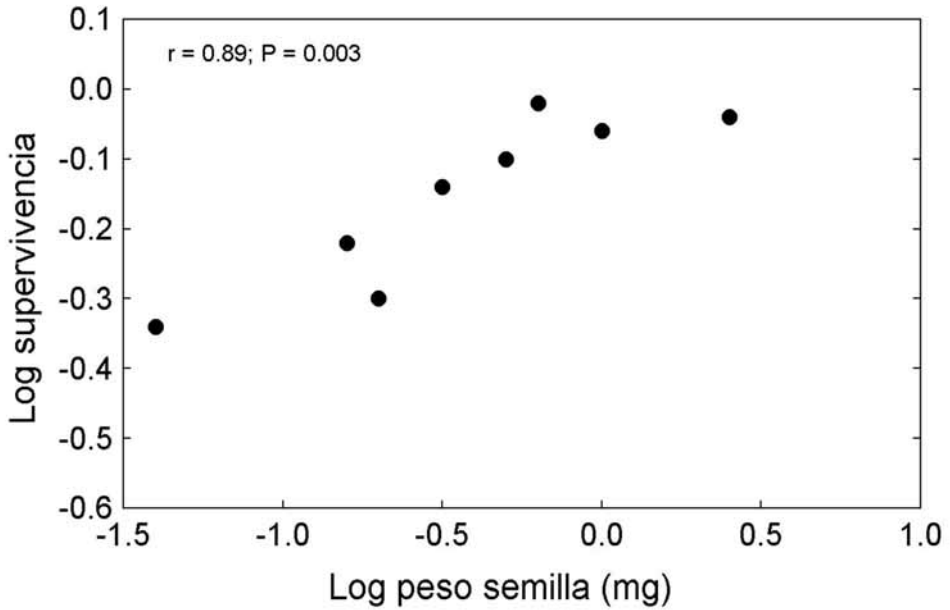
ciones peso semilla- peso plántula fueron positivas y significativas para las cuatro especies. Por el contrario, en las condiciones de máxima radiación (100%), la biomasa de la plántula fue independiente del peso inicial de la semilla para tres especies, y sólo estuvo marginalmente correlacionado para *Q. ilex* (Quero *et al.*, 2007). También es interesante resaltar la diferencia entre las cuatro especies en el grado de dependencia de la biomasa de las plántulas respecto del peso de semilla; el orden creciente de dependencia fue: *Q. canariensis*, *Q. suber*, *Q. pyrenaica* y *Q. ilex*. Las plántulas de *Q. ilex* fueron las únicas “dependientes” (con correlaciones positivas) de la semilla para los tres niveles de luz (Figura 7.9 B).

Se ha propuesto que existe un compromiso entre por un lado producción y tamaño de semillas y por otro, de tamaño de semilla y supervivencia de plántulas. Por una parte, el esfuerzo reproductor de la planta madre se puede repartir en muchas semillas pequeñas que darán lugar a plántulas de pequeño tamaño con baja probabilidad de supervivencia. Por el contrario, puede producir pocas semillas pero dotadas individualmente de mayor cantidad de reservas (semillas grandes), que darán lugar a plántulas de mayor tamaño y con mayor probabilidad de sobrevivir (véase revisión en Coomes y Grubb 2003).

En ambientes mediterráneos, una de las variables que puede aumentar la probabilidad de supervivencia de la plántula es su capacidad de acceder al agua del suelo durante el verano, bien asignando una mayor proporción a raíz, o bien creciendo a mayor profundidad. Por tanto, la velocidad del crecimiento de la raíz durante los primeros meses de vida (invierno-primavera) puede ser crucial para que la plántula sobreviva la sequía estival. Lloret *et al.* (1999) encontraron que las especies con las semillas más grandes tuvieron una mayor supervivencia (Figura 7.10A), que pudo estar relacionada con una mayor dedicación de biomasa a raíces para garantizar una mayor adquisición de recursos (agua y nutrientes) y favorecer su supervivencia (Figura 7.10B). En el mismo ejemplo de las 24 especies leñosas Villar *et al.* (inédito), el peso de la semilla estaba correlacionado positivamente con la proporción de raíz (RMF); es decir, las plántulas emergidas de semillas grandes tendían a invertir preferentemente en raíz. En un estudio comparativo de 8 especies leñosas del mismo género (Paz y Martínez-Ramos 2003), se encontró que la probabilidad de supervivencia fue mayor para las plántulas emergidas de semillas más grandes. En el caso extremo, las semillas de tamaño muy pequeño como las de *Rhododendron ponticum* (menos de 1 mm y sólo 0,05 mg de peso) originan plántulas diminutas que requieren condiciones de humedad uniforme y no sobreviven la sequía estival. Esta especie se considera relictas del Terciario en las montañas del sur de la Península Ibérica donde prácticamente no tiene reproducción sexual (100% de mortalidad de las plántulas en el primer año) y sin embargo es una invasora con éxito en los ambientes más húmedos del centro y oeste de Europa (Mejías *et al.* 2002). En un escenario de cambio climático, hacia una mayor aridez y sequías estivales más prolongadas, los árboles y arbustos de semilla muy pequeña (por ejemplo las ericáceas como los brezos y el madroño) podrían ser los más sensibles en la fase de germinación y establecimiento.

Sin embargo, aunque las semillas más grandes suelen tener mayores tasas de germinación (Shipley *et al.* 1990b), y las plántulas que emergen son más vigorosas (Paz y Martínez Ramos 2003) y tienen más probabilidad de sobrevivir (Dalling y Hubbell 2002; 2007), no todo son ventajas. En un experimento con 1200 semillas de *Q. ilex* que fueron pesadas y luego dispersadas en diferentes micrositos, se encontró que las semillas supervivientes eran significativamente más pequeñas (media de 1,8 g) que las que habían sido depredadas (media de 2,1 g), fundamentalmente por ratones y jabalíes (Gómez 2004). Por tanto, pueden existir presiones selectivas opuestas actuando sobre el tamaño de la semilla; en el caso de *Q. ilex* sería negativa durante la fase postdispersiva (mayor éxito de las semillas pequeñas) y positiva en la fase de establecimiento (mayor éxito de las plántulas emergidas de semillas grandes).

A



B

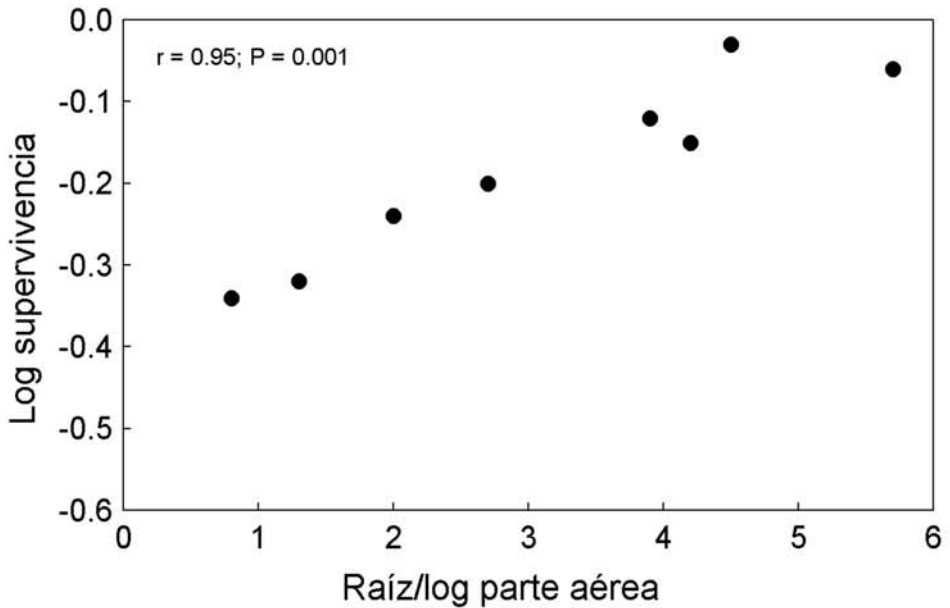


Figura 7.10. (A) Relación del logaritmo de la supervivencia de la plántula con (A) el logaritmo del peso de la semilla y (B) la proporción de biomasa raíz/parte aérea (R/log parte aérea) para ocho especies leñosas mediterráneas. Modificado de Lloret *et al.* (1999).

En una comunidad de bosque mediterráneo existe una variedad muy amplia de tamaños de semillas (desde algunos gramos para los *Quercus*, hasta algunas cienmilésimas de gramo para las ericáceas; lo que representa cinco órdenes de magnitud). La amplia heterogeneidad del medio en el espacio y el tiempo permite que una mezcla de especies que difieren en sus requerimientos de regeneración (tamaño de semilla, dispersión, germinación, emergencia, crecimiento, defensa, etc.) pueda coexistir en el mismo rodal de bosque (véase capítulo 3).

5. Composición química de la hoja y sus implicaciones ecológicas

La composición química de la hoja es una característica importante pues también influye sobre las tasas de crecimiento de las plantas, además de tener implicaciones ecológicas, tanto sobre las tasas de supervivencia (mediante la síntesis de compuestos secundarios defensivos contra los herbívoros), como sobre el reciclado de los nutrientes (modulando las tasas de descomposición de la hojarasca; véase capítulo 17).

Los ocho componentes cuantitativamente más importantes del material vegetal son: minerales, ácidos orgánicos, proteínas, carbohidratos totales estructurales (TSC; del inglés “total structural carbohydrates”), carbohidratos totales no estructurales (TNC; del inglés “total non-structural carbohydrates”), lípidos, lignina y fenoles solubles (Poorter y Villar 1997); constituyendo la suma de todos estos compuestos entre el 80 y el 100% de la biomasa vegetal. Las diferencias en las proporciones de los componentes químicos suelen estar asociadas a presiones selectivas sobre funciones contrastadas y pueden por tanto servir para clasificar grupos funcionales de plantas e inferir las condiciones ecológicas en las que han evolucionado (Poorter y Bergkotte 1992; Van Arendonk y Poorter 1994; Martínez *et al.* 2002).

Las tasas de crecimiento relativo de distintas especies pueden estar correlacionadas con las concentraciones de algunos compuestos químicos de la hoja. Por ejemplo, en un estudio de 24 especies herbáceas se encontró que el crecimiento más rápido (mayores RGR) estaba asociado a las concentraciones más altas de proteínas y minerales y negativamente a las concentraciones de hemicelulosa y lignina (Poorter y Bergkotte 1992).

La hipótesis del compromiso entre crecimiento y defensa explicaría los patrones de composición química de la hoja (Rhoades y Cates 1976; Coley 1988). Según esta hipótesis, la planta se enfrenta a un compromiso energético entre sintetizar compuestos defensivos (que tienen un coste metabólico de síntesis y almacenamiento) o invertir su energía en otras funciones como crecimiento, mantenimiento y/o reproducción. En un estudio pionero (Coley 1988) de 41 especies tropicales, se encontraron evidencias de este compromiso entre crecimiento y defensa. Las especies que tenían las tasas de crecimiento mayores, lo conseguían a costa de tener las hojas con menos defensas químicas con el consiguiente ahorro de energía; pero, sin embargo, estas especies eran más susceptibles a ser defoliadas por los herbívoros. Por el contrario, las plantas que tenían más compuestos defensivos en sus hojas crecían más lentamente, al dedicar gran parte de la energía a defensa; pero poseían la ventaja de ser menos vulnerables a los herbívoros. Unos resultados semejantes se han obtenido en un estudio comparado de 16 especies leñosas, la mayor parte mediterráneas (Ruiz Robledo 2002). Las especies con tasas de crecimiento relativo alto contenían concentraciones altas de proteínas en las hojas (Figura 7.11A), mientras que las de crecimiento lento se caracterizaron por tener concentraciones altas de compuestos defensivos, como fenoles solubles y lignina (Figura 7.11B y C).

Otra de las categorías de compuestos químicos que puede estar relacionada con el crecimiento es la de los carbohidratos no estructurales (almidón, sacarosa, fructosa y glucosa), ya

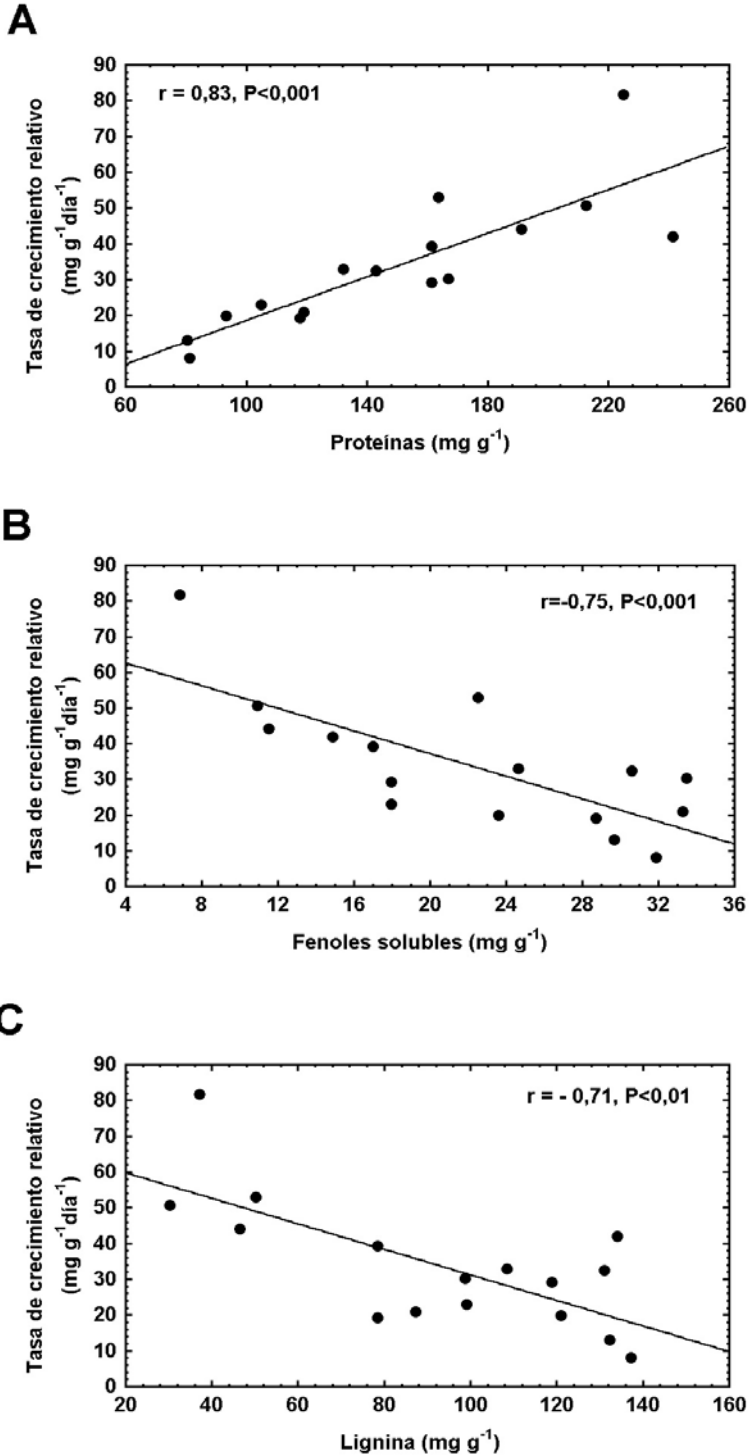


Figura 7.11. Relación entre las tasas de crecimiento relativo y la concentración de (A) proteínas, (B) fenoles solubles y (C) lignina en hojas de 16 especies leñosas. Datos extraídos de Villar *et al.* (2006).

que suelen tener una función de reserva y están asociados a la capacidad de rebrote y recuperación después de una perturbación por defoliación masiva (por ejemplo: corta, herbivoría, incendio, etc.) (Mc Pherson y Williams 1998; Canham *et al.* 1999; Paula 2004). En un estudio comparativo de tres especies de brezo, el crecimiento de los rebrotes (después de una corta experimental de toda la parte aérea) fue mayor en *Erica arborea*, la especie que tenía la mayor cantidad de reservas de almidón en sus raíces (Paula 2004).

La reserva de nutrientes minerales también puede influir sobre el crecimiento y la supervivencia de las plantas. Dentro de una misma especie, se ha observado que las mayores concentraciones de nitrógeno y potasio en hojas estaban asociadas a la mayor supervivencia de las plántulas (Villar-Salvador 2003).

La mayoría de los estudios sobre la composición química se ha centrado en las hojas, que aunque pueden constituir un 40 % de la biomasa en las plántulas jóvenes, sólo representan entre el 1 al 4% de la biomasa total de los árboles adultos (Tabla 7.2; véase Poorter y Nagel 2000). Por tanto, dada su importancia cuantitativa también sería importante estudiar la composición química de tallos y raíces y su relación con el crecimiento y otros aspectos ecológicos importantes. Villar *et al.* (2006) encontraron que la composición química (minerales, ácidos orgánicos, carbono y proteínas) de los tallos estaba correlacionada positivamente con la de las hojas, pudiendo explicar desde un 36 % a un 80%. Sin embargo, a pesar de que la concentración de estos compuestos en raíces también estaba correlacionada positivamente con la de las hojas, el porcentaje que se podía explicar era mucho menor entre un 30 a un 4 %. Sería muy interesante realizar más estudios en este sentido.

La importancia de los estudios de composición química estriba en que no es sólo la cantidad de biomasa vegetal la que determinan los flujos de energía hacia niveles tróficos superiores y la producción secundaria de un ecosistema, sino también de forma muy importante la calidad del material vegetal (determinado principalmente por su composición química y las proporciones de hojas, tallos y raíces) (Begon *et al.* 1988).

Otra de las ventajas de los estudios de composición química es que permiten analizar la economía de la planta, ya que permite calcular el costo de construcción (CC) de un órgano, es decir la energía necesaria para sintetizar todos los compuestos de ese órgano. Técnicamente, el CC se expresa como la cantidad de glucosa utilizada en la construcción de un gramo de biomasa (Penning de Vries *et al.* 1974; Williams *et al.* 1987). El costo de construcción dependerá de la contribución relativa de los compuestos más “caros” energéticamente, como los lípidos, lignina, fenoles y proteínas, frente a los más “baratos”, como los carbohidratos (TSC y TNC), ácidos orgánicos y minerales. La energía necesaria para sintetizar cada uno de los tipos de compuestos químicos se ha estimado a partir de las rutas bioquímicas de síntesis de estos compuestos. Estimaciones de los costos específicos de esos compuestos se pueden encontrar en Merino, Field y Mooney (1984) y Poorter y Villar (1997). Es de esperar que las plantas con tejidos más costosos tengan un crecimiento más lento. En parte, el alto costo puede estar originado por los compuestos químicos de defensa que aumentan la supervivencia a cambio de un menor crecimiento, según la hipótesis del compromiso entre defensa y crecimiento (Rhoades y Cates 1976; Coley 1988). Sin embargo, no hay evidencias claras de esta relación negativa entre RGR y costo de construcción. Por ejemplo, Villar *et al.* (2006) no encuentran una relación negativa entre RGR y CC para la planta. Esto puede ser debido a que no solo depende del valor de costo de construcción en sí, sino en que compuestos se esté dedicando esta energía.

A nivel de planta completa, existe una diferencia en CC entre órganos, de forma que las hojas son más costosas que los tallos (Poorter y Villar 1997); en parte debido a su mayor con-

tenido en proteínas (uno de los compuestos más “caros” energéticamente). Villar *et al.* (2006) encontraron en 16 especies leñosas que el CC de hojas era por término medio un 11% más caro que el CC de raíces y tallos. En las últimas décadas se ha generado una considerable base de datos sobre el costo de construcción, principalmente de hojas, que ha permitido conocer la variación en el costo de construcción entre distintas especies, comparar diferentes grupos funcionales de plantas, los valores medios en biomas contrastados, o el posible efecto del aumento de CO₂ en la atmósfera sobre el CC de las plantas (Poorter y Villar 1997; Poorter y De Jong 1999; Villar y Merino 2001).

Una de las conclusiones generales de estos estudios es que la variación en el costo de construcción puede ser muy grande (hasta de un 200 %). Por ejemplo los valores más bajos de CC de hojas se han encontrado en *Ficus carica* (1,1 g glucosa g⁻¹) y los más altos en *Heteromeles arbutifolia* (2,3 g glucosa g⁻¹) (véanse valores de CC para plantas mediterráneas en Merino *et al.* 1984; Merino 1987; Villar y Merino 2001).

Una de las hipótesis más contrastadas respecto al CC, ha sido si existen diferencias en el CC de las hojas con diferente longevidad (concretamente perennifolias frente a caducifolias). Por lo general, se ha encontrado que las hojas de especies caducifolias son menos costosas que las de especies perennifolias (Miller y Stoner 1979; Merino 1987; Sobrado 1991; Villar y Merino 2001). En un estudio del costo de construcción de las hojas de 162 especies, procedentes de diversos biomas (Villar y Merino 2001), se comprobó que las caducifolias tenían hojas significativamente menos costosas que las perennifolias, pero esa diferencia era relativamente pequeña (promedio del 6%) y no explicaría las grandes diferencias en la tasa de crecimiento entre las plantas de los dos grupos funcionales (las caducifolias crecen por término medio un 67% más rápido que las perennifolias, Figura 7.4 B).

La composición química de las hojas, además de su función directa en la defensa contra los herbívoros, tiene consecuencias indirectas sobre las tasas de descomposición de la hojarasca y el reciclado de nutrientes minerales en el bosque (véase capítulo 17; Grime *et al.* 1996; Cornelissen *et al.* 1999). En general, las hojas ricas en compuestos defensivos tendrán tasas menores de descomposición y se acumularán en el suelo; aunque también intervienen las condiciones de temperatura, humedad y tipo de suelo, así como los organismos descomponedores. Se ha sugerido que las hojas de especies perennes esclerófilas, con larga vida y contenidos bajos de nitrógeno y otros nutrientes minerales, serían seleccionadas en hábitats donde los suelos son pobres (Loveless 1962; Monk 1966). Por un lado, las plantas perennifolias tienen tasas bajas de crecimiento y tendrían por tanto menos necesidad de nutrientes; por otro, las hojas tienen contenidos bajos en nutrientes minerales que además se retranslocan en parte (sobre todo los más móviles como el potasio y el nitrógeno) durante la senescencia y antes de la caída de la hoja. La hojarasca tiene por tanto poca riqueza en nutrientes minerales, y además se liberan muy lentamente; en este tipo de bosque sobre suelos pobres, la mayor parte de los nutrientes minerales está retenida en la biomasa de los árboles.

En resumen, el estudio comparado de la composición química de la hoja para las diferentes especies que componen una comunidad nos proporciona una información valiosa sobre su ecología funcional: refleja la intensidad de la presión selectiva de la herbivoría; permite evaluar el flujo de energía hacia los niveles tróficos superiores (Begon *et al.* 1988); informa sobre el reciclado de nutrientes y carbono; los patrones de diferencias entre especies ayudan a explicar su separación de nichos y en general, contribuye a la comprensión del funcionamiento de los ecosistemas (véanse revisiones en Grime *et al.* 1996; Cornelissen *et al.* 1999).

6. Distribución de caducifolias y perennifolias

Como hemos visto en las secciones anteriores, la longevidad foliar está asociada a su morfología funcional (SLA), composición química (proteínas y compuestos defensivos contra los herbívoros) y costo de construcción. Todas estas características tienen consecuencias sobre la tasa de crecimiento, capacidad competitiva y probabilidad de supervivencia, tanto de la plántula como de los arbustos y árboles adultos. En el ambiente mediterráneo coexisten especies con una longevidad foliar muy diferente, pero es de esperar que las especies con hojas de vida corta (caducifolias) tengan diferentes preferencias de hábitat que las de vida larga (perennifolias).

El verano mediterráneo se caracteriza por las altas temperaturas (pueden superar los 40 °C) y la falta de lluvias; mientras que durante el invierno las temperaturas son bajas (con frecuentes heladas) y las precipitaciones son abundantes. Los períodos más favorables para el crecimiento de las plantas son el otoño y la primavera, cuando las temperaturas son suaves y la disponibilidad de agua es abundante (Di Castri y Mooney 1973; Dunn *et al.* 1976). Por el contrario, en los períodos adversos (invierno y verano) las plantas tienen que equilibrar sus balances de carbono y agua mediante diversos mecanismos.

La estrategia perennifolia, y en particular la hoja esclerófila se ha considerado como una adaptación para evitar la pérdida de agua. Este tipo de hoja tiene las paredes celulares engrosadas, espesas cutículas protectoras y cubiertas pelosas o ceras; características que permite reducir la transpiración cuando la planta se encuentra sometida a estrés hídrico (Larcher 2003; véase capítulo 6). El área foliar específica (SLA) de la hoja esclerófila es relativamente baja (ver ejemplo de las 24 especies en la figura 7.4 E y los trabajos de Reich *et al.* 1992; Eamus *et al.* 1999; Castro-Díez *et al.* 2000; Villar y Merino 2001), debido principalmente a que las hojas son gruesas y no a que sean más densas (Turner 1994; Castro-Díez *et al.* 2000; Ruiz-Robledo 2002).

Estas adaptaciones a evitar la pérdida de agua y a resistir las altas temperaturas tienen el coste fisiológico de reducir la absorción de CO₂ y con ello la fotosíntesis. Sin embargo, la persistencia de la hoja durante todo el año le permite tener un período de actividad fotosintética más prolongado (Dunn *et al.* 1976). En un estudio comparativo de 22 plantas leñosas mediterráneas, las perennifolias crecieron durante más tiempo (promedio de 3,7 meses) que las caducifolias (promedio de 2,5 meses) (reanálisis de los datos en Castro-Díez *et al.* 2003). Por tanto, es de esperar que las especies perennifolias tiendan a ocupar los hábitats más secos y calurosos donde serían más tolerantes que las caducifolias.

Por otro lado, la esclerofilia también se ha considerado como una adaptación a la falta de nutrientes (Turner 1994; Salleo y Nardini 2000). La proporción de especies con hoja perenne (o en general bajo SLA), en el bosque suele estar correlacionada negativamente con la fertilidad de los suelos (Loveless 1962; Monk 1966; Nielsen *et al.* 1996; Lusk *et al.* 1997). En un análisis de suelos de bosques ibéricos (datos de Montoya y López-Arias 1997), se ha encontrado que los suelos de los bosques dominados por especies perennifolias son significativamente más pobres en nitrógeno y carbono orgánico, presentan una textura con más porcentaje de elementos gruesos y mayor densidad aparente; por tanto son de mayor pedregosidad y menor capacidad de retención de agua y nutrientes, en comparación con los suelos de los bosques de caducifolios (Villar *et al.* inédito). Las especies de hoja esclerófila son más eficaces en la utilización de los nutrientes limitantes y esto puede tener ventajas en hábitats con suelos pobres (Aerts 1995).

Por el contrario, las plantas con estrategia caducifolia evitan las condiciones adversas del invierno tirando la hoja (previamente retranslocan parte de sus nutrientes) y manteniendo una actividad metabólica muy baja. Durante el verano sufren una mayor pérdida de agua y son más sensibles a la sequía que las perennifolias. Su mayor ventaja radica en que las hojas, con área específi-

ca foliar elevada, tienen mayor capacidad para adquirir energía solar y CO₂, y por tanto obtienen una mayor ganancia de carbono (mediante la fotosíntesis) (Wright *et al.* 2004); determinando unas altas tasas de crecimiento y mayor capacidad competitiva. Así, en el estudio de las 24 especies leñosas, el peso final de las especie caducifolias fue mayor que el de las perennifolias (Figura 7.4 A) y además si se comparan los 12 pares caducifolia-perennifolia filogenéticamente relacionados, en todos ellos la especie caducifolia presentaba un mayor peso que la perennifolia (Villar *et al.* inédito). Por ello, las especies caducifolias tienden a distribuirse en las zonas con mayor disponibilidad de agua (bosques de ribera, zonas de montaña, fondos de valle, laderas norte, etc.) y en suelos más fértiles y con mayor contenido en materia orgánica (Blanco *et al.* 1997; Villar *et al.* inédito).

Como hemos visto anteriormente, la capacidad defensiva contra los herbívoros también está relacionada con la longevidad de la hoja (Coley 1988; sección 7.5). Las hojas con mayor contenido de compuestos químicos defensivos (fenoles solubles o lignina) son las más longevas (y las de menor tasa de crecimiento) con respecto a las hojas de vida corta (y con mayor capacidad de crecimiento) (Figura 7.11 B y C). Por tanto, la presión de los herbívoros también podría ser un factor determinante de la distribución diferencial de perennifolias y caducifolias en distintos hábitats. En un estudio en Sierra Nevada (Granada) se ha comprobado como la baja densidad de individuos adultos de una especie caducifolia (arce, *Acer opalus* subsp. *granatense*) frente a una perennifolia (pino albar, *Pinus sylvestris* var. *nevadensis*) se debe a que el arce es muy consumido por los ungulados mientras que el pino lo es mucho menos (Zamora, Gómez y Hódar 2001).

7. Compromisos entre crecimiento y supervivencia

Durante los primeros estadios de desarrollo, la plántula se encuentra sometida a presiones selectivas con frecuencia opuestas y contradictorias. Por un lado, algunas características morfológicas y fisiológicas favorecen un crecimiento más rápido, que supone una mayor capacidad competitiva y a medio plazo mayor supervivencia; mientras que otras características morfológicas y químicas, a menudo antagónicas a las primeras, les confieren mayor capacidad defensiva y mayor supervivencia a corto plazo.

Entre las características asociadas a mayores tasas de crecimiento, se pueden destacar: mayor área específica foliar (SLA), mayor asignación de biomasa a hojas y menor a raíces, concentración alta de proteínas en hojas y baja de fenoles y lignina, menor costo de construcción de la hoja, alta tasa de fotosíntesis neta y reducido control estomático (veáanse secciones 7.2 y 7.5 y Cuadro 7.3). En cuanto a las características que confieren una mayor supervivencia, depende de cual sea la causa de mortalidad. En el ambiente mediterráneo, se pueden distinguir cuatro causas principales de mortalidad: déficit de agua (sequía), déficit de nutrientes en el suelo, déficit de carbono y daños causados por la herbivoría (Cuadro 7.3; véase una discusión general sobre el nicho de regeneración en el capítulo 3).

La selección de determinadas variables para favorecer el crecimiento más rápido puede tener efectos negativos para la supervivencia en condiciones de estrés hídrico (SLA y área foliar elevadas, baja proporción de raíces y escaso control estomático), de pobreza de nutrientes en el suelo (proporción de raíces baja, hojas de vida corta y ricas en proteínas), o con una presión fuerte de los herbívoros (SLA elevada, concentraciones foliares bajas de fenoles y lignina y altas concentraciones foliares de proteínas). Únicamente en el caso de que una baja supervivencia estuviera relacionada con el déficit de carbono (mayores gastos respiratorios que ganancias fotosintéticas), serían favorables las características seleccionadas para maximizar las tasas de crecimiento (tasas de fotosíntesis altas y mayor proporción de área foliar respecto al peso de la planta). Esta limitación sería importante en condiciones de sotobosque sombreado.

CUADRO 7.3.

Variables relacionadas con crecimiento y supervivencia

Las principales variables morfológicas, fisiológicas y de composición química que están bien asociadas a la tasa crecimiento o la supervivencia de las plántula de ambientes mediterráneos se clasifican en función de los principales factores que limitan la supervivencia en este tipo de ambientes.

Factor limitante	Supervivencia	Variables de la planta	Tasa de crecimiento
Déficit de agua	Baja ←	Alto SLA Gran área foliar Baja proporción de raíz Escaso control estomático Peso semilla bajo	→ Alta
Déficit de nutrientes	Baja ←	Baja proporción de raíz Longevidad foliar corta	→ Alta
Déficit de carbono	Alta ←	Altas tasas de fotosíntesis Neta Alta área foliar/ peso planta	→ Alta
Herbivoría (eliminación de biomasa por herbívoros)	Baja ←	Alto SLA Bajo contenido en fenoles y lignina Alto contenido en proteínas	→ Alta
Herbivoría, fuego, roza, etc. (eliminación parte aérea)	Alta (por rebrote) ←	Alta concentración de almidón	→ Independiente

Comparativamente, la sequía y el daño causado por los herbívoros son las principales causas de mortalidad de las plántulas en los matorrales y bosques mediterráneos (véanse capítulos 3, 6 y 8) y por tanto suponen presiones selectivas fuertes y contrarias a la maximización de las tasas de crecimiento. En los ambientes mediterráneos adversos (sequía estacional, fuerte presión de herbívoros), con fluctuaciones climáticas poco predecibles y perturbaciones (incendios) recurrentes, tendrán más éxito las especies con características asociadas a la resistencia de eventos súbitos o prolongados de estrés; y por tanto, serán especies de crecimiento lento (Cuadro 7. 3; Grime 1979; Valladares *et al.* 2000).

