

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).

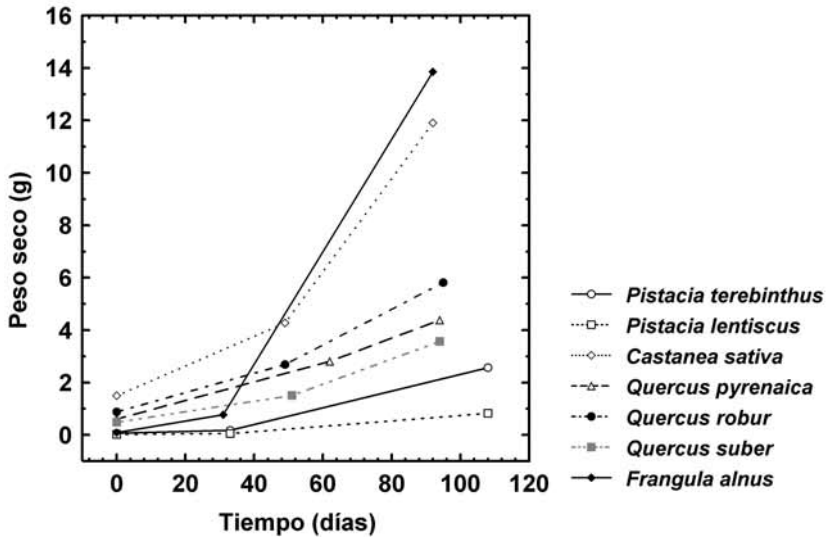


Figura 7.1. Variación en el tiempo del valor medio del peso seco total de plántulas de 7 especies leñosas cultivadas en condiciones uniformes de invernadero (Antúnez *et al.* 2001; Ruíz-Robledo y Villar 2005).

