

Variación en la morfología foliar de especies mediterráneas procedentes de sitios con diferente disponibilidad de suelo y agua*

(Variation in leaf morphology of Mediterranean species from places with various soil and water availability)

Navarro Ruiz, Pedro

Centro Nacional de Tecnología y Seguridad Alimentaria (CNTA).
Laboratorio del Ebro. Area de I+D+i. Ctra Na 134, Km 50. 31570 San Adrian.

BIBLID [1137-8603 (2004), 18, 169-193]

Recep.: 12.03.02

Acep.: 29.03.03

Este trabajo se ha centrado en el estudio de la plasticidad morfológica de cuatro especies forestales típicas del clima mediterráneo (Quercus ilex subsp. ballota, Quercus coccifera, Pinus halepensis y Juniperus phoenicea subsp. phoenicea), en condiciones hídricas desfavorables. Los resultados muestran que la única especie que presenta una clara adaptación a condiciones hídricas desfavorables es la sabina, aunque estacionalmente las cuatro especies presentan una tendencia a variar su morfología foliar desde la estación más seca hasta la más húmeda.

Palabras Clave: Morfología foliar. Especies mediterráneas. Condiciones hídricas desfavorables.

Mediterraneoko klimari dagozkion lau baso espezie tipikok (Quercus ilex subsp. ballota, Quercus coccifera, Pinus halepensis eta Juniperus phoenicea subsp. phoenicea) egoera hidriko txarretan agertzen duten plastizitate morfologikoak dihardu lan honek. Emaitez erakusten dutenez, sabina feniziarra da kontrako egoera hidrikoetara garbi moldatzen den espezie bakarra, nahiz eta urtaroarean arabera, urtaro lehorrenetik hezeenera, hosto morfologia aldatzeko joera azaltzen duten lau espezieek.

Giltza-Hitzak: Hosto morfologia. Mediterraneoko espezieak. Egoera hidriko txarrak.

Ce travail est centré sur l'étude de la plasticité morphologique de quatre espèces forestières typiques du climat méditerranéen (Quercus ilex subsp. Ballota, Quercus coccifera, Pinus halepensis et Juniperus phoenicea subsp. Phoenicea), dans des conditions hydriques défavorables. Les résultats montrent que la seule espèce qui présente une nette adaptation à des conditions hydriques défavorables est la sabine, bien que de façon saisonnière, les quatre espèces présentent une tendance à varier la morphologie de leurs feuilles depuis la saison la plus sèche jusqu'à la plus humide.

Mots Clés: Morphologie des feuilles. Espèces méditerranéennes. Conditions Hydriques défavorables.

* Este trabajo ha contado con una Ayuda a la Investigación de Eusko Ikaskuntza, 2001.

1. INTRODUCCIÓN

1.1. El área mediterránea y escenarios futuros

El clima mediterráneo se ha considerado frecuentemente como de transición entre las condiciones de la zona subtropical desértica y las de la zona templada (Rodo y Comín 2001), y se ha descrito tradicionalmente como de veranos secos y cálidos y de inviernos moderadamente fríos y húmedos con temperaturas medias anuales entre 5 y 15°C, y pluviometría anual entre 100 y 1500 mm. Pero la característica más notable del clima mediterráneo es su variabilidad temporal y espacial. Los ambientes mediterráneos están a menudo caracterizados por un doble estrés: sequía estival y un invierno frío (Mitrakos 1980, Terradas y Savé 1992). La sequía estival resulta de la coincidencia de una baja precipitación con altas temperaturas, alta radiación y un alto déficit de la presión de vapor (Di Castri y Mooney 1973), y ha sido tradicionalmente reconocido como el principal factor limitante característico de los ecosistemas mediterráneos.

En el área mediterránea se prevé para la primera mitad del próximo siglo un incremento de la temperatura media de entre 2 y 4° C, lo que podría provocar un aumento de la evaporación y la evapotranspiración anual potencial de 200-300 mm. Este nivel de evapotranspiración no siempre podrá ser compensado con el aumento de pluviosidad, lo que provocaría un elevado estrés hídrico en la vegetación. El nuevo déficit hídrico creado sería el que pondría límites a la distribución de la vegetación a nivel local y regional y tendría además especial importancia en aquellas situaciones y sistemas que de por sí ya están cerca de ese límite, a menos que las especies posean mecanismos que les permita una aclimatación rápida, no sólo para cambios a corto plazo (estacionales o anuales) sino también a situaciones extremas mantenidas a un plazo más largo.

El clima mediterráneo actual, al que está sometida la mayor parte del territorio de la Península Ibérica, se caracteriza por un incremento de la temperatura media anual en los últimos 20 años de 0,3° C con respecto a las dos décadas anteriores. Este incremento viene caracterizado por grandes oscilaciones térmicas de vital importancia para las plantas. Al mismo tiempo, se han padecido las mayores sequías, inundaciones e incendios forestales que se recuerdan y que han causado, de forma directa o indirecta, la degradación de extensas áreas conduciéndolas a procesos erosivos y permitiendo el avance de la desertificación.

Además, en el área mediterránea hay evidencias de que desde los años treinta existe una tendencia a la disminución de la nubosidad y de la precipitación en el Mediterráneo centro-occidental (Maheras 1988, Amanatidis *et al.* 1993, Conte y Colacino 1995) como consecuencia del incremento de la presión y la persistencia de sistemas anticiclónicos. Todos estos cambios que se están constatando han tenido como consecuencia que en ciertas localidades del área Mediterránea cerca de 68% de la lluvia caída se pierda por evapotranspiración (Thomas 1991).

El desarrollo vegetal en un ambiente mediterráneo se encuentra condicionado por dos periodos de sequía, uno estival y otro invernal (Nahal 1981). Dentro de este marco, las regiones de características más áridas, destacan no sólo por la escasez de precipitaciones, sino por el régimen torrencial (Bolós 1987).

La marcada estacionalidad y variabilidad, unidas a la compleja topografía de la Península Ibérica, son las principales causas naturales de la existencia de un paisaje extraordinariamente dinámico (Esteve *et al.* 1990). Es precisamente este elevado dinamismo el que ha propiciado que las comunidades vegetales que prosperan en ambientes rigurosos y fluctuantes tengan una mayor capacidad de recuperación tras una perturbación, en comparación con otros ecosistemas (Pineda 1989). De esta forma, los sistemas biológicos mediterráneos, y de manera significativa en zonas más áridas, se encuentran sujetos a un continuo proceso de rejuvenecimiento y recuperación que condiciona la fisonomía de sus comunidades vegetales así como la predecibilidad de la dirección de la sucesión espontánea (Terradas 1987). En este sentido es necesario conocer el funcionamiento de los vegetales en condiciones fluctuantes, sometidos a una variación diaria, estacional e interanual.

La tolerancia de los vegetales mediterráneos frente a fluctuaciones impredecibles de variables ambientales como la temperatura o la disponibilidad hídrica, se basa en las adaptaciones estructurales y fisiológicas que fueron adquiridas con anterioridad incluso a la aparición del clima mediterráneo.

De esta forma, el paisaje mediterráneo antes de que la acción antrópica sobre el paisaje fuera significativa, se caracterizaba por la presencia de especies arbóreas que habían subsistido a fluctuaciones climáticas dramáticas con un denominador común, la aridez, bien sea bajo un enfriamiento o un calentamiento global. Estas especies pertenecían a los géneros *Pinus*, *Juniperus* y *Quercus*. Así, la vegetación mediterránea, hoy en día está representada por bosques gimnospérmicos, fundamentalmente pinares y sabinares, y bosques angiospérmicos de encina y coscoja (Costa y Moreno 1995).

De este modo, las especies arbóreas dominantes que actualmente prosperan bajo un clima mediterráneo son organismos cuya estrategia vital les ha permitido superar con éxito cambios climáticos pasados y que en la actualidad crecen en un entorno fluctuante que será más inestable e impredecible en la medida en que se produzca una transición hacia una mayor aridez debido al cambio climático.

El éxito de las especies en términos ecofisiológicos, en estas nuevas condiciones, dependerá de la plasticidad o elasticidad del funcionamiento del vegetal a la hora de aprovechar eficazmente la oportunidad de un incremento temporal en la disponibilidad de recursos esenciales como el agua, y de desviar las sobrecargas energéticas fruto de la interceptación de altas radiaciones lumínicas características del clima mediterráneo.

Sin embargo, estas estrategias no sólo se dan a través de factores intrínsecos como la disminución de la actividad fotosintética en respuesta a agentes estresantes como la intensidad de luz, sino que también pueden depender de factores extrínsecos, entre los que destaca la competencia o la cooperación en el uso de los recursos disponibles entre individuos a nivel tanto intra- como interespecífico. Así, el balance de asimilación en condiciones naturales aparece como una medida de la competencia y/o la cooperación.