Estas tendencias generales evolutivas, reflejadas en las diferencias entre especies, pueden no coincidir con lo que podemos encontrar dentro de una especie. En general, las plantas más grandes y con mayor concentración de nutrientes tienen mayor ganancia de carbono (por fotosíntesis), lo cual determina una mayor cantidad de reserva de carbohidratos que se puede destinar a crecimiento aéreo y radical. Estas plantas con mayor crecimiento, en particular de la parte radical, tendrán mayor absorción de agua y nutrientes, y durante el período crítico estival podrían ser más resistentes al estrés hídrico, resultando en una mayor supervivencia (Villar Salvador 2003). Es decir, a nivel intraespecífico se puede asociar mayor crecimiento con mayor supervivencia.

Sin embargo, no siempre un mayor crecimiento implica mayor supervivencia. Por ejemplo, un rápido crecimiento en primavera, cuando las condiciones de luz y humedad son favorables, pueden comprometer la supervivencia de la plántula durante la sequía estival. Si el crecimiento primaveral supone una inversión preferente en superficie foliar, con una estructura xilemática de vasos grandes por los que la savia puede discurrir con rapidez, la planta estará en malas condiciones para resistir la sequía por dos razones: la superficie foliar amplia significa una gran transpiración y pérdida de agua, mientras que el xilema de vasos grandes es más susceptible de embolias y cavitación (Villar Salvador *et al.* 1997).

El balance en la inversión de biomasa entre parte aérea y parte radical tiene una gran incidencia tanto en el crecimiento como en la supervivencia y en muchas ocasiones puede tener aspectos contradictorios. Por un lado, la mayor proporción de parte aérea es positiva para el crecimiento durante la estación favorable, pero aumenta la transpiración y desajusta el balance hídrico de la planta durante la sequía, reduciendo su probabilidad de supervivencia (Cuadro 7.3 y Figura 7.10 B). Por otro lado, la mayor proporción de parte radical, aunque beneficia la capacidad de captar agua durante la sequía, puede actuar como sumidero de carbono y determinar un balance de carbono negativo (mayores gastos respiratorios dada una mayor proporción de raíces y menores entradas por fotosíntesis, dado la menor proporción de hojas) (Villar-Salvador 2003).

Al igual que se ha comentado antes para variables morfológicas, también la importancia de la composición química en determinar las relaciones entre crecimiento y supervivencia expuestas en el cuadro 7.3 se modifican sustancialmente cuando se considera a nivel intraespecífico (dentro de una especie). Por ejemplo, se ha encontrado una relación positiva entre la concentración de nitrógeno (o de proteínas) en hojas y la supervivencia de los plantones tanto de pino carrasco (*Pinus halepensis*; Oliet *et al.* 1997) como de pino piñonero (*Pinus pinea*; Villar-Salvador 2003).

Otros compuestos químicos que no parecen estar relacionados con la capacidad de crecimiento (como la acumulación de carbohidratos solubles) sí pueden tener una importancia grande para la supervivencia en determinadas situaciones. Por ejemplo, un mayor contenido de azúcares en tallos y raíces puede ser ventajoso para la planta cuando sufre una perturbación que supone la pérdida parcial o total de las hojas o de toda la parte aérea (fuego, roza, herbivoría, caída de la hoja por sequía), ya que a partir de las reservas se pueden movilizar los carbohidratos para el crecimiento de los rebrotes y el mantenimiento de la planta determinando una mayor supervivencia bajo

estas condiciones (Mc Pherson y Williams 1998, Canham *et al.* 1999, Villar Salvador 2003; Paula 2004). Además, este contenido en azúcares puede servir como protector osmótico ante la sequía y reducir el punto de congelación dando protección ante eventos de frío intenso (Larcher 2003).

8. Implicaciones para la gestión y conservación

El conocimiento de la capacidad de crecimiento de las plantas leñosas durante su estadio más vulnerable (la fase de plántula), de las características intrínsecas que la determinan y de la influencia de las variables ambientales sobre este crecimiento es un requisito esencial para la comprensión de la ecología de la regeneración del bosque mediterráneo. Además, este conocimiento es de gran utilidad para las actuaciones silvícolas de repoblación y para la conservación del bosque. Paradójicamente, existe en la actualidad poca información básica sobre la capacidad regenerativa de los árboles y arbustos mediterráneos y sin embargo se realizan cuantiosas y costosas actuaciones de reforestación con distintas especies.

Se ha visto que los avances en el conocimiento del funcionamiento ecofisiológico de las plántulas de especies leñosas mediterráneas aumenta el éxito en su producción de vivero, con fines de reforestación y restauración ecológica (Peñuelas y Ocaña 2000). Por ejemplo, dadas las bajas tasas de crecimiento de las especies leñosas mediterráneas, se recomienda el uso moderado de fertilizantes, especialmente en el caso de leguminosas, durante su preparación en vivero antes del trasplante a campo (Valladares *et al.* 2002). En general es recomendable una selección estricta del material genético de partida (semillas, estaquillas, etc.) no sólo por razones de protección de la diversidad genética sino porque las adaptaciones locales de los ecotipos o variedades de la zona donde se vaya a realizar la reforestación influyen decisivamente en el éxito de la actuación (García Fayos *et al.* 2001; Villar-Salvador 2003).

Existe una cierta controversia sobre las interacciones (positivas, negativas o neutras) de la vegetación existente y el éxito de las plantaciones (ver capítulos 12 y 13). Por una parte, se aportan evidencias de que las plantas herbáceas y arbustivas existentes pueden interferir con el crecimiento de las nuevas plantas y dificultar los proyectos de restauración (por ej., Kolb *et al.* 1996; Jurena y Archer 2003). En el caso de las especies leñosas mediterráneas hay que tener en cuenta que ya tienen de por sí unas tasas inherentes de crecimiento bastante bajas. Se ha comprobado experimentalmente que la eliminación selectiva de las plantas herbáceas en la zona reforestada, especialmente en el primer año, aumenta la disponibilidad de agua y nutrientes en el suelo e incrementa la supervivencia de los plantones (Navarro *et al.* 2005). No obstante, en estudios de interferencia hierba - plántula de árbol (en clima templado) también se ha encontrado una gran variedad de situaciones, dependiendo de la especie utilizada en la plantación (Kolb, Bowersox y McCormick 1990).

Por otra parte, la cubierta vegetal puede ejercer efectos positivos sobre los sistemas que se pretenden restaurar o reforestar. En primer lugar, previene la erosión del suelo, en particular si la zona a reforestar está en ladera con fuertes pendientes (véase capítulo 11). En segundo lugar, puede facilitar el desarrollo de las plántulas en determinadas condiciones de estrés ambiental, aliviando el exceso de radiación y mejorando las propiedades del suelo (véanse capítulos 12 y 13). Por ejemplo, se ha comprobado que el esparto (*Stipa tenacissima*) favorece la supervivencia de las plántulas de lentisco (*Pistacia lentiscus*) en condiciones de aridez (Maestre, Bautista y Cortina 2003). Aunque este efecto facilitador es significativo sólo en los niveles intermedios de estrés hídrico; no se manifiesta en las condiciones más favorables (con poco estrés) ni cuando el estrés hídrico es extremo (Maestre y Cortina 2004).

Desde la perspectiva del viverista, una **planta de calidad** es aquella capaz de alcanzar un desarrollo (supervivencia y crecimiento) óptimo en un medio determinado y, por tanto, cumplir los objetivos establecidos en un plan de restauración (Villar-Salvador 2003). El análisis de las tasas de crecimiento y sus condicionantes morfológicos y fisiológicos, tanto en condiciones del vivero como tras su implantación en campo, pueden contribuir a establecer la calidad de planta. Por ejemplo, se utiliza como criterio de calidad el tamaño del brinzal (biomasa adquirida en un tiempo dado) y existe una normativa al respecto. En los trabajos de restauración en clima mediterráneo se prefieren plantas pequeñas porque deben mantener mejor una economía hídrica durante las primeras sequías después del trasplante. Sin embargo, algunas evidencias han mostrado que las plántulas más grandes tienen menor riesgo de mortalidad y mayor crecimiento (ver apartado 7.7; Oliet *et al.* 1997; Villar-Salvador 2003). Por otro lado, hay que tener en cuenta, cuando se seleccionan las plantas de vivero que las más grandes no siempre son las de mayor tasa de crecimiento; pueden ser más viejas (con mayor tiempo de crecimiento) y tener las raíces deformadas en el interior del contenedor, teniendo una supervivencia baja al ser transplantadas al campo.

La composición química también puede ser un indicador de la “calidad” de la planta para los programas de reforestación. Se ha comprobado que las concentraciones de nitrógeno o potasio en el momento del trasplante están correlacionadas con la supervivencia del brinzal (Villar-Salvador 2003). Otros compuestos como los carbohidratos no estructurales o los compuestos defensivos podrían ser utilizados como criterios de calidad, al estar relacionados con la supervivencia (ver apartado 7.7). Sería recomendable por tanto investigar sobre criterios funcionales de calidad de planta (como, por ejemplo, la concentración foliar de nutrientes, carbohidratos no estructurales y compuestos defensivos).

La capacidad de resistencia a la sequía y a la pobreza de los suelos es otro criterio utilizado para evaluar la calidad de planta. Una práctica común de vivero es “endurecer” la planta previamente, bien cultivándola con cierto estrés hídrico o bien con sustrato pobre en nutrientes, antes de transplantarla a campo. Sin embargo ciertos estudios han mostrado que las plantas más vigorosas, mejor fertilizadas y más capaces de crecer activamente son las que tienen mejor supervivencia en campo (Villar-Salvador 2003), por lo que los tratamientos clásicos como el “endurecimiento” requieren revisión y una comprobación experimental de sus efectos en diversas combinaciones de especies y localidades.

Otra cuestión importante, de cara al éxito de una repoblación, se refiere a la elección de plantación frente a siembra. Por lo general, tiende a utilizarse con más frecuencia el trasplante de plántulas crecidas en viveros. Sin embargo, la siembra directa de semillas puede ser una buena alternativa al trasplante, ya que evita los problemas causados por la deformación radical en los envases y ahorra los gastos de vivero y transporte. En un estudio experimental a pequeña escala, se comparó la supervivencia y el crecimiento de brinzales de alcornoque (*Q. suber*) y de melojo (*Q. pyrenaica*), procedentes de semilla y de plantas de una savia (Quero *et al.*, inédito). La supervivencia de los brinzales de siembra directa fue mayor que la de los transplantados. Esto fue en parte debido a un mayor crecimiento en profundidad de la raíz de los brinzales de siembra, mientras que las raíces de las plantas transplantadas conservaban la forma y profundidad del envase del vivero.

En general, tanto para el cultivo de plantas en vivero y la reforestación de zonas degradadas, como para la restauración y conservación de poblaciones y comunidades naturales mediante regeneración asistida, es preciso conocer los principios de morfología funcional, ecofisiología, nutrición y química ecológica que condicionan las tasas de crecimiento y la capacidad de resistencia (a sequía, herbivoría, pobreza de suelos, etc.) de los árboles y arbustos en su fase inicial y más crítica: la plántula. Además, este conocimiento permitirá predecir la susceptibilidad diferencial de especies y variedades al cambio climático. Por ejemplo, el incremento de la aridez podría afectar

más a las especies de semilla pequeña como ciertas ericáceas, y en general, el aumento de las oscilaciones climáticas podría perjudicar a especies de crecimiento rápido y uso poco conservativo de los recursos.

Agradecimientos

Agradecemos a Isabel Antúnez, María Angeles Reina, Paco Conde, Patricia Galindo y Ana Murillo por su ayuda en los experimentos citados en esta revisión. Jeannette Ruíz-Robledo disfrutó de una beca de la Agencia Española de Cooperación Internacional (AECI) en la Universidad de Córdoba. Durante la revisión, R. V., T. M. y J. L. Q. han recibido financiación de la Comisión Interministerial de Ciencia y Tecnología (Ministerio de Ciencia y Tecnología) para los proyectos PB98-1031 "Regeneración del bosque mediterráneo: tasa de crecimiento de especies leñosas" y REN2002-4041-C02-02 "La heterogeneidad como condicionante de la regeneración y restauración de los bosques en ambientes mediterráneos" (HETEROMED) y CGL2005-05830-CO3 "Dinámica del bosque mediterráneo en un escenario de cambio global (DINAMED).. Parte de los resultados se han obtenido mediante diversos proyectos del Ministerio de Ciencia y Tecnología (ECOFIARB REN2000-0163-P4 y TALMED REN2001-2313) de F.V.

Bibliografía

- Aerts, R. 1995. The advantages of being evergreen. *Trends in Ecology and Evolution* **10**: 402-415.
- Antúnez, I., E. C. Retamosa, y R. Villar. 2001. Relative growth rate in phylogenetically related deciduous and evergreen woody species. *Oecologia* **128**:172-180.
- Baraloto, C., Forget, P. M. y D. E. Goldberg, 2005. Seed mass, seedling size and Neotropical tree seedling establishment. *Journal of Ecology* **53**: 1156-1166.
- Begon, M., J. H. Harper, y C. R. Townsend. 1988. *Ecología: individuos, poblaciones y comunidades*. Omega, Barcelona, España.
- Berendse, F., H. de Kroon y W. G. Braakhekke. 1999. Acquisition, use, and loss of nutrients. Páginas 315-346 *en*: F. I. Pugnaire, y F. Valladares (editores). *Handbook of functional plant ecology*. Marcel Dekker, New York, Estados Unidos.
- Blanco, E., M. A. Casado, M. Costa, R. Escribano, M. García, M. Genova, A. Gómez, F. Gómez, J. C. Moreno, C. Morla, P. Regato, y H. Sainz. 1997. *Los bosques ibéricos*. Editorial Planeta, Barcelona, España.
- Bond, W. J., Honing, M. y K. E. Maze. 1999. Seed size and seedling emergence: an allometric relationship and some ecological implications. *Oecologia* **120**: 132-136.
- Bonfil, C. 1998. The effects of seed size, cotyledon reserves, and herbivory on seedling survival and growth in *Quercus rugosa* and *Q. laurina* (Fagaceae). *American Journal of Botany* **85**: 79-87.
- Campbell, B. D. y J. P. Grime. 1989. A comparative study of plant responsiveness to the duration of episodes of mineral nutrient enrichment. *New Phytologist* **112**: 261-267.
- Canham, C. D., R. K. Kobe, E. F. Latty, y R. L. Chazdon. 1999. Interspecific and intraspecific variation in tree seedling survival: effects of allocation to roots versus carbohydrate reserves. *Oecologia* **121**: 1-11.
- Castro, J. 1999. Seed mass versus seedling performance in Scots pine: a maternally dependent trait. *New Phytologist* **144**: 153-161.
- Castro-Díez, P. 2002. Factores que limitan el crecimiento de la vegetación leñosa mediterránea. Respuestas de las plantas: de órgano a comunidad. Páginas 47-85 *en*: J. Charco (editor). *La regeneración natural del bosque mediterráneo en la península ibérica*. ARBA-Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, España.
- Castro-Díez, P., G. Montserrat-Martí, y J. H. C. Cornelissen. 2003. Trade-offs between phenology, relative growth rate, life form and seed mass among 22 Mediterranean woody species. *Plant Ecology* **166**: 117-129.
- Castro-Díez, P., J. P. Puyravaud y J. H. C. Cornelissen. 2000. Leaf structure and anatomy as related to leaf mass per area variation in seedling of a wide range of woody plant species and types. *Oecologia* **124**:476-486.
- Castroviejo, S., M. Laínz, G. López González, P. Montserrat, F. Muñoz Garmendia, J. Paiva, y P. Villar. 1986-. *Flora Ibérica. Plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares*. Real Jardín Botánico, C.S.I.C., Madrid, España.
- Catalán Bachiller, G. 1991. *Semillas de árboles y arbustos forestales*. ICONA, M.A.P.A., Madrid, España.
- Coley, P. D. 1988. Effects of plant growth rate and leaf lifetime on the amount and type of anti-herbivore defence. *Oecologia* **74**: 531-536.
- Coomes D. A. y P. J. Grubb. 2003. Colonization, tolerance, competition and seed-size variation within functional groups. *Trends in Ecology and Evolution* **18**: 283-291.

- Cornelissen, J. H. C., P. Castro-Díez, y R. Hunt. 1996. Seedling growth, allocation and leaf attributes in a wide range of woody plant species and types. *Journal of Ecology* **84**: 755-765.
- Cornelissen, J. H. C., P. Castro-Díez y A. C. Carnelli. 1998. Variation in relative growth rate among woody species: scaling up. Páginas 363-392 en: H. Lambers, H. Poorter y M. van Vuuren (editores). *Inherent Variation in Plant Growth. Physiological mechanisms and ecological consequences*. Backhuys Publishers, Leiden, Países Bajos.
- Cornelissen, J. H. C., N. Perezharguindeguy, S. Diaz, J. P. Grime, B. Marzano, M. Cabido, F. Vendramini, y B. Cerabolini. 1999. Leaf structure and defense control litter decomposition rate across species and life forms in regional floras on 2 continents. *New Phytologist* **143**: 191-200.
- Chabot, B. F., y D. J. Hicks. 1982. The ecology of leaf life spans. *Annual Review of Ecology and Systematics* **13**: 229-59.
- Dalling, J.W., y S.P. Hubbell. 2002. Seed size, growth rate and gap microsite conditions as determinants of recruitment success for pioneer species. *Journal of Ecology* **90**: 557-568.
- Di Castri, F., y H. A. Mooney. 1973. Mediterranean type ecosystems: origin and structure. *Ecological Studies*, vol 7. Springer, Berlin, Alemania.
- Dunn, E. L., F. M. Shropshire, L. C. Song, y H. A. Mooney. 1976. The water factor and convergent evolution in mediterranean-type vegetation. Páginas 492-505 en: O. L. Lange, L. Kappen y E. D. Schulze (editores). *Ecological Studies Analysis and Synthesis*, Vol 19. Springer-Verlag, Berlin, Alemania.
- Eamus, D., B. Myers, G. Duff, y R. Williams. 1999. A cost-benefit analysis of leaves of eight Australian savanna tree species of differing leaf life-span. *Photosynthetica* **36**: 573-586.
- Evans, G. C. 1972. *The quantitative analysis of plant growth*. Blackwell Scientific Publications. Oxford, Reino Unido.
- Evans, J.R., S. von Caemmerer y W. W. Adams III. 1988. Ecology of photosynthesis in sun and shade. CSIRO, Melbourne, Australia.
- Field, C., y H. A. Mooney. 1986. The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. Páginas 25-55 en: T. J. Givinish (editor). *On the economy of plant form and function*. Cambridge Univ, Cambridge, Reino Unido.
- Foster, S. A. 1986. On the adaptive value of large seeds for tropical moist forest trees – A review and synthesis. *Botanical Review* **52**: 260–299.
- García-Fayos, P., J. Gulias, J. Martínez, A. Marzo, J. P. Melero, A. Traveset, P. Veintimilla, M. Verdú, V. Cerdán, M. Gasque, y H. Medrano. 2001. Bases ecológicas para la recolección, almacenamiento y germinación de semillas de especies de uso forestal de la Comunidad Valenciana. *Back de Llavors Forestals, Conselleria de Medi Ambient, Generalitat Valenciana*, Valencia, España.
- Garnier, E. 1992. Growth analysis of congeneric annual and perennial grass species. *Journal of Ecology* **80**: 665-675.
- Garnier, E. y G. Laurent. 1994. Leaf anatomy, specific mass and water content in congeneric annual and perennial grass species. *New Phytologist* **128**: 725-736.
- Gomez, J. M. 2004. Bigger is not always better: Conflicting selective pressures on seed size in *Quercus ilex*. *Evolution* **58**: 71-80.
- Green, P. T. y P. A. Juniper. 2004a. Seed–seedling allometry in tropical rain forest trees: seed mass–related patterns of resource allocation and the ‘reserve effect’. *Journal of Ecology* **92**: 397–408.
- Grime, J. P. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. Wiley, Chichester, Reino Unido.
- Grime, J. P., J. H. C. Cornelissen, K. Thompson, y J. G. Hodgson. 1996. Evidence of a causal connection between anti-herbivore defence and the decomposition rate of leaves. *Oikos* **77**: 489-494.
- Harms, K. E. y J. W. Dalling. 1997. Damage and herbivory tolerance through resprouting as an advantage of large seed size in tropical trees and lianas. *Journal of Tropical Ecology* **13**: 617–621.
- Hoffmann, W. A., y A. C. Franco. 2003. Comparative growth analysis of tropical forest and savanna woody plants using phylogenetically independent contrasts. *Journal of Ecology* **91**: 475–484.
- Hoffmann W.A., y H. Poorter. 2002. Avoiding bias in calculations of relative growth rate. *Annals of Botany* **90**: 37-42.
- Huante, P., E. Rincón, y I. Acosta. 1995. Nutrient availability and growth rate of 34 woody species from a tropical deciduous forest in Mexico. *Functional Ecology* **9**: 849-858.
- Hunt, R. 1982. *Plant Growth Curves. The Functional Approach to Plant Growth Analysis*. Edward Arnold, Londres, Reino Unido.
- Hunt, R. 1990. *Basic growth analysis*. Unwin Hyman, Londres, Reino Unido.
- Hunt, R., D. R. Causton, B. Shipley, y A. P. Askew. 2002. A modern tool for classical growth analysis. *Annals of Botany* **90**: 485-488.
- Jurado, E. y M. Westoby. 1992. Seedling growth in relation to seed size among species of arid Australia. *Journal of Ecology* **80**: 407–416.
- Jurena, P. N. y S. Archer. 2003. Woody plant establishment and spatial heterogeneity in grasslands. *Ecology* **84**: 907-919.
- Ke, G. y M. J. A. Werger. 1999. Different responses to shade of evergreen and deciduous oak seedlings and the effect of acorn size. *Acta Oecologia* **20**: 579–586.
- Kikuzawa, K. 1991. A cost-benefit analysis of leaf habit and leaf longevity of trees and their geographical pattern. *The American Naturalist* **138**: 1250-63.
- Kikuzawa, K. 1995. Leaf phenology as an optimal strategy for carbon gain in plants. *Canadian Journal of Botany* **73**: 158-163.

- Kikuzawa, K. 2003. Phenological and morphological adaptations to the light environment in two woody and two herbaceous plant species. *Functional Ecology* **17**: 29-38.
- Kolb, T. E., T. W. Bowersox y L. H. McCormick. 1990. Influences of light intensity on weed-induced stresses of tree seedlings. *Canadian Journal of Forest Research* **20**: 503-507.
- Kolb, T. E., T. W. Bowersox, L. H. McCormick, K. C. Steiner, G. Rink y C. A. Budelsky. 1996. Effects of shade and herbaceous vegetation on first-year germination and growth of direct-seeded northern red oak, white ash, white pine, and yellow-poplar. Seventh Central Hardwood Forest Conference, March 5-8, 1989. General-Technical, Estados Unidos.
- Körner, C. 1994. Biomass fractionation in plants: a reconsideration of definitions based on plant functions. Páginas 173-185 en: J. Roy, y E. Garnier. A whole plant perspective on carbon-nitrogen interactions. SPB Academic Publishing, La Haya, Países Bajos.
- Lammers, H., F. S. Chapin III y T. L. Pons. 1998. *Plant physiological ecology*. Springer Verlag, New York, Estados Unidos.
- Lammers, H., y H. Poorter. 1992. Inherent variation in growth rate between higher plants: A search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in Ecological Research* **23**: 187-261.
- Larcher, W. 2003. *Physiological Plant ecology*. Springer-Verlag, Berlin, Alemania.
- Leishman, M. R., Wright, I. J., Moles, A. T. y M. Westoby. 2000. The evolutionary ecology of seed size. Páginas 31-57 In en: M. Fenner [(editor).], *Seeds: Ecology of Regeneration in Plant Communities*, 31-57.. CAB International, Wallingford, UK Reino Unido.
- Loveless, A. R. 1962. Further evidence to support a nutritional interpretation of sclerophylly. *Annals of Botany* **26**: 551-561.
- Lusk, C.H., O. Contreras, y J. Figueroa. 1997. Growth, biomass allocation and plant nitrogen concentration in Chilean temperate rainforest tree seedlings: effects of nutrient availability. *Oecologia* **109**: 49-58.
- Lloret, F., C. Casanovas, y J. Penuelas. 1999. Seedling survival of Mediterranean shrubland species in relation to root : shoot ratio, seed size and water and nitrogen use. *Functional Ecology* **13**: 210-216.
- Maestre, F. T., S. Bautista, y J. Cortina. 2003. Positive, negative, and net effects in grass-shrub interactions in Mediterranean semiarid grasslands. *Ecology* **84**: 3186-3197.
- Maestre, F. T., y J. Cortina. 2004. Do positive interactions increase with abiotic stress? A test from a semi-arid steppe. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* (en prensa).
- Marañón, T., y P. J. Grubb. 1993. Physiological basis and ecological significance of the seed size and relative growth rate relationship in Mediterranean annuals. *Functional Ecology* **7**: 591-599.
- Martínez, F., Y. O. Lazo, R. M. Fernández-Galiano, y J. A. Merino. 2002. Chemical composition and construction cost for roots of Mediterranean trees, shrub species and grassland communities. *Plant, Cell and Environment* **25**: 601-608.
- Martínez-Ferri, E., L. Balaguer, F. Valladares, J. M. Chico, y E. Manrique. 2000. Energy dissipation in drought-avoiding and drought-tolerant tree species at midday during the Mediterranean summer. *Tree Physiology* **20**: 31-138.
- Mc Comb, A. L. 1934. The relation between acorn weight and the development of one year chestnut oak seedlings. *Journal of Forestry* **32**: 479-484.
- Mc Pherson, K., y K. Williams. 1998. The role of carbohydrate reserves in the growth, resilience, and persistence of cabbage palm seedlings (*Sabal palmeto*). *Oecologia* **117**: 460-468.
- Mejías, J. A., J. Arroyo, y F. Ojeda. 2002. Reproductive ecology of *Rhododendron ponticum* (Ericaceae) in relict Mediterranean populations. *Botanical Journal of the Linnean Society* **140**: 297-311.
- Mejías, J. A., J. Arroyo y T. Marañón. 2007. Ecology and biogeography of plant communities associated with the post Pliocene relict *Rhododendron ponticum* subsp. *baeticum* in southern Spain. *Journal of Biogeography* **34**: 456-472.
- Merino, J. A. 1987. The costs of growing and maintaining leaves of mediterranean plants. Páginas 553-564 en: J. D. Tenhunen, F. M. Catarino, O. L. Lange, y W. C. Oechel (editores). *Plant response to stress*. NATO ASSI Series, Vol G15, Springer-Verlag, Berlín, Alemania.
- Merino, J. A., C. Field, y H. A. Mooney. 1984. Construction and maintenance costs of mediterranean-climate evergreen and deciduous leaves. *Acta Oecologica* **19**: 211-229.
- Metcalfe, D. J. y P. J. Grubb. 1997. The response to shade of seedling of very small-seeded tree and shrub species from tropical rain forest in Singapore. *Functional Ecology* **11**: 215-221.
- Miller, P.C., y W. A. Stoner. 1979. Canopy structure and environmental interactions. Páginas 428-458 en: O. T Solbrig, S. Jain, G. B Jhonsen y P. H. Raven (editores). *Topics in Plant Population Biology*. Columbia University Press, New York, Estados Unidos.
- Monk, C. D. 1966. An ecological significance of evergreenness. *Ecology* **47**: 504-505.
- Montoya, R., y M. López-Arias. 1997. La red europea de seguimiento de daños en los bosques (Nivel 1). España 1987-1996. Publicaciones del O. A. Parques Nacionales, MMA, Madrid, España.
- Navarro Cerrillo R. M., Fragueiro B., Ceaceros C., Campo A., y de Prado R. 2005. Establishment of *Quercus ilex* L. subsp. *ballota* [Desf.] Samp. using different weed control strategies in southern Spain. *Ecological Engineering* **25**: 332-342.
- Nielsen, S. L., S. Enríquez, C. M. Duarte, y K. Sand-Jensen. 1996. Scaling maximum growth rates across photosynthetic organisms. *Functional Ecology* **10**: 167-175.

- Oliet, J. Planelles, R., López M., y Artero F. 1997. Efecto de la fertilización en vivero sobre la supervivencia en plantación de *Pinus halepensis*. Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales **4**: 69-79.
- Osunkoya, O. O., J. E. Ash, M. S. Hopkins, y A. W. Graham. 1994. Influence of seed size and seedling ecological attributes on shade-tolerance of rain-forest tree species in northern Queensland. *Journal of Ecology* **82**: 149-163.
- Paula Juliá, S. 2004. Análisis funcional de la capacidad de regeneración de tres especies de brezos rebrotadores (*Erica australis*, *E. scoparia* y *E. arborea*) tras perturbaciones severas recurrentes. Tesis Doctoral, Universidad de Cádiz, España.
- Paz, H., y M. Martínez-Ramos. 2003. Seed mass and seedling performance within eight species of *Psychotria* (Rubiaceae). *Ecology* **84**: 439-450.
- Penning de Vries F. W. T., A. H. M. Brunsting y H. H. van Laar. 1974. Products, requirements and efficiency of biosynthesis: a quantitative approach. *Journal of Theoretical Biology* **45**: 339 - 377.
- Peñuelas, J. L. y L. Ocaña. 2000. Cultivo de plantas forestales en contenedor. MAPA, Madrid, España.
- Pereira, J.S. 1994. Gas exchange and growth. Páginas 147-181 en: E. D. Schulze, M. M. Caldwell (editores). *Ecophysiology of photosynthesis*. Springer-Verlag, Berlin, Alemania.
- Poorter, H. 1989a. Growth analysis: towards a synthesis of the classical and the functional approach. *Physiologia Plantarum* **75**: 237-244.
- Poorter, H. 1989b. Interspecific variation in relative growth rate: On ecological causes and physiological consequences. Páginas 45-68 en: H. Lambers, M. L. Cambridge, H. Konings y T. L. Pons (editores). *Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants*. SPB, La Haya, Países Bajos.
- Poorter, H., y M. Bergkotte. 1992. Chemical composition of 24 wild species differing in relative growth rate. *Plant, Cell and Environment*. **15**: 221-229.
- Poorter, H. y R. De Jong. 1999. A comparison of specific leaf area, chemical composition and leaf construction costs of field plants from 15 habitats differing in productivity. *New Phytologist* **143**: 163-176.
- Poorter, H. y E. Garnier. 1996. Plant growth analysis: an evaluation of experimental design and computational methods. *Journal of Experimental Botany* **47**: 1343-1351.
- Poorter, H. y O. Nagel. 2000. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. *Australian Journal of Plant Physiology* **27**: 1191-1191.
- Poorter, H., y C. Remkes. 1990. Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate. *Oecologia* **83**: 553-559.
- Poorter, H., C. Remkes, y H. Lambers. 1990. Carbon and nitrogen economy of 24 wild species differing in relative growth rate. *Plant Physiology* **94**: 621-627.
- Poorter, H. y R. Villar. 1997. The fate of acquired carbon in plants: chemical composition and construction costs. Páginas 39-72 en: F. A. Bazzaz, y J. Grace (editores). *Resource allocation in plants*. Academic Press, San Diego, Estados Unidos.
- Poorter, L. y S. A. Rose. 2005. Light-dependent changes in the relationship between seed mass and seedling traits: a meta-analysis for rain forest tree species. *Oecologia* **142**: 378-387.
- Quero, J. L., Villar, R., Marañón, T. y R. Zamora. 2006. Interactions of drought and shade effects on four Mediterranean *Quercus* species: physiological and structural leaf responses. *New Phytologist* **170**: 819-834.
- Quero, J. L., Villar, R., Marañón, T., Zamora, R. y L. Poorter. 2006. Seed-mass effect in four Mediterranean *Quercus* species (Fagaceae) in contrasting light environments. *American Journal of Botany* **94**: (11): 1795-1803.
- Quero, J.L., R. Villar, T. Marañón, R. Zamora, D. Vega y L. Sack. 2008. Relating leaf photosynthetic rate to whole plant growth: drought and shade effects on seedlings of four *Quercus* species. *Functional Plant Biology* **35**: 725- 737.
- Reich, P.B., J. Oleksyn, y M.G. Tjoelker. 1994. Seed mass effects on germination and growth of diverse European Scots pine populations. *Canadian Journal of Forest Research*. **24**: 306-320.
- Reich, P. B., M. B. Walters, y D. S. Ellsworth. 1992. Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs* **62**: 365-392.
- Reich, P. B., M. B. Walters, y D. S. Ellsworth. 1997. From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **94**: 13730-13734.
- Reich, P. B., D. S. Ellsworth, y M. B. Walters. 1998. Leaf structure (specific leaf area) modulates photosynthesis-nitrogen relations: evidence from within and across species and functional groups. *Functional Ecology* **12**: 948-958.
- Rhoades, D.F., y R. G. Cates. 1976. Toward a general theory of plant-antiherbivore chemistry. Páginas 168-213 en: J.W. Wallace, y R. L. Mansell (editores). *Biochemical interactions between plants and insects*. Plenum Press, New York, Estados Unidos.
- Romero, P. 1984. Itinerario botánico por el parque de María Luisa de Sevilla. Instituto de Ciencias de la Educación, Universidad de Sevilla, España.
- Ruiz-Robledo, J. 2002. Ecofisiología de especies caducifolias y perennifolias relacionadas filogenéticamente. Tesis Doctoral. Universidad de Córdoba, España.
- Ruiz-Robledo J. y R. Villar. 2005. Relative growth rate and biomass allocation in ten woody species with different leaf longevity using phylogenetic independent contrasts PICs. *Plant Biology* **7**: 484-494.
- Salleo, S., y A. Nardini. 2000. Sclerophylly: evolutionary advantage or mere epiphenomenon? *Plant Biosystems* **134**: 247-259.

