

Sección C

Interacciones

- 10. Las emisiones de compuestos orgánicos volátiles como paradigma de la interacción del bosque con la atmósfera.**
- 11. Interacciones entre la vegetación y la erosión hídrica.**
- 12. La luz como factor ecológico y evolutivo para las plantas y su interacción con el agua.**
- 13. Las interacciones planta-planta y planta-animal en el contexto de la sucesión ecológica.**

CAPÍTULO 10

Las emisiones de compuestos orgánicos volátiles como paradigma de la interacción del bosque con la atmósfera

Josep Peñuelas

Resumen. *Las emisiones de compuestos orgánicos volátiles como paradigma de la interacción del bosque con la atmósfera.* En este capítulo repasamos las fuertes interacciones que se establecen, como no podía ser de otra manera dada la evolución de la vida en este planeta, entre los ecosistemas terrestres y la atmósfera. De hecho, sin el efecto de los seres vivos no se entendería una atmósfera como la que tenemos (tan alejada del equilibrio termodinámico), y sin el efecto de la atmósfera, no se entenderían unos organismos y unos ecosistemas como los existentes, modelados por la disponibilidad de CO₂ y de agua y por la física atmosférica a través de la radiación incidente y la temperatura resultante. Dada la enorme extensión que tendría un capítulo que tratase de abordar con detalle todos los gases que se intercambian, aunque fuera sólo los más abundantes, aquí nos limitamos a tratarlos someramente (sus emisiones, sus sumideros y sus concentraciones atmosféricas), y en cambio, entramos en mayor detalle en el caso de los compuestos orgánicos volátiles biogénicos (COVBs), gases traza que presentamos aquí como un paradigma de esta interacción entre nuestros ecosistemas terrestres y la troposfera. Las plantas devuelven una parte importante del carbono que asimilan a la atmósfera en forma de estos COVBs. Aquí discutimos el por qué de su emisión, sus posibles funciones biológicas, y sus efectos sobre la física (el clima) y la química (la contaminación) de la atmósfera.

Summary. *The emissions of biogenic volatile organic compounds as a paradigm of the forest interaction with the atmosphere.* This chapter deals with the interactions between the terrestrial ecosystems and the atmosphere. They are strong as a result of life evolution in our planet. The Earth atmosphere is so far away from the thermodynamic equilibrium that could not exist if it were not by the action of living organisms. On the other side of the interaction, the existing organisms and ecosystems have been modulated by the availabilities of CO₂ and water, and by the atmospheric physical traits linked to irradiance and temperature. We present here the emissions, the sinks and the atmospheric concentrations of the different atmospheric gases, both for the most abundant ones and for those that are just trace gases. We present greater details when dealing with the biogenic volatile organic compounds (BVOCs) since they constitute a paradigm of the interactions between the troposphere and the

terrestrial ecosystems. The BVOCs returned by plants to the atmosphere represent an important part of their assimilated carbon. We discuss here why do plants emit them, the possible biological functions, and the effects on physical (climate) and chemical (pollution) characteristics of the atmosphere.

1. Introducción. Historia de una coevolución

La atmósfera y los ecosistemas terrestres están acoplados en varias escalas temporales y espaciales. En las escalas a corto término, esta interacción está dominada por el rápido intercambio de O_2 , CO_2 , agua y energía entre la atmósfera y la superficie terrestre. En las escalas a largo término, de décadas y siglos, la interacción implica cambios en la estructura y composición del ecosistema en respuesta a cambios en el clima que se retroalimentan a través de los cambios biofísicos y biogeoquímicos que generan (Moorcroft 2003).

De hecho, el aire es la creación de todos los seres vivos. Cada día, grandes cantidades de aire son absorbidas por la materia viva y procesadas de varias formas, para después, también cada día, liberarlas de nuevo. A lo largo del tiempo geológico, la vida ha coevolucionado con la atmósfera. Las características y composición del aire son completamente diferentes de lo que serían sin vida. Las atmósferas de nuestros planetas más próximos, Marte y Venus, nos lo recuerdan.

El oxígeno, que ahora caracteriza sorprendentemente nuestra atmósfera, llegó mucho más tarde de que aparecieran los primeros microorganismos. Parece que éstos utilizaban sustancias producidas en los procesos geológicos, como por ejemplo el hidrógeno o el sulfuro de hidrógeno de los volcanes, para obtener la energía necesaria. Después apareció la fotosíntesis, un nuevo proceso que utiliza un componente abundante –por aquel entonces– del aire: el dióxido de carbono, y una abundante fuente de energía: la solar, para producir materia orgánica. El subproducto de este proceso es el oxígeno, un residuo altamente tóxico que se fue acumulando en el aire y que hizo que empezasen a evolucionar criaturas que no solamente eran capaces de detoxificarlo, sino que lo aprovechaban para ampliar la energía utilizable y, por tanto, la complejidad posible. El oxígeno ha estado en la atmósfera a la concentración actual durante más de mil millones de años, pero si los organismos vivos dejasen de producirlo, la meteorización de las rocas lo eliminaría en unos cuatro millones de años. Es decir, hay ahora tanto oxígeno en la atmósfera que si desapareciese la vegetación –por ejemplo por la acción insensata de los humanos– no tendríamos ningún problema para respirar oxígeno mientras durase nuestra corta vida (sí que lo tendríamos para poder comer!).

Toda esta serie de eventos no sólo modificó la composición de la atmósfera; también modificó la temperatura. El dióxido de carbono atrapa la radiación infrarroja que de otro modo escaparía de la Tierra y así mantiene al planeta caliente. El oxígeno no es efectivo en este aspecto. En general una molécula simétrica como la suya, constituida por dos átomos idénticos, tiene muchas menos maneras de rotar y vibrar, y así absorber y emitir radiación, que las moléculas con formas más complicadas como el dióxido de carbono o el vapor de agua. Por ello, añadir oxígeno y sustraer dióxido de carbono permitió que el planeta se enfriase. Como resta algo de dióxido de carbono regenerado por la respiración de plantas y animales y aportado por volcanes y géiseres, y como también hay agua, evaporada de mares y lagos, que también absorbe la radiación infrarroja, hoy día sigue existiendo cierto grado de calentamiento, haciendo de nuestro planeta un hogar agradable para la vida tal como la conocemos.