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

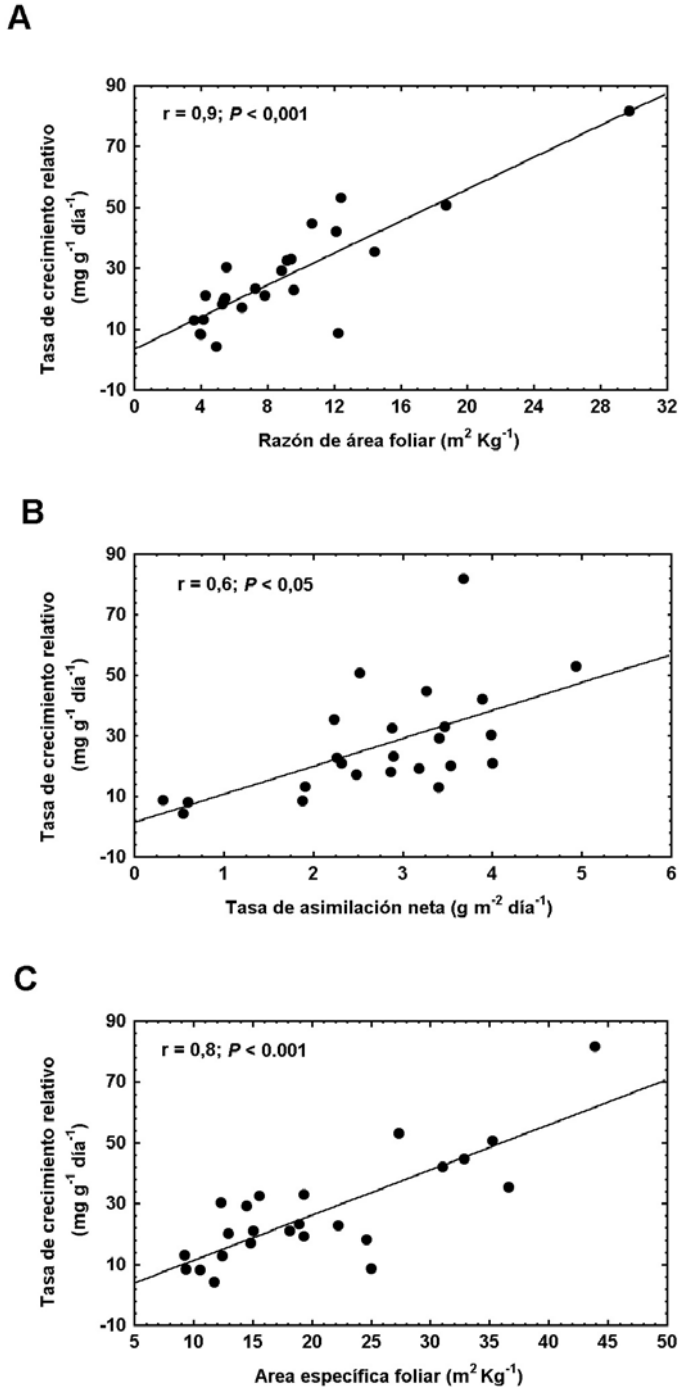


Figura 7.2. Análisis de crecimiento de 24 especies leñosas cultivadas en condiciones uniformes de invernadero. Relación entre las tasas de crecimiento relativo (RGR) y sus componentes: (A) razón de área foliar (LAR); (B) tasa de asimilación neta (NAR) y (C) área específica foliar (SLA). Las líneas representan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

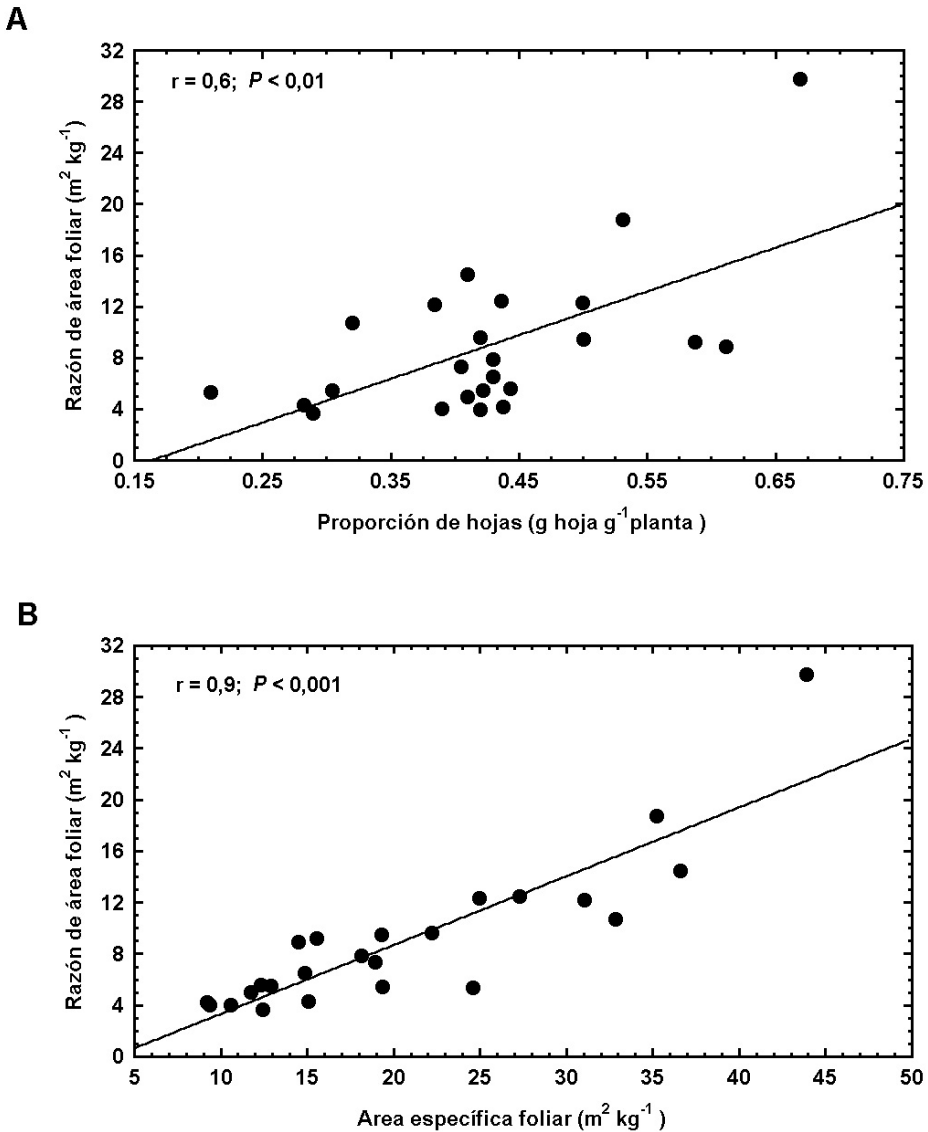


Figura 7.3. Relación entre la razón de área foliar (LAR) y sus componentes: (A) proporción de hojas (LMF) y (B) área específica foliar (SLA). Las líneas representan las rectas de regresión significativas a $P < 0,05$. Datos extraídos de Antúnez *et al.* (2001) y Ruiz-Robledo y Villar (2005).