- Shipley, B. 2002. Trade-offs between net assimilation rate and specific leaf area in determining relative growth rate: relationship with daily irradiance. *Functional Ecology* **16**: 682-689.
- Shipley, B. y R. H. Peters. 1990. The allometry of seed weight and seedling relative growth rate. *Functional Ecology* **4**: 523-529.
- Sobrado, M.A. 1991. Cost-benefit relationships in deciduous and evergreen leaves of tropical dry forest species. *Functional Ecology* **5**: 608-616.
- Swanborough, P. y M. Westoby. 1996. Seedling relative growth rate and its components in relation to seed size: phylogenetically independent contrasts. *Functional Ecology* **10**: 176-184.
- Turner, I. M. 1994. Quantitative analysis of leaf form in woody plants from the world's major broadleaved forest types. *Journal of Biogeography* **21**: 413-419.
- Valdés, B., S. Talavera, y E. Fernández-Galiano. 1987. Flora vascular de Andalucía Occidental. Ketres editora, Barcelona, España.
- Valladares, F., y D. Brittes. 2004. Leaf phyllotaxis: does it really affect light capture? *Plant Ecology* **174**: 11-17.
- Valladares, F., E. Martínez-Ferri, L. Balaguer, E. Pérez-Corona y E. Manrique. 2000. Low leaf-level response to light and nutrients in Mediterranean evergreen oaks: a conservative resource-use strategy? *New Phytologist* **148**: 79-91.
- Valladares, F. y R. W. Pearcy. 1998. The functional ecology of shoot architecture in sun and shade plants of *Heteromeles arbutifolia* M. Roem., a Californian chaparral shrub. *Oecologia* **114**: 1-10.
- Valladares, F., P. Villar, M. Fernández-Pascual, S. Domínguez, J. L. Peñuelas y F. I. Pugnaire. 2002. Early performance of the leguminous shrub *Retama sphaerocarpa*: effect of fertilization versus *Rhizobium* inoculation. *Plant and Soil* **240**: 253-262.
- Van Arendonk, J. C. M., y H. Poorter. 1994. The chemical composition and anatomical structure of leaves of grass species differing in relative growth rate. *Plant, Cell and Environment*. **17**: 963-970.
- Veneklaas, E. J. y L. Poorter. 1998. Growth and carbon partitioning of tropical tree seedlings in contrasting light environments. Páginas 337-361 en: H. Lambers, H. Poorter y M. M. I.van Vuuren (editores). Inherent variation in plant growth. Backhuys Publishers, Leiden, Países Bajos.
- Villar-Salvador, P., P. Castro-Díez, C. Pérez-Rontome y G. Monserrat-Martí. 1997. Stem xylem features in three *Quercus* (Fagaceae) species along a climatic gradient in NE Spain. *Trees, Structure and Function* **12**: 90-96.
- Villar, R., A. A. Held, y J. Merino. 1995. Dark leaf respiration in light and darkness of an evergreen and a deciduous plant species. *Plant Physiology* **107**: 421-427.
- Villar, R., y J. Merino. 2001. Comparison of leaf construction costs in woody species with differing leaf life-spans in contrasting ecosystems. *New Phytologist* **151**: 213-226.
- Villar R., Ruiz-Robledo J., De Jong Y., y H. Poorter . H. 2006. Differences in construction costs and chemical composition between deciduous and evergreen woody species are small as compared to differences among families. *Plant, Cell and Environment* **29**: 1629-1643.
- Villar, R., T. Marañón, J. L. Quero, P. Panadero, F. Arenas y M. Lambers. Variation in growth rate of 20 *Aegilops* species (Poaceae) in the field: The importance of net assimilation rate or specific leaf area depends on the time scale. 2004. *Plant and Soil* **272**: 11-27.
- Villar, R., Veneklaas E. J., P. Jordano, H. Lambers. 1998. Relative growth rate and biomass allocation in 20 *Aegilops* (Poaceae) species. *New Phytologist* **140**: 425-437.
- Villar Salvador, P. 2003. Importancia de la calidad de la planta en los proyectos de revegetación. Restauración de Ecosistemas en Ambientes Mediterráneos. Páginas 65-86 en: J.M. Rey-Benayas, T. J.M., Espigares Pinilla, T. y J.M. Nicolau Ibarra, J.M. (editores.), Restauración de Ecosistemas en Ambientes Mediterráneos. Universidad de Alcalá, Asociación Española de Ecología Terrestre. ISBN: 84-8138-1049-2.
- Westoby, M., Leishman, M., y J. Lord. 1996. Comparative ecology of seed size and dispersal. *Philosophical Transaction of the Royal Society, London* **B 351**: 1309-1318.
- Williams, K., F. Percival, J. Merino, H. A. Mooney. 1987. Estimation of tissue construction cost from heat of combustion and organic nitrogen content. *Plant, Cell and Environment* **10**: 725-734.
- Wright, I.J., P. B. Reich, M. Westoby, D. D. Ackerly, Z. Baruch, F. Bongers, J. Cavender-Bares, F. S. Chapin, J. H. C. Cornelissen, M. Diemer, J. Flexas, E. Garnier, P. K. Groom, J. Gulías, K. Hikosaka, B. B. Lamont, T. Lee, W. Lee, C. Lusk, J. J. Midgley, M. L. Navas, Ü. Niinemets, J. Oleksyn, N. Osada, H. Poorter, P. Poot, L. Prior, V. I. Pyankov, C. Roumet, S. C. Thomas, M. G. Tjoelker, E. J. Veneklaas y R. Villar. 2004. The world-wide leaf economics spectrum. *Nature* **428**: 821-827.
- Wright, I.J., y M. Westoby. 2000. Cross-species relationships between seedling relative growth rate, nitrogen productivity and root vs leaf function in 28 Australian woody species. *Functional Ecology* **14**: 97-107.
- Wright I. J., Reich P.B., Cornelissen J.H.C., Falster D.S., Garnier E., Hikosaka K., Lamont B.B., Lee W., Oleksyn J., Osada N., Poorter H., Villar R., Warton D.I., Westoby M. (2005). Assessing the generality of global leaf trait relationships. *New Phytologist* **166**: 485-496
- Zamora, R., J. M. Gómez, y J. A. Hódar. 2001. Las interacciones entre plantas y animales en el Mediterráneo: importancia del contexto ecológico y el nivel de organización. Páginas 237-268 en: R. Zamora y F. I. Pugnaire de Iraola. Ecosistemas Mediterráneos. Análisis funcional. C.S.I.C., Asociación Española de Ecología Terrestre, Granada, España.

CAPÍTULO 8

Procesos de limitación demográfica

**Pedro Jordano, Fernando Pulido, Juan Arroyo,
Juan Luis García-Castaño y Patricio García-Fayos**

Resumen. *Procesos de limitación demográfica.* Este capítulo ofrece una revisión de los factores que afectan a la regeneración natural de la vegetación, considerando la serie de etapas demográficas que determinan la dinámica de una población. Son muy escasos los estudios disponibles que analizan toda la serie de eventos concatenados entre la producción de flores y frutos y el establecimiento exitoso de una planta adulta reproductiva. También son escasos los trabajos que permiten establecer los efectos aplazados que tienen las interacciones con animales a lo largo del ciclo de regeneración. La aproximación que proponemos cuantifica las pérdidas de propágulos en cada etapa demográfica e identifica “cuellos de botella” del reclutamiento que pueden colapsar la regeneración natural de una especie. Revisamos una serie de casos de estudio que ilustran diversos procesos de limitación demográfica. El uso de técnicas explícitamente demográficas es fundamental para comprender la evolución de las especies forestales Mediterráneas y para diseñar actuaciones de preservación de sus poblaciones y de su extraordinaria diversidad.

Summary. *Demographic limitation processes.* We review the main factors influencing recruitment limitation in Mediterranean woody species by considering the sequential stages that determine the demographic cycle. Very few studies examine the whole set of demographic stages, from flower production to the successful establishment of adult reproductive plants, and their influence on recruitment. There are also few studies exploring the delayed effects of animal interactions throughout the regeneration cycle, but the information on stage-specific effects is more detailed. We propose an approach that quantifies the propagule losses at each sequential demographic stage and identifies demographic bottlenecks that might collapse population growth. We review a series of case studies illustrating different limitation processes. The use of explicit demographic techniques is central to understand the evolution of Mediterranean woody species and to design sound, ecologically-based, conservation plans to preserve their extraordinary diversity.

1. Introducción

Los procesos demográficos tienen un papel crucial en la dinámica de las especies vegetales, tanto desde la perspectiva de su evolución como en lo referente a aspectos de colonización, regeneración y conservación. No obstante, la información explícitamente demográfica sobre especies Mediterráneas ha sido relativamente escasa hasta años recientes (Zamora y Pugnaire 2001). El conocimiento de la demografía de especies Mediterráneas y, especialmente, de los factores que limitan el crecimiento poblacional, es clave para llevar a cabo diseños de planes de conservación y restauración de poblaciones que tengan una sólida base ecológica. No obstante, muy raramente se consideran todos los aspectos de la biología poblacional de una especie y su conexión con el proceso demográfico de la regeneración natural (Howe 1989, Schupp y Fuentes 1995, Godínez-Alvárez y Jordano 2007).

El proceso de regeneración natural de las especies del bosque Mediterráneo, al igual que en cualquier otro ecosistema, lleva consigo la producción y establecimiento exitosos de propágulos tales como semillas y plántulas. Su resultado es el balance entre el establecimiento exitoso y las pérdidas de estos propágulos en cada una de las etapas sucesivas de la regeneración (Jordano y Herrera 1995, Wang y Smith 2002). El reclutamiento exitoso requiere la superación de una serie de etapas concatenadas a lo largo del ciclo de regeneración, en las cuales hay múltiples factores que afectan a la supervivencia de estos propágulos (Fig. 8.1). La regeneración se basa simplemente en que las semillas producidas superen los filtros selectivos impuestos por el proceso de dispersión, la supervivencia a depredadores posdispersivos, la germinación, la nascencia de plántulas, el establecimiento de brinzales y, finalmente, de adultos reproductivos (véase p. ej., Herrera *et al.* 1994, Rey y Alcántara 2000, Pulido 2002). El

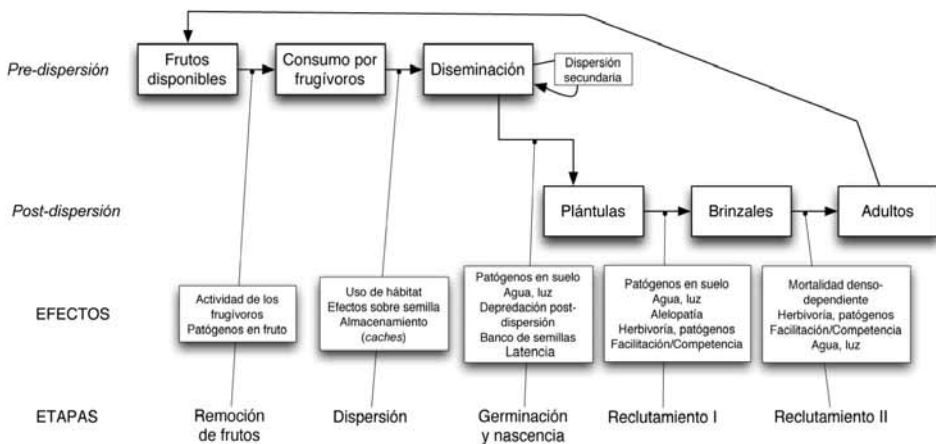


Figura 8.1. Esquema del ciclo natural de regeneración, tomando como ejemplo el caso de una especie Mediterránea, árbol o arbusto, zoócora y de larga vida. El esquema está inspirado en Herrera *et al.* (1998), Jordano y Herrera (1995) y Wang y Smith (2002). El proceso de regeneración natural tiene dos fases principales, pre- y posdispersivas que corresponden a eventos que acontecen antes y después de la llegada de semillas al suelo. En general, los estudios sobre las etapas predispersivas han estado históricamente desconectados de los referidos a las etapas posdispersivas, debido principalmente a las dificultades inherentes a seguir el destino de semillas diseminadas por diferentes agentes. En cada etapa hay unos efectos específicos que influyen sobre la probabilidad de supervivencia de los propágulos desde esa etapa a la siguiente. Estos efectos incluyen interacciones con animales (mutualistas, herbívoros), con el ambiente abiótico (luz, agua), etc. Cualquiera de estos factores es limitante si, independientemente de otros efectos, reduce la probabilidad de reclutamiento exitoso en una etapa a un valor próximo a cero.

efecto de cualquier factor que lleve consigo la disminución de la probabilidad de supervivencia, en cualquiera de estas etapas, a valores próximos a cero podría causar cuellos de botella demográficos que detuvieran la regeneración. Más aún, la incidencia de cualquiera de estas etapas depende no sólo de los factores que son específicos a ella, sino también de lo acontecido en etapas anteriores; esto es, la probabilidad de supervivencia asociada a las etapas previas a una determinada fase del reclutamiento es multiplicada por la específica de ésta, dando lugar a una probabilidad de transición dada. Esta probabilidad de transición puede ser cero o próxima a cero no sólo por efectos específicos de una fase demográfica sino por lo acontecido en las etapas previas.

Los cuellos de botella demográficos resultan de la acción de procesos de limitación. Un proceso, o su acción, limita la regeneración natural de una especie si su anulación ocasiona un incremento significativo de dicha regeneración (Clark 1998, Ehrlén y Eriksson 2000, Turnbull *et al.* 2000, Munzbergova y Herben 2005, Clark *et al.* 2007). Por ejemplo, se puede demostrar que la destrucción de semillas tras la dispersión que llevan a cabo numerosas especies (p. ej., roedores u hormigas) puede limitar el reclutamiento si atenuando o eliminando experimentalmente su acción se incrementa el número de propágulos reclutados (De Steven 1991, Hulme 1998). Incluso la acción de los mutualistas puede ser limitante: la dispersión de semillas por frugívoros podría limitar el reclutamiento si incrementos de su densidad poblacional propiciaran un mayor éxito de dispersión, como ocurre en años de buena fructificación que pueden saciar a la población de frugívoros. Se podría decir que una población experimenta limitación por dispersión si la dispersión de semillas adicionales incrementa en el establecimiento de plantas.

Algunos ejemplos de cuellos de botella demográficos (Fig. 8.1) son los impuestos por procesos bióticos (herbivoría, vecería, depredación de semillas, disponibilidad de micorrizas, etc.) y abióticos (sequía, nutrientes del suelo, ambiente lumínico, etc.). Para el escenario Mediterráneo podemos destacar algunas características claves que son compartidas por una alta proporción de la flora leñosa:

- a) Para un alto porcentaje de especies Mediterráneas, las interacciones con animales pueden ser fuertemente limitantes en procesos de reclutamiento, debido a la alta incidencia de entomofilia y zoocoria en la flora leñosa (Herrera 1995a). Este tipo de efectos es extremadamente variable en el espacio y en el tiempo (Herrera *et al.* 1998). La actividad de animales mutualistas será limitante en aquellas ocasiones en que sea insuficiente para la polinización o dispersión exitosa de una buena fracción de los óvulos y las semillas producidas, respectivamente.
- b) Para muchas especies Mediterráneas no existe información de historia natural que pueda servir de base para estudios en profundidad de estos procesos. Por ejemplo, no se conocen bien las especies de insectos depredadores de semillas asociados a numerosas especies de plantas, ni tampoco las especies defoliadoras o consumidoras de frutos en desarrollo. Este trabajo básico de catalogación y enumeración está aún pendiente para muchas especies vegetales Mediterráneas, aunque en algunos casos es bien conocido (véase p. ej., Davatchi 1958, Roques 1983).
- c) Los factores que determinan pérdidas de propágulos antes de la dispersión son muy diferentes de aquéllos que actúan tras ésta (Fig. 8.1); en la primera predominan efectos intrínsecos a la planta (p. ej., aborto), mientras que en la segunda influyen una gran variedad de factores ambientales bióticos y abióticos variables de forma compleja con la heterogeneidad ambiental (Jordano 2000, Traveset *et al.* 2003). La importancia de los factores post-dispersión es clave en el diseño de planes de manejo y restauración de hábitats.

En este capítulo revisamos algunos aspectos de limitación demográfica en especies leñosas Mediterráneas considerando los nuevos avances que se han producido en su estudio; analizamos cómo la dispersión de semillas es una etapa clave en estas especies y cómo influye en la estructura de la vegetación. Nos centraremos en especies zoócoras, aunque gran parte del material presentado y las consideraciones que se hacen son muy relevantes para otras especies con otros mecanismos de dispersión y/o requerimientos de regeneración.

2. Definiciones

La idea de limitación del reclutamiento de una especie parte de la base de que procesos ecológicos de variada índole causan pérdidas de propágulos que, de otro modo, habrían sobrevivido en lugares adecuados para el crecimiento y establecimiento. Si se elimina la acción de estos factores limitantes debería obtenerse un incremento significativo de la probabilidad de transición en cualesquiera de las etapas demográficas consideradas. Ahora bien, los conceptos más importantes en la literatura al uso (Cuadro 8.1) distan mucho de ser precisos y frecuentemente se utilizan con diferentes matices y significados ambiguos.

Podríamos hablar de cuatro conceptos clave en los procesos de limitación (Clark *et al.* 1999a, 1999b): limitaciones de la producción (*source limitation*), limitación de dispersión, limitación de reclutamiento y limitación de establecimiento. Los factores que limitan la producción de semillas viables para ser dispersadas ocurren en la etapa predispersiva y frecuentemente implican factores intrínsecos a la planta como son los patrones de asignación de recursos para la reproducción, los aspectos ligados a la biología floral (compatibilidad, expresión del sexo) y el lugar de crecimiento (luz y recursos disponibles). Pero también influyen factores bióticos extrínsecos tales como la limitación de la polinización, reduciendo el cuajado de frutos, la acción de patógenos y herbívoros sobre las estructuras reproductivas, y la actividad de los depredadores de semillas antes de la dispersión. Estas pérdidas predispersivas causan que sólo una parte del potencial reproductivo logrado tras la floración alcance la etapa de semilla desarrollada lista para ser dispersada. Frecuentemente estas pérdidas predispersivas son muy altas, debidas a una baja viabilidad intrínseca de las semillas, como en *Pistacia* spp. (Jordano 1988, 1989, Traveset 1994, Verdú y García-Fayos 1995, 2002) o *Pinus* (Roques 1983, Dormont *et al.* 1996, Robledo-Arnuncio 2004), o bien a pérdidas masivas de la cosecha tras el ataque de depredadores específicos, como en *Juniperus* spp. (Roques 1983, Roques *et al.* 1984, García 1998a).

Cuando nos referimos a limitación de la dispersión hablamos normalmente de situaciones en las que una mayor movilización de semillas aumentaría el reclutamiento poblacional (Muller-Landau *et al.* 2002). Por ejemplo, una mayor remoción exitosa de frutos por parte de los frugívoros daría como resultado mayor llegada de semillas a sitios adecuados para germinar y establecerse y, en consecuencia, un mayor reclutamiento. Los datos sobre porcentaje de frutos consumidos por animales frugívoros en el área Mediterránea indican frecuentemente que puede darse tal limitación (véase revisión en Herrera 1995). Por ejemplo, en años de producción limitada de frutos de acebuche (*Olea europaea* var. *silvestris*) el porcentaje de frutos consumidos (y de semillas dispersadas exitosamente) es en promedio 93,9% (Jordano 1987); pero en años de gran producción, que exceden la demanda de la población de frugívoros, hay una menor proporción de frutos consumidos (52,4% en promedio) y el resultado es una mayor pérdida de frutos y semillas debida a la acción de los patógenos. La dispersión es limitante porque si aumentase la abundancia de frugívoros en estos años de mayor producción, cabría esperar aumentos de la remoción exitosa de los frutos y mayor llegada de semillas a lugares de germinación. Se observa una situación similar en áreas de acebuchar degradadas, con escasez de frugívoros, donde el porcentaje de frutos consumidos es muy bajo (Alcántara *et al.* 1997, Rey y Alcántara 2000).

CUADRO 8.1

Glosario

Limitación de la dispersión (*Dispersal limitation*). Proceso por el cual las semillas no alcanzan a ser dispersadas en cantidad suficiente como para llegar a todos los puntos donde el establecimiento podría ser exitoso.

Limitación del reclutamiento (*Recruitment limitation*). Proceso por el cual las semillas dispersadas exitosamente no alcanzan a reclutar como brinzales y, eventualmente, adultos en todos los puntos que son favorables para su crecimiento y supervivencia.

Limitación de la regeneración (*Regeneration limitation*). Es el proceso por el cual las semillas producidas en un determinado evento reproductivo no llegan a regenerar la población adulta. La limitación se puede producir en la fase de fructificación y crecimiento de los frutos (predispersión), en la de dispersión o en la de reclutamiento.

Vecería (*Masting*). Patrón de fructificación sincronizado a escala poblacional, en el que se dan años ocasionales de producción elevada separados por períodos de muy escasa o nula producción.

Hipótesis de Janzen-Connell. Postula que el principal beneficio de la dispersión de semillas es el alejamiento de éstas de la planta madre, escapando de la alta mortalidad denso-dependiente debida a patógenos, depredadores de semillas y/o herbivoría que tiene lugar bajo la copa materna. Predice que el punto de mayor probabilidad de reclutamiento se produce a cierta distancia de la planta materna, donde se maximiza conjuntamente la probabilidad de llegada de la semilla y la probabilidad de supervivencia a depredadores tras la dispersión.

Dispersión secundaria (*Secondary dispersal*). Proceso por el cual las semillas ya dispersadas en el suelo son movilizadas a otros lugares. Generalmente es un proceso mediado por animales (roedores, hormigas, ungulados, coleópteros).

Almacenamiento de semillas (*Scatter hoarding, caches*). Proceso de dispersión primaria o secundaria por el cual un animal deposita alimento (generalmente semillas) en lugares concretos (depósitos, almacenes o *caches*) para recuperarlas más tarde. Las semillas de depósitos que permanecen ocultos, sin ser re-descubiertos, pueden germinar exitosamente y contribuyen al reclutamiento. El proceso por el cual se dispersan las semillas de esta forma se denomina sinzoocoria.

Dispersión de semillas (*Seed dispersal*). Movimiento de las semillas desde las ramas del pie de planta materno. Se habla de “dispersión a larga distancia” frecuentemente sin precisión, para referirse a movimientos de la semilla más o menos lejos de la planta madre, generalmente fuera de la copa o del vecindario inmediato. En un sentido más concreto, se usa para el movimiento de las semillas a otras poblaciones o rodales.

Diseminación (*Dissemination*). Implica el proceso de dispersión (movimiento) de la semilla y el de su deposición en un lugar determinado. El patrón de diseminación que efectúa un frugívoro está definido por su patrón de movimientos y por el tipo de microhábitat donde deposita las semillas.

Depredación de semillas (*Seed predation*). Consumo de semillas por depredadores (invertebrados o vertebrados), bien de semillas maduras bien en desarrollo. El ataque a los frutos maduros no siempre conlleva depredación de semillas. Además, el consumo de la semilla por un depredador potencial puede ser parcial (dañando sólo parcialmente al embrión), sin afectar a su probabilidad de germinación.

Lluvia de semilla (*Seed rain*). Cantidad de semillas que alcanzan una ubicación determinada en el espacio. Generalmente se cuantifica por medio de “trampas” de semilla.

Sombra de semilla (*Seed shadow*). El área y/o patrón espacial de distribución de las semillas caídas en el suelo, bien sea pasivamente o diseminadas por los dispersores. Frecuentemente se usa para designar el patrón espacial de diseminación de una planta individual, aunque se puede referir también a una especie o población, o al patrón generado por una o varias especies frugívoras.

Generalmente este tipo de limitación se refiere a incrementos de la regeneración sobre la que puede observarse en un área determinada, y se pone de manifiesto con experimentos de “aumento del sembrado”, esto es, incrementando experimentalmente la densidad de semillas dispersadas más allá de los valores medios que pueden observarse en condiciones naturales (Turnbull *et al.* 2000, Munzbergova y Herben 2005). Pero la limitación de la dispersión puede operar a mayores escalas, limitando la llegada de semillas a otras poblaciones o rodales distantes (pero adecuados) para la supervivencia y el reclutamiento. Este tipo de limitación se puede poner de manifiesto con experimentos de “introducción de semillas”, esto es, siembra de semillas de una especie concreta en rodales o áreas donde no hay evidencia de que la especie esté presente (Turnbull *et al.* 2000). Los estudios comparativos al respecto son escasos (Eriksson y Jakobsson 1998, Kiviniemi y Eriksson 1999, Ehrlén y Eriksson 2000) y prácticamente inexistentes en nuestra área.

En un estudio anterior (Jordano 2001) ya hemos revisado otros factores de limitación de la dispersión, abogando por una definición más amplia de este concepto, expandida, que abarque los efectos aplazados que tienen los animales frugívoros sobre el reclutamiento de las plantas. Estas consecuencias exceden las etapas de remoción de frutos y diseminación (llegada de semillas, Fig. 8.1) para alcanzar a etapas más tardías de la regeneración. Por ejemplo, los frugívoros pueden limitar el reclutamiento efectuando una dispersión fuertemente contagiosa (agregada espacialmente) de las semillas o diseminando a lugares (microhábitats) donde el riesgo de depredación es alto (Howe 1989). Estas consideraciones son importantes porque muy frecuentemente los lugares de mayor probabilidad de llegada de semillas no son los de mayor probabilidad de supervivencia a depredadores o los de mayor probabilidad de germinación o nascencia exitosa de las plántulas (Schupp 1995). En este sentido, simplemente habría que hablar de limitación de la producción (*source limitation*), limitación de la diseminación (que incluye la dispersión de semillas y su llegada a los sitios de germinación) y limitación del establecimiento. La limitación del reclutamiento abarcaría los procesos que incluyen la diseminación y el establecimiento; junto con las limitaciones de la producción definirían los limitantes de la regeneración natural (Fig. 8.1, Cuadro 8.1; Jordano 2001). Las etapas del ciclo de regeneración natural se dividirían en pre- y posdispersivas (Fig. 8.1), correspondiendo a antes y después de la llegada de las semillas al suelo.

La llegada de las semillas al suelo supone ciertamente un evento importante en la demografía de las plantas pues señala el inicio de las fases de establecimiento. Hay un gran número de trabajos que han abordado los procesos de limitación que se dan en estas fases de la regeneración pero son muy escasos los que establecen una relación con los eventos ocurridos en la etapa de diseminación. Así, la mayoría de los estudios parten del análisis de la lluvia de semillas y de las pérdidas de propágulos que ocurren tras la llegada de semillas al suelo (Herrera *et al.* 1994, Jordano y Herrera 1995, García 1998b, Alcántara *et al.* 2000, Rey y Alcántara 2000, Gulias *et al.* 2004) (véase, no obstante Traveset *et al.* 2003; Pulido y Díaz 2005) y pocas veces es posible establecer el efecto directo de una especie concreta de dispersor (Calviño-Cancela 2002, Jordano y Schupp 2000, Valido y Nogales 1994, Wenny 2000).

3. Casos de estudio

Cada vez son más numerosos los estudios que abordan explícitamente la visión conjunta de una serie completa de etapas demográficas y su efecto sobre el reclutamiento final. La información se sintetiza normalmente en forma de proporciones de propágulos reclutados en cada etapa específica y en la proporción reclutada desde el inicio hasta cada etapa (probabilidad acumulada de reclutamiento) (véase Cuadro 8.2). Ejemplos bien trabajados de especies concretas para las cuales podemos ilustrar procesos de limitación demográfica son: *Quercus pyrenaica* (Gómez *et al.* 2003, Pulido y Díaz 2004), *Prunus mahaleb* (Jordano y Schupp 2000), *Frangula alnus* (Hampe y Arro-

CUADRO 8.2.

Diseño de estudios de campo para la estima de probabilidades de transición entre estadios demográficos

El contexto más habitual de los estudios demográficos en especies forestales es el análisis de su ciclo de regeneración, que suele aplicarse para comprender tanto la dinámica de especies dominantes como de las que tienen carácter relicto, habitualmente amenazadas. La regeneración es un proceso dinámico por el que nuevos individuos se incorporan a la población reproductora a medida que otros desaparecen como consecuencia de la mortalidad natural o inducida. Este proceso implica una serie de transiciones entre estados (flor, fruto iniciado, fruto en desarrollo (< 50% del tamaño definitivo), fruto desarrollado, fruto consumido, semilla dispersada, semilla germinada, plántula, brinzal y adulto) cada uno de los cuales ocurre con una probabilidad de transición específica, P_t . Se dice que un factor limita una transición cuando cabe esperar un aumento de la correspondiente P_t en respuesta a la atenuación del factor limitante, por ejemplo una adición de semillas o una exclusión de herbívoros. El objetivo de los estudios de campo es determinar los valores de P_t específicos de cada transición entre las etapas sucesivas, lo que permite construir una curva de supervivencia que integra todas las fases y estudiar el efecto de los factores ambientales sobre la forma de la curva o sobre los valores de P_t de una parte de ella.

La imposibilidad de estudiar todas las fases del ciclo en plantas muy longevas es una seria limitación que obliga a distinguir entre “fases accesibles” (de flor a brinzal) que se estudian de forma directa en períodos relativamente breves y “fases no accesibles” cuyas limitaciones son deducidas con métodos indirectos.

a) Diseño experimental para las fases accesibles

En general los diseños de estudios de este tipo representan una mezcla de métodos observacionales y manipulativos, que se aplican según la fase del ciclo vital de que se trate. En todas las fases la variable dependiente (variable “respuesta”) es precisamente P_t , cuyo valor está sujeto a variaciones en función de ciertas variables independientes (“factores”). Típicamente estos factores son la densidad de individuos de la misma u otras especies o la disponibilidad de recursos en la fase predispersiva, mientras que en la fase posdispersiva suelen emplearse distintas combinaciones de factores abióticos (niveles de luz, agua y nutrientes) y bióticos (presencia o abundancia de polinizadores, dispersores o herbívoros). Aunque lo deseable sería conocer estos procesos en condiciones naturales, la complejidad de las relaciones implicadas suele obligar a estudiar parte de ellos en condiciones controladas.

La estima de probabilidades de transición se basa generalmente en los siguientes procedimientos:

- *Floración*: seguimiento de yemas marcadas antes de su apertura hasta el desarrollo completo de los órganos reproductivos femeninos; estima del porcentaje de yemas no abiertas y brotes o flores no desarrollados por factores climáticos desfavorables o por defoliadores.
- *Fertilización* (cuajado de los frutos): seguimiento de flores femeninas marcadas hasta el inicio del crecimiento de los frutos; estima del porcentaje de flores polinizadas y del porcentaje de éstas que han sido fertilizadas (a menudo sólo es posible conocer el porcentaje acumulado tras estos dos eventos).
- *Fructificación*: seguimiento de frutos cuajados hasta que alcanzan su tamaño definitivo; estima del porcentaje de frutos cuajados que dan semillas viables para la dispersión, distinguiendo entre incidencia de causas de inviabilidad abióticas (déficit de algún recurso) y bióticas (interacciones con enemigos naturales).