Por lo tanto, la disponibilidad de recursos y las condiciones medioambientales pueden influir en la distribución y las características de las especies que habitan una región (Körner *et al.* 1989), como sería el caso de la región Mediterránea (Mitrakos 1980). De este modo, la intensa presión selectiva ha llevado a las especies presentes a adoptar diversas estrategias, con objeto de poder subsistir en ese medio (Ball *et al.* 1991).

1.2. Morfología foliar

Entre las posibles estrategias a seguir por las especies en condiciones limitantes se encontraría las variaciones en su morfología foliar. Las especies de la flora mediterránea se distribuyen en una amplia superficie geográfica, por lo que sus individuos deben crecer bajo diferentes condiciones ambientales. Este es el caso de numerosas especies forestales de la flora mediterránea. Estudios intraespecíficos han revelado que muchas de las características de las plantas pueden cambiar bajo diferentes condiciones de crecimiento (Karlsson 1992), debido a que las hojas son muy plásticas a las condiciones predominantes durante el periodo de expansión (Jurik 1986). Así, las hojas son órganos expuestos a las condiciones ambientales, por lo tanto, es de esperar que reflejen en su morfología un óptimo ajuste a las mismas (Margaris and Mooney 1981).

Hay muchos estudios realizados sobre las tendencias de la morfología de la hoja en respuesta a cambios medioambientales, pero hay que cuidar la interpretación de estos datos, ya que dichas tendencias pueden ser debidas a otros factores (Reich 1993). La evaluación de las estrategias que permiten a las plantas una resistencia a la sequía se ha basado en la mayoría de las investigaciones, en la cantidad de agua medida en las hojas y los tallos (Nardini *et al.* 1996, Rico *et al.* 1996), y en el flujo de evaporación (Tsuda y Tyree 1997), así como en las variaciones en la morfología foliar. Se ha demostrado que la disminución del área foliar reduce la transpiración en hojas expuestas a fuertes radiaciones, esto es, mejora la eficiencia en el uso del agua. Así las hojas con una mayor cantidad de biomasa por unidad de área se consideran más eficientes en el uso del agua en ambientes áridos (Givnish 1979), y en el uso de los nutrientes (Aerts 1994). Sin embargo, esta característica de la hoja también puede verse afectada por variaciones nutricionales y/o de humedad (Shaver 1983), de intensidad lumínica (Gulmon y Chu 1981), de temperatura (Ku y Hunt 1973), de altitud (Körner 1989), de la concentración atmosférica de CO₂ (Vu *et al.* 1989), variaciones estacionales (Field y Mooney 1983), y con la edad de la hoja (Oren *et al.* 1986).

En la búsqueda de parámetros o atributos que permitan determinar la capacidad de las plantas para explotar los ambientes ricos o pobres en recursos o de determinar el grado de esclerofilia de una hoja, se encuentran, entre otros, la consistencia de la hoja (Cowling y Campbell 1983), el espesor de la hoja (Mooney *et al.* 1982), el contenido en humedad o la relación entre fibra y proteína o nitrógeno, la masa foliar específica, etc. Uno de los índices más empleados es la masa foliar específica o SLM (SLM = "specific leaf mass"), y que se expresa como peso seco de la hoja por unidad de área de la hoja o su inverso el SLA ($=1/\text{SLM}$), (Lambers y Poorter 1992, Cornelissen *et al.* 1996, Van der Werf *et al.* 1998). El SLM puede variar en varios órdenes de magnitud entre especies vegetales. De acuerdo con la definición dada por Cowling y Campbell (1983) se consideran esclerófilas aquellas hojas que tengan un SLM mayor que $7,5 \text{ mg/cm}^2$.

La descripción del SLM como un atributo clave para este tipo de estudios ha sido descrito recientemente por Westoby (1998). La idea dominante es que el SLM refleja el retorno esperado de los recursos capturados previamente y que las hojas con un SLM bajo son más productivas pero que necesariamente son de vida corta y más vulnerables a los herbívoros (Poorter y Van der Werf 1988, Grime *et al.* 1996), por lo que viven mejor en ambientes ricos en recursos. En contraste, hojas con SLM altos funcionan mejor en ambientes pobres en recursos donde la retención de los recursos capturados es de gran prioridad. La utilización del SLM está favorecida porque se considera que refleja la acumulación relativa de carbono, es fácil de medir y está generalmente correlacionado negativamente con las concentraciones de nitrógeno y fósforo foliar (Field y Mooney 1986) y que están en menor concentración en esclerófilas que en plantas mesofíticas. El SLM se ha utilizado recientemente en estudios ecológicos con especies esclerófilas mediterráneas (Castro-Diez *et al.* 1997, Bussotti *et al.* 1998, Grossoni *et al.* 1998).

2. OBJETIVOS

Las dos áreas de estudio, situadas en los términos municipales de Gargallo y Ginebrosa, en la provincia de Teruel, representan dos situaciones con disponibilidad de suelo y de agua diferentes. En estas áreas de estudio se van a estudiar cuatro especies forestales (*Quercus coccifera*, *Quercus ilex*, *Pinus halepensis* y *Juniperus phoenicea*), ampliamente representadas en el clima mediterráneo. Dentro de este contexto, los objetivos han sido los siguientes:

1. Estudiar el efecto de la disponibilidad hídrica en la morfología foliar y su posible variabilidad en función del tamaño del individuo, a lo largo del año.
2. Estudiar las variaciones estacionales de la masa foliar específica (SLM) para cada especie y dentro de cada área de estudio.

3. MATERIAL

3.1. Áreas de estudio

3.1.1. LOCALIZACIÓN

El estudio se ha realizado en dos zona, Gargallo, a 960 m.s.m y situada en un altozano sin apenas inclinación, y La Ginebrosa, a 750 m.s.m situada en una ladera rocosa de orientación sur-oeste, ambas situadas en la provincia de Teruel. Entre ellas existen notables diferencias en la profundidad de suelo y por tanto en la disponibilidad de agua



Gargallo



La Ginebrosa

3.1.2. CLIMA

La zona de estudio es de dominio climático Mediterráneo. Este clima está fuertemente mediatizado por el relativamente cálido mar Mediterráneo, fuente por tanto de energía térmica; por una relativamente compleja orografía, que influye ampliamente en la circulación atmosférica; y por uno de los más importantes sistemas subtropicales de alta presión, el anticiclón de las

Azores (Conde y Colacino 1995). El resultado es un clima de clara estacionalidad y muy variable, en el que las altas temperaturas coinciden durante la estación estival con una sequía manifiesta.

El clima mediterráneo está caracterizado por la incidencia de dos periodos de estrés a lo largo del año: el verano seco y el frío invierno (Nahal 1981). En esta situación, las plantas encuentran el periodo favorable dividido en dos periodos: la primavera y el otoño (Mitrakos 1980). Bajo un clima con estas características se ha desarrollado un paisaje vegetal que se caracteriza por su gran diversidad de comunidades y de especies, adaptándose a cada circunstancia particular, y representando todo un reto frente a las variaciones climáticas del territorio.

3.1.3. VEGETACIÓN

En el área de estudio de Gargallo se encuentran núcleos boscosos de cierta extensión dominados por la presencia arbórea de la encina carrasca. En los claros de estas formaciones acompañan a la encina (*Quercus ilex subsp. ballota*) escasos arbustos como *Rhamnus alaternus*, *Jasminum fruticans* o *Quercus coccifera*, como indicadores de la regresión secesional. El punto de muestreo está rodeado de matorral con *Cistus clusii*, *Lavandula latifolia*, *Thymelaea tinctoria*, *Helichrysum stoechas*, *Genista scorpius*, y *Fumana ericoides* entre otros, que ocupan los suelos menos desarrollados. Este coscojar tiene un significado dinámico representando un claro estadio intermedio hacia la potencialidad, interpretación que se ve reforzada por la presencia de gayuba (*Arctostaphylos uva-ursi*), planta de significación montana (Bolós y Capdevila 1987), indicadora, en la región, de condiciones hídricas más favorables.

El área de estudio de La Ginebrosa se encuentra ocupada por matorrales densos de coscojar (*Quercus coccifera*) acompañados de espinos negro (*Rhamnus lycyoides*) y de otras especies de menor porte como *Jasminus fruticans*, *Dictamnus hispanicus* o *Helyanthemum myrtifolium*. En las laderas abruptas, donde se realizaron los muestreos, es muy difícil la formación del suelo necesario y el coscojar entra en competencia con especies como la sabina albar (*Juniperus phoenicea*) o el pino alepo (*Pinus halepensis*), presumiblemente mejor adaptadas a las condiciones de la estación. Este cambio de significado de la coscoja determina precisamente el interés de la estación elegida.