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

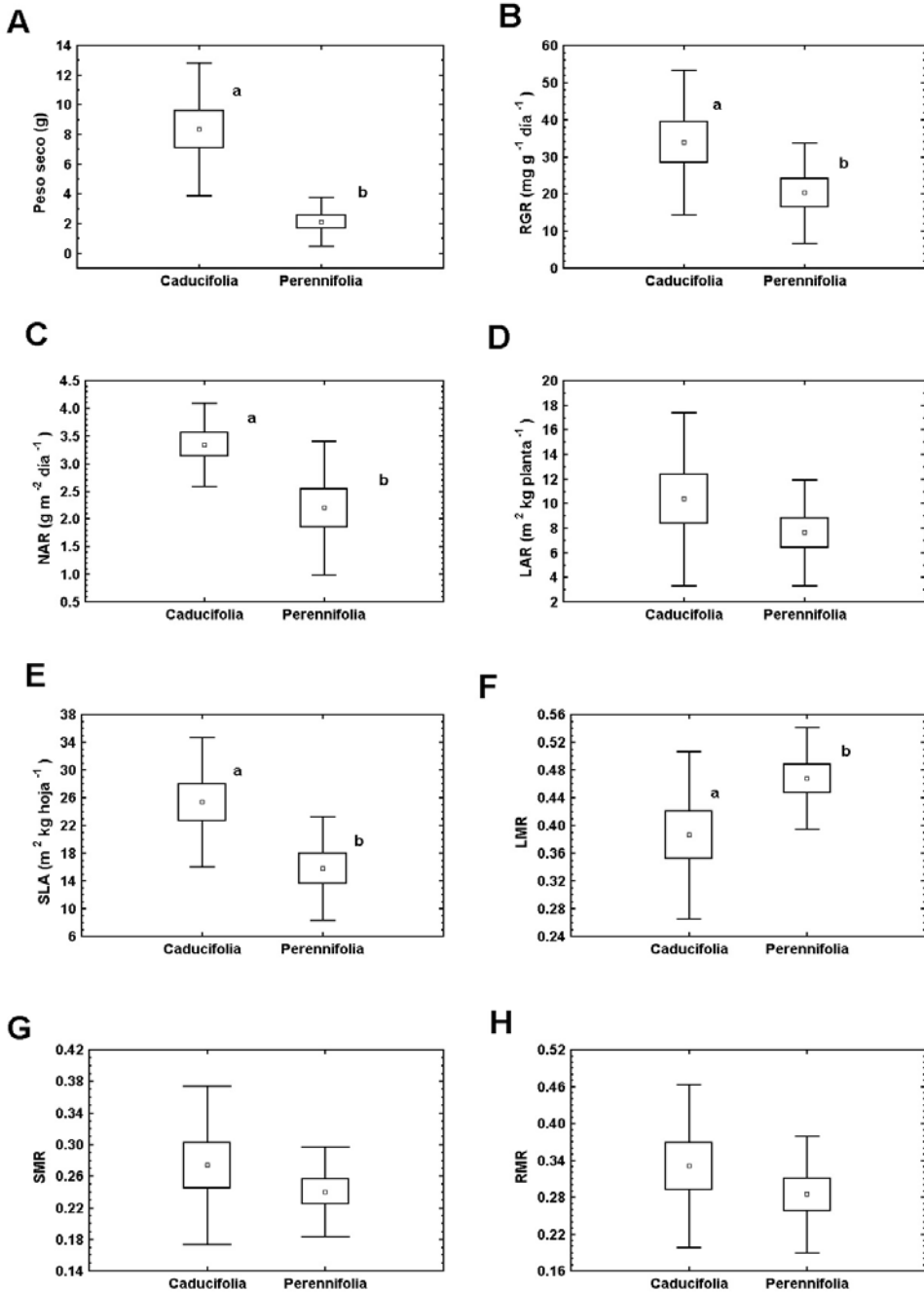


Figura 7.4. Comparación en los valores medios de 12 especies caducifolias y 12 perennifolias para: (A) peso total de la plántula tras cuatro meses de crecimiento, (B) tasas de crecimiento relativo (RGR), (C) tasa de asimilación neta (NAR), (D) razón de área foliar (LAR), (E) área específica foliar (SLA), (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).