En este escenario ha irrumpido un nuevo actor. El hombre ya no es una más de los millones de especies que interactúan con la atmósfera. Somos tantos y usamos tanta energía y tan-

tos recursos que nuestra influencia es enorme. De aquí, los problemas atmosféricos globales como el aumento de la concentración del dióxido de carbono y el efecto invernadero correspondiente, la disminución de la capa de ozono de la estratosfera, y los problemas regionales y locales como el aumento de ozono en la troposfera. Cualquier discusión sobre el aire y sus relaciones con nuestros ecosistemas terrestres mediterráneos como la que se pretende abordar en este capítulo, ha de considerar esta nueva fuerza que los humanos constituimos.

2. Algunas consideraciones sobre el intercambio de gases mayoritarios

2.1. Nitrógeno

El nitrógeno es un gas incoloro e inodoro, que por su falta de reactividad con los materiales de la corteza terrestre, y por su estabilidad en presencia de la radiación solar, es el gas más abundante en la atmósfera (79%). También es, aunque parezca paradójico, el que más limita la producción primaria en la mayoría de los ecosistemas naturales y agrícolas. La aparente paradoja surge de que las plantas son incapaces de usarlo directamente. Sólo los microorganismos fijadores del suelo y de los nódulos de las raíces de ciertas plantas como las leguminosas (y también las tormentas eléctricas en un pequeño porcentaje del 5-8%) pueden convertir el enorme reservorio de $3,9 \times 10^{21}$ g de N_2 en formas biológicamente disponibles.

La fijación biológica global de los ecosistemas naturales es estimada en unos 90×10^{12} g. La fijación antrópica (fijación industrial para fertilizantes, cultivo de leguminosas o subproducto de las combustiones) ha aumentado exponencialmente en las últimas décadas hasta superar ya esa cantidad convirtiéndose en uno de los componentes más notables del cambio global que los humanos estamos generando (Vitousek 1994). El nitrógeno vuelve a la atmósfera por la desnitrificación a partir de los nitratos del suelo y de los sedimentos (los usan algunas bacterias como aceptores de hidrógeno en su oxidación de la materia orgánica). Aunque la principal fuente de N_2 a escala geológica parece que son las emisiones de los volcanes, el nitrógeno del aire, como le ocurre a la gran mayoría de los gases atmosféricos, es pues mantenido y moderado por los seres vivos.

2.2. Oxígeno

El oxígeno y sus derivados son herramientas básicas del proceso de oxidoreducción que es la vida en nuestro planeta. El oxígeno atmosférico es producido casi exclusivamente por la fotosíntesis de los vegetales. Luego este O_2 es respirado por todos los organismos aerobios (y consumido en las combustiones de materiales fósiles e incendios). Se establece un balance entre ambos procesos de manera que la concentración atmosférica es prácticamente constante. En el aire, el O_2 representa el 21%, una concentración sorprendente porque es potencialmente explosiva. Por debajo de 16% se imposibilita la combustión y a 25% tienen lugar combustiones espontáneas. El oxígeno es esencial para la vida de los organismos aerobios. Sin embargo, aunque poco divulgado, se sabe desde hace tiempo que les es negativo a concentraciones superiores a las normales en el aire. De hecho, desde la aparición del oxígeno en la Tierra, los organismos han estado expuestos a la amenaza creciente de este fuerte oxidante. Mientras que los demás gases atmosféricos mayoritarios, el nitrógeno y el dióxido de carbono, son fijados por los organismos a través de pocos sistemas enzimáticos, el oxígeno es incorporado por los seres vivos mediante un amplio abanico de mecanismos enzimáticos, químicos y físicos. Esta diversidad se explica por su configuración electrónica con dos electrones no apa-

reados y de espines paralelos. Como consecuencia, cuando este gas reacciona, tiende a reducirse de forma univalente formando radicales como el superóxido, el hidroxilo u otros orgánicos peroxidados y peróxido de hidrógeno, y a adquirir estados de alta excitación electrónica como el oxígeno singlete. Estas sustancias, que son de las más reactivas de los sistemas biológicos, van asociadas a la peroxidación de lípidos de membrana, a la oxidación de ácidos nucleicos, a la decoloración de pigmentos fotosintéticos, a la inactivación de enzimas..., y en definitiva a la destrucción celular.

El termino radical libre o, simplemente, radical, denomina aquellas especies químicas capaces de una existencia independiente a pesar de tener uno o más electrones desapareados en sus orbitales electrónicos externos. Los enlaces químicos se forman cuando los electrones se aparean. Esto explica porque los radicales libres son tan reactivos. Algunos radicales pueden además transportar carga eléctrica al igual que los iones, y como consecuencia, sus propiedades vienen también influidas por la carga correspondiente. Hay muchos radicales libres, tanto neutros como cargados, implicados en la química atmosférica. Un ejemplo de radical libre cargado es el famoso superóxido O_2^- . El signo negativo con que se representa indica la carga y el punto que se trata de un radical libre. En uno de los orbitales antienlace π^* tiene un electrón desapareado -así como dos electrones apareados en el otro orbital π^* . La molécula más estable de oxígeno es poco usual porque tiene un electrón en cada uno de los orbitales antienlace π^* y cada uno tiene un espin similar o paralelo. Por definición es, pues, un radical libre. Por ello, el oxígeno puede ser reducido de diferentes maneras. Una reducción de un electrón genera el superóxido, una de dos electrones el peróxido, una de 4 da agua y la hidrólisis de peróxido de hidrógeno en la luz o en presencia de hierro o cobre origina la más reactiva de las especies atmosféricas, el radical hidroxilo OH. Este radical hidroxilo, presente en toda la troposfera, protagoniza la química de esta capa atmosférica. Participa en la degradación de los contaminantes atmosféricos; produce la oxidación de la mayoría de los compuestos minoritarios de la troposfera, como por ejemplo los óxidos de nitrógeno y azufre, el monóxido de carbono, el metano o los distintos compuestos orgánicos. Pero, en determinadas circunstancias también produce efectos nocivos para los seres vivos al transformar los óxidos de azufre y de nitrógeno en sus correspondientes ácidos. Su principal fuente de generación es el ozono que puede ser fotodisociado al absorber la radiación ultravioleta con lo que se produce O_2 y un átomo de oxígeno excitado, especie muy reactiva, que provoca la disociación del agua generando radicales hidroxilo. La mayor parte de estos radicales reacciona con el monóxido de carbono y también, aunque en menor grado, con el metano. Una vez formado, un radical libre reacciona con otros componentes del aire y con las moléculas de los organismos para formar otros radicales libres, en una cadena compleja y difícil de detener.