3.1.4. ESPECIES

Las especies objeto de estudio son las siguientes:

Encina carrasca: *Quercus ilex subsp. ballota*
Coscoja: *Quercus coccifera*
Pino alepo: *Pinus halepensis*
Sabina mora: *Juniperus phoenicea subsp. phoenicea*

Las especies elegidas presentan distintos comportamientos en su medio natural, que pueden interpretarse como diferencias en sus límites de tolerancia respecto a temperaturas, disponibilidad hídrica o resistencia al sequía.

La encina carrasca (*Quercus ilex* subsp. *ballota*) forma masas forestales en grandes extensiones de clima mediterráneo. Aunque sea una especie típicamente mediterránea, los bosques de encina carrasca se extienden desde 29° N, en el Sahara Occidental, a 44° N en el sudeste de Francia, y desde el nivel del mar hasta los 2900 m.s.m. Hacia el norte de la Península Ibérica se encuentra en localidades con más de 800 mm de precipitación anual, mientras que en la meseta sobrevive con lluvias algo superiores a los 300 mm. Los 300 mm anuales parece ser su frontera de supervivencia y, en localidades de más de 1000 mm anuales, la carrasca se comporta como especie marginal ocupando las zonas más secas. Esta especie parece hacer crisis allí donde por motivos de sequía más intensa predominan extensiones poco densas de coscoja (*Quercus coccifera*) en las que a menudo participan otras especies (*Rhamnus lycoides*, *Juniperus phoenicea*, *J. Oxycesrus*, *Pinus halepensis* y a veces *Juniperus thurifera*) (Bolós, 1987).

La coscoja (*Quercus coccifera*) es una especie mediterránea cuyos límites latitudinales van desde los 45° 30'N, en Istria, a 35° N en las cercanías de Taça (Marruecos). Es una planta más termófila y de mayor resistencia a la sequía que la carrasca. Ocupa, a juzgar por su área de distribución, un rango de precipitaciones de 200 a más de 1500 mm anuales, tolerando bien las precipitaciones de 200-300 mm (e incluso inferiores en el sudeste de la península) y desde veranos sin lluvias hasta precipitaciones estivales de 200 mm. Esta variabilidad en sus requerimientos hídricos se refleja en un gran polimorfismo, que ha dado lugar a la descripción de numerosas variedades basadas en la forma y dimensiones de las hojas. Se trata de una de las especies de quercíneas con mayor amplitud ecológica y el límite principal a su expansión parece estar determinado por la temperatura (Rambal 1984, Tenhunen et al. 1985b). Esto es debido en parte a la adaptación en la morfología de las raíces y al reparto de la biomasa en la planta que permite el acceso a recursos hídricos de difícil acceso y su aprovechamiento (Tenhunen et al. 1985a). Ya sea por su mejor capacitación para la obtención de agua o por la mayor estabilidad de sus sistemas fotosintéticos, esta especie es capaz de mantener una asimilación neta de CO₂ más alta que otras especies de su entorno (*Quercus suber*, *Arbutus unedo*) bajo condiciones de estrés hídrico (Tenhunen et al. 1990). El hecho ser más heliófila que la encina carrasca lleva a la coscoja a formar matorrales altos en el dominio climático del encinar cuando éste se degrada y a además a sustituir a la carrasca cuando se llega a regiones con precipitaciones inferiores a los 350-300 mm anuales.

La sabina mora o negral (*Juniperus phoenicea*) es una planta de distribución también mediterránea que se extiende por el norte de Africa donde, llegando hasta el mismo borde del Sahara. Se trata de una especie con una gran tolerancia a las temperaturas y su distribución parece estar regulada por las precipitaciones y por la humedad ambiental. Es conocida su resistencia a los vientos, con sus efectos desecantes, y llega a constituir la única expresión arbórea en áreas con precipitaciones inferiores a los 200 mm anuales.

El pino carrasco (*Pinus halepensis*) es sin duda la especie del género más termófila y xerófila de las peninsulares. Su área se extiende espontáneamente desde el centro de la península hasta Turquía y desde el sur de Europa hasta las montañas centrales marroquíes. Es un árbol de una gran resistencia a la sequía lo que le permite vivir en áreas donde las precipitaciones son tan sólo de 250 mm anuales, aunque su óptimo se encuentra en torno a los 500 mm. Este rango de exigencias lo lleva a ocupar una posición intermedia entre la carrasca y la sabina. Su heliofilia, así como su crecimiento rápido y su alta capacidad germinativa, le convierte en una planta de alta capacidad colonizadora, lo que le permite ocupar desde llanos y montañas de baja altitud, siempre en masas más bien claras, hasta roquedos, donde entra en competencia con coscojas y sabinas.

La situación de los puntos de muestreo, en la frontera de dominios climáticos lleva a conjeturar que el desplazamiento de la potencialidad del territorio, si las condiciones climáticas sufrieran un cambio acusado hacia la xericidad, dependería en gran parte de la flexibilidad de las especies, es decir, del mantenimiento de su capacidad para crear las condiciones de autopropagación. La mayor resistencia a la sequía que presenta la coscoja frente a la encina carrasca, debería conducir a la ampliación del área del coscojar en detrimento de la superficie potencial de la encina y, en esta pugna, la coscoja se vería acompañada por las especies arbóreas más austeras, como la sabina mora y muy probablemente por el heliófilo pino de alepo en sus formaciones aclaradas. Pero a escala local, la variación estaría determinada por la flexibilidad del encinar en condiciones no extremas, que puede conducir a formaciones mixtas, y por la capacidad de competencia de la coscoja, sabina mora y pino carrasco en situaciones límite, que conduciría a la práctica exclusión de la encina carrasca.

3.2. Análisis de la morfología foliar

En cada área de estudio, se seleccionaron 7 individuos por especie. Los individuos quedaron divididos, por su porte, en dos clases: árboles grandes y árboles pequeños. Debido a la variabilidad del tamaño de los individuos entre las dos áreas de estudio, los criterios utilizados para su clasificación variaron en las dos áreas (tabla 3.1).

Tabla 3.1. Criterios de clasificación de los árboles/arbustos grandes y pequeños de las dos áreas de estudio. Altura (m). En la encina de Gargallo el criterio para diferenciar árboles grandes y pequeños fue el número de pies.

	GARGALLO		GINEBROSA	
	GRANDES	PEQUEÑOS	GRANDES	PEQUEÑOS
<i>Q. coccifera</i>	altura>1,5	altura< 1,5	altura> 0,5	altura<0,5
<i>Q. ilex</i>	≥ 2 pies	=1 pie	altura>1	altura<1
<i>P. halepensis</i>	altura>3,5	altura<3,5	altura>0,5	altura<0,5
<i>J. phoenicea</i>	altura>1,2	altura<1,2	altura>1,2	altura<1,2

Con el fin de estudiar las variaciones en la morfología foliar (área foliar y la cantidad de biomasa por unidad de superficie o SLM), tanto estacionales como dentro de cada área de estudio, se realizaron tres muestreos, uno por estación meteorológica. Las fechas de la recogida de muestras fueron las siguientes: octubre de 2000 y febrero y mayo de 2001.

En cada muestreo se recogieron por especie, 140 hojas de sol de diferentes orientaciones, 20 por individuo y de cada una de las cohortes presentes en cada fecha, diferenciándolas por el árbol de procedencia, para su posterior análisis en el laboratorio. En la sabina, se tomaron en todos los muestreos, las ramas verdes más apicales.

El área proyectada de cada hoja se midió en fresco de forma individual, con un medidor de áreas, AREA-METER AM100 ADC Bioscientific Ltd. El peso seco de cada hoja, se determinó después de alcanzar un peso constante en una estufa a 65°C. El cociente entre el peso seco en miligramos y el área en cm², sirvió para determinar la cantidad de biomasa por unidad de superficie ó o SLM. Con los 20 valores de área y de SLM por árbol y cohorte obtenidos, se calculó el valor medio (media ± error típico) por árbol, que posteriormente se utilizó para obtener una media por especie para cada fecha de muestreo en cada área de estudio.

$$\text{SLM} = \frac{\text{peso seco foliar individual (mg)}}{\text{área foliar individual (cm}^2\text{)}}$$

3.3. Análisis estadístico de los datos

El tratamiento estadístico de los datos de SLM y área foliar se llevó a cabo mediante el uso del programa SPSS para Windows.

Se realizó un ANOVA (análisis de la varianza), para comprobar si existían diferencias en el SLM y el área de las hojas según la clase de árboles (grandes o pequeños) de los que procedían y según la edad de dichas hojas. Posteriormente se realizó un ANOVA de un factor para analizar la influencia que ejercía el área de estudio y la momento del muestreo, en ambos parámetros (SLM y área foliar).