Estos tres procesos predispersivos suelen estudiarse también mediante la instalación de “trampas” o colectores que recogen los propágulos caídos por distintas causas de inviabilidad, cuya incidencia se estima al final del período de caída de frutos viables.

- *Dispersión*: observación directa del comportamiento de animales dispersores y/o recuperación de semillas marcadas; estima del porcentaje de frutos movilizados y el porcentaje de éstos que se depositan en sitios seguros.
- *Consumo posdispersivo*: seguimiento de semillas dispersadas marcadas que desaparecen por la acción de depredadores.

- *Germinación-emergencia*: seguimiento de semillas sembradas en condiciones generalmente controladas hasta la aparición de la radícula y/o la plúmula.
- *Establecimiento*: seguimiento de plántulas controladas o emergidas de forma natural hasta que la curva de supervivencia tienda a estabilizarse, lo que bajo un régimen climático mediterráneo ocurre al final del primer o segundo verano después de la emergencia.

Los procesos posdispersivos típicamente evalúan la calidad de distintos microhábitats como “sitios seguros” para el éxito de cada fase; como resultado se estiman las probabilidades acumuladas que cada microhábitat tiene de reclutar nuevos individuos.

b) Análisis de datos en estudios que comprenden varias fases del ciclo reproductivo

El resultado más habitual al final de un estudio de este tipo es una curva de supervivencia que puede describir la pérdida de potencial reproductivo (descenso en el número de propágulos vivos) de uno o más estadíos. En general, debido a las peculiaridades metodológicas de cada fase, se suele disponer de curvas de supervivencia de frutos cuajados, semillas y/o plántulas. Idealmente, debería fijarse como objetivo la curva que describiese el cambio en el número de propágulos desde la flor al brinzal leñoso, aunque este reto sólo se ha abordado con unas pocas especies leñosas (véase Tabla 8-1).

Independientemente de la curva de supervivencia estimada, los métodos analíticos disponibles evalúan diferencias en la forma de las curvas obtenidas en distintas situaciones (aprovechando la variabilidad existente en los microhábitats naturales o induciéndola mediante tratamientos manipulativos de ciertos recursos supuestamente limitantes). Estos métodos de *análisis de supervivencia* tienen como única exigencia un tamaño de muestra suficiente y la capacidad del investigador para clasificar los individuos como vivos o muertos al final del intervalo de tiempo considerado. Un buen tratamiento de estos métodos en un contexto ecológico puede consultarse en Fox (1993).

Alternativamente al análisis de supervivencia clásico, el investigador puede estar interesado sólo en el resultado final de cada fase (porcentaje de propágulos vivos), dirigiendo su esfuerzo al análisis de las relaciones causales que se establecen entre esta variable y los factores abióticos y bióticos de interés. En este caso el método más extendido es el análisis de vías (*path analysis*) (Mitchell 1992, Hatcher 1994), capaz de cuantificar el valor explicativo de un conjunto amplio de variables independientes relacionadas como determinantes de los distintos componentes del éxito reproductivo. Este método es una extensión de los análisis de regresión tradicionales cuya principal virtud es la de permitir aislar efectos causales directos e indirectos. Un inconveniente serio es la necesidad de tamaños muestrales elevados.

Las dos aproximaciones mencionadas se han mostrado útiles a la hora detectar *cuellos de botella* en el ciclo de regeneración, es decir, transiciones que ocurren con una probabilidad muy baja o factores con una influencia relativa muy elevada que difuminan los efectos de otros factores aunque éstos tengan efectos parciales significativos.

yo 2002), *Phillyrea latifolia* (Herrera *et al.* 1994, Jordano y Herrera 1995), *Pistacia* spp. (Jordano 1988, 1989, Verdú y García-Fayos 1995, 1998a, b, 2002), *Rhamnus* spp. (Traveset *et al.* 2003, Gulias *et al.* 2004), *Olea europea* var. *sylvestris* (Jordano 1987, Alcántara *et al.* 2000, Rey y Alcántara 2000), *Juniperus* spp. y *Taxus* (Jordano 1991, García *et al.* 1996, García 1998b, García *et al.* 1999, García *et al.* 2000a, García *et al.* 2000b, Pulido y Díaz 2005), entre otros (Tabla 8.1).

En los siguientes apartados revisamos brevemente algunos casos de estudio que, a nuestro modo de ver, ilustran algunas formas importantes de limitación demográfica en especies leñosas Mediterráneas. La lista no es exhaustiva pero hemos intentado sintetizar los ejemplos más claros de factores que influyen de forma determinante en cada etapa ilustrada en la Fig. 8.1.

La principal dificultad de este tipo de trabajos (Cuadro 8.2) estriba en poder enlazar de forma concatenada todas las etapas demográficas consideradas, muy especialmente cuando el objetivo es analizar el efecto directo de las interacciones mutualistas de determinadas especies de polinizadores o frugívoros (Jordano 2000, Wang y Smith 2002); o cuando se pretenden estimar las probabilidades de transición de las fases de plántula y brinzal a adul-

TABLA 8. 1

Probabilidades de transición entre etapas del ciclo natural de regeneración de algunas especies mediterráneas. Se resumen los datos aportados por los autores citados para cada etapa: la probabilidad de transición específica de cada etapa, es decir, la probabilidad de supervivencia exitosa a esa etapa. Para la mayor parte de las especies estudiadas se dispone de datos para varias poblaciones o tipos de hábitat y los valores tabulados corresponden a promedios; normalmente existe una gran variación entre microhábitats y/o años de estudio.

Especie (población)	Fructificación	Fruto final	Semilla viable	Semilla dispersada	Super-vivencia a depredadores postdispersión	Germinación y nascencia (acum.)	Super-vivencia al 1º verano	Super-vivencia al 2º verano	Referencia
<i>Phillyrea latifolia</i> , Bosque			0,61	0,33	0,59	0,04	0,15	0,53	Jordano y Herrera (1995)
<i>Phillyrea latifolia</i> , Matorral			0,45	0,77	0,46		0,15	0,53	Jordano y Herrera (1995)
<i>Pistacia lentiscus</i>	0,75	0,46	0,06	0,83	0,96				Jordano (1989)
<i>Pistacia lentiscus</i>	0,45		0,09	0,50			0,07		(Verdú y García-Fayos 1995, 1998a)
<i>Pistacia terebinthus</i>		0,04-0,28		0,98					(Traveset 1994)
<i>Olea europaea</i> , var. <i>syvestris</i>		0,67	0,70	0,53		0,39	0,09	0,85	Jordano (1987) Rey y Alcántara (2000)
<i>Quercus ilex</i> , Bosque	0,69	0,56	0 (1)				0,56	0,90	(Pulido y Díaz 2004)
<i>Quercus ilex</i> , Dehesa	0,64	0,48	0,09 (1)			0,73	0,14	0,90	(Pulido y Díaz 2004)
<i>Quercus suber</i>			0,74 (2)			0,49	0,005	0,00	(Herrera 1995b)
<i>Quercus ilex</i>			0,02 (2)			0,75			(Gómez 2004)
<i>Quercus pyrenaica</i>			0,008 (2)		0,04		0,40-0,70	0,017	(Gómez <i>et al.</i> 2003)
<i>Frangula alnus</i>	0,48	0,07		0,36	0,10		0,31		(Hampe y Arroyo 2002)
<i>Prunus mahaleb</i>	0,38	0,99	0,98	0,78	0,54	0,29	0,12	0,02	Jordano (1993 #5181], 1995 y obs. pers.) Jordano y Schupp (2000 y obs. pers.)
<i>Rhamnus ludovici-salvatoris</i>	0,47		0,88	0,95	0,03	0,03	0,32		(Traveset <i>et al.</i> 2003)
<i>Juniperus communis</i>			0,09	0,65		< 0,001			(García 1998b, García <i>et al.</i> 2000a, García 2001)
<i>Stipa tenacissima</i>					0,60	0,08	0,32	0,19	(Gasque y García-Fayos 2003, 2004)

(1) Bajo árbol; (2) Lejos de árbol

to reproductivo en estas especies de vida larga. Muy pocos estudios han documentado estos aspectos.

Por ejemplo, el trabajo pionero de Jordano y Herrera (1995) no pudo documentar los patrones de remoción de frutos por cada especie frugívora dispersora de *Phillyrea latifolia* o sus patrones de uso de hábitat (véase también Alcántara *et al.* 2000, Rey y Alcántara 2000). Sólo en sistemas relativamente simples de interacción planta-frugívoros es posible seguir el destino de semillas cuya diseminación se puede asignar de forma inequívoca a una especie concreta de dispersor (Reid 1989, Julliot 1997, Wenny y Levey 1998, Wenny 2000). Es posible inferir la contribución relativa de cada especie de frugívoro a la lluvia de semillas de un tipo concreto de microhábitat por medio de inferencias basadas en datos de frecuencias y tipo de movimientos de los animales y de densidad de semillas en el suelo (Jordano y Schupp 2000, García-Castaño 2001; véase también Jordano *et al.* 2007). Por otra parte, la estima de probabilidades de transición a las fases adultas sólo es factible de abordar en el marco de modelos matriciales, a partir de censos “estáticos” de las poblaciones (Cuadro 8.3) (Caswell 2000, García e Iriondo 2002).

CUADRO 8.3

Análisis demográficos para especies de vida larga

a) Modelos de crecimiento

Modelización del cambio en el número de individuos con el tiempo y extracción de parámetros del crecimiento (tasas de crecimiento instantánea y finita). No aplicable a especies de vida larga.

b) Tablas de vida horizontales

Estudian el riesgo de mortalidad específico de la edad (inadecuado para especies de vida larga). Datos de campo: número de individuos vivos y tasas de fecundidad.

c) Tablas de vida verticales o estáticas

Referidas a un segmento del período vital, sin hacer seguimiento a lo largo del tiempo sino realizando una estima a través de un corte instantáneo (se asume que la población es estable en ese momento). Genera una curva de supervivencia para una cohorte.

d) Modelos matriciales

Proyectan la evolución de la estructura de una población suponiendo que no cambian las condiciones iniciales; realiza predicciones asumiendo que no cambian las tasas vitales registradas. Se usan diagramas de lazos que reflejan las transiciones entre estados de tamaño o edad, así como las fecundidades. Datos necesarios: número de individuos en tiempos t y $t+1$ en cada clase, tasas de supervivencia, transiciones entre clases y fecundidades. Sensible al tamaño de muestra (30-50 individuos idealmente). Matriz de Leslie para clases de edad y Matriz de Lefkovich para clases de tamaños.

Por iteración se obtiene la evolución de la estructura estable de la población, una vez superada la fase de comportamiento pasajero. Se puede calcular la distribución estable de la población, su tasa de crecimiento, λ , y el valor reproductivo específico de cada clase.

Mediante análisis prospectivos de perturbaciones se puede estimar el efecto de cambios en tasas vitales (supervivencia, crecimiento, fecundidad) sobre el crecimiento de la población. El cambio en λ es la *sensibilidad* y da idea del valor relativo de esa tasa como determinante de la evolución de la población. La *elasticidad* evalúa la contribución relativa de cada transición al cambio de λ .

Mediante análisis retrospectivos se puede evaluar qué transición ha ejercido mayor influencia en la variabilidad actual de una determinada tasa vital.

Hay varias descripciones básicas de estos métodos (García e Iriondo 2002, Godínez-Álvarez *et al.* 2002, García 2003, Godínez-Álvarez y Jordano 2007) y también detalladas (Caswell 1989, 2000).

3.1. Limitación de semillas (*source limitation*)

Los estudios con *Pistacia* spp. y *Juniperus* spp. ponen de manifiesto la importancia de la producción inicial de semillas viables como limitante del reclutamiento posterior. La limitación de semillas o *source limitation* (Cuadro 8.1) implica que no se producen suficientes semillas viables para ser dispersadas a todos los lugares potencialmente disponibles para el establecimiento exitoso. Por ejemplo, en *P. lentiscus* raramente son viables más del 10,0% de las semillas producidas en frutos de tamaño definitivo (Jordano 1989). Este patrón es bastante general aunque se observan variaciones entre años y entre localidades, posiblemente asociadas a variaciones de la densidad de pies masculinos y femeninos (Verdú y García-Fayos 1998b). La baja viabilidad de las semillas se debe a la extendida incidencia de partenocarpia en este género. Los frutos partenocárpicos inician su desarrollo tras la polinización en flores que han recibido polen, aunque luego no ocurra fertilización debido a un fuerte retraso en la singamia (Grundwag 1976, Verdú y García-Fayos 2002). Aunque el éxito de dispersión de semillas de *P. lentiscus* es alto (> 80,0%) (Jordano 1989) la mayor parte de las semillas dispersadas es inviable.

El caso de *Juniperus* spp. es similar, al tener una alta incidencia de semillas inviables (Ortiz *et al.* 1998, García *et al.* 2000a, Montesinos 2007, Montesinos *et al.* 2007). Por ejemplo, las poblaciones meridionales de *J. communis* son las de mayor número de semillas/gálibulo, pero a la vez tienen el mayor porcentaje de semillas inviables. Este efecto es probablemente debido a limitaciones de la polinización, ya que la frecuencia de semillas inviables aumenta con la precipitación (García *et al.* 2002). Además, los niveles de depredación de semillas y daño a los gálibulos antes de la dispersión son muy elevados y pueden dar lugar a fracasos de la producción de la cosecha de conos justo antes de la dispersión. Los daños están causados principalmente por una alta frecuencia de depredación pre-dispersiva por himenópteros de la familia Torymidae (*Megastigmus* spp.), entre otros insectos, cuyas diferentes especies son específicas de diferentes enebros y sabinas (Roques 1983, Roques *et al.* 1984) (véase también García *et al.* 2000a).

3.2. Limitación de la diseminación

El hecho de que las interacciones con animales frugívoros sean de gran importancia en las etapas de diseminación de muchas especies leñosas Mediterráneas causa que puedan producirse colapsos de la dispersión de semillas y de su llegada a los sitios adecuados para la germinación y nascencia de plántulas. Si la abundancia de frugívoros o su actividad no es suficientemente alta, la mayor parte de las semillas no serán dispersadas y caerán bajo la planta madre, pudiendo experimentar una mortalidad desproporcionada. La situación más dramática ocurre en áreas deforestadas, donde se ha esquilado la fauna, tales como en fragmentos de bosque, áreas de pastizal, zonas agrícolas, etc. En este tipo de hábitats la movilización de semillas es insuficiente para garantizar la llegada a los sitios de establecimiento tal y como se ha puesto de manifiesto frecuentemente en hábitats tropicales (Wunderle 1997, Wijdeven y Kuzee 2000, Zimmerman *et al.* 2000). En la Península Ibérica, varios trabajos han mostrado cómo la actividad de zorzales y mirlos en fragmentos pequeños de sabinar albar (*Juniperus thurifera*) es muy reducida y se traduce en pérdidas de semillas por una depredación excesiva de propágulos no dispersados (Santos y Tellería 1994, Santos *et al.* 1999). En general, no obstante, los porcentajes de remoción de frutos por los frugívoros alcanzan valores altos, entre 30 y >90% (Tabla 8.1) aunque muy variables entre especies, hábitats y años. Es decir, aparentemente la remoción de

frutos no suele ser limitante, aunque puede reducirse mucho en áreas degradadas y/o severamente fragmentadas (Verdú y García-Fayos 1996, Alcántara *et al.* 1997, Santos *et al.* 1999). Algunos estudios con *Phillyrea latifolia* y *Olea europaea* han documentado menor éxito de remoción de frutos por los frugívoros en años de alta producción de frutos (un fenómeno de saciación de los dispersores en años de alta producción, donde la super-abundancia de frutos causa mayores pérdidas). No obstante, la mayor producción de frutos compensa esta menor probabilidad de remoción y determina un mayor número absoluto de semillas movilizadas (Jordano 1987, Herrera *et al.* 1994).

Independientemente de estas limitaciones cuantitativas de la cantidad de semillas movilizadas, el proceso de dispersión puede estar limitado espacialmente en distancia y en extensión. Esto es, puede ocurrir que las semillas sean dispersadas a corta distancia y agregadamente, resultando una distribución fuertemente contagiosa de la sombra de semillas. Estos “puntos calientes” de llegada de semillas pueden o no coincidir con los sitios más apropiados para la supervivencia de las semillas y, posteriormente, de las plántulas. La Fig. 8.2 muestra las sombras de semillas de pino laricio (*Pinus nigra*) y cerecino (*Prunus mahaleb*) en un área donde coexisten en la Sierra de Cazorla (García-Castaño 2001). La dispersión predominantemente anemócora de *P. nigra* origina un patrón muy diferente al de *P. mahaleb*. Ambas especies tienen sombras de semillas fuertemente agregadas, generalmente en las proximidades de adultos reproductivos o de rodales con mayor densidad de árboles. En el caso de *P. mahaleb* el patrón es más variable, predominando los puntos con una sola semilla o ninguna en contraste con unos pocos puntos donde se da una fuerte concentración de semillas dispersadas. Este fuerte contagio está asociado a los patrones de movimiento y uso de diferentes microhábitats por los principales frugívoros, que prefieren los sitios con mayor cobertura de vegetación (Jordano y Schupp 2000). El patrón agregado es muy consistente entre años (véase capítulo 3). La sombra de semillas de *P. nigra* es ligeramente más homogénea, habiendo mayor frecuencia de puntos del bosque que reciben una abundancia intermedia de semillas (García-Castaño 2001; P.A. Tiscar, com. pers.). Estas diferencias entre especies zoócoras y anemócoras son apreciables en general; las especies dispersadas por viento tienden a ser registradas en una mayor proporción de las trampas de semillas (McEuen y Curran 2004).

Otros estudios han mostrado patrones fuertemente agregados de la diseminación de especies zoócoras Mediterráneas (García-Castaño 2001), generalmente asociados a una marcada heterogeneidad del paisaje, con áreas de mayor cobertura de árboles y arbustos- que atraen mayor cantidad de semillas- y áreas abiertas (suelo abierto y rocoso) donde la llegada de semillas es muy limitada (García 1998b, Verdú y García-Fayos 1998c, Jordano y Schupp 2000, García 2001, Traveset *et al.* 2003, Verdú y García-Fayos 2003, Gulias *et al.* 2004, Verdú *et al.* 2004, Montesinos 2007, Montesinos *et al.* 2007). En general, aunque la diseminación no esté limitada en cantidad de semillas movilizadas, es claro que la limitación se genera por el fuerte contagio que la actividad de los frugívoros marca a la sombra de semillas, limitando la distancia de dispersión y su extensión. Un cambio en el patrón espacial de diseminación –aun manteniendo constante el número de semillas dispersadas– podría resultar en mayor reclutamiento pero siempre y cuando el cambio consista en que llegue un menor número de semillas a aquéllos lugares donde una alta densidad de semillas implicara un mayor riesgo de que éstas fueran consumidas. Es decir, si se produce un redireccionamiento de la dispersión de semillas a los lugares de mayor probabilidad de reclutamiento. En algunos casos en que ha sido posible seguir la actividad de los frugívoros (Wenny y Levey 1998, Wenny 2000) se ha determinado que puede haber diseminación dirigida a sitios de mayor probabilidad de reclutamiento de plántulas y brinzales.

Este proceso se ha denominado “dispersión dirigida” (Wenny 2001). En cierta forma, un objetivo primordial de los desarrollos de técnicas de reforestación eficientes debería ser diseñar actuaciones de dispersión dirigida (con semillas y/o plántulas), especialmente con especies cuya diseminación es limitada, a fin de maximizar el éxito de la regeneración.

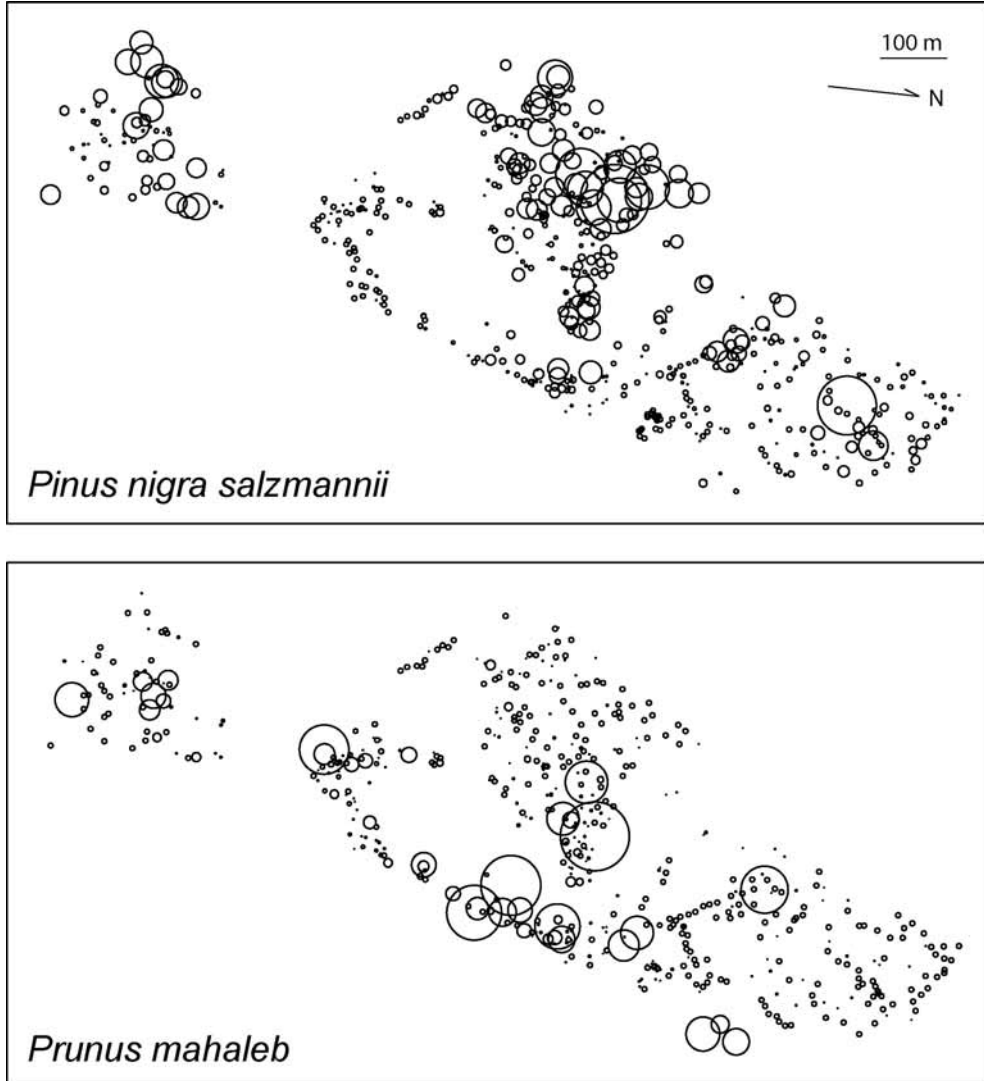


Figura 8.2. Patrón espacial de dispersión de semillas de pino laricio (*Pinus nigra* subsp. *salzmannii*) y de cerecino (*Prunus mahaleb*) en el Parque Natural de las Sierras de Cazorla, Segura y Las Villas, años 1997-1999 (García-Castaño 2001). Se representa sólo una parte de una de las áreas (Nava de las Correhuelas) estudiada por medio de una red de trampas de semillas (N= 613 puntos de muestreo). La distribución de la especie zoócora (*P. mahaleb*) es más heterogénea espacialmente que la especie anemócora (*P. nigra*). En el caso del cerecino la lluvia de semillas es más agregada: unos pocos puntos reciben gran cantidad de semillas pero son también numerosos los puntos con 1 semilla (círculos más pequeños) y son infrecuentes los puntos con valores intermedios. En el caso del pino la variación entre puntos, aunque marcada, es menor. Se observa también la segregación espacial de la lluvia de semillas de las dos especies, que gravita en cada caso hacia la zona de mayor densidad de adultos reproductivos.

3.3. Limitación del establecimiento

Una vez dispersadas, las semillas afrontan en el suelo fuertes pérdidas debidas, por una parte, a factores abióticos como la disponibilidad de agua, presencia de hojarasca, granulometría del sustrato, etc., que limitan la probabilidad de germinación. A tales efectos hay que sumar, en especies zoócoras, la influencia que puedan tener los animales frugívoros sobre la capacidad de germinación debida a efectos del paso por el tubo digestivo (Traveset 1998, 2002, Verdú y Traveset 2004) y a la calidad de los micrositos donde son depositadas las semillas (Schupp 1993). Aunque estos efectos de los frugívoros en la etapa de diseminación pueden trascender a etapas posteriores de la nascencia de plántulas y su establecimiento, es frecuente que estas etapas posteriores alteren considerablemente el patrón de diseminación (Rey y Alcántara 2000). El mecanismo principal por el que esto ocurre es la existencia de conflictos entre la calidad de un determinado microsito para la germinación de la semilla y la que puede después mostrar para la supervivencia y crecimiento de la plántula (Schupp 1995).

Los ejemplos de las discordancias entre las etapas de diseminación y establecimiento son numerosos. En *P. mahaleb* los lugares de alta probabilidad de supervivencia de las semillas a la depredación por el ratón de campo (*Apodemus sylvaticus*), tales como los espacios de suelo rocoso con escasa cobertura vegetal, son inadecuados para la supervivencia exitosa de las plántulas, debido a la elevada insolación; para éstas los mejores micrositos se encuentran bajo árboles y arbustos, aunque ahí la probabilidad de depredación en la etapa de semilla dispersada es muy alta (García-Castaño 2001, P. Jordano y E.W. Schupp obs. pers.).

Aunque ya hemos comentado que *J. communis* muestra un patrón general de limitación de la viabilidad de las semillas, los estudios de García *et al.* (1996, 1999, 2000a, 2001, 2002) indican una fuerte limitación por reclutamiento que ocurre con posterioridad a la dispersión. Los principales dispersores de este enebro en Sierra Nevada (Granada), el mirlo capiblanco (*Turdus torquatus*) y el zorzal charlo (*T. viscivorus*) movilizan una gran cantidad de semillas, aunque muchas de ellas son inviables y ello causa que el número de semillas sanas dispersadas sea muy bajo y que la nascencia de plántulas esté fuertemente limitada. Por tanto, los efectos de la limitación de semilla trascienden a la etapa de reclutamiento temprano (Tabla 8.1). La actividad de las aves, mediada por sus preferencias de uso de diferentes microhábitats, causa una sombra de semillas fuertemente contagiosa, con altas densidades bajo la planta madre; en este microhábitat la germinación puede ser alta—especialmente en años de buena producción de semillas—pero la supervivencia de las plántulas es muy baja. Por el contrario, las zonas húmedas de borreguil, aunque reciben menor lluvia de semillas favorecen el establecimiento exitoso de un mayor número de plántulas. El paisaje heterogéneo causa que la llegada de semillas sea limitante en los microhábitats más favorables para las plántulas y que, a escala espacial amplia, el reclutamiento efectivo esté asociado a áreas de borreguil, siendo la regeneración mucho más lenta en las extensas laderas secas donde se concentra en las bases de las rocas, un microsito favorable para las plántulas y brinzales en estas condiciones. En otras especies, como *J. thurifera*, se pueden observar patrones análogos (Montesinos *et al.* 2007).

En especies de *Quercus* las etapas posdispersivas son claves en el reclutamiento, que frecuentemente se encuentra limitado por elevadas pérdidas de bellotas dispersadas, generalmente debidas a depredación por *A. sylvaticus* (Gómez 2004, Gómez *et al.* 2003, Pulido y Díaz 2005). Además, el consumo de las plántulas y brinzales es muy elevada, determinando a menudo probabilidades de supervivencia $\leq 2\%$ y probabilidades de reclutamiento de plántulas establecidas $\ll 0,001\%$ (Tabla 8.1). Esta combinación de alta tasa de depredación de semillas e impacto extensivo de la herbivoría sobre plántulas resulta en una fuerte limitación del establecimiento de estas especies y parece una característica general de la regeneración del género en nuestra zona (Pulido y Díaz 2005).

Los efectos de las etapas de establecimiento pueden ser de gran importancia porque tienen el potencial de borrar o anular el patrón espacial de reclutamiento originado en etapas precedentes. Los ejemplos son abundantes (véase Tabla 8.1) y están causados por mortalidad de propágulos desproporcionadamente alta en las etapas de germinación o de supervivencia temprana de las plántulas (véase, p. ej., Gómez 2004, Jordano y Herrera 1995, Rey y Alcántara 2000, Traveset *et al.* 2003), aunque también existen ejemplos de lo contrario (Montesinos *et al.* 2007).

4. Procesos de limitación demográfica y diversidad del bosque

La llegada exitosa de semillas al suelo es un factor clave en la regeneración de cualquier especie de planta superior y determina el punto de partida de complejos efectos demográficos que también quedan plasmados en el acervo genético de cada población. Sólo en años recientes se han vislumbrado los procesos clave asociados a la regeneración natural y se han tenido en cuenta en el diseño de planes efectivos de restauración de poblaciones y reforestación (Schemske *et al.* 1994, Zimmerman *et al.* 2000). Para muchas especies leñosas Mediterráneas, al igual que para las especies forestales tropicales (Wunderle 1997), la intervención de los animales frugívoros es fundamental en esta regeneración natural y los efectos de su actividad trascienden la etapa de dispersión. A su acción se añaden múltiples factores bióticos de interacción con animales depredadores de las semillas tras la dispersión, de herbívoros que consumen plántulas y brinzales o de agentes patógenos que atacan diversos estadios de desarrollo. Todos ellos pueden limitar el proceso de reclutamiento, con efectos drásticos no sólo en la dinámica poblacional de cada especie sino en el funcionamiento del bosque en su conjunto.

Los procesos de limitación demográfica han sido objeto de atención primordial por sus consecuencias a nivel de comunidad (Schupp *et al.* 2002). Una población limitada demográficamente tendrá una tasa de crecimiento más baja, menor tamaño poblacional y menor área ocupada. Esto es, no ocupará todos los sitios –micrositios– disponibles donde es potencialmente viable el establecimiento exitoso de los propágulos. El mecanismo principal que entra en juego provocando efectos a nivel de la comunidad se ha denominado *winning by forfeit*, o “ganar por pérdida de posesión” (Hurt y Pacala 1995). Imaginemos que los micrositios de establecimiento exitoso para una semilla (donde es segura su germinación) o para una plántula (donde es seguro su establecimiento y arraigo) son limitados. Una especie “gana por pérdida de posesión” si las semillas de una especie competidora superior no consiguen establecerse; es decir, si el competidor superior no puede establecerse y “pierde la posesión” de ese micrositio favorable y, al mismo tiempo, la especie competitivamente inferior consigue acceder a él. El mecanismo de pérdida de posesión genera huecos o oportunidades de regeneración para especies competitivamente inferiores, favoreciendo de este modo incrementos de diversidad. Los análisis más recientes de lluvia de semillas a escala amplia (mesoescala) revelan que especies potencialmente competidoras raramente llegan a ocupar los mismos micrositios debido a limitaciones demográficas (p. ej., Harms *et al.* 2000, McEuen y Curran 2004 y referencias citadas). Éste es un patrón que se ajusta a las predicciones de modelos teóricos (p. ej., Hurt y Pacala 1995, Hubbell 2001) que indican que la limitación demográfica (especialmente de la dispersión) da oportunidades a numerosas especies para mantenerse en un ambiente determinado a través de ganancias de micrositios por “pérdidas de posesión” de los mejores competidores. Los procesos de limitación demográfica son por tanto clave para comprender la generación y el mantenimiento de la diversidad en los bosques y han jugado un papel fundamental en desarrollos recientes de unificación de las teorías ecológicas de biogeografía y biodiversidad (Hubbell 2001).

5. Implicaciones para la gestión

Los aspectos demográficos aquí tratados y los factores que influyen sobre ellos son claves en el diseño de planes de conservación y de restauración de especies forestales mediterráneas. En los últimos años se ha reunido bastante información sobre estas cuestiones, aunque en las actuaciones forestales aún no se ha implementado adecuadamente todo el potencial derivado de estas investigaciones (véase, no obstante, Gómez-Aparicio *et al.* 2004). En particular, la información sobre cuellos de botella demográficos puede ser directamente aplicable para reducir pérdidas o marras en actuaciones que impliquen semillado o trasplantes directos, así como para dirigir las actuaciones a aquellos microhábitats donde la probabilidad de reclutamiento exitoso es mayor. Esta información, combinada con un buen conocimiento de los nichos de regeneración (véase capítulo 3) ayudará sin duda a maximizar el éxito de las actuaciones y a acortar los plazos de la regeneración efectiva del bosque.