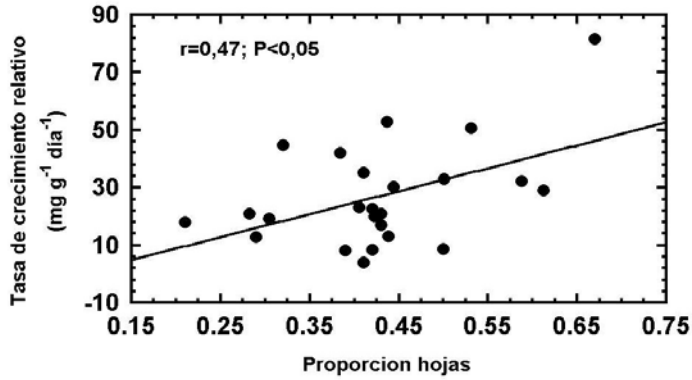
¿Cómo influyen las diferentes proporciones de biomasa asignadas a hojas, tallos y raíces sobre la tasa de crecimiento de la planta? Se podría pensar que una planta que invierte más en tejido foliar tendrá un crecimiento más rápido. En efecto, diversos estudios con especies leñosas han encontrado una 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%.

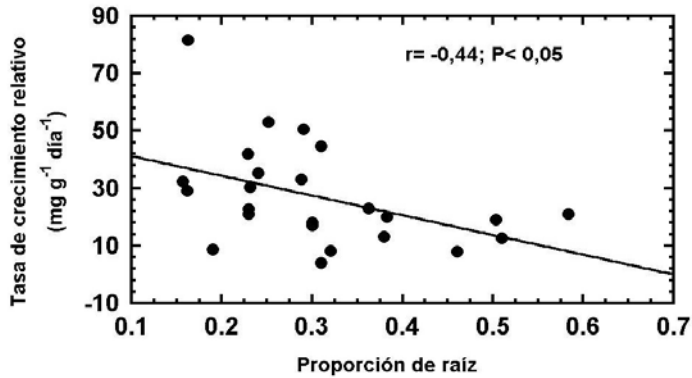
Existe, por tanto, un compromiso para la planta entre una mayor asignación de biomasa a hojas, con la consecuente mayor capacidad para captar luz y CO₂, redundando en su mayor tasa de crecimiento o bien, en una mayor asignación de biomasa a las raíces, consiguiendo así captar más agua y nutrientes del 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

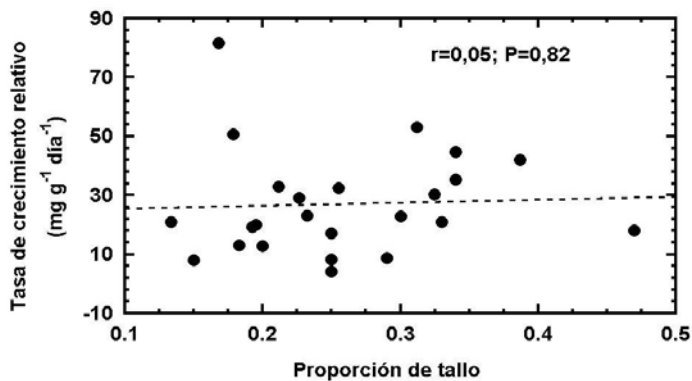


Figura 7.5. Análisis de crecimiento de 24 especies leñosas cultivadas en condiciones uniformes de invernadero. Relación entre las tasas de crecimiento relativo (RGR) y las asignaciones de biomasa a los diferentes órganos: (A) hojas (LMF), (B) raíces (RMF) y (C) tallos (SMF). Las líneas continuas representan 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.