Previo a su análisis, se comprobó que los datos cumplían las tres asunciones del análisis de varianza. La independencia espacial de las muestras se comprobó mediante el test de Durbin Watson. En segundo lugar, se comprobó si la distribución de los datos se ajustaba a una distribución normal. Para ello se utilizó el test de Kolmogorov-Smirnov. Por último, se comprobó la homogeneidad de varianzas mediante el test de Levene. En los casos en que el test de Levene dio significativo, se realizó un test de Mann Whitney (prueba no paramétrica del análisis de la varianza).

4. RESULTADOS

4.1. Variaciones estacionales

4.1.1. OTOÑO

4.1.1.1. Variación del slm en función del tamaño del árbol

En el SLM de las muestras recogidas en octubre, se observaron diferencias significativas entre los arbustos grandes y pequeños de la sabina de Gargallo (ANOVA: $F_{1,8} = 17,072$ y $p < 0,01$), resultando mayor el SLM de los arbustos grandes de sabina que el de los pequeños. En las demás especies, no se encontraron diferencias significativas ni en la área de estudio de Gargallo ni en la de La Ginebrosa. (Figuras nº 4 y 5).

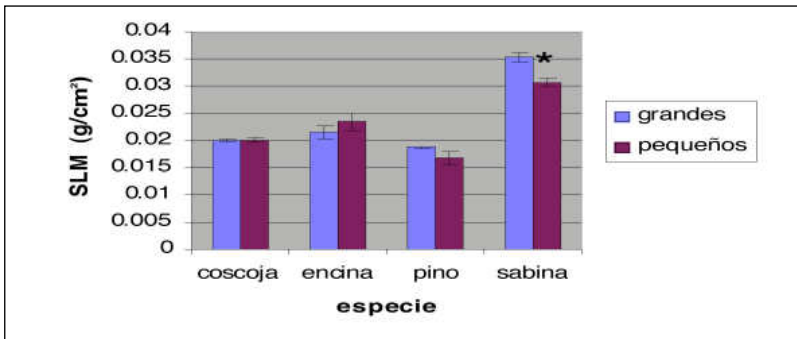


Figura nº 4: Valores medios y error típico del SLM de las cuatro especies de Gargallo en otoño, en función del tamaño del árbol (grandes y pequeños). Un asterisco entre dos columnas indica diferencias significativas entre ellas ($P < 0,05$). (n=7).

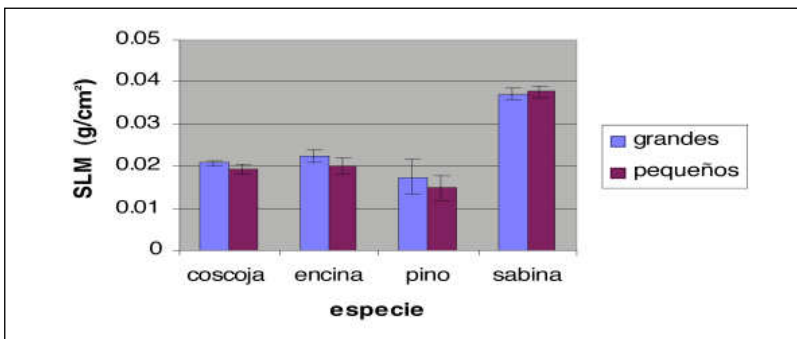


Figura nº 5: Valores medios y error típico del SLM de las cuatro especies de La Ginebrosa en otoño, en función del tamaño del árbol (grandes y pequeños). (n=7).

4.1.1.2. Variación del slm en función del origen

A pesar de que se encontraron diferencias significativas entre arbustos grandes y pequeños de sabina de Gargallo, se consideraron iguales a la hora de comparar el SLM entre las dos áreas de estudio.

El Anova realizado en función de la área de estudio, mostró diferencias significativas en el caso de la sabina (ANOVA: $F_{1,18}=12,663$ y $p<0,01$), siendo mayor el SLM de La Ginebrosa que el de Gargallo. Estos resultados se especifican en la figura nº 6 que se adjunta a continuación.

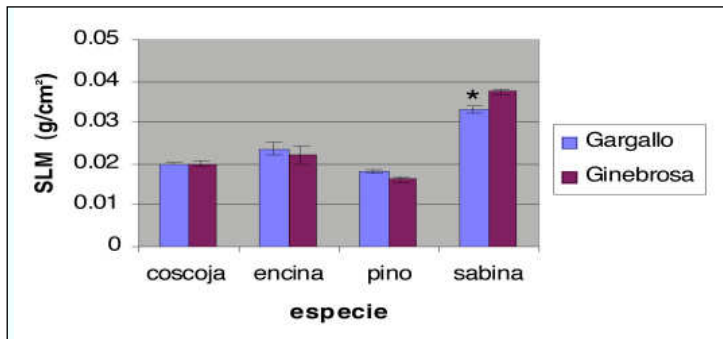


Figura nº 6: Valores medios y error típico del SLM de las cuatro especies en función de la situación hídrica (Gargallo y La Ginebrosa). Un asterisco entre dos columnas indica diferencias significativas entre ellas ($P<0,05$). ($n=7$).

4.1.2. INVIERNO

4.1.2.1. Variación del slm en función del tamaño del árbol

El Anova realizado en función del tamaño del árbol, no dio diferencias significativas en ninguna de las dos áreas de estudio, como se puede observar en las figuras nº 7 y nº 8, que se adjuntan a continuación.

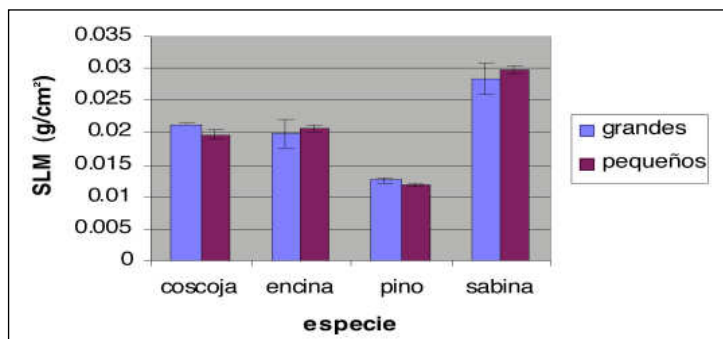


Figura nº 7: Valores medios y error típico del SLM de las cuatro especies en Gargallo en invierno, en función del tamaño del árbol (grandes y pequeños). ($n=7$).

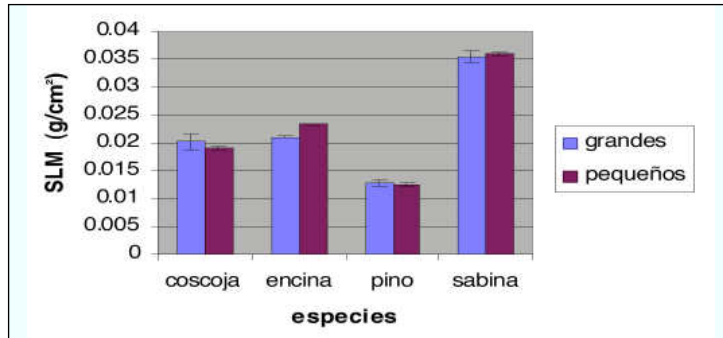


Figura nº 8: Valores medios y error típico del SLM de las cuatro especies de La Ginebrosa en invierno, en función del tamaño del árbol (grandes y pequeños). (n=7).

4.1.2.2. Variación del slm en función del origen

El Anova realizada para estudiar las diferencias en el SLM de las cuatro especies en función de la área de estudio, dio como resultado, diferencias significativas sólo en el caso de la sabina (ANOVA: $F_{1,18} = 13,485$ y $p < 0,01$). El SLM de la sabina de la área de estudio de La Ginebrosa resultó ser mayor que el Gargallo, como se observa en la figura nº 9 que se adjunta a continuación.

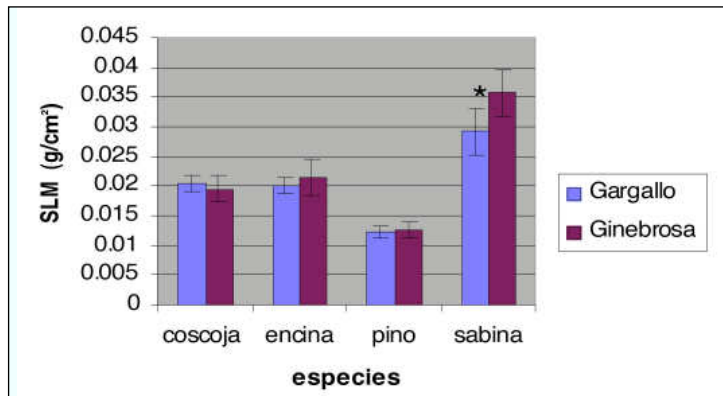


Figura nº 9: Valores medios y error típico del SLM de las cuatro especies en invierno, en función de la disponibilidad hídrica (Gargallo y La Ginebrosa). Un asterisco entre dos columnas indica diferencias significativas entre ellas ($P < 0,05$). (n=7).