Todos los organismos aerobios examinados presentan defensas celulares que les protegen ante la reactividad del oxígeno y sus productos activos. Están constituidas por enzimas como la superóxido dismutasa, peroxidasa, catalasas..., y por otras moléculas como el glutatión, el ácido ascórbico, los carotenos, la vitamina E..., que los desactivan. Estas defensas pueden ser, sin embargo, superadas por concentraciones de oxígeno sólo ligeramente superiores a las atmosféricas que desencadenan entonces toda una serie de procesos degenerativos. De hecho, a pesar de sus defensas antioxidantes, todos los microorganismos, plantas y animales devienen menos eficientes a concentraciones de oxígeno mayores de 21%. El oxígeno es de siete a ocho veces más soluble en disolventes orgánicos que en el agua lo que se debe tener presente al considerar el daño oxidativo en el interior hidrofóbico de las membranas biológicas. Varios fenómenos de la naturaleza pueden entenderse a la luz de este efecto. A estas concentraciones de 21% de oxígeno, las plantas son más ineficientes que a concentraciones meno-

res de este gas como consecuencia de, entre otros procesos, la fotorespiración. El enzima Rubisco, encargado de atrapar el dióxido de carbono en los cloroplastos tiene como substrato alternativo posible al oxígeno (de ahí su nombre Ribulosa bifosfato carboxilasa oxigenasa). Cuanto más alta es la concentración de oxígeno, mayor es el punto de compensación del dióxido de carbono. La fotorespiración que nos parece un gasto inútil impropio de una vida que ha tenido tantos millones de años para evolucionar, puede constituir un mecanismo protector para disipar la energía luminosa cuando las cantidades de dióxido de carbono son limitantes y bajas con relación al oxígeno. Tales condiciones favorecerían la formación de radicales libres dañinos como el superóxido O_2^- . Al reciclar los compuestos de carbono, la fotorespiración posibilita la retención de una mayor concentración de CO_2 interna que minimiza estos efectos. Hay también plantas que han desarrollado vías metabólicas alternativas C_4 en las que la fotorespiración es en gran parte suprimida por la elevación de las concentraciones internas de dióxido de carbono y la separación de la Rubisco del contacto con el aire.

El oxígeno ha pasado de ser un tóxico cuando apareció a ser un elemento esencial para la vida de la mayoría de los organismos vivos, los aerobios, que lo utilizan como el mejor aceptor terminal de electrones por su elevado potencial electropositivo en la respiración tanto a través de la vía general citocrómica como en otras oxidadas alternativas presentes en plantas y microorganismos. La respiración puede también usar otros aceptores terminales de electrones menos electropositivos como el sulfato o el nitrato aunque entonces el salto energético es menor. La respiración es el proceso por el que la energía almacenada en las moléculas de azúcar –sintetizadas en la fotosíntesis– es liberada y re-empaquetada para que pueda ser usada en otras reacciones y procesos como la síntesis de proteínas, el transporte de iones a través de membranas, etc. que permiten el funcionamiento y el crecimiento de los seres vivos. La respiración tiene lugar en todas las células vivas tanto de vegetales como animales. Implica el consumo de oxígeno y origina como productos finales, si la combustión del azúcar es total, dióxido de carbono y agua. A diferencia de las combustiones de nuestras estufas, sólo una pequeña proporción de la energía liberada lo hace en forma de calor; una parte sustancial de la energía es conservada en otras moléculas para que puedan realizar un trabajo útil dentro de la célula. En el motor de nuestros coches la combustión se produce en un sólo salto. Si la respiración tuviese lugar como una reacción simple como ésta, sería desventajoso porque, al liberarse toda la energía de la molécula de azúcar, se haría difícil re-empaquetarla en una forma utilizable y porque todos los carbonos capturados en la fotosíntesis se perderían como CO_2 hacia la atmósfera. En realidad, la respiración tiene lugar en una secuencia de muchos pasos en los que una pequeña parte de la energía de la molécula de azúcar es liberada y almacenada en una forma temporal. Muchos de los compuestos intermediarios originados entran en otras reacciones usadas en la síntesis de compuestos esenciales para el crecimiento y la vida de las células, con lo que se conservan muchos de los átomos de carbono fijados en la fotosíntesis.

2.3. Dióxido de carbono

La fotosíntesis vegetal disminuyó las primitivas concentraciones de dióxido de carbono de la atmósfera terrestre desde valores tan altos como el 75% que parece que había hace dos mil millones de años hasta los menos de 200 ppmv que hubo durante la última era glaciár. Gracias a los ingeniosos estudios de las burbujas atrapadas en el hielo antiguo, sabemos que el dióxido de carbono atmosférico aumentó desde aproximadamente 200 ppmv hacia el final de la última era glaciár a aproximadamente 270 ppmv en la era medieval preindustrial. Durante los pasados 200 años, debido a la combustión de materiales fósiles y vegetales, se ha incrementado hasta 370 ppmv.