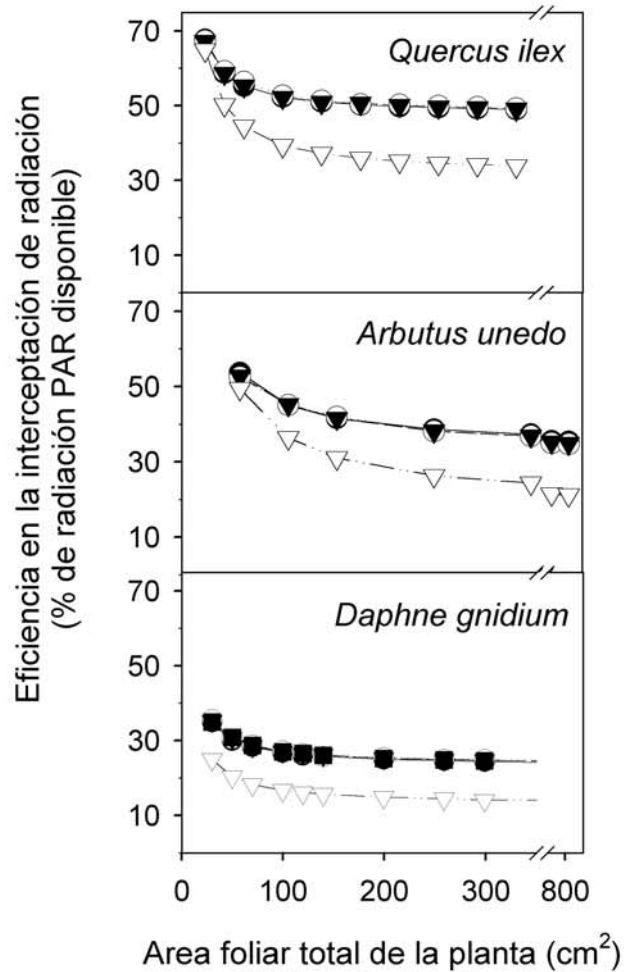


Figura 7.6. Relación entre la eficiencia en la interceptación de radiación y el área foliar de la planta para tres especies leñosas mediterráneas. Los símbolos oscuros son los propios de cada especie considerando que las hojas tienen filotaxia (disposición de las hojas a lo largo del eje) espiral (la 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*.

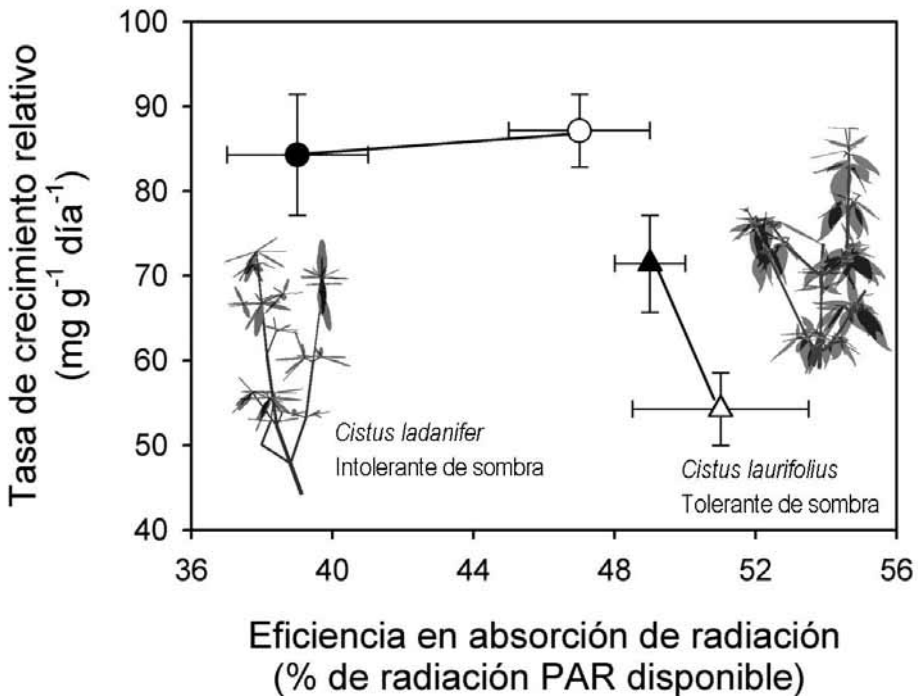


Figura 7.7. Relación entre la tasa de crecimiento relativo y la eficiencia en absorción de radiación para *Cistus ladanifer* (círculos, especie intolerante a la sombra) y *Cistus laurifolius* (triángulos, especie tolerante a la sombra), cultivadas en sol (símbolo en blanco) y en sombra (en negro). Datos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