Es cada vez más evidente que la restauración de la compleja estructura poblacional de una especie forestal Mediterránea de larga vida (p. ej., una especie de leñosa) requiere la consideración de aspectos tales como la heterogeneidad del paisaje, el patrón espacial de pies de planta de distinta expresión sexual (p. ej., en especies dioicas), la estructura en rodales a escala media, la procedencia del material de semilla y plántula (aspectos genéticos; véase capítulo 2), etc. Desde la perspectiva de las técnicas de semillado, trasplante y utilización de plantones o brinzales, los datos demográficos básicos pueden ayudar de forma efectiva a localizar “puntos calientes” en el área de la actuación donde será más exitosa la labor de restauración. Tal información requiere trabajos cartográficos basados en SIG a fin de abordar de forma eficiente la heterogeneidad espacial y su papel determinante en el ciclo natural de regeneración.

Uno de los principales retos que afronta la gestión de espacios naturales protegidos es el desarrollo de tecnología eficaz de restauración de los procesos naturales. Tal objetivo es por tanto de índole local o regional, ya que cada escenario ecológico es único. Ahora bien, es posible identificar aspectos clave que son comunes al escenario Mediterráneo y diseñar técnicas de actuación que, basadas en estas generalidades robustas, se adapten a la especificidad de cada ambiente local, con sus requerimientos y limitaciones. Los desarrollos futuros requerirán un gran esfuerzo de síntesis de técnicas procedentes de diversas disciplinas (selvicultura, genética forestal, mejora, SIG, ecofisiología, etc.) y de desarrollo tecnológico capaz de trasladar a mayor extensión los resultados de investigaciones de índole necesariamente local. Un reto añadido, señalado ya en múltiples instancias, está siendo la identificación de vías efectivas de transferencia a la gestión de estos resultados de la investigación científica.

Agradecimientos

Este trabajo no habría sido posible sin la ayuda y el estímulo de los componentes de la red GLOBIMED, muy especialmente Fernando Valladares. Agradecemos también las numerosas discusiones y sugerencias de Arndt Hampe, Cris García, Alfredo Valido y José Antonio Godoy, así como la ayuda indispensable de Manolo Carrión, Jesús G.P. Rodríguez, Juan Miguel Arroyo y Myriam Márquez en diferentes etapas. Juan Arroyo agradece la financiación otorgada a los proyectos 4474-91 (National Geographic Society), PB 91-0894, PB95-0551, 1FD97-0743-CO3-03, PB98-1144, BOS200307924-CO2-01 (MECD, MCyT), y contratos de investigación con la Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía, TRAGSA y GIASA. La colaboración continua de Fernando Ojeda, Teodoro Marañón, Redouan Ajbilou, José Antonio Mejías, Cristina Andrés, Rocío Pérez, Francisco Rodríguez y Begoña Garrido

ha sido imprescindible. Los trabajos de Pedro Jordano han sido financiados con proyectos MECD y MCyT (1FD97-0743-CO3-01, PB 96-0857, BOS2000-1366-CO2-01 y REN2003-00273), así como la Junta de Andalucía (PAI). Juan Luis García-Castaño estuvo financiado durante su período pre-doctoral con una beca FPU, AP96-27318040. El trabajo de Fernando Pulido ha sido parcialmente financiado por una beca FPI de la Junta de Extremadura y los proyectos regional IPR-0A050 y estatal BOS2002-12222-E del Ministerio de Ciencia y Tecnología. Los trabajos de Patricio García-Fayos han sido financiados con proyectos MCyT (1FD97-0551), de la Generalitat Valenciana (02-046) y de la Institució Alfons el Magnànim (02-046) y desarrollados conjuntamente con Miguel Verdú, María Gasque y Pedro Villar. Las redes temáticas GLOBIMED (MCyT) y REDBOME (PAI, Junta de Andalucía) han facilitado las interacciones y la puesta en común de las experiencias para gestar este capítulo.

Bibliografía

- Alcántara, J.M., P.J. Rey, F. Valera, y A.M. Sánchez-Lafuente. 2000. Factors shaping the seedfall pattern of a bird-dispersed plant. *Ecology* 81: 1937-1950.
- Alcántara, J.M., P.J. Rey, F. Valera, A.M. Sánchez-Lafuente, y J.E. Gutiérrez. 1997. Habitat alteration and plant intra-specific competition for seed dispersers. An example with *Olea europaea* var. *sylvestris*. *Oikos* 79: 291-300.
- Calviño-Cancela, M. 2002. Spatial patterns of seed dispersal and seedling recruitment in *Corema album* (Empetraceae): the importance of unspecialized dispersers for regeneration. *Journal of Ecology* 90: 775-784.
- Caswell, H. 2000. Matrix population models: construction, analysis, and interpretation, 2nd edition. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA.
- Clark, C., J. Poulsen, D. Levey, y C. Osenberg. 2007. Are plant populations seed limited? A critique and meta-analysis of seed addition experiments. *American Naturalist*, 170: 128-142.
- Clark, J.S., E. Macklin, y L. Wood. 1998. Stages and spatial scales of recruitment limitation in Southern Appalachian forests. *Ecological Monographs* 68: 213-235.
- Clark, J.S., B. Beckage, P. Camill, B. Cleveland, J. HilleRisLambers, J. Lichter, J. McLachlan, J. Mohan, y P. Wycoff. 1999a. Interpreting recruitment limitation in forests. *American Journal of Botany* 86: 1-16.
- Clark, J.S., M. Silman, R. Kern, E. Macklin, y J. Hilleris-Lambers. 1999b. Seed dispersal near and far: Patterns across temperate and tropical forests. *Ecology* 80: 1475-1494.
- Davatchi, G.A. 1958. Étude biologique de la faune entomologique des *Pistacia* sauvages et cultivés. *Revue de Pathologie Végétale et d'Entomologie Agricole de France* 37: 5-166.
- De Steven, D. 1991. Experiments on mechanisms of tree establishment in old-field succession: seedling emergence. *Ecology* 72: 1066-1075.
- Dormont, L., A. Roques, y L. Trosset. 1996. Insect damage to cones and other mortality factors limiting natural regeneration potential of Swiss stone pine (*Pinus cembra* L.) in the northern French Alps. *Annales des Sciences Forestières* 53: 153-158.
- Ehrlén, J., y O. Eriksson. 2000. Dispersal limitation and patch occupancy in forest herbs. *Ecology* 81: 1667-1674.
- Eriksson, O., y A. Jakobsson. 1998. Abundance, distribution and life histories of grassland plants: a comparative study of 81 species. *Journal of Ecology* 86: 922-933.
- Fox, G.A. 1993. Failure-time analysis: emergence, flowering, survivorship, and other waiting times. Págs. 253-289 en S.M. Scheiner and J. Gurevitch, editores. *Design and analysis of ecological experiments*. Chapman and Hall, New York.
- García, B., y J.M. Iriondo. 2002. Modelos matriciales de proyección poblacional. Págs. 43-53 en A. Bañares, editor. *Biología de la conservación de plantas amenazadas*. Organismo Autónomo de Parques Nacionales, Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- García, D. 1998a. Interacción between *Juniperus communis* L. and its fruit pest insects: pest abundance, fruit characteristics and seed viability. *Acta Oecologica* 19: 517-525.
- García, D. 1998b. Regeneración natural del enebro *Juniperus communis* L. en áreas de alta montaña Mediterránea: conectando la ecología reproductiva con el reclutamiento poblacional. Ph.D. Tesis. Universidad de Granada, Granada, España.
- García, D. 2001. Effects of seed dispersal on *Juniperus communis* recruitment on a Mediterranean mountain. *Journal of Vegetation Science* 12: 839-848.
- García, D., J.M. Gómez, J.A. Hódar, y R. Zamora. 1996. Ecología reproductiva del enebro *Juniperus communis* L. en Sierra Nevada: factores que determinan la regeneración natural de las poblaciones. 1ª Conferencia Internacional: Sierra Nevada. Granada. Págs.: 441-452.

- García, D., R. Zamora, J.M. Gómez, y J.A. Hodar. 2002. Annual variability in reproduction of *Juniperus communis* L. in a Mediterranean mountain: Relationship to seed predation and weather. *Écoscience* 9: 251-255.
- García, D., R. Zamora, J.M. Gómez, P. Jordano, y J.A. Hodar. 2000a. Geographical variation in seed production, predation and abortion in *Juniperus communis* throughout its range in Europe. *Journal of Ecology* 88: 436-446.
- García, D., R. Zamora, J.A. Hódar, y J.M. Gómez. 1999. Age structure of *Juniperus communis* L. in the Iberian peninsula: conservation of remnant populations in Mediterranean mountains. *Biological Conservation* 87: 215-220.
- García, D., R. Zamora, J.A. Hodar, J.M. Gómez, y J. Castro. 2000b. Yew (*Taxus baccata* L.) regeneration is facilitated by fleshy-fruited shrubs in Mediterranean environments. *Biological Conservation* 95: 31-38.
- García, M.B. 2003. Demographic viability of a relict population of the critically endangered plant *Borderea chouardii*. *Conservation Biology* 17: 1672-1680.
- García-Castaño, J.L. 2001. Consecuencias demográficas de la dispersión de semillas por aves y mamíferos frugívoros en la vegetación Mediterránea de montaña. Ph.D. Tesis. Universidad de Sevilla, Sevilla, España.
- Gasque, M., y P. García-Fayos. 2003. Seed dormancy and longevity in *Stipa tenacissima* L. (Poaceae). *Plant Ecology* 168: 279-290.
- Gasque, M., y P. García-Fayos. 2004. Interaction between *Stipa tenacissima* and *Pinus halepensis*: consequences for reforestation and the dynamics of grass steppes in semi-arid Mediterranean areas. *Forest Ecology and Management* 189: 251-261.
- Godínez-Álvarez, H., A. Valiente-Banuet, y A. Rojas-Martínez. 2002. The role of seed dispersers in the population dynamics of the columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo*. *Ecology* 83: 2617-2629.
- Gómez, J.M. 2004. Importance of microhabitat and acorn burial on *Quercus ilex* early recruitment: non-additive effects on multiple demographic processes. *Plant Ecology* 172: 287-297.
- Gómez, J.M., D. García, y R. Zamora. 2003. Impact of vertebrate acorn- and seedling-predators on a Mediterranean *Quercus pyrenaica* forest. *Forest Ecology and Management* 180: 125-134.
- Gómez-Aparicio, L., R. Zamora, J.M. Gómez, J.A. Hodar, J. Castro, y E. Baraza. 2004. Applying plant facilitation to forest restoration: A meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications* 14: 1128-1138.
- Grundwag, M. 1976. Embryology and fruit development in four species of *Pistacia* L. (Anacardiaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 73: 355-370.
- Gulias, J., A. Traveset, N. Riera, y M. Mus. 2004. Critical stages in the recruitment process of *Rhamnus alaternus* L. *Annals of Botany* 93: 723-731.
- Hampe, A., y J. Arroyo. 2002. Recruitment and regeneration in populations of an endangered South Iberian Tertiary relict tree. *Biological Conservation* 107: 263-271.
- Harms, K.E., S.J. Wright, O. Calderon, A. Hernandez, y E.A. Herre. 2000. Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. *Nature* 404: 493-495.
- Hatcher, L. 1994. A step-by-step approach to using the SAS® system for factor analysis and structural equation modelling, Cary, North Carolina, EEUU.
- Herrera, C.M. 1995a. Plant-vertebrate seed dispersal systems in the Mediterranean: ecological, evolutionary, and historical determinants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 26: 705-727.
- Herrera, C.M., P. Jordano, L. López Soria, y J.A. Amat. 1994. Recruitment of a mast-fruited, bird-dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecological Monographs* 64: 315-344.
- Herrera, C.M., P. Jordano, J. Guitián, y A. Traveset. 1998. Annual variability in seed production by woody plants and the masting concept: reassessment of principles and relationship to pollination and seed dispersal. *American Naturalist* 152: 576-594.
- Herrera, J. 1995b. Acorn predation and seedling production in a low-density population of cork oak (*Quercus suber* L.). *Forest Ecology and Management* 76: 197-201.
- Howe, H.F. 1989. Scatter- and clump-dispersal and seedling demography: hypothesis and implications. *Oecologia* (Berlin) 79: 417-426.
- Hulme, P.E. 1998. Post-dispersal seed predation: consequences for plant demography and evolution. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 1: 32-46.
- Hurt, G.C., y S.W. Pacala. 1995. The consequences of recruitment limitation: reconciling chance, history and competitive differences between plants. *Journal of Theoretical Biology* 176: 1-12.
- Jordano, P. 1987. Avian fruit removal: effects of fruit variation, crop size, and insect damage. *Ecology* 68: 1711-1723.
- Jordano, P. 1988. Polinización y variabilidad de la producción de semillas en *Pistacia lentiscus* L. (Anacardiaceae). *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 45: 213-231.
- Jordano, P. 1989. Pre-dispersal biology of *Pistacia lentiscus* (Anacardiaceae): cumulative effects on seed removal by birds. *Oikos* 55: 375-386.
- Jordano, P. 1991. Gender variation and expression of monoecy in *Juniperus phoenicea* (L.) (Cupressaceae). *Botanical Gazette* 152: 476-485.
- Jordano, P. 1995. Frugivore-mediated selection on fruit and seed size: birds and St. Lucie's cherry, *Prunus mahaleb*. *Ecology* 76: 2627-2639.

- Jordano, P. 2000. Fruits and frugivory. Págs. 125-166 en M. Fenner, editor. Seeds: the ecology of regeneration in plant communities. Commonwealth Agricultural Bureau International, Wallingford, UK.
- Jordano, P. 2001. Conectando la ecología de la reproducción con el reclutamiento poblacional de plantas leñosas Mediterráneas. Págs. 183-211 en R. Zamora and F. Pugnaire, editores. Aspectos ecológicos y funcionales de los ecosistemas mediterráneos. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid.
- Jordano, P., y C.M. Herrera. 1995. Shuffling the offspring: uncoupling and spatial discordance of multiple stages in vertebrate seed dispersal. *Écoscience* 2: 230-237.
- Jordano, P., y E.W. Schupp. 2000. Seed disperser effectiveness: the quantity component and patterns of seed rain for *Prunus mahaleb*. *Ecological Monographs* 70: 591-615.
- Jordano, P., C. García, J. Godoy, and J.L. García-Castaño. 2007. Differential contribution of frugivores to complex seed dispersal patterns. *Proceedings National Academy of Sciences USA*, 104: 3278-3282.
- Julliot, C. 1997. Impact of seed dispersal of red howler monkeys *Alouatta seniculus* on the seedling population in the understorey of tropical rain forest. *Journal of Ecology* 85: 431-440.
- Kiviniemi, K., y O. Eriksson. 1999. Dispersal, recruitment and site occupancy of grassland plants in fragmented habitats. *Oikos* 86: 241-253.
- McEuen, A.B., y L.M. Curran. 2004. Seed dispersal and recruitment limitation across spatial scales in temperate forest fragments. *Ecology* 85: 507-518.
- Mitchell, R.J. 1992. Testing evolutionary and ecological hypotheses using path analysis and structural equation modelling. *Functional Ecology* 6: 123-129.
- Montesinos, D. 2007. Efecto de la disponibilidad de recursos sobre la eficacia reproductiva de *Juniperus thurifera*. Tesis Doct., Univ. Valencia-CSIC. Valencia.
- Montesinos, D., Verdú, M. y García-Fayos, P. 2007. Moms are better nurses than dads: gender biased self-facilitation in a dioecious *Juniperus* tree. *Journal of Vegetation Science* 18: 271-280.
- Muller-Landau, H.C., S.J. Wright, O. Calderón, S.P. Hubbell, y R.B. Foster. 2002. Assessing recruitment limitation: concepts, methods and case-studies from a tropical forest. Págs. 35-53 en D.J. Levey, W.R. Silva, y M. Galetti, editores. Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation. CAB International, Wallingford, UK.
- Munzbergova, Z., y T. Herben. 2005. Seed, dispersal, microsite, habitat and recruitment limitation: identification of terms and concepts in studies of limitations. *Oecologia* 145 :1-8.
- Ortiz, P.L., M. Arista, y S. Talavera. 1998. Low reproductive success in two subspecies of *Juniperus oxycedrus* L. *International Journal of Plant Science* 159: 843-847.
- Pulido, F.J., y M. Díaz. 2005. Regeneration of a Mediterranean oak: a whole-cycle approach. *Écoscience* 12: 92-102. En prensa.
- Pulido, F. 2002. Ecología reproductiva y conservación: el caso de la regeneración en bosques de roble (*Quercus spp.*). *Revista Chilena de Historia Natural*. 75: 5-15.
- Reid, N. 1989. Dispersal of mistletoes by honeyeaters and flowerpeckers: components of seed dispersal quality. *Ecology* 70: 137-145.
- Rey, P.J., y J.M. Alcántara. 2000. Recruitment dynamics of a fleshy-fruited plant (*Olea europaea*): connecting patterns of seed dispersal to seedling establishment. *Journal of Ecology* 88: 622-633.
- Robledo-Arnuncio, J.J. 2004. Estructura genética y dispersión polínica de *Pinus sylvestris* L. en la Meseta Norte (España). Ph.D. Tesis. Universidad Politécnica, ETSI Montes, Madrid, España.
- Roques, A. 1983. Les insectes ravageurs des cônes et graines de conifères en France. *Institute National de la Recherche Agronomique*, Paris, France.
- Roques, A., J.P. Rimbault, y F. Goussard. 1984. La colonisation des cônes et galbules des génévriers méditerranéens par les insectes et acariens et son influence sur les possibilités de régénération naturelle de ces essences. *Ecologia Mediterranea* 10: 147-169.
- Santos, T., y J.L. Tellería. 1994. Influence of forest fragmentation on seed consumption and dispersal of spanish juniper *Juniperus thurifera*. *Biological Conservation* 70: 129-134.
- Santos, T., J.L. Tellería, y E. Virgós. 1999. Dispersal of Spanish juniper *Juniperus thurifera* by birds and mammals in a fragmented landscape. *Ecography* 22: 193-204.
- Schemske, D.W., B.C. Husband, M.H. Ruckelshaus, C. Goodwillie, I.M. Parker, y J.G. Bishop. 1994. Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology* 75: 584-606.
- Schupp, E.W. 1993. Quantity, quality, and the effectiveness of seed dispersal by animals. Págs. 15-29 en T.H. Fleming y A. Estrada, editores. Frugivory and seed dispersal: ecological and evolutionary aspects. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Holanda.
- Schupp, E.W. 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany* 82: 399-409.
- Schupp, E.W., y M. Fuentes. 1995. Spatial patterns of seed dispersal and the unification of plant population ecology. *Écoscience* 2: 267-275.

- Schupp, E.W., T. Milleron, y S. Russo. 2002. Dissemination limitation and the origin and maintenance of species-rich tropical forests. Págs. 19-33 en D.J. Levey, W.R. Silva, y M. Galetti, editores. Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation. CAB International, Wallingford, UK.
- Seidler, T., y J. Plotkin. 2006. Seed dispersal and spatial pattern in tropical trees. *PLoS Biology*, 4: e344.
- Traveset, A. 1994. Cumulative effects on the reproductive output of *Pistacia terebinthus* (Anacardiaceae). *Oikos* 71: 152-162.
- Traveset, A. 1998. Effect of seed passage through vertebrate frugivores' guts on germination: a review. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 1/2: 151-190.
- Traveset, A., y M. Verdú. 2002. A meta-analysis of the effect of gut treatment on seed germination. Págs. 339-350 en D.J. Levey, W.R. Silva, y M. Galetti, editores. Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation. CAB International, Wallingford, Gran Bretaña.
- Traveset, A., J. Gulias, N. Riera, y M. Mus. 2003. Transition probabilities from pollination to establishment in a rare dioecious shrub species (*Rhamnus ludovici-salvatoris*) in two habitats. *Journal of Ecology* 91: 427-437.
- Turnbull, L.A., M.J. Crawley, y M. Rees. 2000. Are plant populations seed-limited? A review of seed sowing experiments. *Oikos* 88: 225-238.
- Valido, A., y M. Nogales. 1994. Frugivory and seed dispersal by the lizard *Gallotia galloti* (Lacertidae) in a xeric habitat of the Canary Islands. *Oikos* 70: 403-411.
- Verdú, M., y P. García-Fayos. 2003. Frugivorous birds mediate sex-biased facilitation in a dioecious nurse plant. *Journal of Vegetation Science* 14: 35-42.
- Verdú, M., y P. García-Fayos. 1995. Dispersión y predación predispersiva de semillas en *Pistacia lentiscus*. *Studia Oecologica* 12: 213-222.
- Verdú, M., y P. García-Fayos. 1996. Postdispersal seed predation in a Mediterranean patchy landscape. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 17: 379-391.
- Verdú, M., y P. García-Fayos. 1998a. Ecological causes, function, and evolution of abortion and parthenocarpy in *Pistacia lentiscus* (Anacardiaceae). *Canadian Journal of Botany* 76: 134-141.
- Verdú, M., y P. García-Fayos. 1998b. Female biased sex ratios in *Pistacia lentiscus* L. (Anacardiaceae). *Plant Ecology* 135: 95-101.
- Verdú, M., y P. García-Fayos. 1998c. Old-field colonization by *Daphne gnidium*: seedling distribution and spatial dependence at different scales. *Journal of Vegetation Science* 9: 713-718.
- Verdú, M., y P. García-Fayos. 2002. Reproductive ecology of *Pistacia lentiscus* L. (Anacardiaceae): an evolutionary anachronism in the Mediterranean shrubland. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 57-65.
- Verdú, M., P. Villar-Salvador, y P. García-Fayos. 2004. Gender effects on the post-facilitation performance of two dioecious *Juniperus* species. *Functional Ecology* 18: 87-93.
- Verdú, M., y A. Traveset. 2004. Bridging meta-analysis and the comparative method: a test of seed size effect on germination after frugivores' gut passage. *Oecologia* 138: 414-418.
- Wang, B.C., y T.B. Smith. 2002. Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 379-385.
- Wenny, D.G. 2000. Seed dispersal, seed predation, and seedling recruitment of a neotropical montane tree. *Ecological Monographs* 70: 331-351.
- Wenny, D.G. 2001. Advantages of seed dispersal: a re-evaluation of directed dispersal. *Evolutionary Ecology Research* 3: 51-74.
- Wenny, D.G., y D.J. Levey. 1998. Directed seed dispersal by bellbirds in a tropical cloud forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 95: 6204-6207.
- Wijdeven, S.M.J., y M.E. Kuzee. 2000. Seed availability as a limiting factor in forest recovery in Costa Rica. *Restoration Ecology* 8: 414-424.
- Wunderle, J.M. 1997. The role of animal seed dispersal in accelerating native forest regeneration on degraded tropical lands. *Forest Ecology and Management* 99: 223-235.
- Zamora, R., y F. Pugnaire. 2001. Aspectos ecológicos y funcionales de los ecosistemas mediterráneos. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid.
- Zimmerman, J.K., J.B. Pascarella, y T.M. Aide. 2000. Barriers to forest regeneration in an abandoned pasture in Puerto Rico. *Restoration Ecology* 8: 350-360.

CAPÍTULO 9

Estructura, dinámica y modelos de ensamblaje del bosque mediterráneo: entre la necesidad y la contingencia

Miguel Ángel de Zavala

Resumen. *Estructura, dinámica y modelos de ensamblaje del bosque mediterráneo: entre la necesidad y la contingencia.* El conocimiento generado durante los últimos años en nuestro país sobre los bosques mediterráneos ha proporcionado una valiosa información a distintos niveles de organización y escalas espacio-temporales: desde la respuesta más inmediata a cambios ambientales llevadas a cabo por los estomas, hasta la dinámica cuaternaria de los bosques. Sin embargo estas piezas se presentan más bien como un “colleague” o “puzzle” sin resolver que como una teoría científica sobre la organización de las comunidades. En parte esta limitación se debe a las restricciones metodológicas de la ecología al uso, fundamentada principalmente en modelos predeterminados y contrastes de hipótesis que resultan inapropiados para el análisis de sistemas dinámicos complejos y jerarquizados. El análisis de modelos sencillos que exploran la conexión entre patrones a un determinado nivel de organización (e.g. la planta completa, el rodal o el paisaje) y los procesos subyacentes a un nivel de organización inferior, nos permiten identificar y explorar los mecanismos que controlan la función y estructura de los ensamblajes más característicos del bosque mediterráneo. A escala de la comunidad, factores ecológicos e históricos modulan la composición florística según procesos aleatorios y contingentes localmente, pero que no obstante resultan en patrones y regularidades predecibles a otras escalas. Modelos que conectan la morfología y las historias vitales de cada especie con la heterogeneidad espacial se presentan como punto de partida para la formulación de una teoría de la estructura y dinámica del bosque mediterráneo. Dicha teoría, basada en predicciones probabilísticas pero con valores agregados e indeterminación conocidos a cada escala, es una herramienta de diagnóstico esencial en la ordenación actual del bosque mediterráneo.

Summary. *Structure, dynamics and assembly models of Mediterranean forests: between contingency and necessity.* Over the last years, our knowledge of Mediterranean ecosystems has increased considerably, including description of processes at different levels of biological organizations and spatio-temporal scales: from stomata responses to environment to Quaternary forest dynamics. Our current knowledge, however, resembles more a colleague or puzzle to be assembled than a scientific theory on forest community organization. This limitation stems in part from ecological methods which largely rely on rigid statistical approximations and hypotheses testing which are alone insufficient for dissecting hierarchically-structured dynamical systems. Analyses of simple models which

explore the connections between patterns at a given level of biological organization (e.g. whole plant, stand or landscape) and processes at underlying organization levels, allow us to identify and to explore the main mechanisms governing the structure and function of forest assemblages. At the community level, both ecological and historical factors influence landscape structure according to processes which are contingent and stochastic locally, but that can result in regularities and predictable patterns at other scales. Models connecting plant species morphology and life histories to spatial heterogeneity are a starting point for the development of a predictive and explanatory theory of Mediterranean forests dynamics. Such a theory, based on probabilistic predictions, but with average and uncertainty known at each scale, seems an essential diagnosis tool to guarantee sustainable use of forest resources in the face of uncertainty.

1. Introducción

La identificación de los factores que determinan la distribución de las especies y los mecanismos que regulan su organización en ensamblajes o comunidades son un objetivo central de la ecología vegetal (Crawley 1986). El conocimiento de estos factores y mecanismos es esencial para comprender la génesis del paisaje actual o para predecir la respuesta de las comunidades a cambios ambientales o de uso.

A lo largo del siglo XX los bosques mediterráneos han sido analizados desde puntos de vista, objetivos, escalas de análisis y niveles de organización muy diferentes. Desde la ecofisiología a la ecología de paisaje, o desde la biología evolutiva a la selvicultura, se han proporcionado infinidad de detalles sobre la estructura de los ecosistemas forestales y su funcionamiento. Los ciclos de materia y energía del ecosistema, la estructura de las comunidades y las respuestas funcionales y demográficas de las principales especies del bosque mediterráneo son conocidos con cierto detalle o están en proceso de conocerse (Rodá *et al.* 1999, Ne'eman y Trabaud 2000, Terradas 2001, Zamora y Pugnaire 2001). Estos estudios han permitido profundizar en los procesos que operan a distintos niveles de organización, cuestionando paradigmas anteriores y planteando nuevos interrogantes. Sin embargo, nuestro conocimiento de los bosques mediterráneos se asemeja al de un "colleague" o puzzle sin resolver en el que las piezas no acaban de encajar en un esquema inteligible o teoría científica que nos permita responder a algunas de las preguntas actuales más importantes. ¿Qué mecanismos regulan el ensamblaje de especies en una comunidad? ¿Y la transición entre una comunidad y otra? ¿Qué umbrales de uso pueden resultar en transiciones irreversibles o de degradación? ¿Puede la fragmentación o los cambios ambientales contribuir a intensificar estos procesos? Nuestra capacidad para responder a estas y otras preguntas es todavía limitada. Los mecanismos que estructuran la mayor parte de las comunidades de plantas mediterráneas no están identificados lo cual limita nuestra capacidad de llevar a cabo una gestión sostenible de las mismas y responder a los riesgos planteados por el cambio global.

La elevada heterogeneidad ambiental de la Península Ibérica y una larga historia de explotación por parte de numerosas civilizaciones han contribuido a conformar un complejo tapiz vegetal. Las historias de vida, la competencia, las perturbaciones y la variabilidad genética han incidido sobre este tapiz para conformar un escenario dinámico y desordenado (Blondel y Aronson 1995, Capítulo 1). La estructura y dinámica de las comunidades presenta, no obstante, una serie de regularidades en el espacio y en el tiempo. Dichas regularidades sugieren la existencia de mecanismos o principios generales que controlan de forma

predecible la respuesta de la vegetación a determinadas escalas. La dinámica y composición de los bosques ibéricos en el Cuaternario revela pautas de hegemonía, alternancia y codominancia entre taxones que no puede explicarse únicamente por procesos circunstanciales e históricos (Costa *et al.* 1990, Carrión *et al.* 2001). La distribución actual de la vegetación se corresponde con variaciones edáficas y climáticas, y existen asociaciones vegetales que se repiten en localidades dispares con condiciones ambientales similares (Costa *et al.* 1998, Ojeda *et al.* 2000). La cadencia de sustitución de unas especies por otras tras una perturbación sigue un esquema predecible a partir de los atributos morfológicos e historias vitales de las especies, incluso en regiones mediterráneas de diferentes continentes (Zavala *et al.* 2000, Pausas 2001). Estos fenómenos sugieren la existencia de unos mecanismos o reglas de ensamblaje generales que explican las tendencias observadas a distintas escalas y en diferentes localidades.

En este capítulo exploramos algunos procesos que son esenciales para comprender la estructura de los bosques mediterráneos y que no han sido recogidos en concepciones botánicas o estudios ecológicos anteriores. La complejidad de los ecosistemas, las relaciones jerárquicas entre los distintos niveles de organización y las diferentes escalas espaciales y temporales en las que se manifiestan los procesos ecológicos hace que nuestras preguntas no puedan siempre ser reducidas a premisas categóricas ni sometidas a experimentación. Aspectos tales como la heterogeneidad espacial, la no-linearidad y, la estocasticidad son inherentes a la Naturaleza y difícilmente pueden ser encorsetados en unidades replicables homogéneas o descritos mediante hipótesis categóricas. La modelización, desde el análisis de gradientes a los modelos de proceso, permite explorar los fenómenos de interrelación que se establecen entre los diferentes niveles de organización y señalar qué aspectos son críticos y cuáles irrelevantes para describir el sistema a cada escala (May 1986, Levin 1992).

Los avances llevados a cabo durante los últimos años en los distintos ámbitos de la ecología, la recopilación de detalladas bases documentales de la distribución de los bosques y los avances en biología teórica y computacional permiten desarrollar modelos más precisos de la distribución y dinámica de la vegetación mediterránea. El espacio, la historia o el azar interaccionan con procesos ecológicos para resultar en comportamientos impredecibles a determinadas escalas, que no obstante definen mecanismos que regulan de manera predecible la respuesta de los ecosistemas a otras escalas. La identificación de estos mecanismos es esencial para la formulación de modelos con base científica que permita conservar y llevar a cabo un uso sostenible de la biodiversidad.

2. Antecedentes históricos

A escala global la segregación de formaciones vegetales se explica en gran medida por la secuencia anual de radiación y precipitación (Woodward 1987). Los biomas incluyen comunidades vegetales con características fisionómicas y estructurales similares resultantes tanto de unos ancestros comunes como de una convergencia evolutiva entre filogenias dispares (Mooney y Dunn 1970, Archibold 1995). Por tanto, se acepta que, a esta escala, el clima es el principal determinante ecológico y evolutivo de la fisionomía, distribución y estructura de las comunidades.

A escala local los factores que regulan la distribución de las especies y su asociación en comunidades son más inciertos. A lo largo del tiempo, sucesivas migraciones, cambios climáticos o simplemente el azar hace que las asociaciones desaparezcan y la composición de las comunidades no se mantenga constante (Davis 1981). Procesos de competencia, herbivoris-

mo y otras perturbaciones alejan a las comunidades recurrentemente de una hipotética situación de equilibrio con el clima y el suelo. Las comunidades no aparecen siempre como ensamblajes fijos sino que se aprecia un recambio continuo de especies a lo largo de los gradientes ambientales (Whittaker 1975).