Los ecosistemas actúan como sumideros de este CO_2 atmosférico cuando absorben a través de la fotosíntesis casi la misma cantidad que la liberada en la respiración y los fuegos. La fotosíntesis es el proceso biológico que introduce el carbono de la atmósfera en la biosfera (en las plantas). De los aproximadamente 730×10^{15} g de carbono que hay en la atmósfera, las plantas asimilan 120×10^{15} cada año.

Los ecosistemas producen CO_2 a través de la respiración. La respiración aumenta con la temperatura pero la tasa depende de los distintos organismos. Por ejemplo las plantas de clima frío pueden respirar tan rápidamente a temperatura fría como las plantas de climas cálidos a una temperatura mayor. En total, aproximadamente 100×10^{15} gramos de carbono son liberados a la atmósfera a través de la respiración. El fuego es otra fuente de CO_2 que puede ser considerada una forma de descomposición rápida. Los incendios liberan entre 2 y 5×10^{15} g de C anuales.

En comparación, las emisiones antropogénicas de CO_2 –las que preocupan por el incremento del efecto invernadero– son relativamente pequeñas. Cada año la combustión de materiales fósiles libera unos 5×10^{15} g de carbono y la destrucción de la vegetación otros 2×10^{15} g hacia el reservorio atmosférico. Sin embargo, estas emisiones producen un incremento de la concentración troposférica que es importante porque puede provocar importantes cambios ambientales y climáticos.

La evidencia inequívoca de que la concentración atmosférica de CO_2 está aumentando 1.5 ppm cada año ha generado un enorme interés por entender y cuantificar con mejores y más precisas medidas el ciclo del carbono del planeta, sus reservorios y sus flujos, y así prever mejor los posibles cambios futuros que se pueden derivar. Hay cierta falta de precisión en la previsión del aumento futuro que proviene de nuestro aún pobre conocimiento del funcionamiento de los sistemas naturales. En este aspecto destaca el desconocimiento del papel que juegan las tasas de transferencia de agua y carbono entre las distintas capas del océano y de los efectos del aumento de CO_2 sobre el ciclo de los nutrientes y la productividad. Tampoco se sabe bien como vendrá afectado el suelo, un compartimento que se estima mantiene unos $1.200\text{-}1.500 \times 10^{15}$ g de carbono. Es probable que la destrucción de la vegetación por el avance de la acción antroposférica libere carbono que estaba almacenado en ese reservorio y lo transfiera a la atmósfera. La cantidad de carbono en el suelo es mucho mayor que la de la atmósfera y la de la vegetación, pero aún así, sólo representa una pequeña proporción del almacenado en el fondo de los océanos.

A pesar de esta cierta imprecisión, todos los estudios parecen indicar que seguirá aumentando la concentración de CO_2 en el aire mientras sigamos quemando combustibles fósiles. La mayoría de los modelos y predicciones afirman que como consecuencia de las actividades antropogénicas, se va a llegar a 500-600 ppm de CO_2 atmosférico a mediados de siglo (Houghton *et al.* 2001), lo que ha de tener importantes consecuencias climáticas y biológicas (Peñuelas et al, 2004 capítulo 14).

El aumento de la concentración de CO_2 tiene en los posibles cambios climáticos que puede generar uno de los problemas mediambientales de carácter global que más preocupan a la sociedad ¿Puede el aumento de CO_2 cambiar el clima y el ambiente? Esta cuestión ya fue planteada a finales del siglo pasado entre otros por Arrhenius, cristalizó hace unos 35 años y se ha popularizado y politizado en el última década hasta convertirse en foco de gran atención periodística.

Ha tenido un gran éxito la expresión que usaron en 1957 Roger Revelle y Hans Suess cuando hablaron de “un gran experimento geofísico” que no se llevaba a cabo en ningún laboratorio ni era simulado por ningún ordenador; lo estábamos desarrollando en nuestro propio planeta. La especie humana se halla implicada en un inintencionado y alarmante experimen-

to con el clima de la Tierra como consecuencia de la liberación de muchos billones de toneladas de dióxido de carbono y otros gases a la atmósfera.

La temperatura media en la superficie del planeta depende del balance entre el calor procedente del sol y la pérdida de calor hacia el espacio. Si la Tierra no tuviese atmósfera, o incluso si la atmósfera fuese sólo de oxígeno y nitrógeno, sería una esfera muerta cubierta de hielo. El CO_2 y los demás gases invernadero tienen la propiedad de absorber y re-irradiar los rayos infrarrojos. Hacen así habitable nuestro planeta al interceptar más de la mitad de su energía radiada y retornar una buena parte de la misma hacia la superficie terrestre. La temperatura media de la superficie terrestre es ahora de unos 15°C . La trampa de infrarrojo actual provoca un calentamiento de unos 33°C , es decir, sin él la temperatura sería de unos -18°C y, por tanto, la Tierra estaría permanentemente cubierta por el hielo. Así pues, si no fuese por la existencia de este efecto invernadero seguramente el hombre no habría existido.

2.4. Agua

El agua, como bien es sabido, es básica para la vida. Una parte muy importante de los seres vivos la obtienen a partir del aire. Otros deben procurar no perderla a través del aire. En ambos casos la vida es, una vez más, fundamental en el ciclo de un componente atmosférico: el vapor de agua, y éste lo es en su efecto sobre la vida.

La mayor parte del agua de la Tierra está almacenada en los océanos (97,4%) y el hielo polar (2%). La atmósfera contiene sólo el 0,001%, lo que colocado sobre la superficie terrestre vendría a tener una profundidad media de sólo unos 2-3 cm. A pesar de estas pequeñas cantidades, el vapor de agua es el primer controlador de la temperatura troposférica a través de sus efectos tanto sobre la recepción de radiación solar como sobre la re-emisión terrestre.