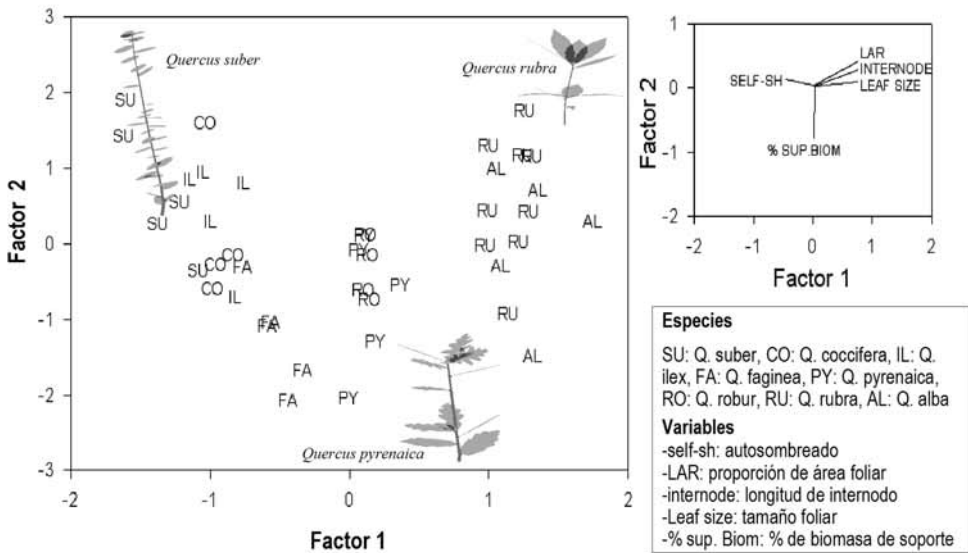


Figura 7.8. Análisis en componentes principales de plántulas de dos años, de ocho especies del género *Quercus*, empleando cinco variables arquitecturales y de eficiencia en interceptación de la luz. Las especies segregadas según el Factor 1 (que absorbió el 74% de la varianza) y el Factor 2 (19,5% de 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:

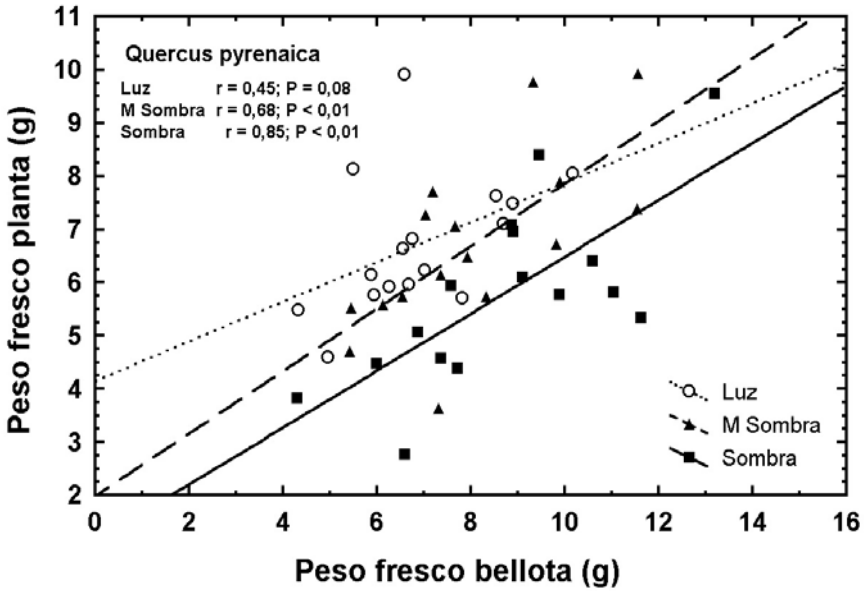
$$EP = A + B \times T \quad (\text{ecuación 3})$$

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

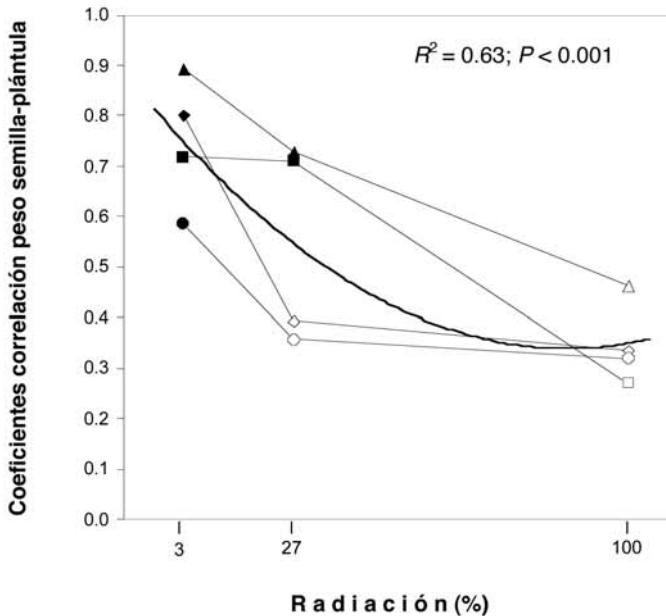


Figura 7.9. (A) Relación entre el peso fresco de la plántula (con 50 días) y el peso fresco de la semilla para *Quercus pyrenaica*, cultivadas en condiciones uniformes de invernadero, con tres tratamientos lumínicos: 100% de luz solar (círculo), sombra parcial (27% de luz solar; triángulos), sombra densa (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).