La estructura y dinámica de las comunidades vegetales presenta, no obstante, una serie de regularidades o patrones en el espacio y tiempo que se repiten de forma predecible en diferentes localidades. Las especies se segregan de forma predecible a lo largo de gradientes ambientales con cada especie ocupando una misma posición relativa a lo largo del mismo que es independientemente de la localidad en cuestión (Whittaker 1975, Tilman 1988). La sucesión secundaria, con trayectorias de reemplazamiento entre especies predeterminadas (Horn 1975), o la alternancia cíclica entre especies (Watt 1947) son procesos bien documentados para diversos sistemas. La estructura de la comunidad se presenta por tanto como un epifenómeno o propiedad emergente de procesos que operan diferencialmente para cada especie, y no como el resultado de la procesos endógenos de autoorganización. Durante las últimas décadas el reto ha consistido en la identificación del conjunto de mecanismos o leyes que explican estas regularidades a partir de procesos que operan a nivel de individuo o especie.

El trabajo pionero de ecólogos teóricos como Robert Mac-Arthur, y la formalización de conceptos como el nicho ecológico (1958), ha guiado a una generación de botánicos que han tratado de interpretar la estructura de las comunidades según estos conceptos. El principio de exclusión competitiva (Gause 1934) postula que dos especies con el mismo nicho no pueden coexistir en la comunidad, ya que una de las dos acabaría por desplazar eventualmente a la otra. De este principio se deduce que la riqueza específica de una comunidad sería igual al conjunto de especies cuya valencia ecológica incluye las condiciones ambientales de dicha comunidad, tanto porque su óptimo se encuentre a lo largo de un determinado gradiente o porque simplemente puede tolerar esas condiciones. Si las predicciones de la teoría del nicho fueran ciertas cabría esperar que la estructura de la vegetación tuviera una dimensionalidad invariante definida por un número reducido de ejes ambientales, con cada especie ocupando un lugar específico en el espacio definido por esos ejes.

Desde los años sesenta los ecólogos han desarrollado infinidad de métodos para comprobar estas teorías (Austin 1985) que han contribuido sustancialmente al conocimiento de las comunidades. Sin embargo, la reducción de la estructura de la comunidad a unos pocos ejes ambientales no ha sido fácil de demostrar, particularmente para sistemas multiespecíficos. Este hecho ha estimulado la búsqueda de explicaciones alternativas, principalmente basadas en modelos teóricos que permiten explorar las consecuencias de la diferenciación a lo largo de otros ejes menos obvios, tales como habilidad competitiva frente a la capacidad colonizadora o de dispersión (Horn y Mac Arthur 1972), diferencias interespecíficas en tasas de crecimiento (Huston 1994), partición temporal de los recursos (Chesson 1983), susceptibilidad diferencial a herbívoros o patógenos (Crawley 1986), así como teorías nulas que enfatizan cambios aleatorios en la abundancia relativa de las especies y ausencia de diferenciación de nichos (Connor y Simberloff 1986, Hubbell 2001).

A pesar de estos avances teóricos, la desconexión existente entre modelos y observaciones ha limitado el estudio directo en campo de las formas reales de dinámica que sólo ha alcanzado un grado aceptable de desarrollo en unas pocas comunidades, principalmente pastos y bosques templados (Tilman 1988, Pacala *et al.* 1996, Rees *et al.* 1996). Por tanto, los mecanismos que estructuran la mayor parte de las comunidades permanecen aun por identificar.

3. Determinantes de la estructura y distribución de las comunidades forestales

La vegetación mediterránea conforma una unidad fisionómica bien definida en los márgenes occidentales de los cinco continentes, aproximadamente entre 3° y 40° de latitud. El clima se caracteriza por la alternancia de períodos húmedos templados o fríos con períodos secos y calurosos (Archibold 1995). Estas condiciones climáticas, junto a la existencia de perturbaciones recurrentes, imponen una serie de restricciones comunes a la vegetación. Como resultado muchas especies presentan síndromes y adaptaciones morfológicas y funcionales específicas de la región mediterránea (ver Capítulos 4, 5, 6 y 12).

En la cuenca mediterránea, y en particular en la Península Ibérica, confluyen una extraordinaria heterogeneidad del medio físico y factores de explotación muy diversos directa o indirectamente asociados a actividades antrópicas (Ruiz de la Torre 1990). Los patrones de segregación y distribución de las principales especies forestales a escala regional no son azarosos sino que aparece ligado a variaciones ambientales, principalmente climáticas y edáficas (Rivas-Martínez 1987). La variación ambiental en temperatura y humedad favorece la existencia de una amplia diversidad de biotopos dentro de una misma región, pudiendo abarcar desde comunidades semiáridas a bosques templados. Como resultado la vegetación presenta una estructura en mosaico en la que se observa la segregación entre los principales pisos altitudinales, regiones pluviométricas, posiciones topográficas, la transición del medio calizo al silíceo y otros tipos edafoclimáticos (Allué 1990, Elena-Roselló 1997). La existencia de estas unidades ha favorecido una concepción estática del paisaje que aparece como un mosaico de asociaciones vegetales con una composición predecible en función de las condiciones edafoclimáticas sobre las que se asienta (Braun-Blanquet 1951, Rivas-Martínez 1987). Sin embargo, la correspondencia entre comunidades y ambiente es sólo aparente. La historia de migraciones y recolonizaciones en el Cuaternario, las actividades humanas y las perturbaciones entre otros factores, han interactuado con la heterogeneidad ambiental para alejar a la comunidad de forma recurrente de un hipotético equilibrio con el ambiente. Todo ello ha contribuido a hilvanar un complejo y diversificado tapiz vegetal que incluye comunidades “climáticas”, sucesiones secundarias, autosucesiones y sucesiones regresivas (Capítulo 1, Blondel y Aronson 1995). El estudio y análisis de estas estructuras es difícilmente abordable mediante clasificaciones lineales y discretas que soslayan la heterogeneidad espacial, y se requiere el desarrollo de herramientas más flexibles que incorporen explícitamente esa variabilidad.

3.1. Estructura de la comunidad: un modelo estadístico general

La estructura de una comunidad vegetal puede describirse por su composición y la abundancia absoluta o relativa de cada especie. Los modelos correlacionales que relacionan la estructura de la comunidad con factores ambientales e históricos son habitualmente el primer paso para describir regularidades e inferir hipótesis causales acerca de su génesis y mantenimiento. El desarrollo de modelos correlacionales de la estructura de los bosques mediterráneos puede acometerse en la actualidad con elevada fiabilidad debido a la existencia de detalladas bases cartográficas de la vegetación y coberturas ambientales.

En su acepción más amplia un modelo estadístico se fundamenta en los tres elementos mostrados en el esquema de la Fig. 1. El concepto de verosimilitud de nuestras observaciones en relación a un determinado modelo (Edwards 1972, Hilborn y Mangel 1997) permite seleccionar uno u otro modelo y rechazar o aceptar las hipótesis planteadas. La variación de la abundancia de cada especie a lo largo de un gradiente ambiental define un proceso probabi-



Figura 9.1. La inferencia estadística y el desarrollo de un modelo estadístico correlacional se basa en tres elementos principales: un modelo probabilístico o distribución estadística, los parámetros de dicho proceso o hipótesis que definen diferentes relaciones funcionales y finalmente nuestras observaciones. Los diferentes modelos planteados son evaluados en términos de su verosimilitud con respecto a nuestras observaciones.

lístico que encapsula los diferentes mecanismos que estructuran la comunidad; desde la historia, la competencia, el crecimiento o la dispersión. La formulación analítica explícita de este proceso es del máximo interés para comprender los procesos ecológicos subyacentes y su transformación enmascara la variabilidad de nuestras observaciones, objeto de estudio *per se*. El establecimiento de relaciones entre los parámetros del proceso probabilístico y las variables ambientales definen un conjunto de modelos matemáticos que sugieren diferentes formas de organización de la comunidad.

Los patrones de dependencia entre estructura del bosque mediterráneo y ambiente muestran varios tipos de distribuciones estadísticas como corresponde a la variedad de mecanismos que los han originado. De manera general la variedad de patrones observados en la *abundancia* de una especie a lo largo de un gradiente muestra una distribución de tipo gamma. Esta distribución resulta de la combinación de procesos multiplicativos y exponenciales y permite acomodar un rango muy amplio de respuestas: desde una curva exponencial negativa hasta una curva unimodal con un máximo para valores intermedios de área basal. La *abundancia relativa*, evaluada como el porcentaje de área basal de cada especie con respecto al total, presenta frecuentemente distribuciones de tipo beta con un grado de asimetría variable a lo largo de un gradiente, sugiriendo la existencia de una fuerte interferencia o tendencia a la segregación espacial entre especies. Las distribuciones lognormales o normales son igualmente habituales en variables tales como la *producción* o el crecimiento e indican un papel predominante de interacciones multiplicativas o aditivas, respectivamente.

Podemos definir un modelo estadístico general a partir de los datos de un inventario forestal del que conocemos la abundancia de cada especie j y las diferentes variables ambientales V_k asociadas a cada parcela q del inventario. Si el modelo probabilístico viene definido por una distribución gamma, la expresión $G(B_j^{obs}(q), B_j(q), n)$ estima la probabilidad de los valores observados $B_j^{obs}(q)$ para una especie j , dado que los errores se distribuyen según una función gamma de media $B_j(q)$ y coeficiente de forma n . La comparación entre modelos que difieren en las relaciones entre $B_j(q)$, n y las variables ambientales permiten contrastar diferentes teorías e hipótesis acerca de los mecanismos que estructuran la comunidad. Por ejemplo, según la hipótesis individualística de Gleason y la teoría del nicho la relación entre la abundancia de la especie j (área basal) y los diferentes factores ambientales V_k de cada parcela q del inventario describe una curva Gaussiana unimodal. Para dos ejes ambientales cualesquiera, $V_1(q)$ y $V_2(q)$, la media seguirá una curva unimodal tridimensional estimada a partir del producto de las dos curvas unimodales y caracterizada por los parámetros M_1 y M_2 y σ_1 y σ_2 que indican respectivamente la posición relativa y anchura de la curva a lo largo de los ejes $V_1(q)$ y $V_2(q)$. Valores pequeños de σ_1 y σ_2 resultan en curvas afiladas en las que la posición relativa de la especie j a lo largo del gradiente es muy sensible a valores de $V_1(q)$ y $V_2(q)$. En función de nuestras hipótesis pueden añadirse otros parámetros y relaciones sin más limitaciones que las derivadas de nuestras hipótesis y habilidad matemática. Por ejemplo la inclusión de un parámetro adicional que multiplica a $B_j(q)$ permite explorar el efecto de variables ambientales o del tipo de gestión sobre la altura máxima de la curva de Gauss (cuando $V_1(q)$ y $V_2(q)$ igualan a M_1 y M_2 , respectivamente). Igualmente podemos comprobar la existencia de asimetrías en la curva Gaussiana derivadas de procesos de competencia (Gauch y Whittaker 1972), o explorar posibles causas de la heterocedasticidad estableciendo relaciones entre, σ_1 , σ_2 y otras variables.

En la Fig. 2 se muestran los resultados de comparar diferentes modelos que relacionan la abundancia de *Quercus ilex* y *Quercus faginea* en el centro de la Península Ibérica con diferentes factores ambientales. El efecto y significación estadística de un factor ambiental cualesquiera V_k puede ser analizado comparando la verosimilitud de un modelo que recoge una dependencia funcional de los parámetros de la distribución, $B_j(q)$ o n , con respecto a V_k y la de un modelo nulo en el que $B_j(q)$ y n son independientes de V_k (modelo al azar) (Hilborn y Mangel 1997). El modelo tal como se ha descrito describe un proceso gamma con una dependencia funcional de la media con respecto a cada gradiente ambiental según una curva Gaussiana. La verosimilitud de cada modelo es proporcional al radio de cada círculo mostrándose la intensidad de la correlación entre el área basal de cada especie con diferentes combinaciones de factores ambientales. El área basal del encinar se correlaciona de manera destacada con la precipitación anual. La combinación de precipitación anual y duración de la sequía climática resulta en el mejor ajuste sugiriendo la existencia de dos posibles mecanismos independientes actuando sobre el encinar: uno la precipitación anual que se relaciona con la asimilación integrada anual de carbono y la producción del rodal, y otro la aridez que influye de manera determinante tanto sobre la producción como sobre la composición del rodal. En el caso del quejigo su producción se correlaciona principalmente con la profundidad del suelo que se asocia a una mayor disponibilidad hídrica. El mejor ajuste resulta de un modelo basado en este factor y en la temperatura mínima mensual que indica sensibilidad por parte de esta especie a la continentalidad.

La abundancia de una determinada especie en el rodal, por tanto, puede describirse como un proceso gamma que integra los diferentes procesos ecológicos e históricos que condicionan la abundancia de dicha especie en aquellas localidades donde esté presente. El efecto significativo y diferencial de los diferentes factores ambientales sobre cada una de estas dos espe-

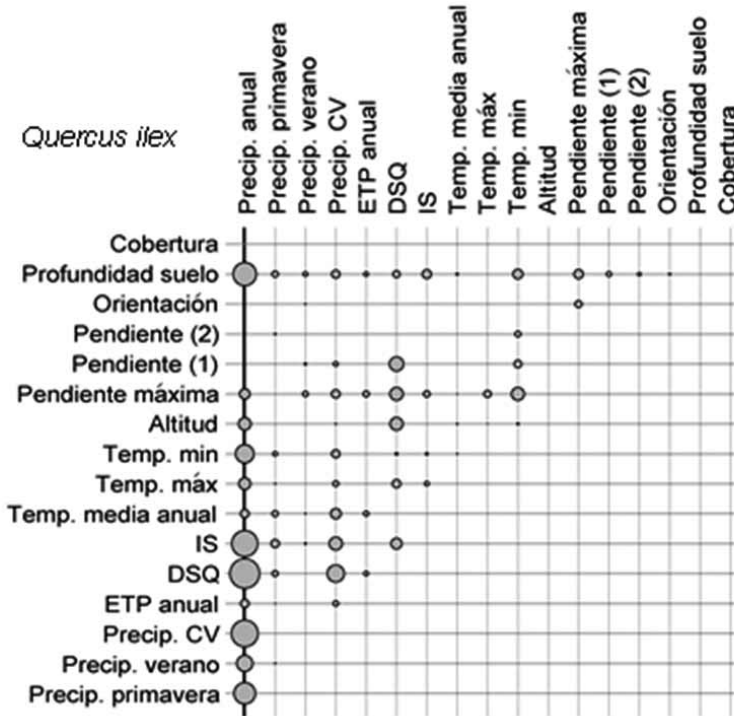


Figura 9.2a. Correlación entre el área basal de encina (a) y quejigo (b) para distintas combinaciones de factores ambientales. El modelo probabilístico describe un proceso gamma con una media que varía según una curva Gaussiana (ver Sección 3.1.). El radio del círculo es proporcional al grado de ajuste o verosimilitud. El mejor ajuste para la encina se produce para un modelo dependiente de la precipitación anual y la duración de la sequía (DSQ). Para el quejigo el mejor ajuste es el de un modelo dependiente de la profundidad de suelo y la temperatura mínima anual (Temp. mín.). Otras abreviaciones hacen referencia a la intensidad de la sequía (IS), la evapotranspiración (ETP) y el coeficiente de variación (CV).

cies pone de manifiesto la existencia de relaciones de dependencia entre los procesos subyacentes a la distribución gamma y dichos factores ambientales. Una inspección más detallada de estas relaciones puede ayudarnos a comprender los posibles mecanismos y relaciones causales que determinan la estructura de la comunidad.

3.2. Distribución espacial de las especies: límites a los modelos correlacionales

La abundancia y distribución de las principales especies dominantes del bosque mediterráneo evidencia una fuerte correlación con factores ambientales principalmente la aridez, la temperatura y la topografía (Costa *et al.* 1998, Rouget *et al.* 2001). La existencia de estas correlaciones justifica *a priori* la elaboración de modelos predictivos que permitan predecir la estructura de la comunidad en diferentes localidades a partir de dichas variables. ¿Pueden estos modelos correlacionales predecir adecuadamente la distribución y abundancia de las especies forestales?

Para responder esta pregunta hemos calibrado modelos de distribución de tres de las especies dominantes en los ecosistemas forestales del centro de la Península Ibérica -*Quercus coccifera*, *Quercus ilex* y *Quercus faginea* a partir de observaciones del 2º Inventario Forestal Nacional (ICONA 1995) y las coberturas ambientales disponibles a partir de modelos cli-

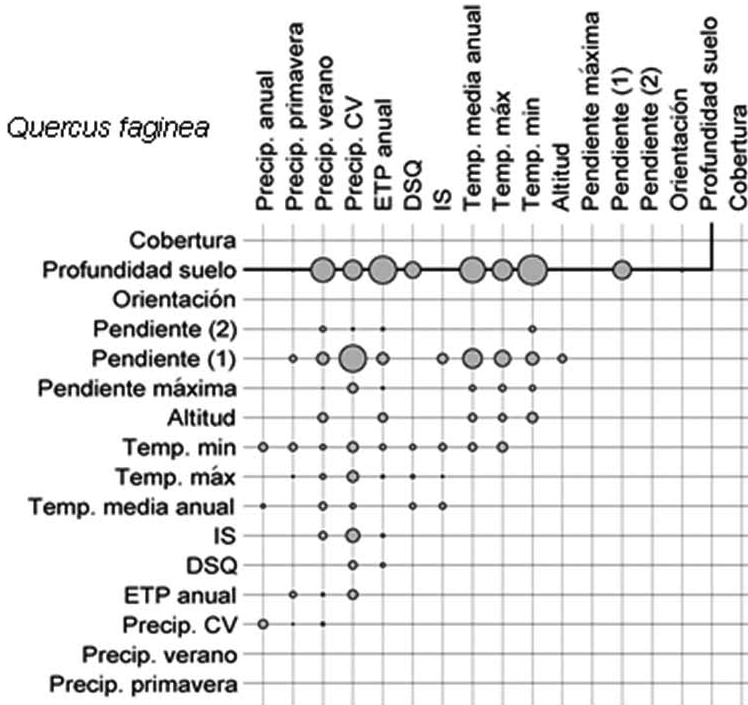


Figura 9.2b. Correlación entre el área basal de encina (a) y quejigo (b) para distintas combinaciones de factores ambientales. El modelo probabilístico describe un proceso gamma con una media que varía según una curva Gaussiana (ver Sección 3.1.). El radio del círculo es proporcional al grado de ajuste o verosimilitud. El mejor ajuste para la encina se produce para un modelo dependiente de la precipitación anual y la duración de la sequía (DSQ). Para el quejigo el mejor ajuste es el de un modelo dependiente de la profundidad de suelo y la temperatura mínima anual (Temp. mín.). Otras abreviaciones hacen referencia a la intensidad de la sequía (IS), la evapotranspiración (ETP) y el coeficiente de variación (CV).

máticos (Rey 1999). La distribución de cada especie según estos modelos se describe mediante un proceso binomial (ausencia o presencia en cada parcela) con probabilidad de ocurrencia p dependiente de las condiciones ambientales V_k . Tras comparar más de doscientos modelos con dependencias funcionales entre p y ambiente dispares, el modelo más verosímil fue aquel que describe una variación de la media p como una curva unimodal o campana de Gauss dependiente de la duración de la sequía y la altitud (Purves et al. 2007).

Para validar la capacidad de reproducir los patrones observados, cualidad necesaria para la predicción se llevaron a cabo dos tipos de análisis. Por un lado, el modelo se utilizó para predecir la variación en la frecuencia de ocurrencia a lo largo de gradientes ambientales; en segundo lugar, se contrastó la estructura espacial resultante de aplicar el modelo de dependencia ambiental con la estructura observada en las parcelas del inventario forestal. En la Fig. 3 podemos observar la variación en la frecuencia de ocurrencia de estas tres especies de *Quercus* a lo largo de un gradiente de aridez climática (predicciones y observaciones). Se observa una buena correspondencia entre ambas sugiriendo que el modelo estadístico captura procesos que son determinantes para la distribución de estas especies. A lo largo de dicho gradiente los tres *Quercus* se segregan parcialmente mostrando regiones de exclusión y de coexistencia de acuerdo al modelo general descrito para otras comunidades (Whittaker 1975). La encina es la especie más abundante y con una amplitud de nicho mayor. No obstante su fre-

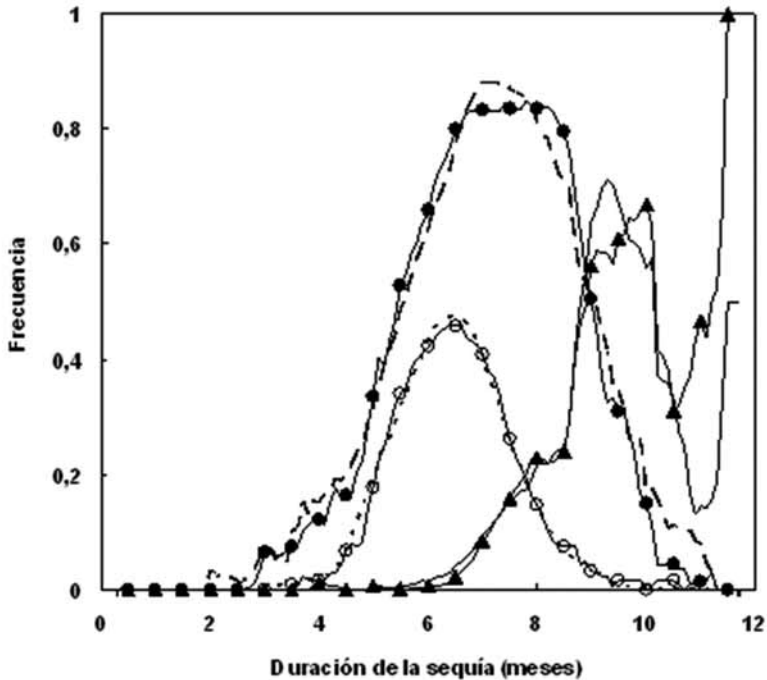


Figura 9.3. Segregación de *Quercus ilex* (círculos oscuros), *Quercus faginea* (círculos abiertos) y *Quercus coccifera* (triángulos oscuros) a lo largo de un gradiente de duración de la sequía climática a partir de las observaciones en las parcelas del 2º Inventario Forestal Nacional. Las líneas sin símbolos muestran la predicción de un modelo correlacional (proceso binomial) con probabilidad de ocurrencia media dependiente de la sequía según una curva Gaussiana.

cuencia decrece mucho en localidades con una duración de la sequía climática superior a siete meses en donde es reemplazada por la coscoja. El quejigo es la especie menos abundante y con un nicho más restringido, probablemente porque ha sido excluido de extensas zonas agrícolas que le son favorables. Su frecuencia también disminuye a partir de los seis meses de sequía climática, siendo sustituido por la encina y coscoja, especies más xerófilas.

El grado y escala de agregación espacial para cada especie pueden describirse mediante un correlograma que relaciona el grado de autocorrelación (Ω) entre pares separados entre sí una distancia variable. Dicho método es similar a un semivariograma y es robusto con respecto a la distribución espacial de las unidades de muestreo (Purves y Law 2002). A medida que la distancia entre pares aumenta el grado de autocorrelación espacial disminuye. La Fig. 4 muestra la estructura espacial de las observaciones y la obtenida a partir de las predicciones del modelo probabilístico correlacional (líneas con símbolos). El modelo correlacional reproduce las tendencias principales en la estructura espacial para las dos especies, incluyendo cambios de agregación a segregación (valores de Ω mayores o menores que la unidad, respectivamente). En el caso de la coscoja (*Quercus coccifera*) se observa además un buen ajuste entre la intensidad de la agregación predicha por el modelo y las observaciones (no mostrado), aunque este efecto puede deberse en parte a la ausencia de estructura espacial en su distribución. Para la encina y quejigo se observa, sin embargo, un importante desajuste entre intensidad de agregación predicha y observada. En particular, la distribución espacial de ambas especies presenta un grado de agregación mayor que la esperable según un modelo basado en una dependencia ambiental.

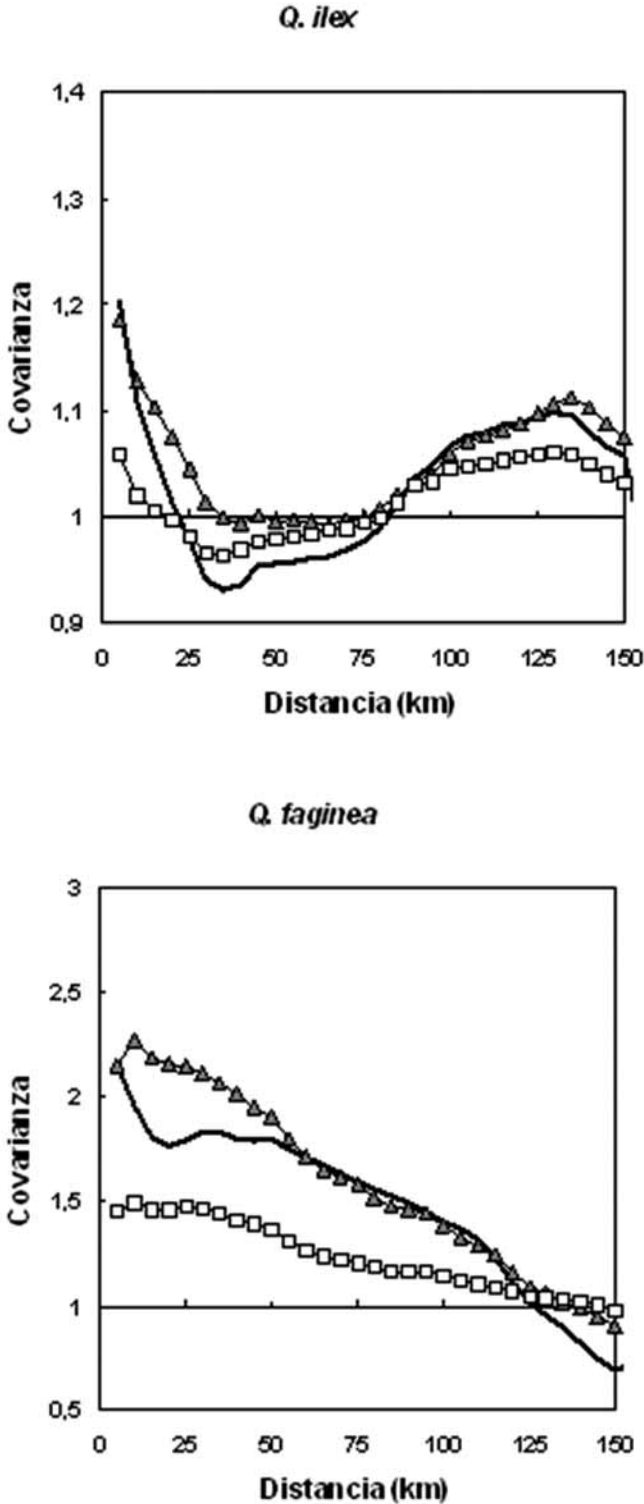


Figura 9.4. Correlograma de la ausencia/presencia de *Quercus ilex* (a) y *Quercus faginea* (b) en el centro de la Península. El eje de ordenadas describe el grado de autocorrelación entre pares situados a una distancia variable (eje abscisas). Valores inferiores a la unidad reflejan total independencia. La intersección con el eje de abscisas nos da una idea de las escalas de agregación y el eje vertical nos indica la intensidad de la agregación. Para cada especie se muestran las observaciones (líneas continuas), las predicciones del modelo correlacional basado en una dependencia climática (cuadrados) y las predicciones del modelo de metapoblaciones (triángulos).

La desavenencia entre predicciones del modelo correlacional y observaciones sugiere que los efectos correlativos entre vegetación y ambiente no son por sí solos suficientes para explicar la distribución espacial de las especies. La presencia o ausencia de una determinada especie aparece correlacionada con determinados factores ambientales. El ambiente a su vez tiende a estar autocorrelacionado (lugares próximos tienden a ser más parecidos entre sí que lugares alejados). La correlación vegetación/factores ambientales puede enmascarar dependencias asociadas al espacio *per se* y que no pueden ser descritas mediante un modelo correlacional. Estas dependencias pueden, no obstante, tener un efecto determinante sobre la agregación o segregación de las especies, lo que limita la aplicación de modelos correlacionales como herramientas predictivas de la vegetación.

3.3. *Procesos espaciales y distribución de las especies*

Durante los últimos años numerosos estudios teóricos y empíricos han documentado la importancia del espacio sobre la estructura y dinámica de las comunidades (ver revisión en Tilman y Kareiva 1988). Las plantas son organismos sésiles cuya capacidad para colonizar un determinado biotopo depende tanto de su adecuación a las condiciones ambientales del mismo como de su capacidad de acceder a él mediante la dispersión. La estructura espacial de las poblaciones y las restricciones al acceso de propágulos pueden tener una gran influencia sobre la estructura de la comunidad. Por ejemplo la limitación en la dispersión previene que el mejor competidor acceda a todos los sitios que le son favorables potenciando así la coexistencia de un número mayor de especies de lo esperable si la comunidad se estructurase por mecanismos de competencia (Pacala y Tilman 1994). La importancia del espacio y la heterogeneidad ambiental lleva a plantearnos en qué grado la distribución de las especies es el resultado de uno u otro factor. En particular, ¿pueden estos procesos de naturaleza espacial explicar las desavenencias en agregación entre observaciones y modelos correlacionales descritas en la sección anterior?

La importancia relativa de la heterogeneidad ambiental y el espacio sobre la distribución de las especies forestales puede ser ilustrada mediante un modelo de simulación que considere explícitamente tanto los procesos de dependencia entre vegetación y ambiente como procesos espaciales de dispersión (Purves et al. 2007). La comparación de modelos nulos con respecto a alguno de estos procesos –heterogeneidad ambiental o el espacio– y la evaluación de su capacidad predictiva permite inferir cuáles de estos mecanismos son críticos para explicar la distribución de las especies. El modelo en cuestión es una extensión del modelo correlacional descrito en la sección anterior. En concreto vamos a considerar tres posibles casos. Así, además de las condiciones ambientales incorpora explícitamente procesos de colonización y extinción dependientes de la fecundidad y capacidad de dispersión entre rodales (colonización), y del tipo e intensidad de las perturbaciones que inciden en cada rodal (extinción). El caso más sencillo corresponde a un paisaje forestal en el que todos los rodales del inventario presentan condiciones ambientales V_k similares (**ambiente homogéneo**) y experimentan la misma probabilidad de recibir una determinada lluvia de semillas (**dispersión regional**). Es decir, la lluvia de semillas será igualmente intensa en todos los puntos con independencia de la distancia a los árboles progenitores. Este proceso es análogo al modelo clásico de metapoblaciones cuyo comportamiento ha sido analizado exhaustivamente en la literatura ecológica (Levins 1969, Hanski 1997). Su aplicación al estudio de la distribución de estos tres *Quercus*, sin embargo, resulta de escaso interés ya que no explica ninguna de las tendencias sistemáticas de las observaciones: ni en la frecuencia de las especies a lo largo de un gradiente ambiental ni en la estructura espacial de las observaciones.

Alternativamente cabe preguntarse si la inclusión de un proceso espacial como la **dispersión local** puede generar por sí solo una estructura de agregación similar a la observada incluso en un **ambiente homogéneo**. La dispersión de *Quercus* en el bosque mediterráneo puede ser relativamente local en relación a las escalas consideradas en este trabajo: tanto por dispersión gravitacional como por efecto de la dispersión de la bellota por animales. Así, Gómez (2003) describe valores medios de unos pocos cientos de metros para la dispersión de bellotas de encina por arrendajos en Sierra Nevada. Este efecto es extensible a otras especies zoócoras (ver Capítulo 8) y a especies anemócoras tales como el pino carrasco (Nathan *et al.* 2001), y puede ser incorporado en el modelo mediante una curva de dispersión o “kernel” en el que la lluvia de semillas disminuye con la distancia al rodal progenitor (Levine y Murrell 2003).

La inclusión de un proceso de dispersión local incluso en condiciones ambientales homogéneas, resultó en una distribución agregada para las tres especies. El grado de agregación predicho siguió el mismo orden que el de las observaciones (*Quercus coccifera* > *Q. faginea* >> *Q. ilex*) pero con valores sensiblemente inferiores. El modelo, tal como era esperable, no reproduce la variación en la frecuencia de las especies con respecto a factores ambientales. Aun así es destacable el hecho de que parte de la estructura de agregación observada es atribuible a dicho proceso de dispersión local.