El vapor de agua es relativamente poco reactivo. Los procesos físicos de evaporación y precipitación son mucho más importantes cuantitativamente que las reacciones químicas que sufre. Difiere sin embargo de otros gases poco reactivos por el hecho de que su vida atmosférica es corta, de unos 11 días. Hay una gran variedad espacial y temporal en el contenido de agua del aire, desde 50 mm en la atmósfera de algunas regiones tropicales hasta sólo 1 o 2 mm sobre las regiones polares.

La troposfera contiene pues cantidades variables de vapor de agua; cuanto mayor es su temperatura, mayor es la cantidad que puede retener. Si la troposfera está saturada y se enfría, el agua condensa para formar nubes y nieblas. La tasa anual de precipitación sobre los continentes es aproximadamente 710 mm por año mientras que las tasas de evaporación son mucho menores, 470 mm anuales. En los océanos, que representan más del doble de la superficie que los continentes, estos valores se invierten. La precipitación global sobre el mar es de 1.100 mm año^{-1} mientras que la evaporación es equivalente a 1.200 mm año^{-1} . Esto significa que hay una transferencia neta de 44,5 Teratoneladas de agua (tera es 10^{12}) desde los océanos a los continentes que es compensada por una cantidad equivalente de escorrentía desde la tierra al mar. Sin embargo, puesto que la atmósfera es un reservorio de agua tan pequeño en comparación con los continentes o los océanos, la transferencia a través de la atmósfera debe ser muy rápida. Si dividimos la capacidad total del aire (1,3 Tt) por el flujo neto de los océanos a los continentes (45 Tt por año) obtenemos 0,03 años o alrededor de 11 días como tiempo de residencia del vapor de agua en la atmósfera. En comparación con otros tiempos de residencia calculados para otros gases atmosféricos (Tabla 1) es un tiempo de vida muy corto, similar al del dióxido de azufre. Solo aquellos gases como el dióxido de carbono que tienen tiem-

TABLA 10.1

Vida media de las especies reactivas implicadas en la fotoquímica troposférica
(De Monson y Holland, 2001)

Especies químicas	Fórmula química	Vida media troposférica
Ozono	O ₃	5-300 d ^a
Oxígeno atómico (estado excitado)	O(¹ D)	1,4×10 ⁻⁹ s ^b
Oxígeno atómico (estado fundamental)	O(³ P)	1,3×10 ⁻⁵ s ^b
Radical hidropéroxido	HO ₂	1,1×10 ⁻³ s ^c
Radical hidroxilo	OH	0,2-1 s ^d
Formaldehído	HCHO	1-2 d ^e
Monóxido de carbono	CO	1-3 m ^f
Isopreno	C ₅ H ₈	0,2-1 d ^g
Metano	CH ₄	8-9 y ^h
Radical peróxido	RO ₂	5-900 s ⁱ
Óxido nítrico	NO	57-600 s ^j
Dióxido de nitrógeno	NO ₂	143 s (día) 7 h (noche) ^k
Radical nitrato	NO ₃	5-6 s (día) ^l >1.000 s (noche)
Peroxiacetil nitrato (PAN)	CH ₃ C(O)O ₂ NO ₂	2-600 h ^m
Ácido nítrico	HNO ₃	0,5 d-1 m ⁿ
Sulfuro de dimetilo (DMS)	CH ₃ SCH ₃	60 h ^o
Sulfuro de carbonilo	COS	10 y ^o
Disulfuro de carbono	CS ₂	120 h ^o

^a Fotólisis y reacción química (la deposición superficial hará que la vida media sea menor); Brasseur *et al.* (1999)

Baja troposfera; 0-3 km T = 5-8 d (verano); T = 17-100 d (invierno).

Alta troposfera; 6-10 km T = 30-40 d (verano); T = 90-300 d (invierno).

^b Calculado asumiendo 1 atm, 25°C, sin H₂O (la presencia de H₂O hará que la vida media sea menor); el coeficiente de reacción ha sido tomado de Finlayson-Pitts y Pitts (2000).

^c Calculado para la autoreacción (HO₂ + HO₂) a niveles bajos de NO_x; 8 pptv HO₂; los coeficientes de reacción han sido tomados de Finlayson-Pitts y Pitts (2000).

^d Calculado respecto a la reacción media global con el CH₄ (contenido global total de 5000 Tg) y CO (contenido global total de 360 Tg).

^e Calculado sólo para la reacción OH (la fotólisis hará que la vida media sea menor); coeficientes de reacción tomados de Finlayson-Pitts y Pitts (2000).

^f Media global = 2 meses si calculado con 360 Tg contenido total de CO en la atmósfera dividido por 2100 Tg año⁻¹ tasa de pérdida global por oxidación (Ehhalt *et al.* 2001); el tiempo de vida media para el CO puede variar desde 10 días (durante el verano en las regiones continentales) hasta 1 año (durante el invierno en los polos) (Holloway *et al.* 2000).

^g Asumiendo la reacción con el OH a una concentración atmosférica de 10⁶ moléculas cm⁻³; coeficientes de reacción tomados de Finlayson-Pitts y Pitts (2000).

^h Se ha calculado un tiempo de vida de 8,0 años usando 4850 Tg como el contenido total atmosférico de CH₄ (ver Ehhalt *et al.* 2001) dividido por una tasa global anual de 600 Tg (ver Leijveld *et al.* 1998); fueron calculados tiempos de vida insignificantes a partir de análisis detallados de los efectos combinados de oxidación del OH, destrucción estratosférica, y oxidación del suelo.

ⁱ Calculado para el radical peroximetilo cuando la reacción se produce con NO o HO₂; coeficientes de reacción tomados de Finlayson-Pitts y Pitts (2000).

para NO + CH₃O₂ 10 pptv NO = 540 s. 1 ppbv NO = 5,4 s. Para HO₂ + CH₃O₂ 8 pptv HO₂ = 891 s.

^j Calculado para reacciones con O₃ y HO₂; coeficientes de reacción tomados de Finlayson-Pitts y Pitts (2000).

Para O₃ + NO 40 ppbv O₃ T = 56,5 s.

Para HO₂ + NO 8 pptv HO₂ T = 591 s.