4.1.3. PRIMAVERA

4.1.3.1 Variación del slm en función del tamaño del árbol

Las muestras recogidas en primavera dieron resultados análogos a los que se obtuvieron en los muestreos anteriores. En este caso, el SLM de los

pinos grandes resultó ser significativamente mayor al de los pinos pequeños tanto en la área de estudio de Gargallo (ANOVA: $F_{1,15} = 8,634$ y $p = 0,01$), como en la de La Ginebrosa (ANOVA: $F_{1,15} = 9,203$ y $p = 0,008$). Estos resultados se exponen en las figuras nº 10 y nº 11.

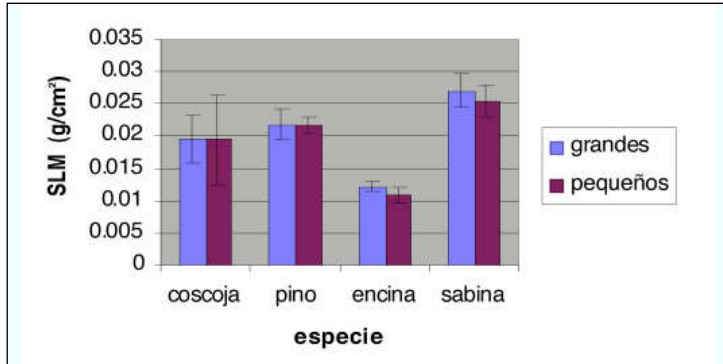


Figura nº 10: Valores medios y error típico del SLM de las cuatro especies de Gargallo en primavera, en función del tamaño del árbol (grandes y pequeños). (n=7).

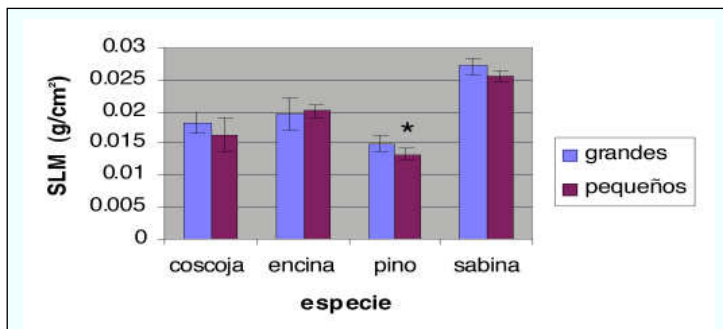


Figura nº 11: Valores medios y error típico del SLM de las cuatro especies de La Ginebrosa en primavera, en función del tamaño del árbol (grandes y pequeños). Un asterisco entre dos columnas indica diferencias significativas entre ellas ($P < 0,05$). (n=7).

4.1.3.2. Variación del slm en función del origen

Aunque se habían encontrado diferencias significativas del SLM en función del tamaño del árbol en el pino de La Ginebrosa, para estudiar el efecto del origen de la área de estudio se consideraron iguales.

Los resultados del Anova realizado en función del origen de la área de estudio, dieron diferencias significativas entre el SLM de los pinos de Gargallo y los de La Ginebrosa (ANOVA: $F_{1,11} = 12,992$ y $p = 0,004$), siendo mayor el SLM de los pinos de la área de estudio de La Ginebrosa (figura nº 12).

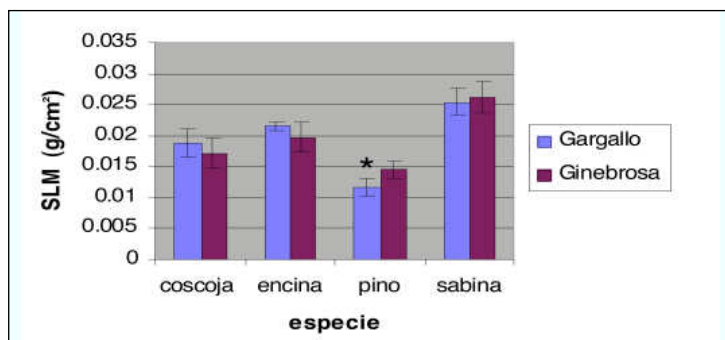


Figura nº 12: Valores medios y error típico del SLM de las cuatro especies en primavera, en función de la disponibilidad hídrica (Gargallo y La Ginebrosa). Un asterisco entre dos columnas indica diferencias significativas entre ellas ($P < 0,05$). ($n=7$).

4.2. Influencia de la época del año en el área foliar y en el slm de cada especie en las dos áreas de estudio

4.2.1. COSCOJA

En la coscoja de la área de estudio de Gargallo, no se observaron diferencias significativas entre los puntos de muestreo, ni a nivel de SLM, ni a nivel de área foliar. En la coscoja de La Ginebrosa, por el contrario, el SLM de octubre resultó ser significativamente mayor que el de mayo (ANOVA: $F_{2,23}=4,61$ y $p < 0,05$), pero igual al de febrero (tab. nº 1).

Tabla nº 1: Valores medios y error típico ($X \pm ET$) del SLM y del área foliar de coscoja, en las tres estaciones. Letras iguales en una columna indica que no hay diferencias significativas ($P < 0,05$).

	GARGALLO		LA GINEBROSA	
	SLM n=7	ÁREA n=7	SLM n=7	ÁREA n=7
otoño	2,01E-02±2,48E-04 a	1,65±0,16 a	2,01E-02±6,47E-04 a	1,08±0,17 a
invierno	2,05E-02±4,43E-04 a	1,59±0,12 a	1,96E-02±8,09E-04 ab	1,33±0,15 a
primav.	1,88E-02±7,80E-04 a	1,25±0,13 a	1,72E-02±7,91E-04 b	1,20±0,12 a

4.2.2. ENCINA

En las encinas de la área de estudio de Gargallo se observó un descenso del SLM desde el muestreo de otoño hasta el de primavera, siendo el de otoño, significativamente mayor al de invierno (ANOVA: $F_{2,17}=3,847$ y $p=0,042$). No hubo diferencias significativas entre el muestreo de invierno y el de primavera (tabla nº 2). Sin embargo, en la área de estudio de La Ginebrosa el SLM se mantuvo sin diferencias significativas entre los muestreos, pero presentó una tendencia a disminuir desde otoño hasta primavera. En

cuanto al área, no varió significativamente entre los tres muestreos realizados, tanto en Gargallo como en La Ginebrosa (tabla nº 2).

Tabla nº 2: Valores medios y error típico ($X \pm ET$) del SLM y del área de la encina. Letras iguales en una columna indica que no hay diferencias significativas ($P < 0,05$).

	GARGALLO		LA GINEBROSA	
	SLM n=7	ÁREA n=7	SLM n=7	ÁREA n=7
otoño	2,27E-02±1,7E-03 a	2,13±0,45 a	2,19E-02±1,64E-03 a	2,37±0,19 a
invierno	2,03E-02±4,74E-04 b	2,15±0,16 a	2,16E-02±1,53E-03 a	2,35±0,14 a
primav.	2,15E-02±3,26E-04 ab	1,65±0,13 a	1,97E-02±6,45E-04 a	2,25±0,26 a

4.2.3. PINO

El SLM del pino de Gargallo, al igual que el de La Ginebrosa, disminuyó significativamente entre el otoño y el invierno (ANOVA: $F_{2,24}=13,164$ y $p < 0,0001$), sin embargo dicho descenso no se observó entre el invierno y la primavera. En cuanto al área, no se evidenciaron diferencias significativas entre muestreos en ninguna de las áreas de estudio (tabla nº 3).

Tabla nº 3: Valores medios y error típico ($X \pm ET$) del SLM y del área del pino. Letras iguales en una columna indica que no hay diferencias significativas ($P < 0,05$).

	GARGALLO		LA GINEBROSA	
	SLM n=7	ÁREA n=7	SLM n=7	ÁREA n=7
otoño	1,82E-02±5,14E-04 a	1,55±0,29 a	1,64E-02±7,10E-04 a	1,29±0,15 a
invierno	1,23E-02±2,97E-04 b	1,61±5,08E-02a	1,26E-02±3,52E-04 b	1,41±6,89E-02a
primav.	1,16E-02±3,58E-04 b	1,41±7,14E-04a	1,41E-02±4,56E-04 b	1,39±0,20 a

4.2.4. SABINA

Por último, en las sabinas del área de estudio de Gargallo se mantenía la tendencia del SLM a bajar desde el muestreo de octubre, como en los casos anteriores, pero además, se encontraron diferencias significativas entre los tres muestreos (ANOVA: $F_{2,26}=13,847$ y $p < 0,0001$). En la área de estudio de La Ginebrosa, por el contrario, el SLM se mantuvo sin disminuir significativamente entre el otoño y el invierno y entre invierno y primavera, sin embargo, el valor del SLM en otoño fue significativamente inferior al de primavera (ANOVA: $F_{2,27}=36,93$ y $p < 0,0001$). El punto más alto volvió a ser el de febrero (tabla nº 4).