Finalmente, cabe preguntarse si la distribución espacial observada en estas tres especies puede explicarse mediante sinergias derivadas de un **ambiente heterogéneo** y una **dispersión local**. En la Fig. 4-5 se muestra la variación en estructura espacial resultante de considerar simultáneamente ambos factores para el caso de *Q. faginea*. La heterogeneidad ambiental se expresa sobre el éxito en el establecimiento y la producción de semilla que varían de rodal en rodal en función de las condiciones ambientales. La dispersión, al igual que en el caso anterior, es un proceso local acoplado a la estructura de la población. La combinación de ambos procesos –dependencia del ambiente y dispersión local– predijo adecuadamente la segregación de las especies a lo largo de gradientes ambientales (frecuencia) y corrigió ostensiblemente las desavenencias entre las predicciones del modelo correlacional y las observaciones (ver sección anterior). Así, la intensidad de la agregación espacial se intensificó hasta valores próximos a los observados (la autocorrelación de *Q. faginea* a los 5 km fue 2,15 mientras que la observada fue 2,15; *Q. ilex* 1,19 versus 1,20 para la observada). En la Fig. 5 puede apreciarse que la dispersión local reduce la frecuencia de ocurrencia en regiones contiguas que serían favorables en ausencia de limitaciones de dispersión. Este efecto resulta en predicciones más realistas que las derivadas de un modelo con dispersión global en el que la colonización es independiente de la configuración espacial.

La comparación entre estos tres modelos indica que además de la correlación con el ambiente, existen procesos de naturaleza espacial que tienden a intensificar o amortiguar los patrones generados por el ambiente. Los efectos de heterogeneidad ambiental y dispersión local no son aditivos. La combinación de ambos factores resulta en una agregación mayor que la resultante de añadir dispersión local en un ambiente homogéneo. Este efecto es el resultado de dos procesos que se refuerzan mutuamente. Por un lado, para una lluvia de semillas dada las tasas de colonización son mayores en los sitios favorables ya que la probabilidad de establecimiento es mayor. Por otro lado, los factores ambientales están autocorrelacionados -los sitios favorables para una especie tienden a estar rodeados de sitios también favorables. Por lo tanto, si la dispersión es local, la lluvia de semillas será mayor en los sitios favorables que es donde la especie adecuada a esas condiciones ambientales es más abundante. Es decir, la dispersión local favorece a los sitios “buenos” y perjudica a los “malos”.

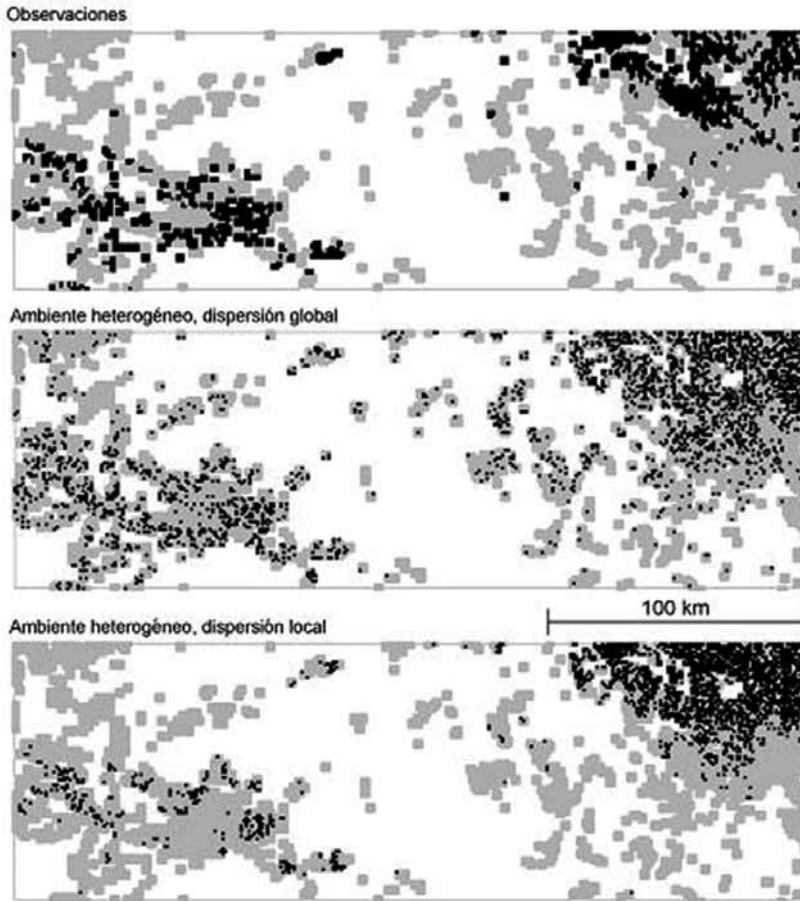


Figura 9.5. Observaciones y resultados de aplicar dispersión local y regional en un modelo de metapoblaciones de *Quercus faginea*. La presencia de *Q. faginea* se muestra con un punto oscuro. Tonos grises indican rodales potencialmente utilizables por esta especie y tonos blancos zonas desfavorables, e.g. dedicadas a la agricultura o recurrentemente perturbadas. La dispersión local impide la presencia del quejigo en sitios potencialmente utilizables en función de su nicho climático. La inclusión de este mecanismo resulta en predicciones más realistas que las del modelo con dispersión regional.

4. Dinámica del bosque mediterráneo: una perspectiva mecanicista

El análisis estático de la vegetación ayuda a identificar los principales factores que regulan la distribución de especies y asociaciones vegetales. Las comunidades son, no obstante, dinámicas, y su estructura fluctúa en el espacio y en el tiempo por efecto de la variación ambiental y las perturbaciones. Desde un punto de vista dinámico uno de los aspectos más característicos del bosque mediterráneo viene definido por lo que Costa *et al.* (1990) han denominado la dialéctica conífera-frondosa. Este concepto alude a la hegemonía, codominancia y alternancia de los géneros *Pinus* y *Quercus* constatada a diversas escalas espacio-temporales. El análisis de los mecanismos que regulan la segregación y coexistencia de estos dos géneros es clave para entender la génesis y dinámica actual del bosque mediterráneo.

4.1. Balance entre facilitación y competencia: del determinismo a la contingencia

La sucesión o conjunto de cambios que experimenta la comunidad a lo largo del tiempo es un proceso dinámico, y como tal su estudio se lleva a cabo mediante sistemas dinámicos. El uso de modelos además se justifica porque la escala de análisis es muy superior a la de observación (y duración de un proyecto de investigación medio) y porque permiten ilustrar el efecto no siempre intuitivo de diversas interacciones. Los cambios en la estructura de la comunidad son el resultado de varios procesos que operan a nivel de especie e individuo (Horn 1975, Whittaker y Levin 1977). La germinación y establecimiento de los propágulos, las interacciones intra- o inter-específicas y la tolerancia diferencial de cada especie a las perturbaciones y condiciones ambientales son, entre otros, procesos que explicarán la dominancia, sustitución o alternancia de unas especies por otras.

En los climas mediterráneos son varios los factores que inciden de manera determinante sobre cada una de estas fases (Fig. 6). En primer lugar, la semilla debe escapar de los muchos depredadores potenciales existentes, y debe ser capaz de llegar hasta un microhábitat favorable –normalmente alejado del progenitor– donde se den los recursos y condiciones ambientales adecuados para su germinación y desarrollo (Capítulos 3 y 8). La germinación y posterior establecimiento de la plántula durante el primer año es considerada una fase crítica para el reclutamiento de nuevos individuos en la población. Las diferencias interespecíficas que se observan durante esa fase son uno de los mecanismos más importantes para explicar la segregación de las especies en estas comunidades (Pigott y Pigott 1993). Una vez establecidos, los brinzales entran en una nueva fase crítica en la que la tolerancia a la sequía y la competencia por la luz son factores determinantes de la composición final del rodal (Capítulos 6, 7 y 12). Finalmente, las actividades selvícolas, el herbivorismo o perturbaciones episódicas de distinta índole (fuego, sequías, nevadas, etc) son habituales en la vegetación mediterránea. La capacidad diferencial para re-establecerse tras una perturbación es otro mecanismo importante de diferenciación entre especies con estrategias específicas que pueden dar lugar a dinámicas bien contrastadas (Capítulos 4 y 13).

El efecto diferencial de estos procesos sobre la dinámica y composición del rodal puede evaluarse mediante un modelo analítico sencillo que incorpora los procesos demográficos esenciales para describir la dinámica de *Pinus halepensis* y *Quercus ilex*, dos de las especies más representativas del bosque mediterráneo (Fig. 6, ver detalles en Zavala 1999). Se calibraron modelos estadísticos que predicen la probabilidad de establecimiento durante el primer verano con respecto a la radiación y a la disponibilidad hídrica según un experimento factorial y modelos de crecimiento y mortalidad de juveniles a lo largo de un gradiente geográfico de disponibilidad lumínica y aridez (Espelta 1996, Retana *et al.* 1999). Esta información fue incorporada a un conjunto de ecuaciones en tiempo discreto que simulan los cambios en composición del rodal en función del régimen de perturbaciones y disponibilidad hídrica.

El análisis de modelos dinámicos es de cierta complejidad y en general resulta difícil obtener de forma explícita las ecuaciones de evolución de la densidad de ambas especies a lo largo del tiempo. Habitualmente los modelos se resuelven para “puntos singulares” como el punto de equilibrio que tiene lugar cuando las densidades de ambas especies permanecen estacionarias. El estudio de las ecuaciones en estos puntos de equilibrio permite dilucidar aspectos de la dinámica cualitativa del sistema y los efectos que la intensidad de la perturbación o la disponibilidad hídrica ejercen sobre ella. Básicamente, el análisis de estabilidad evalúa la posibilidad de que una especie pueda invadir con éxito un rodal monoespecífico de la otra especie y viceversa. En función de qué especie puede invadir a cuál se establecerá una u otra dinámica de sucesión. Así ambas especies podrían llegar a **coexistir** cuando

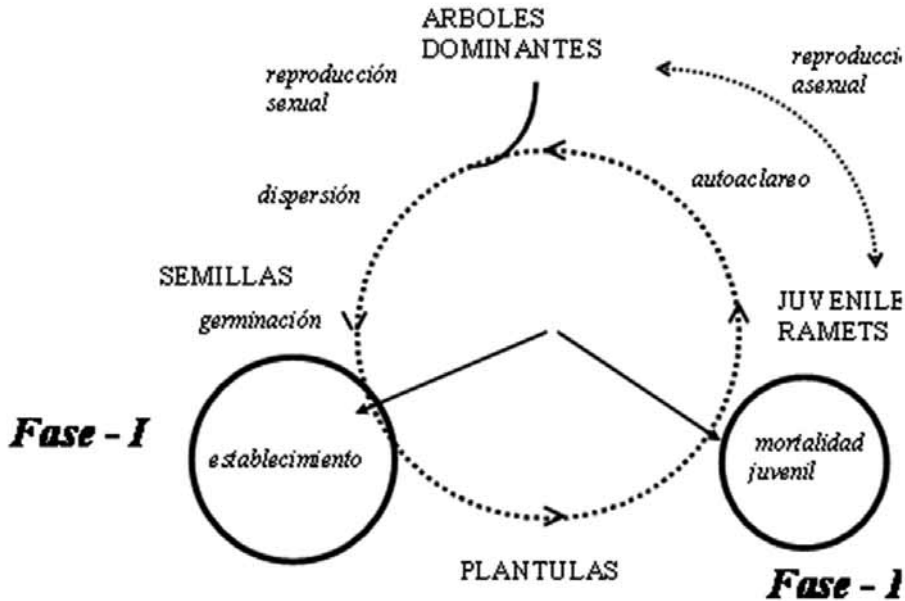


Figura 9.6. Fases ontogenéticas necesarias para explicar la dinámica del bosque. Las fases de establecimiento de la plántula durante el primer verano y de juvenil son especialmente críticas en los ecosistemas mediterráneos. Las diferencias interespecíficas que se establecen durante estas fases son en gran medida determinantes de la composición final del rodal.

esta invasión es recíproca. Por el contrario si ninguna de las especies puede llegar a invadir un rodal monoespecífico de la otra se daría un fenómeno de **exclusión mutua** o **efecto fundador** en el que la especie que llegase primero sería la dominante. Finalmente, la **exclusión competitiva** tendrá lugar cuando una de las dos especies puede invadir a la otra pero lo contrario no es posible. Las condiciones de invasión se formalizan cuantitativamente mediante la caracterización de las tasas de crecimiento poblacional de una especie en un rodal dominado por la otra especie (técnicamente los autovalores del Jacobiano de la matriz del sistema monoespecífico).

En la Fig. 7 se representa gráficamente las condiciones de invasión para unos niveles de intensidad de la perturbación (μ) y disponibilidad hídrica (ϖ) determinados que permiten evaluar el tipo de dinámica que experimentará el rodal. Para conocer la dinámica del sistema en distintas condiciones de disponibilidad hídrica (ϖ) e intensidad del aclareo (μ), debemos analizar las tasas de crecimiento de una y otra especie en los puntos de equilibrio. En el ejemplo considerado la disponibilidad hídrica viene condicionada por una precipitación anual de 600 mm y una intensidad del aclareo equivalente a un 40% de la densidad. Bajo estas condiciones el sistema presenta estados múltiples con dos equilibrios posibles. Cuando la población de encina alcanza un equilibrio (tasa de crecimiento igual a la unidad), la tasa de crecimiento de los pinos en un encinar sería inferior a 1 indicando la imposibilidad de invasión. De la misma manera en el otro punto de equilibrio (tasa de crecimiento igual a la unidad para los pinos) el crecimiento de la población de encinas les impide invadir el pinar. Bajo estas condiciones obtendríamos una exclusión competitiva en la que ninguna de las dos especies puede invadir un rodal de la otra. El resultado de la interacción entre especies es, por lo tan-

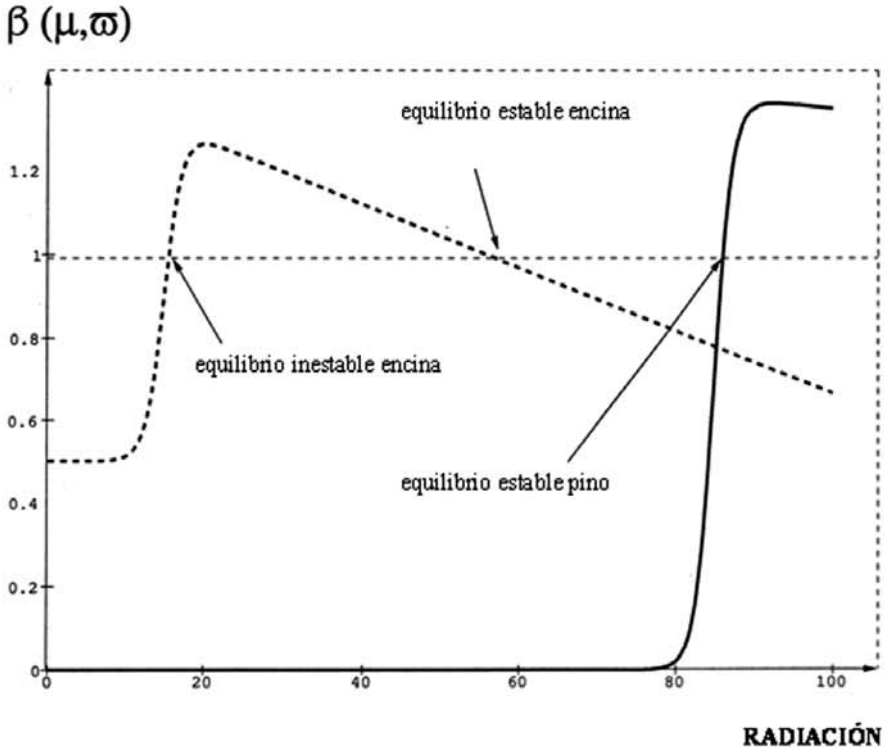


Figura 9.7. Gráfico para evaluar el comportamiento dinámico del sistema para diferentes niveles de intensidad de la perturbación (μ) y disponibilidad hídrica (ω). El eje horizontal describe la radiación en el sotobosque (% PAR) durante la sucesión. El eje de ordenadas (β) representa la tasa de crecimiento poblacional de una especie en un rodal mono-específico de la otra especie. Para un valor mayor de 1 la población se expande, la unidad indica equilibrio, y un valor menor que 1 refleja una disminución de la población. En función de la posición relativa de estas curvas el sistema exhibe exclusión competitiva (“sucesión secundaria”) o exclusión mutua (“sucesión arrestada”).

to, contingente y depende de cual de ellas estuviera presente con anterioridad en el rodal. Es decir, la composición final del rodal depende en gran medida de accidentes históricos o circunstanciales más que de procesos biológicos deterministas.

Si la disponibilidad hídrica aumenta, las condiciones de equilibrio y comportamiento cualitativo del sistema cambian dramáticamente. En condiciones métricas y con intensidades de aclareo bajas las tasas de crecimiento de las encinas bajo el dosel de un pinar son mayores que 1 mientras que los pinos son incapaces de invadir el encinar. Esto resulta en una dinámica sucesional clásica en la que las especies más intolerantes a la sombra son paulatinamente desplazadas por otras más tolerantes. En este caso el estado final de la sucesión es independiente de estados sucesionales previos y la sucesión converge hacia una especie determinada o “clímax” en función de las condiciones ambientales.

La transición y existencia de estas dos dinámicas sucesionales, que podríamos denominar respectivamente “contingente” y “determinista”, son el resultado de cambios en el balance neto de las interacciones planta-planta a lo largo de un gradiente de disponibilidad hídrica. Es importante enfatizar el efecto negativo que la radiación tiene sobre la supervivencia de las plántulas en condiciones de limitación hídrica (Rey Benayas 1998, Retana *et al.* 1999, Capí-

tulo 12) y que contrasta con las respuestas descritas en bosques templados en donde la luz es el principal factor limitante.

En la situación de “dinámica climática o sucesión secundaria”, los efectos negativos de la sombra –reducción de fotosíntesis e incremento de competencia por el agua–, son compensados por sus efectos positivos –e.g. menor riesgo de fotoinhibición (Valladares y Pugnaire 1997, Capítulo 12) o una disminución en la demanda transpirativa. Como resultado se produce un efecto de facilitación del pinar hacia las encinas que favorece la instalación de plántulas de encina en su interior (Lookingbill y Zavala 2000). A medida que la sucesión progresa y la luz en los estratos inferiores disminuye, la mortalidad de los juveniles de pino es mucho más elevada que las de la encina por lo que estas últimas acaban desplazando gradualmente al pinar.

En ecosistemas más áridos -sucesión contingente, autosucesión o sucesión arrestada- el beneficio proporcionado por la sombra no puede compensar los costes derivados de la reducción fotosintética y la competencia por el agua. Por tanto, el efecto facilitador del pinar sobre la encina puede desvanecerse y las encinas presentan dificultades para instalarse (Maestre *et al.* 2003). Por tanto, la composición final de la comunidad presenta dos equilibrios estables en función de la disponibilidad hídrica y la intensidad de la perturbación. En condiciones méxicas la sucesión estará controlada por el ambiente y convergerá hacia un rodal monoespecífico de la especie más tolerante a la sombra. En condiciones xéricas o en sitios sometidos a perturbaciones intensas la composición de la comunidad es en parte un accidente histórico, restringido pero no determinado únicamente por procesos ecológicos.

4.2. Espacio, heterogeneidad ambiental, perturbaciones y mecanismos de coexistencia

En el modelo anterior hemos asumido que el bosque es espacialmente homogéneo y que todos los árboles experimentan las mismas condiciones edáficas. Esta simplificación es válida para inferir los procesos de sustitución o coexistencia que tienen lugar en un rodal más o menos homogéneo pero las conclusiones no pueden ser generalizadas a un paisaje forestal. Los ecosistemas mediterráneos son muy heterogéneos, con variaciones en la disponibilidad de recursos a una escala espacial muy reducida (Marañón 1986, Joffre y Rambal. 1993.). La precipitación, cambios en la textura del suelo o la orientación de la pendiente, entre otros factores, pueden modificar el balance de las interacciones entre especies (Holmgren *et al.* 1997) y por tanto la dinámica sucesional a escalas de pocos metros. Las perturbaciones, principalmente el fuego, el herbivorismo y los tratamientos selvícolas modificarán también la heterogeneidad ambiental influyendo sobre las oportunidades de establecimiento de las especies (Valladares 2003, Capítulo 3). Estos efectos pueden además ser amortiguados o amplificadas por procesos de dispersión local (Sección 3.3.).

Para explorar el resultado de la sinergia de estos procesos sobre la coexistencia del pino y la encina se desarrolló un modelo estocástico espacialmente explícito con heterogeneidad ambiental y dispersión local en el que el bosque se define como un conjunto de rodales que difieren en su aridez y que se hayan conectados mediante la dispersión (Zavala y Zea 2004). Los procesos de supervivencia de plántulas y juveniles se describen mediante un proceso binomial en el que la media (número de éxitos) es una función de la radiación y la disponibilidad hídrica según funciones y parámetros similares al modelo de rodal descrito en la sección previa. La dispersión en el pino (especie anemócora) se describe según una curva Gaussiana centrada en el árbol progenitor que indica la probabilidad de que una semilla alcance una determinada distancia (Nathan *et al.* 2001). La curva de dispersión de la encina es más estrecha (dispersión gravitacional o zoócora de corto alcance), pero presenta otro máximo relativo

a distancias mayores para simular la dispersión por vectores animales tales como el arrendajo (Gómez 2003).

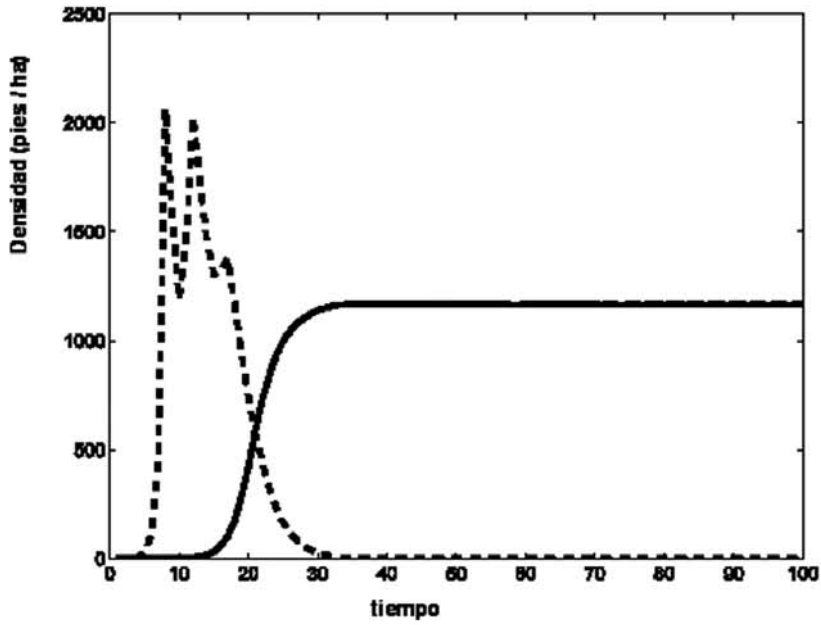
El análisis del modelo muestra que la combinación de heterogeneidad ambiental, perturbaciones y espacio resultan en un variado repertorio de dinámicas espacio-temporales que conducen a la permanencia de ambas especies en el paisaje. En ambientes méxicos (precipitación superior a 500 mm) espacialmente homogéneos, pero sometidos a perturbaciones de baja intensidad y frecuencia, el pinar es excluido por completo y el paisaje forestal alcanza un equilibrio estable dominado por el encinar (Fig. 8a). Un incremento en la intensidad y frecuencia de las perturbaciones posibilita la coexistencia indefinida de ambas especies ya que la capacidad colonizadora de los pinos les permite capturar los claros que se van abriendo en el paisaje compensando su inferior competitividad en zonas de poca luz. Este equilibrio dinámico entre colonización y extinción es estable en el tiempo es suficiente para mantener la diversidad tal como diversos estudios han demostrado (Hastings 1980).

En paisajes heterogéneos, formados por teselas que difieren en su disponibilidad hídrica, los pinares pueden mantenerse de forma indefinida en el paisaje incluso en ausencia de perturbaciones. La existencia de localidades áridas en donde las plántulas de encina son incapaces de instalarse resulta en la segregación espacial de ambas especies, con los pinares ocupando las localidades más áridas. En el escenario más realista de paisaje heterogéneo y perturbaciones variables, el sistema alcanza una situación de equilibrio en el que también ambas especies coexisten (Fig. 8b). Si la sucesión se inicia a partir de una situación de deforestación, los pinos alcanzan una densidad máxima en estados iniciales de la sucesión debido a su dispersión anemócora y su nicho de regeneración amplio, -para decrecer después y ser paulatinamente sustituidos por la encina. La abundancia de la encina aumenta gradualmente en el paisaje instalándose en rodales de pinar a los que finalmente acaba desplazando por su mayor tolerancia a la sombra. Su estrategia de dispersión zoócora facilita además el acceso a los pinares donde bajo su protección las bellotas encuentran las condiciones óptimas para su establecimiento primero y su desarrollo posterior como juvenil (ver sección anterior). La velocidad del proceso de invasión del pinar aparece condicionada por la aridez de la estación, siendo esta más lenta según aumenta la aridez. Igualmente los herbívoros o las perturbaciones pueden ralentizar o reiniciar, respectivamente, el proceso sucesional. Una vez establecida la encina forma masas monoespecíficas densas que impiden la instalación del pinar debajo de su cubierta y que pueden regenerarse vegetativamente tras un aclareo o fuegos de baja intensidad.

El pinar, por el contrario, tenderá a ocupar las localidades más áridas y más pobres en nutrientes tales como zonas abruptas, de solana o con substrato arenoso. Allí las condiciones extremas neutralizan el efecto facilitador sobre la encina y el pinar forma masas estables con dinámicas autosucesionales. Estas localidades son de máxima importancia para la persistencia del pinar ya que actúan como refugios permanentes a partir de los cuales pueden colonizarse otras localidades durante épocas favorables a su expansión (Fig. 9).

La frecuencia e intensidad de las perturbaciones tendrá un efecto diferencial en función de las estrategias de re-establecimiento y las condiciones ambientales. La encina, al igual que otros rebrotadores, podría verse favorecida por perturbaciones frecuentes en función de su naturaleza e intensidad (Capítulo 4). Fuegos intensos o con un período de recurrencia lo suficientemente extensos como para permitir que alcancen su madurez sexual beneficiarían al pino por su habilidad para colonizar zonas quemadas (Pausas 2001). Igualmente, las diferencias en longevidad pueden ser cruciales y tenderán a eliminar a la especie menos longeva (el pino) durante períodos de exclusión del fuego de gran duración. Historia, azar, heterogeneidad ambiental y perturbaciones interaccionarán por tanto para conformar una dinámica espa-

(A)



(B)

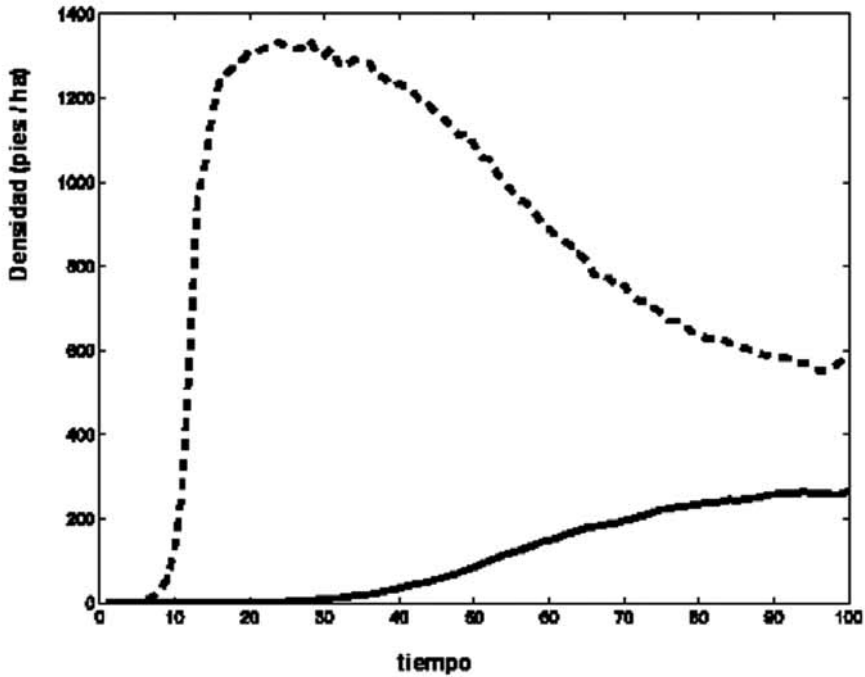


Figura 9.8. Cambios en la densidad de pies de *Pinus halepensis* y *Quercus ilex* (eje vertical) a lo largo del tiempo para un paisaje homogéneo y perturbaciones de baja intensidad (a) y un paisaje heterogéneo sometido a perturbaciones recurrentes (b). El eje horizontal describe el tiempo medido como el número de ciclos de perturbaciones.

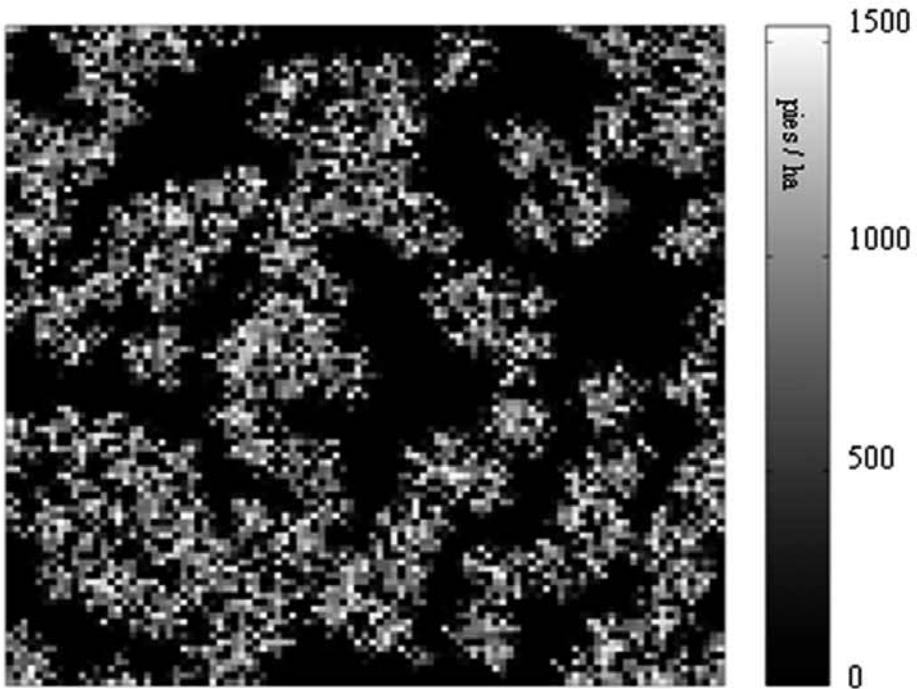


Figura 9.9. Distribución espacial de *Pinus halepensis* (tonos oscuros) tras 50 ciclos de perturbaciones en un paisaje méxico (precipitación anual de 600 mm). Los tonos oscuros indican densidad de encinas bajas (genetes/ha). La probabilidad de que un rodal sea perturbado en cada ciclo (θ) es de 0.3.

cio-temporal compleja. El balance resultante entre exclusión competitiva y colonización es, no obstante, robusto en un rango muy amplio de variación en las condiciones ambientales y régimen de perturbaciones permitiendo la persistencia de ambas especies en el paisaje.

5. Implicaciones para la gestión

5.1. Modelos de predicción de la respuesta de la vegetación al cambio global: ¿Ciencia o ficción?

La evaluación de los posibles efectos del cambio global sobre las diversas funciones de los ecosistemas es uno de los frentes de acción que pueden contribuir a mitigar o prevenir dichos efectos. En particular, los efectos sobre la biodiversidad y el ciclo del carbono son necesarios para diseñar políticas de sostenibilidad y ajustar los mecanismos compensatorios de emisiones de dióxido de carbono. Es urgente aunar esfuerzos para desarrollar modelos explicativos y predictivos de la respuesta de los ecosistemas forestales mediterráneos a los diferentes componentes del cambio global.