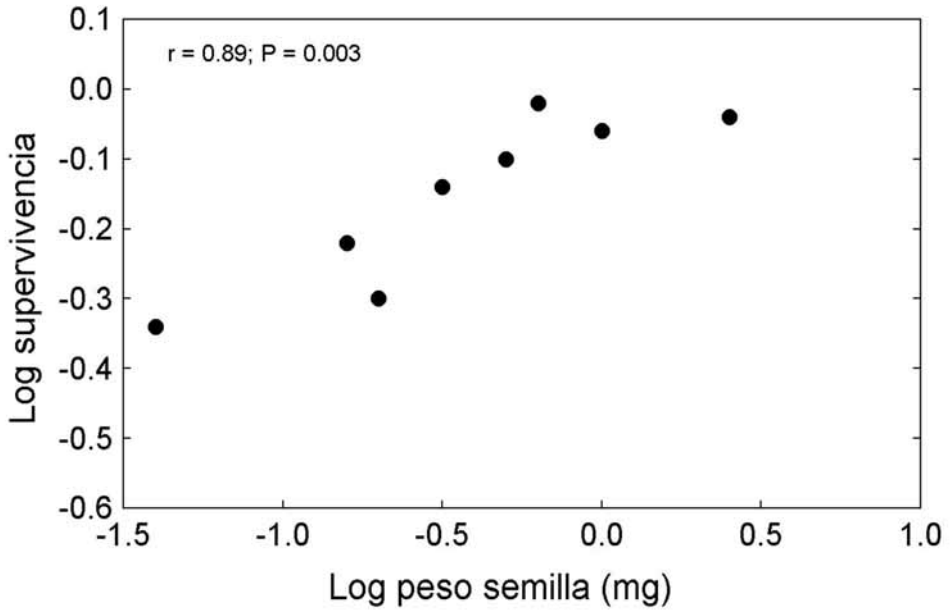
ciones peso semilla- peso plántula fueron positivas y significativas para las cuatro especies. Por el contrario, en las condiciones de máxima radiación (100%), la biomasa de la plántula fue independiente del peso inicial de la semilla para tres especies, y sólo estuvo marginalmente correlacionado para *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 microsítios, 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

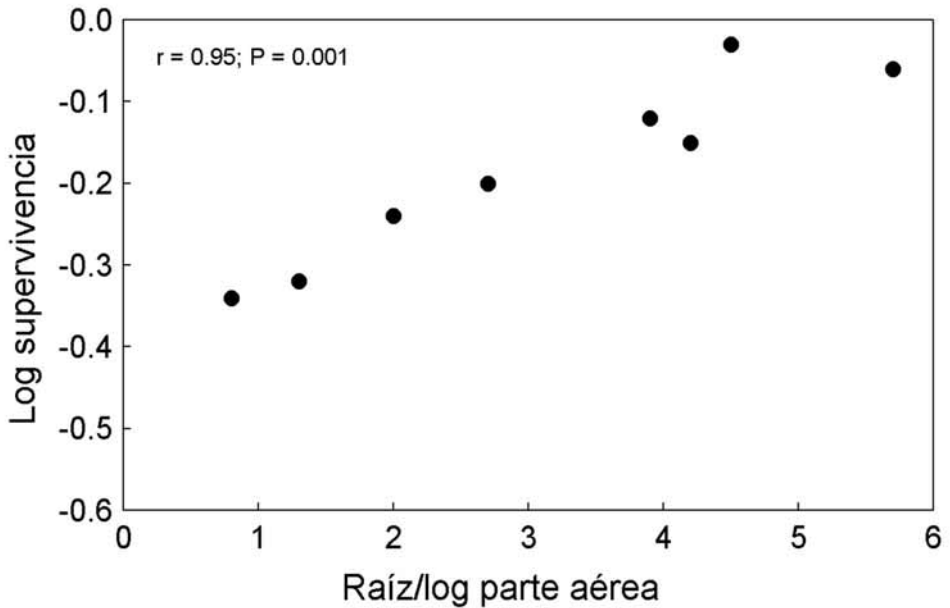


Figura 7.10. (A) Relación del logaritmo de la supervivencia de la plántula con (A) el logaritmo del peso de la semilla y (B) la proporción de biomasa raíz/parte aérea (R/log parte aérea) para ocho especies leñosas mediterráneas. Modificado de Lloret *et al.* (1999).