Tabla nº 4: Valores medios y desviación típica ($X \pm DT$) del SLM de la sabina

	GARGALLO	LA GINEBROSA
	SLM n=7	SLM n=7
otoño	3,31E-02±9,21E-04 a	3,74E-02±8,17E-04 a
invierno	2,92E-02±1,27E-03 b	3,57E-02±1,25E-03 ab
primavera	2,54E-02±7,28E-04 c	2,64E-02±7,98E-04 c

4.3. Influencia del momento de muestreo en el slm de las cuatro especies en cada área de estudio

En general, las cuatro especies presentan una evolución parecida del SLM a lo largo del año en las dos áreas de estudio. Se ha observado que existe una tendencia a disminuir el valor del SLM en las cuatro especies desde octubre hasta mayo.

En Gargallo, dicha tendencia es más acusada en los casos de sabina y pino y más leve en los *Quercus* (coscoja y encina).

En el caso de la sabina, se observa un claro descenso, siendo el otoño el punto en el que el SLM es más alto, y la primavera el más bajo.

Por lo que respecta al pino, se observa un descenso brusco desde el otoño hasta el invierno, y se mantiene casi constante desde el invierno hasta la primavera.

Como ya se ha dicho anteriormente, la coscoja y la encina mantienen el SLM constante a lo largo del año. Estos resultados se observan en la tabla nº 5 que se adjunta a continuación.

Tabla nº 5: Datos medios y error típico ($X \pm ET$) del SLM de las cuatro especies de la área de estudio de Gargallo en cada momento de muestreo.

Gargallo	otoño	invierno	primavera
coscoja	2,01E-02±2,48E-04	2,05E-02±4,43E-04	1,88E-02±7,8E-04
encina	2,27E-02±1,7E-03	2,03E-02±4,74E-04	2,15E-02±3,26E-04
pino	1,82E-02±5,14E-04	1,23E-02±2,97E-04	1,16E-02±3,58E-04
sabina	3,31E-02±9,21E-04	2,92E-02±1,27E-03	2,54E-02±7,28E-04

En La Ginebrosa, el SLM evoluciona de forma parecida al de Gargallo. La sabina, es la especie que experimenta el descenso más acusado, y lo hace de invierno a primavera.

El pino, experimenta un descenso en su SLM, pero más leve que el de la sabina, aunque la evolución es la misma. El SLM más alto lo alcanza en otoño.

De nuevo los *Quercus* (coscoja y encina), no experimentan cambios significativos a lo largo del año. Estos resultados se pueden observar en la tabla nº 6 que se adjunta a continuación.

Tabla nº 6: Datos medios y error típico ($X \pm ET$) del SLM de las cuatro especies de la área de estudio de La Ginebrosa en cada momento de muestreo.

Ginebrosa	otoño	invierno	primavera
coscoja	2,01E-02±6,47E-04	1,96E-02±8,09E-04	1,72E-02±7,91E-04
encina	2,16E-02±1,64E-03	2,16E-02±1,53E-03	1,97E-02±6,45E-04
pino	1,64E-02±7,10E-04	1,26E-02±3,52E-04	1,41E-02±4,56E-04
sabina	3,74E-02±8,17E-04	3,57E-02±1,25E-03	2,64E-02±7,98E-04

5. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

5.1. Discusión

5.1.1. VARIACIÓN DEL SLM EN FUNCIÓN DEL ESTRÉS HÍDRICO EN CADA ÉPOCA DEL AÑO

En el muestreo de otoño, el SLM de la sabina resultó ser significativamente mayor en la área de estudio de Ginebrosa, es decir, en aquella que presenta una menor disponibilidad hídrica. Este hecho podría indicar una adaptación a la sequía, ya que según Givnish (1979), un aumento en el SLM puede estar provocado, entre otras cosas, por una disminución del área foliar, que supondría para la sabina de Ginebrosa, una reducción de las pérdidas por transpiración, y por lo tanto, una mayor eficiencia en el uso del agua. Por otro lado, dicho aumento en el SLM también podría estar provocado por un aumento en el espesor de la hoja. Según un estudio realizado por Vitkowski (1991), en zonas pobres en nutrientes, se observó un aumento del espesor de la hoja. Este aumento, podría ser debido al efecto de la retranslocación de nutrientes, es decir, a la desviación de nutrientes de los tejidos senescentes hacia tejidos jóvenes, que según Turner (1994) y otros autores, es mayor en zonas con una menor disponibilidad de nutrientes, como podría ser el caso de Ginebrosa.

En coscoja, en otoño, no se encontraron diferencias significativas en el SLM entre las dos situaciones hídricas (Gargallo y Ginebrosa). De ello se podría deducir que la coscoja no posee una adaptación plástica en condiciones de estrés. Es posible que esa adaptación a una menor disponibilidad de agua se produzca mediante un mayor desarrollo radicular, o mediante la pérdida de hojas, con el fin de reducir el área foliar, y por lo tanto la transpiración, tal como propone Castro (1996).

En encina, a diferencia de lo obtenido por Castro (1996) en un estudio sobre esta especie frente a diferentes gradientes de precipitación, no se encontraron diferencias significativas en el SLM entre ambas área de estudio. Esto podría ser debido a que la encina necesite condiciones hídricas más extremas que las experimentadas en ambas área de estudio en este año para provocar un cambio en la morfología foliar y por tanto en su SLM.

En el caso del pino, no se encontraron diferencias significativas en el SLM de las dos área de estudio, por lo que no parece que la modificación de la morfología foliar sea el mecanismo seguido por el pino como adaptación a condiciones de estrés hídrico.

En cuanto a las variaciones en el área foliar de las tres especies estudiadas, sólo la coscoja presentó diferencias significativas entre las dos área de estudio, siendo mayor la de Gargallo. Esta puede ser una de las estrategias seguidas por la coscoja para reducir la superficie de transpiración, ya que como se ha dicho anteriormente, no parece utilizar la variación en su SLM como mecanismo de adaptación al estrés hídrico. En la encina no se encontraron diferencias significativas en el área foliar. Por el contrario, Castro (1996), encontró una correlación entre el gradiente de precipitaciones y el área foliar en esta especie, y lo interpretó como una adaptación a la sequía mediante la reducción del área, y por lo tanto de las pérdidas de agua por transpiración. En el pino, no se encontraron diferencias significativas en el área de la hoja entre las dos área de estudio, lo que parece apoyar la idea de que la estrategia del pino para tolerar situaciones hídricas extremas no está basada en cambios en su morfología foliar, ya sea a nivel de SLM o a nivel de área foliar.

En el muestreo realizado en invierno (febrero) y tras haber pasado la estación más fría, el comportamiento de las cuatro especies fue similar en cuanto al SLM. Sólo presentó diferencias significativas la sabina, y como cabría esperar, fue en la área de estudio en la que las condiciones hídricas son más desfavorables, donde se observaron los mayores valores de SLM.

En cuanto a las variaciones en el área foliar, a diferencia del muestreo de otoño, la coscoja no presentó diferencias significativas entre las dos área de estudio. Sin embargo viendo los valores de área (1,59 para Gargallo y 1,32 para Ginebrosa), se observa que la tendencia se mantiene y que el hecho de que las diferencias sean no significativas, puede indicar una cierta recuperación de la coscoja de Ginebrosa, una vez transcurridos parte del otoño y del invierno. Más difícil resulta explicar el cambio en el comportamiento en el pino que muestra diferencias significativas en el área, siendo el valor de Ginebrosa más bajo. Se puede pensar que el pino es influenciado por el periodo seco de invierno, propio del clima mediterráneo de forma más severa que el resto de las especies en estudio y que esto pueda explicar esa variación en el área foliar.

En el muestreo realizado en primavera, los dos *Quercus* siguieron manteniendo el mismo comportamiento que en los muestreos precedentes, es decir sin observarse diferencias significativas entre los valores de SLM medidos en las dos área de estudios de estudio.