Las dificultades asociadas a la parametrización de modelos de dinámica en sistemas multiespecíficos han conducido al desarrollo de modelos con base fisiológica que permite definir un continuo de estrategias (en vez de especies) a partir de la variación continua en algunos de sus rasgos morfológicos (Woodward 1987, Foley *et al.* 1996). Esta aproximación se justifica por un número creciente de estudios que muestran la importancia que la variabilidad morfo-

lógica más que la fisiológica en definir las respuestas funcionales de las diferentes especies a los factores ambientales (ver Capítulo 7).

En la mayor parte de los modelos de vegetación a escala global las interacciones ecológicas son inexistentes y se asume que los ecosistemas son una gran masa vegetal (“*Green Slime*”); de esta manera, los procesos fisiológicos se escalan directamente desde la hoja hasta el ecosistema sin mediación previa de procesos ecológicos tales como la competencia o la dispersión. Todos estos modelos son en realidad variantes de un mismo esquema general consistente en un circuito de potencial hídrico en el que los distintos componentes de la planta son asimilables a resistores o condensadores de un circuito electrostático (Sellers *et al.* 1997). La asimilación de carbono y transpiración del dosel se describe a partir de las condiciones ambientales (radiación, temperatura del aire y humedad relativa) La ecuación de Farquhar *et al.* (1980) simula la tasa de asimilación neta de carbono en función de la temperatura de la hoja y la conductancia estomática. Además el balance de energía y de masa junto a la ecuación de transpiración (Jarvis 1976) define un sistema de ecuaciones no lineales en donde la única incógnita es la conductancia estomática. La asimilación de carbono neta se obtiene después de descontar los costes de mantenimiento (respiración) de los diferentes compartimentos de la planta como una función de la temperatura. Finalmente, la estrecha relación observada entre asimilación y conductancia (Ball *et al.* 1987) permite estimar la conductancia estomática y resolver el sistema de ecuaciones así definido.

La aplicación de modelos de proceso con base fisiológica del bosque mediterráneo ha sido acometida por varios autores con diferentes finalidades (Tenhunen *et al.* 1990, Gracia *et al.* 1999, Mouillot *et al.* 2001, Zavala 2004). En el diseño de estos simuladores el principal reto consiste en proporcionar una descripción realista de la variación del agua en el suelo y de la respuesta de la vegetación a la sequía, aspectos estos tratados de manera muy superficial en otros simuladores llevados a cabo en bosques templados, en donde la limitación por el agua juega un papel secundario frente al de la luz o los nutrientes.

Tenhunen *et al.* (1990) fue el primero en aplicar el esquema general descrito basado en la ecuación de Ball *et al.* (1987) y de Farquhar *et al.* (1980) de forma combinada para describir las tasas de intercambio gaseoso en un encinar limitado por el agua. Dichos autores mostraron que es posible predecir adecuadamente estos procesos con sólo ajustar la constante de proporcionalidad entre la conductancia estomática y la asimilación de carbono (parámetro g_F en su modelo). Este parámetro integra los mecanismos endógenos asociados al cierre de los estomas y es de máxima importancia, ya que su estimación permitiría predecir las tasas de intercambio gaseoso a lo largo del período de sequía. La variación de g_F observada a lo largo de un período de sequía se corresponde con la esperable de un proceso de optimización a escala de planta completa (la unidad de selección natural), en el que la planta maximiza su asimilación de carbono estacional a la vez que disminuye su riesgo de mortalidad durante el verano (Zavala 2004). En ausencia de una descripción mecanicista de los factores que regulan el control estomático bajo condiciones de sequía este proceso de optimización permite incorporar el efecto de la competencia por el agua en un modelo forestal mecanicista. Alternativamente la producción puede estimarse a partir de del cómputo de la eficiencia del uso del agua y la transpiración (Gracia *et al.* 1999, Mouillot *et al.* 2001). No obstante, la eficiencia en el uso del agua varía durante un período de sequía y entre especies, siendo difícil su obtención para sistemas multiespecíficos (Capítulo 6).

Los acercamientos anteriormente descritos constituyen avances importantes para comprender los mecanismos que regulan la producción del bosque mediterráneo. Sin embargo existen varias limitaciones y retos por resolver. La inclusión explícita de procesos de competencia entre individuos de diferentes tamaños y heterogeneidad espacial (Mouillot *et al.* 2001) es importan-

te ya que la dinámica de las comunidades está determinada en gran medida por procesos espaciales, pudiendo estos efectos tener una elevada importancia sobre propiedades agregadas del ecosistemas tales como la producción (Pacala y Deutschman 1995). La inclusión de procesos espaciales, no-linealidades y estocasticidad en modelos con un elevado número de parámetros dificulta, sin embargo, enormemente el análisis y comprensión de las predicciones. Los modelos complejos (e.g., Cramer *et al.* 2001) presentan numerosos problemas técnicos. Así, pueden observarse argumentos circulares o tautológicos como la predicción de los cambios de distribución de las especies que emergen de restricciones arbitrarias en los que las especies resultan eliminadas a partir de determinados umbrales. Resulta relativamente sencillo construir un modelo que genere las predicciones deseables incluso a partir de los mecanismos erróneos. Por tanto, a medida que crece el número de parámetros aumenta la incertidumbre sobre las causas de sus predicciones. Su complejidad impide comprender estas causas y distinguir entre predicción y error derivado de la incertidumbre en la estimación de los parámetros.

El desarrollo de modelos de dinámica forestal realistas desde el punto de vista biológico pero a la vez, lo suficientemente sencillos como para que sus predicciones puedan ser analizadas, implica el avance simultáneo en varios frentes. En primer lugar es necesario profundizar en los mecanismos que controlan los procesos biológicos en cada nivel de organización con modelos de dimensionalidad reducida en los distintos niveles. Esto incluye descripciones tanto de la respuesta individual de los organismos al ambiente, como de modelos de la variación de los recursos y factores ambientales (e.g. el balance hídrico, Joffre y Rambal 1993). En segundo lugar debe existir una fuerte conexión entre observaciones y parámetros de manera que pueda conocerse de qué manera se propaga el error. Finalmente, el sistema resultante de integrar los diferentes submodelos debe ser reducido a un conjunto de ecuaciones que permitan analizar y comprender el comportamiento del sistema.

Los sistemas forestales son sistemas dinámicos complejos cuya estocasticidad y no linealidad son esenciales para describir su naturaleza aleatoria y contingente. Sin embargo, el modelo debe resultar en predicciones deterministas a determinadas escalas que expliquen las regularidades observadas en los patrones actuales de distribución y respuestas sucesionales en las principales comunidades forestales. Los procesos característicos de un simulador forestal pueden ser expresados mediante modelos de flujo en forma de derivadas parciales (Moorcroft *et al.* 2001, Zavala y Bravo 2005). Todo ello sugiere la posibilidad de implementar modelos en forma analítica que incorporen los procesos esenciales que regulan la respuesta de la vegetación a cambios ambientales y perturbaciones.

5.2. Investigación y gestión forestal

La aplicación rutinaria de trabajos reduccionistas basados en contraste de hipótesis categóricas ha generado un gran caudal de información sobre los ecosistemas recogidas en un número creciente de publicaciones. La incapacidad de estas aproximaciones para responder a cuestiones aplicadas ha originado numerosas críticas a la ciencia de la ecología (Peters 1991).

Los sistemas forestales son sistemas complejos y jerarquizados cuya respuesta en el espacio y en el tiempo es multifactorial. La combinación de unos pocos factores y niveles de intensidad resulta a menudo en diseños experimentales inviables tanto en su ejecución como en la interpretación estadística de las diferentes interacciones. El concepto de replicación de la unidad experimental resulta de dudoso interés en muchos estudios ecológicos en donde la agregación en unidades o bloques arbitrarios enmascara las escalas de heterogeneidad espacial a la que los organismos responden y que es objeto de análisis *per se*. Incluso cuando la replicación es posible (y económicamente viable), se tiende a conferir al grado de significación de la

prueba estadística de una objetividad que es en realidad ilusoria, ya que dicho valor depende indefectiblemente del número de réplicas. En el caso concreto de la investigación forestal, los estudios de ecología al uso basados en el contraste de hipótesis sólo adquieren su plena significación dentro de un contexto más amplio, hipotético-deductivo, y como comprobación de hipótesis específicas que atañen a asunciones críticas para la dinámica del sistema o para un objetivo de gestión determinado. De forma complementaria, los estudios fundamentados en aproximaciones multivariantes han sido claves para el desarrollo de la ecología vegetal moderna y la consolidación de la visión individualística de las comunidades. Sin embargo, el uso generalizado de estas herramientas ha devenido en modelos demasiado rígidos, basados de forma implícita o explícita en asunciones de linealidad y normalidad, no permitiendo establecer una correspondencia entre teorías ecológicas y observaciones. En particular, los patrones vegetación-clima observados en los bosques mediterráneos presentan un alto grado de dispersión, con contornos heterocedásticos más triangulares que rectilíneos y cuyo comportamiento medio es a menudo no lineal. En la mayoría de modelos existentes estas relaciones se asumen lineales y homocedásticas. Así, en el *análisis de correspondencia canónico* la abundancia de las especies a lo largo de un gradiente ambiental puede seguir una curva unimodal, pero el gradiente se define injustificadamente como una combinación lineal de factores ambientales. Este es sólo un ejemplo pero la mayor parte de estas técnicas se basan en cálculos desconocidos o asunciones injustificadas. Este problema es generalizable a una gran cantidad de estudios ecológicos pero resulta más evidente en zonas mediterráneas en donde factores antrópicos enmascaran los efectos de procesos ecológicos. Las técnicas de análisis no paramétrico (Vayssieres *et al.* 2000), que permiten identificar un conjunto de reglas subyacentes a las observaciones, pueden ser un primer paso para establecer hipótesis o guiar futuras aproximaciones experimentales. No obstante la ausencia de una formulación analítica del proceso que genera nuestras observaciones limita su interés teórico.

El análisis de los factores que estructuran las comunidades requiere por tanto el desarrollo de modelos estadísticos específicos para cada situación que permitan interpretar nuestras observaciones en relación a una u otra hipótesis o teoría ecológica. Incluso cuando el modelo multivariante escogido sea el adecuado, debe ser considerado como un primer paso dentro del método científico cuya validez se restringe a una fase de descripción de tendencias y formulación de hipótesis, pero que es por sí sola insuficiente para identificar mecanismos tales como el espacio o la competencia cuyo análisis requiere el uso de modelos de proceso.

5.3. *Hacia una selvicultura mediterránea con base científica*

El desarrollo de modelos de proceso es necesario para diagnosticar posibles cambios en la producción y composición del rodal en respuesta a un determinado régimen de perturbación y diferentes calidades de estación. Con esta información el selvicultor puede planificar y optimizar sus actuaciones en función de unos determinados objetivos de gestión (Hawley y Smith 1982, Oliver y Larson 1990). La regeneración de las diferentes especies, la evolución temporal de las clases de edad en el rodal y los mecanismos de coexistencia, sustitución o alternancia entre especies son aún desconocidos para la mayor parte de sistemas forestales de nuestro país. Como consecuencia la toma de decisiones se lleva a cabo en función de modelos *a priori* o no suficientemente contrastados para el medio mediterráneo.

El concepto de temperamento que define el tipo de tratamiento y método de ordenación (Madrigrál 1994) se fundamenta a menudo en criterios empíricos derivados de la selvicultura centroeuropea que soslayan aspectos específicos de los ecosistemas mediterráneos derivados de la interacción entre la radiación y la escasez de agua (Olazábal 1916, González Vázquez 1948,

Capítulo 12). Sólo recientemente se está adquiriendo un conocimiento de los procesos que inciden sobre la regeneración y su relación con los factores ambientales (Capítulos 3, 4, 7 y 8).

Menos conocidos aún son los mecanismos que controlan la estructura y producción del rodal, aspecto clave para la adecuada planificación de las actuaciones forestales. El modelo clásico de clases naturales de edad para masas regulares tratadas normalmente (Lanier 1986, repoblado, monte bravo, latizal y fustal) es demasiado rígido e inadecuado para describir la estructura de muchas masas forestales mediterráneas. Así la competencia por el agua, la anastomosis entre individuos o la plasticidad de las historias vitales resulta en procesos de estancamiento (“*stagnation*”) y dinámicas autosucesionales que difieren sustancialmente de lo observado en bosques templados. La identificación de estos mecanismos y el desarrollo de modelos de dinámica del rodal es una de las numerosas cuestiones por resolver en el ámbito de la selvicultura mediterránea.

A nivel de comunidad, los conceptos de vegetación potencial, clímax o madurez (Rivas Martínez 1987, Ruiz de la Torre 1990, Montero de Burgos y Alcanda 1993), de incuestionable utilidad, han sido, sin embargo, aplicados a discreción sin que sus límites de aplicabilidad hayan sido convenientemente contrastados. La aplicación de estos conceptos de elevada subjetividad induce a jerarquías antropocéntricas en los niveles de progresión de las comunidades que tienden a minusvalorar el papel determinante de la heterogeneidad ambiental o la historia, resultando en importante desajustes entre lo esperable y lo real. Así se observa la introducción de especies y procedencias que no se regeneran de forma natural por estar su

CUADRO 9.1

Avances recientes en el estudio de las comunidades vegetales.

El desarrollo de la ecología mediterránea y de la biología teórica nos llevan a cuestionar algunos de los paradigmas y concepciones botánicas clásicas para describir la dinámica y estructura de las comunidades vegetales mediterráneas. El espacio, la estocasticidad y la historia inciden junto a las historias vitales, la heterogeneidad ambiental y las perturbaciones para conformar un complejo tapiz vegetal. Conceptos tales como vegetación potencial o clímax desarrollados durante la década de los sesenta han sido reemplazados por modelos con base biológica que consideran explícitamente la heterogeneidad espacial y respuesta individual de las diferentes especies. De manera análoga la visión clásica adaptacionista imperante en biología evolutiva se ha ampliado para incluir aspectos circunstanciales e históricos.

Planteamientos botánicos tradicionales	Planteamientos ecológicos actuales
Dinámica:	
• Clímax / Vegetación potencial	• Estados múltiples / No equilibrio
• Series de regresión / Determinismo	• Determinismo / Contingencia / Azar
• Ambiente homogéneo / Ausencia de perturbaciones	• Heterogeneidad ambiental / Perturbaciones
• Procesos no espaciales	• Interacciones espaciales
Evolución biológica:	
• Adaptación / Convergencia evolutiva	• Adaptación / Contingencias histórica

nicho de regeneración fuera de las condiciones locales (aunque los adultos una vez establecidos puedan tolerarlas) o masas estancadas inestables por ser coetáneas y genéticamente uniformes, y cuya viabilidad depende de la aplicación de costosos tratamientos selvícolas posteriores. Por otro lado, la tendencia actual a reforestar directamente con especies “climácicas” resulta en elevadas marras que no compensan las inversiones realizadas. Un conocimiento cada vez más detallado de los procesos de instalación de las especies forestales permitirá diseñar técnicas de restauración *ad hoc* para cada tipo de comunidad y restricciones ambientales tal como sugieren un número creciente de estudios (Vallejo 1996, Zamora *et al.* 2001, Espelta *et al.* 2003, Rey Benayas *et al.* 2003).

La fragmentación, la degradación tras siglos de perturbaciones recurrentes y un incremento de la aridez plantean riesgos muy graves sobre los ecosistemas mediterráneos, incluyendo una alteración de la distribución actual de los biotopos y degradaciones irreversibles. A pesar de los avances en ecología experimentados en nuestro país durante las últimas décadas los mecanismos que controlan la estructura y dinámica de los principales ecosistemas forestales de la Península Ibérica permanecen aún por identificar. El conocimiento de los procesos que regulan el comportamiento del sistema en cada nivel de organización con el desarrollo de modelos bien contrastados en cada escala, con un grado de incertidumbre conocido, es esencial para el desarrollo de una silvicultura mediterránea que responda a las demandas actuales de la sociedad y contribuir a mitigar o prevenir los efectos del cambio global.

Agradecimientos

Esta recopilación fue financiada a través de los proyectos HETEROMED, REN2002-04041-C02-02/ GLO y REN2000-0745/GLO, CICYT. El Ministerio de Medio Ambiente facilitó los datos del 2º Inventario Forestal Nacional y José A. Villanueva documentó amablemente todos los detalles necesarios para su análisis. Salvador Rebollo y José M. Rey Benayas revisaron con detalle versiones preliminares de este capítulo. Drew Purves asistió en la elaboración de las figuras 4 y 5. Las redes de trabajo GLOBIMED (CICYT) y REDMOBE (Junta de Andalucía) permitieron discutir estas ideas con otros investigadores.

Bibliografía

- Allué J. L. 1990. Atlas Fitoclimático de España. Taxonomías. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Instituto Nacional de Investigaciones Agrarias.
- Archibold, O.W. 1995. Ecology of world vegetation. Chapman & Hall, London.
- Austin, M.P. 1985. Continuum concept, ordination methods, and niche theory. *Annual Review of Ecology and Systematics* **16**:39-61.
- Ball, J.T., I.E. Woodrow, y J.A. Berry. 1987. A model for predicting stomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under different environmental conditions. Páginas 221-224 *en* Biggins, editor. *Progress in Photosynthetic Research*. Martinus Nijhoff Publishers, The Netherlands.
- Blondel, J., y J. Aronson. 1995. Biodiversity and ecosystem function in the Mediterranean basin: human and non-human determinants. Páginas 43-119 *en* G.W. Davis y D.M. Davis y D.M. Richardson, editores. *Mediterranean-type ecosystems: the function of biodiversity*. Springer-Verlag, Berlin.
- Braun-Blanquet, J. 1951. *Plazensociologie*. Springer, Viena.
- Carrión, J. S., A. Andrade, K. D. Bennett, C. Navarro, y M. Munuera. 2001. Crossing forest thresholds: inertia and collapse in a Holocene sequence from south-central Spain. *The Holocene* **11**:635-653.
- Chesson, P.L. 1983. Coexistence of competitors in a stochastic environment: the storage effect. Páginas 188-198 *en* H.I. Freedman y C. Strobeck, editores. *Population biology. Lecture notes in Biomathematics* 52. Springer, New York.
- Connor, E.F., y D. Simberloff. 1986. Competition, scientific method, and null models in ecology. *American Scientist* **74**:155-162.

- Costa, M., M. García, C. Morla, y H. Sainz. 1990. La evolución de los bosques de la Península Ibérica: una interpretación basada en datos paleobiogeográficos. *Ecología Fuera de Serie* 1:31-58.
- Costa, M., C. Morla, y H. Sainz. 1998. Los bosques de la Península Ibérica. Una interpretación geobotánica. Geoplaneta, Barcelona.
- Cramer, W., A. Bondeau, F.I. Woodward, I.C. Prentice, R.A. Betts, V. Brovkin, P.M. Cox, V. Fisher, J.A. Foley, A.D. Friend, C. Kucharik, C., Lomas, M.R., N. Ramankutty, S. Sitch, B. Smith, A. White, y C. Young-Molling. 2001. Global response of terrestrial ecosystem structure and function to CO₂ and climate change: results from six dynamic global vegetation models. *Global Change Biology* 7:357-373.
- Crawley, M.J., editor. 1986. *Plant Ecology*. Blackwell Scientific Press. Oxford.
- Davis, M.B. 1981. Quaternary history and the stability of forest communities. Páginas 132-153 en D.C. West, H. H. Shugart y D. B. Botkin, editores. *Forest succession: concepts and applications*. Springer-Verlag, New York.
- Edwards, A.W.F. 1972. *Likelihood*. Expanded edition. Cambridge University Press, New York.
- Elena-Roselló R. 1997. Clasificación Biogeoclimática de España Peninsular y Balear. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Instituto Nacional de Investigaciones Agrarias.
- Espelta, J.M. 1996. La regeneració de boscos d'alzina (*Quercus ilex* L.) y pi blanc (*Pinus halepensis* Mill.): estudi experimental de la resposta de les plàntules a la intensitat de llum i a la disponibilitat d'aigua. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Barcelona. Barcelona.
- Espelta J.M., J. Retana, y A. Habrouk. 2003. An economic and ecological multi-criteria evaluation of reforestation methods to recover burned *Pinus nigra* forests in N.E. Spain. *Forest Ecology and Management* 180:185-198.
- Farquhar, G.D., S. von Caemmerer, y J.A. Berry. 1980. A biochemical model of photosynthetic CO₂ fixation in leaves of C3 species. *Planta* 149:78-90.
- Foley, J.A., I.C. Prentice, N. Ramankutty, S. Levis, D. Pollard, S. Sitch, y A. Haxeltine. 1996. An integrated biosphere model of land surface processes, terrestrial carbon balance, and vegetation dynamics. *Global Biogeochemical Cycles* 10:603-628.
- Gauch, H.G., y R.H. Whittaker. 1972. Coenocline simulation. *Ecology* 53:446-51.
- Gause, G. F. 1934. *The Struggle for Existence*. Williams and Wilkins, Baltimore.
- Gomez, J.M. 2003. Spatial patterns in long-distance dispersal of *Quercus* acorns by jays in a heterogeneous landscape. *Ecography* 26:573 – 584.
- González Vázquez, E. 1948. Estudio cultural de las masa Forestales y de los métodos de regeneración. Residencia de Profesores. Ciudad Universitaria, Madrid.
- Gracia, C., E. Tello, S. Sabaté, y J. Bellot. 1999. Modelling canopy gas exchange during summer drought. Páginas 163-179 en F. Rodà, J. Retana, C. Gracia y J. Bellot, editores. *Ecology of Mediterranean evergreen oak forests*, Springer-Verlag, Berlin.
- Hanski, I.A. 1997. Metapopulation dynamics: from concepts and observations to predictive models. Páginas 69-122 en I.A. Hanski y M.E. Gilpin, editores. *Metapopulation Biology*. Academic Press, San Diego.
- Hastings, A. 1980. Disturbance, coexistence, history and competition for space. *Theoretical Population Biology* 18:363-373.
- Hawley, R.C., y Smith, D.M. 1982. *Silvicultura práctica*. Ediciones Omega S.A. Barcelona.
- Hilborn, R., y M. Mangel. 1997. *The Ecological Detective*. Princeton University Press, Princeton.
- Holmgren, M., M. Scheffer, y M.A. Huston. 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* 78:1966-1975.
- Horn, H.S., y R.H. MacArthur. 1972. Competition among fugitive species in a harlequin environment. *Ecology* 53:749-752.
- Horn, H.S. 1975. Markovian properties of forest succession. Páginas 196-211 en M. Cody y M. Diamond, editores. *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Hubbell, S. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. 2001. Princeton University Press, Princeton.
- Huston, M.A. 1994. *Biological Diversity*. Cambridge University Press. Cambridge.
- ICONA. 1995. Segundo Inventario Forestal Nacional. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Madrid.
- Jarvis, P.G. 1976. The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Serie B* 273:593-610.
- Joffre, R., y S. Rambal. 1993. How tree cover influences the water balance of Mediterranean rangelands. *Ecology* 74:570-582.
- Lanier, L. 1986. *Précis de Sylviculture*. ENGREF, Nancy.
- Levin, S.A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73:1943-1967.
- Levine, J.M., y D.J. Murrell. 2003. The community-level consequences of seed dispersal patterns. *Annual Review of Ecology and Systematics* 34:549-574.
- Levins, R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America* 12:237-240.

- Lookingbill, T., y M.A. Zavala. 2000. Spatial pattern of *Quercus ilex* and *Quercus pubescens* recruitment in *Pinus halepensis* dominated woodlands. *Journal of Vegetation Science* **11**:607-612.
- Mac-Arthur, R.H. 1958. Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests. *Ecology* **39**:599-619.
- Madrigal, A. 1994. Ordenación de Montes Arbolados. IC.O.N.A. Colección Técnica, Madrid.
- Maestre, F.T., J. Cortina, S. Bautista, y J. Bellot. 2003. Does *Pinus halepensis* facilitate the establishment of shrubs in Mediterranean semi-arid afforestations? *Forest Ecology and Management* **17**:147-160.
- Marañón, T. 1986. Plant species richness and canopy effect in the savanna-like „dehesa“ of S.W. Spain. *Ecología Mediterránea* **12**: 131-141.
- May, R. M. 1986. The search for patterns in the balance of nature: Advances and retreats. *Ecology* **67**:1115-1126.
- Montero de Burgos, J.L., y P. Alcanda. 1993. Reforestación y biodiversidad: líneas metodológicas de planificación y restauración forestal. *Montes* **33**:57-76.
- Mooney, H.A., y H.A. Dunn. 1970. Convergent evolution of Mediterranean evergreen sclerophyllous shrubs. *Evolution* **24**:292-303.
- Moorcroft, P. R., G. C. Hurtt, y S. W. Pacala. 2001. A method for scaling vegetation dynamics: the ecosystem demography model (ED). *Ecological Monographs* **71**:557-585.
- Moullot, F., S. Rambal, y S. Lavorel. 2001. A generic process-based SIMulator for mediterranean landscApes (SIERRA): design and validation exercises. *Forest Ecology and Management* **147**:75-97.
- Nathan, R., U. N. Safriel, e I. Noy-Meir. 2001. Field validation and sensitivity analysis of a mechanistic model for tree seed dispersal by wind. *Ecology* **82**:374-388.
- Ne'eman, H., y L. Trabaud, editors, 2000. *The Ecology and Management of Pinus halepensis and P. Brutia* ecosystems. Backhuys Publishers, Leiden.
- Ojeda, F., J. Arroyo, y T. Marañón. 2000. Ecological Distribution of four co-occurring Mediterranean Heath Species. *Ecography* **23**:148-159.
- Olazábal, L. 1916. Masas mixtas españolas. *Revista Montes* **44**:29-30
- Oliver C.D., y B.C. Larson. 1990 *Forest stand dynamics*. McGraw-Hill, New York.
- Pacala, S.W., y D. Tilman. 1994. Limiting similarity in mechanistic and spatial models of plant competition in heterogeneous environment. *American Naturalist* **143**:222-257.
- Pacala, S. W., y D. Deutschman. 1995. Details that matter: The spatial distribution of individual trees maintains forest ecosystem function. *Oikos* **74**:357-365.
- Pacala, S.W., C.D. Canham, J. Saponara, J.A. Silander, R.K. Kobe, y E. Ribbens. 1996. Forest models defined by field measurements: estimation, error analysis and dynamics. *Ecological Monographs* **66**:1-43.
- Pausas, J.G. 2001. Resprouting vs seeding- a Mediterranean perspective. *Oikos* **94**:193-194.
- Peters, R.H. 1991. *A critique for ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Pigott, C.D., y S. Pigott. 1993. Water as a determinant of the distribution of trees at the boundary of the Mediterranean zone. *Journal of Ecology* **81**:557-566.
- Purves, D. W., y R. Law. 2002. Fine scale spatial structure in a lowland grassland community: quantifying the plant's-eye view. *Journal of Ecology* **90**:121-129.
- Purves, D.W., Zavala, M.A.; Ogle, K., Prieto, F. y J.M. Rey Benayas. 2007. Environmental heterogeneity, bird-mediated directed dispersal, and oak woodland dynamics in Mediterranean Spain. *Ecological Monographs* **77**:77-97.
- Rees, M, P.J. Grubb, y D. Kelly. 1996. Quantifying the impact of competition and spatial heterogeneity on the structure and dynamics of a four species guild of winter annuals. *American Naturalist* **147**:1-32.
- Retana, J., J.M. Espelta, M. Gracia, y M. Riba. 1999. Seedling recruitment. Páginas 89-103 *en* F. Rodà, J. Retana, C. Gracia y J. Bellot, editores. *Ecology of Mediterranean evergreen oak forests*. Springer-Verlag, Berlin.
- Rey, J.M. 1999. Modelling potential evapotranspiration of potential vegetation. *Ecological Modeling* **123**:141-159.
- Rey Benayas, J.M. 1998. Growth and survival in *Quercus ilex* L. seedlings after irrigation y artificial shading on Mediterranean set-aside agricultural lands. *Annales des Sciences Forestières* **55**: 801-807.
- Rey Benayas, J.M., T. Espigares, y J. M. Nicolau, editores. 2003. *Restauración de ecosistemas mediterráneos*. Servicio de Publicaciones de la Universidad de Alcalá, Alcalá de Henares.
- Rivas-Martínez, S. 1987. Mapa de series de vegetación de España. Memoria del mapa de series de vegetación de España. ICONA, Madrid.
- Rodà, F., J. Retana, C. Gracia, y J. Bellot, editores. 1999. *Ecology of Mediterranean evergreen oak forests*. Springer-Verlag, Berlin.
- Rouget, M., D.M. Richardson, S. Lavorel, J. Vayreda, C. Gracia, y S.J. Milton. 2001. Determinants of distribution of six *Pinus* species in Catalonia, Spain. *Journal of Vegetation Science* **12**:491-502.
- Ruiz de la Torre, J.R. 1990. Distribución y características de las masas forestales españolas. *Ecología Fuera de Serie* **1**:11-30.
- Sellers, P.J., R. E. Dickinson, D. A. Randall, A. K. Betts, F. G. Hall, J. A. Berry, G. J. Collatz, A. S. Denning, H. A. Mooney, C. A. Nobre, N. Sato, C. B. Field, y A. Henderson-Sellers. 1997. Modeling the exchanges of energy, water, and carbon between continents and the atmosphere. *Science* **275**:502-509.

- Tenhunen, J.D., A. Sala, A., P.C. Harley, R.L. Dougherty, y J.F. Reynolds. 1990. Factors influencing carbon fixation and water use by Mediterranean sclerophyll shrubs during summer drought. *Oecologia* **82**:381-393.
- Terradas, J. 2001. *Ecología de la vegetación*, Ed. Omega. Barcelona.
- Tilman, D. 1988. *Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities*. Princeton University Press, Princeton.
- Tilman, D., y P. Kareiva, editores. 1998. *Spatial ecology: the role of space in population dynamics and interspecific interactions*. Princeton University Press, Princeton.
- Valladares, F., y F. I. Pugnaire. 1999. Tradeoffs between irradiance capture and avoidance in semiarid environments simulated with a crown architecture model. *Annals of Botany* **83**: 459-470.
- Valladares, F. 2003. Light heterogeneity and plants: from ecophysiology to species coexistence and biodiversity. Páginas: 439-471 *en* K. Esser, U. Lüttge, W. Beyschlag y F. Hellwig, editores. *Progress in Botany*. Springer Verlag, Heidelberg.
- Vallejo, R. 1996. La restauración de la cubierta vegetal en la Comunidad Valenciana. Fundación CEAM, Valencia.
- Vayssières, M.P., R.E. Plant, y B. Allen-Diaz. 2000. Classification trees: An alternative non-parametric approach for predicting species distributions. *Journal of Vegetation Science* **11**:679-694.
- Watt, A. S. 1947. Pattern and Process in the plant community. *Journal of Ecology* **35**:1-22.
- Whittaker, R.H., y S.A. Levin. 1977. The role of mosaic phenomena in natural communities. *Theoretical Population Biology* **12**:117-139.
- Whittaker, R.H. 1975. *Communities and Ecosystems*. Mac-Millan, New York.
- Woodward, F.I. 1987. *Climate and plant distribution*. Cambridge University Press, London.
- Zamora, R., y F. Pugnaire. 2001. Los ecosistemas mediterráneos. Análisis funcional. Ediciones C.S.I.C., Granada.
- Zamora, R. J. Castro, J.M. Gómez, D. García, J.A. Hódar, L. Gómez, y E. Baraza. 2001. Papel de los matorrales en la regeneración forestal en ambientes mediterráneos: aplicaciones para la restauración. *Quercus* **187**:40-47.
- Zavala, M. 1999. A model of stand dynamics for holm oak-Aleppo pine forests. Páginas 105-117, *en* F. Rodà, J. Retana, C. Gracia y J. Bellot, editores. *Ecología of Mediterranean evergreen oak forests*. Springer-Verlag, Berlin.
- Zavala, M. A., J.M. Espelta, y J. Retana. 2000. Constraints and trade-offs in Mediterranean plant communities: the case of mixed holm oak-Aleppo pine forests. *The Botanical Review* **66**: 119-149.
- Zavala, M.A. 2004. Integration of drought tolerance mechanisms in Mediterranean sclerophylls: a functional interpretation of leaf gas exchange simulators. *Ecological Modelling* **176**:211-226.
- Zavala, M.A., y E. Zea. 2004. Mechanisms maintaining biodiversity in Mediterranean pine-oak forests: insights from a spatial simulation model. *Plant Ecology* **171**:197-207.
- Zavala, M.A. y R. Bravo. 2005. A mechanistic model of tree competition and facilitation in Mediterranean forests: scaling from tree physiology to stand dynamics. *Ecological Modelling*, **188**: 76-92.