^k Coeficientes de reacción tomados de Finlayson-Pitts y Pitts (2000)

Día, ángulo zenital = 50° T = 143 s.

Noche, 50 ppb O₃ T = 7 h.

^l Día ángulo zenital = 0°; noche calculado para reacciones con NO₂ y VOCs en una atmósfera incontaminada, a partir de Brasseur *et al.* (1999).

^m Asumiendo que no se sintetizan PAN de nuevo, a partir de Singh *et al.* (1990).

Para la baja tropósfera; 0-3 km T = 2h.

Para la tropósfera media; 3-6 km T = 24 h.

Para la alta tropósfera; 6-10 km T = 600 h.

ⁿ Incluye incorporación heterogénea en nubes y aerosoles, a partir de Brasseur *et al.* (1999).

Para la baja tropósfera; 0-3 km T = 0,5-1 d

Para la tropósfera media; 3-6 km T = 1 mes

^o Reacción con el OH sólo en fase gaseosa, a partir de Brasseur *et al.* (1999).

pos de residencia mucho más largos que medio año tienen tiempo suficiente de mezclarse para dar concentraciones globalmente uniformes.

La vegetación interacciona con el ciclo hidrológico directa e indirectamente. Influye en la cantidad de precipitación que entra en el suelo en función de la que intercepta y de la que se evapora antes de alcanzar el suelo. Aproximadamente una tercera parte puede ser interceptada por los bosques. Además, cuando no hay vegetación, hay mucha más escorrentía y erosión. También altera la cantidad de radiación interceptada, las características de la capa límite, y la cantidad de agua disponible para la evaporación. El agua por debajo de 1 a 2 cm de profundidad en el suelo no sufre evaporación a menos que las raíces de las plantas la transporten hacia las superficies foliares y la pongan en contacto con el aire cuando los estomas están abiertos. Esto ocurre generalmente durante el día mientras haya disponibilidad de agua en el suelo y la atmósfera no esté demasiado seca. Los efectos dependen también de la especie. Por ejemplo, y aunque nos sorprenda, dado el mayor xeromorfismo de los pinos que las hayas, en muchos casos hay mayor pérdida de agua en pinares que en hayedos por la mayor superficie foliar y por la permanencia de las acículas durante todo el año.

Las plantas terrestres absorben agua por las raíces y la pierden por transpiración a través de las hojas. Toda la organización del vegetal terrestre se orienta a la economía del agua. Si la evapotranspiración potencial es muy elevada en relación con el agua de que se dispone, la planta puede llegar a la deshidratación. Normalmente el agua constituye del 60 al 85% del peso de la planta. Se transpira algo a través de la cutícula, pero sólo suele ser entre 10 y 30 veces menos por unidad de superficie que a través de los estomas, orificios que se comportan como septos porosos regulados fisiológicamente. Las plantas que no tienen estomas tienen mayor resistencia a la sequía pero también menor productividad.

3. Intercambio de gases traza

Los ecosistemas terrestres constituyen fuentes y sumideros de gases traza reactivos (Tabla 1) que afectan profundamente la fotoquímica oxidativa de la troposfera. Los procesos biogénicos principales incluyen la producción microbiana de metano y su oxidación, la emisión e inmisión de óxidos de nitrógeno, la emisión de compuestos orgánicos volátiles y la deposición de ozono. Todos estos procesos afectan de manera importante la concentración de ozono, del radical hidroxilo, de los óxidos de nitrógeno reactivos, del monóxido de carbono, y de los ácidos inorgánicos, entre otros, todos ellos componentes esenciales de la fotoquímica oxidativa de la atmósfera. La química oxidativa de la troposfera es vital para el mantenimiento de la vida sobre el planeta, especialmente para el reciclado de la materia volátil biogénica. El estudio de estos flujos de gases entre seres vivos y atmósfera ha aproximado a los ecofisiólogos, interesados en los flujos, a los biogeoquímicos, interesados en los balances, y a los químicos atmosféricos, interesados en la reactividad y los tiempos de vida media de las moléculas. El poder oxidante de la troposfera viene determinado por las reacciones químicas de Ox-HOx-NOx, siendo las especies oxidativas primarias el O₂, O₃, OH·, HO₂, NO, NO₂ y NO₃, compuestos estos que reaccionan rápidamente con los gases orgánicos reducidos emitidos por los seres vivos. Entre estos destacan el metano y los demás hidrocarburos.

3.1. Metano (CH₄)

Los análisis de los testigos cilíndricos de hielo de las zonas polares muestran que la concentración de CH₄ se ha más que duplicado en los 200 o 300 últimos años, llegando hasta

1,75 ppm después de que su concentración permaneciese estable durante miles de años (Etheridge *et al.* 1998; Etheridge *et al.* 2001). La cantidad total se estima en 4850 Tg. Los incrementos podrían ser debidos a aumentos de las fuentes o a disminuciones de los sumideros. Lo que parece claro es que son cambios antropogénicos los que contribuyen sustancialmente a este incremento.

El metano es producido por bacterias anaeróbicas especializadas que acoplan la oxidación de compuestos reducidos (principalmente hidrógeno y acetato) a la reducción de dióxido de carbono a metano. Estas bacterias se encuentran en los ambientes anaerobios de las zonas pantanosas y campos de arroz y en el tracto intestinal anóxico del ganado, de las termitas y de otros insectos consumidores de madera.

Las estimas de su producción son variables pero deben estar alrededor de 600×10^{12} g anuales. Las emisiones de las zonas húmedas varían en función de la temperatura, de la humedad, de la vegetación y de la cantidad y composición del sustrato orgánico. Las plantas se erigen en importantes conductos para el transporte desde los sedimentos a la atmósfera.