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

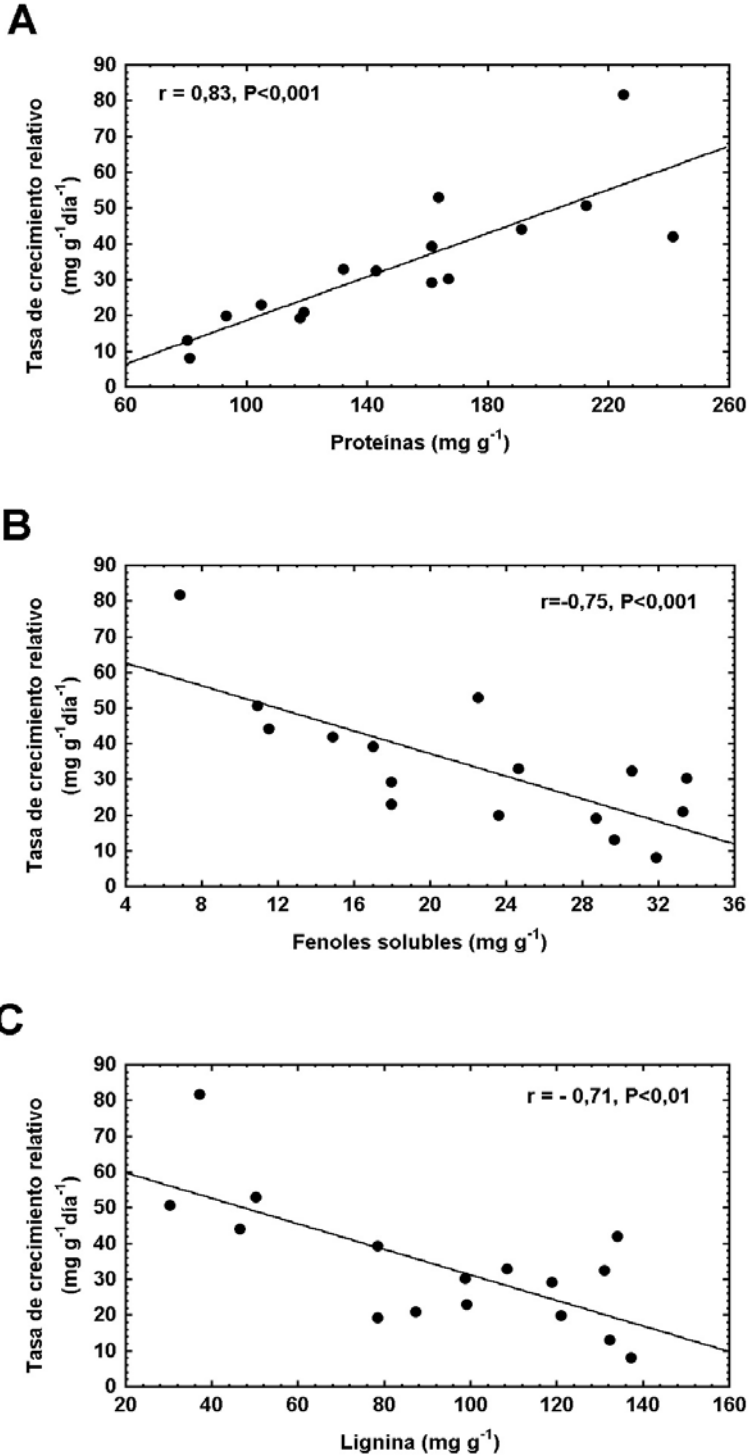


Figura 7.11. Relación entre las tasas de crecimiento relativo y la concentración de (A) proteínas, (B) fenoles solubles y (C) lignina en hojas de 16 especies leñosas. Datos extraídos de Villar *et al.* (2006).

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 Hodar 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 (veánse 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 brinjal (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 brinjal (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. Gulías, 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.
- Lambers, H., F. S. Chapin III y T. L. Pons. 1998. *Plant physiological ecology*. Springer Verlag, New York, Estados Unidos.
- Lambers, 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.