En el caso de la sabina, que durante los muestreos de otoño e invierno había mostrado diferencias significativas, siendo los valores mayores de SLM, los medidos en la área de estudio con restricciones hídricas, la tendencia a disminuir en Ginebrosa se mantuvo en este muestreo de primavera, pero las diferencias se redujeron y dejaron de ser estadísticamente significativas. Esto podría ser explicado por el hecho de que durante el invierno y la primavera, se hubiera podido producir una recuperación en los niveles hídricos en Ginebrosa, afectando al SLM de la sabina, de forma que alcanzara valores más cercanos a los medidos en la área de estudio de Gargallo. Respecto al área foliar, ninguna de las tres especies mostró diferencias significativas entre las dos áreas de estudio.

5.1.2. VARIACIÓN ESTACIONAL DEL SLM Y DEL ÁREA FOLIAR EN LAS DOS ÁREAS DE ESTUDIO

En la coscoja, al comparar el SLM de cada muestreo entre las dos situaciones hídricas (Gargallo y Ginebrosa), como se ha dicho anteriormente, no se observaron diferencias significativas. Sin embargo, al estudiar la posible variación estacional, se observó una misma tendencia del SLM a descender en las dos áreas de estudio desde otoño hasta primavera. Dicha tendencia puede deberse a que de otoño a primavera, hay una evolución hacia una disponibilidad hídrica mayor. A pesar de esta tendencia, solamente en Ginebrosa, y de octubre a mayo, esas diferencias fueron significativas. Esto podría ser debido a que la coscoja de Ginebrosa sea plásticamente más sensible, al estar sometida a variaciones hídricas más extremas. Esta tendencia también puede verse afectada por la relación negativa entre el SLM y la disponibilidad de nutrientes que observó Turner (1994), ya que en octubre (después de la estación seca), la disponibilidad de estos tiende a ser menor que en primavera por las condiciones hídricas del suelo.

Con respecto al área, no se encontraron diferencias significativas entre los puntos muestreados ni entre las áreas de estudio. Nuestro estudio transcurrió desde octubre hasta mayo, y tal como describe Jurik (1986), durante mayo-junio es cuando se produce la expansión de las hojas nuevas del año, para luego mantener constante su área. Además, en nuestro muestreo de primavera (mayo), se desecharon las hojas recién formadas que todavía no habían alcanzado su máxima expansión, y que podían interferir en los resultados.

La encina de Ginebrosa muestra la misma tendencia a disminuir el SLM desde otoño a primavera, pero en este caso las variaciones no fueron significativas. Más difícil resulta explicar el comportamiento de la encina en Gargallo, que aún mostrando la misma tendencia a disminuir su SLM, presenta diferencias significativas entre octubre y febrero. Según Sala (1994), durante el periodo de abscisión foliar, se produce una disminución en el SLM, debido a una más activa retranslocación de nutrientes, que suele ocurrir generalmente tras la estación seca.

En cuanto al área foliar, se comporta de igual forma que la coscoja, es decir, no experimenta cambios significativos a lo largo de las tres estaciones de muestreo. Estos resultados son similares a los obtenidos por Sala (1994), y pueden llevar a pensar que la encina utiliza otros mecanismos, como la retranslocación de nutrientes o un mayor desarrollo radicular, como estrategias de adaptación a las condiciones ambientales.

En el pino, se sigue manteniendo la tendencia a disminuir significativamente el SLM, vista para las otras especies estudiadas, después de la estación seca. Este comportamiento se observa tanto en Gargallo como en Ginebrosa. También en las dos áreas de estudio se observa un descenso significativo durante el invierno, similar a lo que ya había sido descrito por Sala (1994) para otras especies. Igualmente el área foliar, mantiene el comportamiento que se vio en las otras especies de no verse afectada por el momento del muestreo.

La sabina mantiene la tendencia a disminuir el SLM que experimentaban el resto de especies, pero mientras que en Gargallo estas diferencias eran significativas entre las tres estaciones, en Ginebrosa, la variación del SLM entre otoño e invierno no era significativa, pero sí la variación entre el otoño y la primavera, siendo además este descenso más acusado que durante el mismo periodo en Gargallo. Esto podría deberse a que la disponibilidad de suelo y agua de Gargallo permite a la planta una adaptación plástica más progresiva, mientras que en Ginebrosa, por la especial topografía del terreno, las condiciones hídricas que permiten a la planta realizar una variación morfológica, se consiguen solamente a partir de la primavera.

5.2. Conclusiones

1. La coscoja, la encina y el pino, se comportan de manera similar en cuanto a que, no parece que utilicen la plasticidad morfológica como estrategia de adaptación a condiciones desfavorables.
2. De las cuatro especies estudiadas, la sabina es la más plástica en cuanto a su morfología, ya que presenta un aumento de su SLM en condiciones hídricas desfavorables.
3. Estacionalmente, las cuatro especies presentan una tendencia a disminuir su SLM según se avanza hacia la estación más húmeda, aunque solamente en la sabina esta tendencia es significativa.
4. De las conclusiones anteriores se podría extraer que existen dos grupos diferenciados, uno formado por la coscoja, la encina y el pino, que no adoptan una plasticidad morfológica como adaptación a condiciones de estrés hídrico, y el otro grupo formado por la sabina, que sí presenta una variación en su morfología foliar.

BIBLIOGRAFÍA

- ABER, J.D. *et al.* 1991. "Factors controlling nitrogen cycling and nitrogen saturation in northern temperate forest ecosystems". *Ecological Applications* 1:303-315.
- ALBRITTON, D.L. *et al.* 1995. *Trace gas radiative forcing indices*. Cambridge University Press 209-231.
- AMANATIDIS, G.T.; A.G. PALIATSOS; C.C. REPAPIS, y J.G. BARTZIS 1993. *Decreasing precipitation trend in the Mediterranean area*. Greece.
- ANDREAE, M.O. *et al.* 1993. "The influence of torpical biomass burning on climate and tne atmospheric enviroment". *Biogeochemistry of global change* 113-150.
- AYERS, R.U.; W.H. SCHLESINGER, and R.J. SOLLOW 1994. "Human impacts on the carbon and nitrogen cycles". *Industrial ecology and global change* 121-155.
- BARNOLA, J.M. *et al.* 1987. "Vostok ice core: a 160.000 year record of atmospheric CO²". *Nature* 329:408-414.
- BAZZAZ, F.A. *et al.* 1994. "CO² induced enhancement of co-occurring tree species decline at different rates". *Oecologia* 96:478-482.
- BAZZAZ, F.A. *et al.* 1990. "The response of natural ecosystems to the rising global CO² levels". *Annual Review of Ecology and Systematics* 21:167-196.
- BERENDSE, F. *et al.* 1993. "Atmospheric nitrogen deposition and its impact on terrestrial ecosystems". *Landscape ecology of a stressed environment* 104-121.
- BOLÓS Y CAPDEVILA, O. 1987. *Cataluña y la depresión del Ebro*. Madrid. Universidad de Alcalá de Henares 309-347.
- BOXMAN, A.W. *et al.* 1995. "Ecosystem responses to reduced nitrógen and sulphur inpus ento two coniferous forest stands in the Netherlands". *Forest Ecology and Management* 71:7-30.
- CASTRO-DÍEZ, P. 1997. "Leaf morphology and lesf chemical composition en three Quercus (Fagaceae) species along a rainfall gradient in NE Spain". *Trees* 11:127-134.
- CHAPIN, F.S., III. 1983. "Direct and indirect effects of temperature on arctic plants". *Polar Biology* 2:47-52.
- CHAPIN, F.S. *et al.* 1995. "Causes and consequences of plant functional diversity in arctic ecosystems". *Springer-Verlag* 225-237.
- COLE, D.W. *et al.* 1986. *Elemental cycling in forest ecosystems*. Cambridge University Press 341-409.
- CONTE, M. y M. COLACINO 1995. "Notes on the climate of the Mediterranean and future scenarios". In *Desertification in a European Context*. European Commission. Brussels.
- CRUTZEN, P.J., and M.O. ANDREAE, 1990. "Biomass burning in the tropics: impact on atmospheric CO² chemistry and biogeochemical cycles". *Science* 250:1669-1678.
- DALE, V.H. *et al.* 1997. "The relationship between land- use change and climate change". *Ecological aplicaciones* 753-769.
- DE LA CUADRA, C. 1993. *Germinación, latencia y dormición de las semillas*. MAPA (Instituto Nacional de Reforma y Desarrollo Agrario) 3/92:8-13.