Los efectos sobre los ecosistemas terrestres se producen a través de sus efectos sobre el clima (balance radiativo) y la química atmosférica (capacidad oxidativa). Es un gas invernadero 20 veces más efectivo, molécula por molécula, que el CO_2 . Es responsable aproximadamente del 20% del aumento del efecto invernadero. Además, como su producción es dependiente de la temperatura, puede aumentar como consecuencia del efecto invernadero. El metano también reacciona fuertemente con el radical hidroxilo y puede estar implicado en la producción de CO y O_3 troposférico. Los efectos directos son bastante inciertos. Los suelos secos de nuestros bosques y matorrales representan un sumidero para el metano pero aún así su absorción es pequeña comparada con la reacción con el radical hidroxilo.

La mayor parte de este metano es oxidado en la atmósfera por reacciones con OH en la troposfera (unos 506 Tg de CH_4 son oxidadas anualmente; Prinn *et al.* 1995). Otra parte llega a la estratosfera (40 Tg anuales; Ehhalt *et al.* 2001) y otro (38 Tg anuales) se oxida en el suelo (Ridgeway *et al.* 1999). De hecho, los suelos que no tienen mucha agua, como los nuestros, y poseen una aireación adecuada tienden a oxidar el metano a través de la actividad microbiana. De todas formas, los cambios en los usos del suelo hacia prácticas agrícolas ha disminuido o puede disminuir la oxidación del metano.

3.2. Monóxido de carbono (CO)

Este es un gas de amplia distribución en la troposfera. Es producido por la combustión incompleta de materiales fósiles o biológicos. Tiene una vida media de menos de medio año. Está aumentando en la troposfera por la entrada anual de unos 1.000×10^{12} g, la mitad de los cuales resultan de la oxidación del metano y de los HCNM (hidrocarburos no metano). La combustión de materiales fósiles, y la quema de biomasa en los incendios agrícolas y el clareado de la tierra dan cuenta del resto. Las medidas llevadas a cabo en los cilindros de hielo de Groenlandia han sido usados para inferir un incremento en la concentración de CO desde 90 ppbv en el 1.800 a 150 ppbv en la última década (Haan *et al.* 1996).

Las emisiones están concentradas en el hemisferio norte con ritmos distintivos que siguen la actividad humana. Son mayores en invierno como consecuencia del uso de las calefacciones. También se origina de forma natural en los océanos, volcanes, tormentas eléctricas, pantanos. La actividad de las algas en las aguas superficiales es capaz de contribuir con substanciales cantidades de CO, que pasan fácilmente a la atmósfera debido a su baja solubilidad.

Hay sumideros naturales que lo eliminan de la atmósfera. La oxidación a CO_2 por radicales hidroxilo es con mucho el más importante. También lo eliminan la oxidación en la estratosfera o la absorción por plantas, animales y microorganismos del suelo (el 20% aproximadamente) y de los océanos. Dentro de los mecanismos biológicos de eliminación del monóxido de carbono, la acción de los microorganismos del suelo constituye el más importante (Brasseur *et al.* 1999) siendo la absorción por el suelo máxima en los suelos con contenido intermedio de agua, temperaturas cálidas y alto contenido de materia orgánica (King 1999). Aún así, se trata de un proceso lento, dependiente de la temperatura, lo que también ayuda a explicar la naturaleza rítmica de los cambios atmosféricos. Se ha comprobado con isótopos radiactivos que las plantas también oxidan el CO a CO_2 . Algunas plantas, especialmente los árboles, no absorben monóxido de carbono mientras que otras, como las judías, tienen altas tasas de absorción. Quizá, en su conjunto, las plantas lleguen a absorber una cuarta parte de la absorbida por el suelo.

El monóxido de carbono mina pues la capacidad de autolimpieza del aire porque rebaja la concentración del radical hidroxilo, el importante “detergente” que reacciona con casi cualquier molécula de gas traza. Sin este radical hidroxilo las concentraciones de la mayoría de gases traza serían mucho mayores de lo que son y la atmósfera tendría unas propiedades químicas, físicas y biológicas completamente distintas.

Al CO no se le conocen efectos biológicos directos, por lo menos a las concentraciones atmosféricas actuales, pero interacciona con los óxidos de nitrógeno y el radical OH⁻ para producir ozono troposférico que sí que es tóxico. Sí se pueden producir intoxicaciones cuando las concentraciones del interior de los edificios superan niveles muy altos. De hecho, desde que el hombre aprendió a hacer fuego se ha visto acompañado del CO. Fumar es la fuente más importante. También son considerables las constituidas por los motores de los vehículos y todo tipo de procesos de combustión impropriadamente ventilados, como por ejemplo los calentadores de agua en los que ésta no puede superar los 100° C.

3.3. Óxidos de nitrógeno y amoniaco

N_2O . El N_2O es el más abundante de los óxidos del nitrógeno. Es relativamente estable –tiene un largo período de permanencia en la atmósfera, de 20 años o más–. Está presente en la atmósfera a una concentración de unas 300 ppbv y ahora se está incrementando en un 0,2% anual. El N_2O se produce como intermediario en el proceso de desnitrificación; bajo ciertas condiciones puede ser su producto más abundante. La desnitrificación es más rápida en los suelos anaerobios con abundante suministro de nitratos y materia orgánica oxidable. También se puede producir por la quema de biomasa o combustibles fósiles, por las bacterias nitrificantes, y en pequeñas cantidades por una amplia variedad de microorganismos del suelo. En cuanto a los sumideros, la fijación de nitrógeno por el complejo nitrogenasa puede tener como substrato alternativo al óxido nitroso, pero el mayor sumidero es la reacción con oxígeno atómico en la estratosfera (aproximadamente 10×10^{12} g de N_2O). Otros sumideros son inciertos, aunque los organismos denitrificantes lo pueden usar como sustrato. El aumento anual resultante del balance entre fuentes y sumideros es de unos 3×10^{12} g. El aumento global puede ser explicado por la combustión más que por el uso de fertilizantes o la deforestación. El N_2O afecta indirectamente a los ecosistemas. Es un gas invernadero que contribuye en una pequeña cantidad a tal efecto, y es un gas que se va lentamente hacia la estratosfera donde participa en la reducción de los niveles de ozono. Allí se oxida a óxido nítrico que reacciona con el ozono contribuyendo a la disminución de su capa, aunque parece que los clorofluorocarbonos antropogénicos ejercen un efecto mayor.