- DELWICHE, C.C. *et al.* 1970. "The nitrogen cycle". *Scientific American* 223:137-146.
- DETWILER, R.P. *et al.* 1988. "Tropical forests and the global carbon cycle". *Science* 239:42-47.
- DICKINSON, R.E. *et al.* 1991. "Global change and terrestrial hydrology: a review". *Tellus* 43AB:176-181.
- DIXON, R.K. *et al.* 1994. "Carbon pools and flux of global forest ecosystems". *Science* 263:185-190.
- EICHNER, N.J. *et al.* 1990. "Nitrous oxide emissions from fertilized soils": *Journal of Environmental Quality* 19:272-280.
- ESCUADERO, A. *et al.* 1992. "Effects of leaf longevity and retranslocation efficiency on the retention time of nutrients in the leaf biomass of different woody species". *Oecología* 90:80-87.
- ESTEVE, M.A. *et al.* 1990. "Restauración de la vegetación en ecosistemas áridos y semiáridos: algunas reflexiones ecológicas". *Ecología, Fuera de serie* 1:497-510.
- FENNER, M. 1987. *Seed ecology*. Cambridge University Press. Capítulos:1,4,5y 6.
- GALLOWAY, J.N. *et al.* 1995. "Nitrogen fixation: atmospheric enhancement- environmental response". *Global biogeochemical Cycles* 9:235-525.
- GARAY, I. *et al.* 1986. "Étude d'une litière forestière mixte à charme et à chêne: I. Décomposition de la matière organique et dynamique des éléments biogènes". *Acta Oecologica* 7:151-157.
- GIVNISH, T. 1979. *On the adaptive significance of leaf form*. Columbia University Press 375-407.
- GRAHAM, N.E. 1995. "Simulation of recent global temperature trends". *Science* 267:666-671.
- HARRISON, A.F. 1989. "Phosphorus distribution and cycling in European Forest ecosystems". *Saskatoon* 42-76.
- HELMISAARI, H.S. 1992. "Nutrient retranslocation in three *Pinus Sylvestris* stands". *Forest Ecology and Management* 51:347-367.
- HOUGHTON, R.A. *et al.* 1987. "The flux of carbon from terrestrial ecosystems to the atmosphere in 1980 due to changes in land use: geographic distribution of the global flux". *Tellus* 39B:122-139.
- HUSTON, M. 1994. *Biological diversity; the coexistence of species on changing landscapes*. Cambridge University Press.
- JASIENSKI, M. y BAZZAZ, F.A. 1995. "Genome size and high CO²". *Nature* 376:559-560.
- JURIK, T.W. 1986. "Temporal and spatial patterns of specific leaf weight an successional northern hardwood Tree species". *American Journal of Botany* 73 (8):1083-1092.
- KEELING, C.D. *et al.* 1989. "A three-dimensional model of atmospheric CO² transport based on observed winds". *Geophysical Monographs* 165-236.
- LASHOF, F.A., and D.R. AHUJA 1990. "Relative contributions of greenhouse gas emissions to global warming". *Nature* 344:529-531.

- LINDER, S. 1985. "Potencial and actual production in Australian forest stands". *Research for forest management* 11-35.
- LOBERT, J.M. et al. 1990. "Importance of biomass burning in the atmospheric budget of nitrogen-containing trace gases". *Nature* 346:552-554.
- MAHERAL, P. 1988. "Changes in precipitation conditions in the western Mediterranean over the last century". *Journal of Climatology* 8:179-189.
- MALAND, G. et al. 1988. *Estimates of CO₂ emissions from fossil fuel burning and cement manufacturing using the United Nations environmental resource statistics and United States Bureau of Mines cement manufacturing data*. Carbon Dioxide Information and Analysis center, Environmental Sciences Division, Oak Ridge National Laboratory, Oak Ridge, Tennessee, USA.
- MARRS, R.H. et al. 1996. "On the relationship between plant species diversity and biomass". *Oikos* 75:2.
- MEYER, W.B. and B.L. TURNER. 1992. "Human population growth and global land-use/cover change". *Annual Review of Ecology and Systematics* 23:39-62.
- MILBERG, P. 1994. "Germination ecology of the grassland biennial *Linum catharticum*". *Acta. Bot. Neerl.* 43:261-269.
- MILLER, H.G. et al. 1987. "Transformations in rain-water chemistry on passing through forested ecosystems". *Pollutant Transport and Fate in Ecosystems* 171-180.
- MOONY, G.A. et al. 1991. "Predicting ecosystem responses to elevated CO₂ concentration". *BioScience* 41:96-104.
- NEUE, H.U. et al. 1993. "Methane emission from rice fields". *BioScience* 43:466-474.
- NRC (National Research Council). 1993. *The role of terrestrial ecosystems in global change*. National Academy Press, Washington, D.C., USA.
- PARK, D.G., 1982. "Seedling demography in quarry habitats, in Ecology of Quarries" (ed. B:N:K. Davis), *ITE Symposium*, N° 11, Nerc, Sheffield, 32-40.
- PATTERSON, D.T. et al. 1984. "Effects of CO₂ enrichment on competition between a C₄ weed and a C₃ crop". *Weed Science* 32:101-105.
- PIELKE, R.A. et al. 1997. "Atmosphere-terrestrial ecosystem interactions: implications for coupled modeling". *Ecological Modelling*.
- PINEDA, F.D. 1989. "Regeración de comunidades: algunas experiencias en pastizales mediterráneos. Options Méditerranéennes". *Ser. Semin.* 3:111-117.
- PUGNAIRE, F.I. and Chapin III F.S. 1993. "Controls over nutrient resorption from leaves of evergreen mediterranean species". *Ecology* 74:124-129.
- RASMUSSEN, L. et al. 1993. "Experimental manipulations of biota and biogeochemical cycling in ecosystems". *Ecosystem Research Report Series*. Commission of the European Communities, Brussels, Belgium.
- RAYNAUD, D. et al. 1993. "The ice core record of greenhouse gases". *Science* 259:926-934.
- REES, M. 1994. "Delayed germination of seeds: a look at the effects of adult longevity, the timing of reproduction and population flux and survivorship". *J. Ecol* 61:675-716.

- ROBERT, B. *et al.* 1996. "Nutrient content and seasonal fluctuations in the leaf component of oak (*Quercus suber* L.) litterfall". *Vegetatio* 122:29-35.
- RODHE, H. 1990. "A comparison of the contributions of various gases to the greenhouse effect". *Science* 248:1217-1219.
- SABATÉ, S. *et al.* 1995. "Nutrient content in *Quercus ilex* canopies: Seasonal and spatial variation within a catchment". *Plant and Soil* 168-169, 297-304.
- SALA, A. 1994. "Canopy structure within a *Quercus ilex* forested watershed: variations due to location, phenological development, and water availability". *Trees* 8:254-261.
- SANFORD, R.L. *et al.* "Soil P interrelationships with C, N and S: A modelling approach. Saskatchewan Institute of Pedology", *Saskatoon*, 30-41.
- SANTA REGINA, I. *et al.* 1997. "Seasonal variation in nutrient concentration in leaves and branches of *Quercus pyrenaica*". *Journal of Vegetation Science* 8:651-654.
- SCHLESINGER, W.H., and A. HARTLEY 1992. "A global budget for atmospheric NH³". *Biochemistry* 15:191-211.
- SCHULZE, E.D. 1982. "Plant life forms as related to plant carbon, water and nutrient relations". *Springer*, 615-676.
- "Second Assessment Synthesis Report" *Nature*, 377:189.
- SMIL 1990. *Nitrogen and phosphorus*. Cambridge University Press 423-436.
- SMIL 1991. *Population growth and nitrogen: an exploration of a critical existential limit*. *Population and Development Review* 17: 569-601.
- TAMM, C.O. *et al.* 1991. "Nitrogen in terrestrial ecosystems". *Springer-Verlag*.
- TERRADAS, J. y SAVÉ, R. 1992. "The influence of summer and winter stress and water relations on the distribution of *Quercus ilex* L." *Vegetatio* 99-100:137-145.
- THORNES, J.B. 1991. *Environmental change and hydrology. Third symposium on water in Andalucía*, University of Córdoba Press 555-570.
- TILMAN, D. 1986. "Resources, competition and the dynamics of plant communities". *Plant ecology* 51-75.
- TILMAN, D. *et al.* 1987. "Secondary succession and the pattern of plant dominance along experimental nitrogen gradients". *Ecological monographs* 57:189-214.
- TURNER, I.M. 1994. "A quantitative analysis of leaf form in woody plants from the world's major broadleaf types". *Biogeography* 21:413-419.
- VITOUSEK, P.M., and R.W. HOWARTH 1991. "Nitrogen limitation on land and in the sea: How can it occur?" *Biogeochemistry* 13:87-115.
- VITOUSEK, P.M., and P.A. MATSON 1993. *Agriculture, the global nitrogen, and trace gas flux. The biogeochemistry of global change: radiative trace gases* 193-208.
- WATSON, R.T. *et al.* 1990. *Greenhouse gases and aerosols*. Cambridge University Press 1-40.
- WIGLEY, T.M. L., and T.P. BARNETT 1990. *Detection of the greenhouse effect in the observations*. Cambridge University Press 243-255.