NOy. El NO es producido por la reducción abiótica de nitritos en los suelos ácidos y por los procesos biológicos relacionados con la nitrificación y desnitrificación. Una vez en la atmósfera, el óxido nítrico es rápidamente oxidado a dióxido de nitrógeno principalmente por la reacción con ozono alcanzándose un estado fotoestacionario que permite la presencia de los tres con proporciones relativas de cada uno dependientes de la luz, la temperatura, las partículas y los hidrocarburos. Los NOx juegan un complejo papel en la química atmosférica. A bajas concentraciones catalizan la destrucción de ozono. A concentraciones mayores (frecuentes en zonas industriales) por contra, pueden interactuar con CO, OH, e hidrocarburos para producir ozono. Además se convierten en pocos días en ácido nítrico que representa el 30 o 50% de la acidez de la lluvia ácida de las regiones industriales. Los NOy (N reactivo) incluyen el NO y el NO₂ como componentes primarios, y al ácido nítrico y los nitratos orgánicos como componentes secundarios. Las contribuciones biogénicas a los NOy proceden primeramente de las emisiones edáficas de NO (Holland et al 1999). Y a bajas concentraciones de NOx, también la vegetación puede ser una fuente de NO y NO₂ (Sparks et al 2001, Hereid and Monson 2001). Los cambios en los usos del suelo y el incremento de fertilización parece que han de aumentar aún más las emisiones edáficas de NO. La cantidad de NO emitida por los suelos y que llega a la troposfera es influida por el potencial de las cubiertas vegetales de asimilar NOx (Lerdau et al 2000). Pueden llegar a asimilar del 5 al 25% de este NO edáfico (Sparks et al 2001), aunque se sabe menos de la magnitud de la asimilación de otras formas de NOy. Se ha visto que el ácido nítrico se deposita sobre las plantas y puede atravesar la cutícula y ser absorbido también a través de los estomas (Bytnerowicz et al 1998). En cuanto a la química oxidativa troposférica, una vez en la atmósfera, el NO es oxidado a NO₂ por el O₃ y los radicales peroxi RO₂ o HO₂. Y si el NO está en cantidad suficiente, más de 5-30 pptv, el O singlete (3P) producido por la fotólisis de NO₂ producirá O₃. La deposición de NOy, junto a la de O₃, proporciona una vía importante para la eliminación de los compuestos reactivos de la troposfera y por tanto tiene un importante impacto sobre la dinámica oxidativa, cerrando el ciclo biogeoquímico necesario para la salud biosférica (Holland *et al.* 1996). Algunos componentes de los NOy, especialmente el ácido nítrico y algunos nitratos orgánicos son suficientemente solubles para ser eliminados por la precipitación.

Amoniaco (NH₃). En el aire, además de los óxidos de nitrógeno, también está presente el amoníaco a concentraciones bajas y variables. Está en equilibrio dependiente del pH con el amonio no volátil de suelos y disoluciones. Su fuente natural más importante parece ser la volatilización de suelos alcalinos, excreciones animales y hojas senescentes, fuentes que probablemente aumentan como consecuencia de la agricultura intensiva y las prácticas ganaderas. Así es, la urea es frecuentemente usada como fertilizante alternativo porque el enzima ureasa, ampliamente distribuida en las plantas, microorganismos y suelo, cataliza la hidrólisis a bicarbonato y amonio. La actividad de la ureasa tiende a ser mayor en suelos con alto contenido orgánico y menor en los calcáreos. Dentro de las emisiones de compuestos de nitrógeno, la de amoníaco es considerable. En Europa aproximadamente un 10% del nitrógeno potencial es perdido directamente por la volatilización de amoníaco y en los climas más cálidos este puede subir a un 30%. Las emisiones de amoníaco globales son de 45-83 Tg de N anuales, es decir de parecida magnitud a las de los óxidos de nitrógeno (Holland et al 1999), siendo la mayor parte de origen agrícola de suelos fertilizados. El principal sumidero hay que buscarlo en la reacción con aerosoles ácidos seguida de la deposición, tanto húmeda como seca.

3.4. Los COVBs

Una gran parte de los compuestos orgánicos volátiles (COV) presentes en la atmósfera provienen de las emisiones de las plantas (Lerdau *et al.* 1997, Seufert 1997, Peñuelas y Llusà 1999a) (Foto 10.1) con lo que queda demostrado una vez más que la composición de la atmósfera terrestre es en gran parte producto de la actividad biológica. Los COVBs son muy diversos: desde el isopreno a los ácidos orgánicos, pasando por los terpenos, los alcanos, los alquenos, los alcoholes, los aldehidos o los ésteres. De hecho, la enorme variedad de COVBs representa uno de los tesoros de la biodiversidad natural. Los recientes avances en las técnicas moleculares y genéticas y el desarrollo de nueva instrumentación para el muestreo y análisis de COVs han contribuido enormemente a mejorar nuestro conocimiento sobre su naturaleza y su función.



Foto 10. 1. Las masas forestales y arbustivas emiten grandes cantidades de compuestos orgánicos volátiles precursores de aerosoles (aire “azulado”). (Foto Josep Peñuelas y Joan Llusà).

Las clases principales, las emisiones, las reactividades y las concentraciones atmosféricas las hemos resumido en la Tabla 2. Entre los más abundantes están el isopreno, los mono y sesquiterpenos, el acetaldehído, los ácidos orgánicos, el metilbutenol, el metanol o la acetona.

Isopreno. Hasta donde se conoce en la actualidad, el isopreno es el más importante de los COVs emitidos por los ecosistemas terrestres. Representa el 40% de total de COVBs emitidos (Guenther *et al.* 1995, Potter *et al.* 2001). El isopreno no alcanza después grandes concentraciones en la troposfera libre debido a su alta reactividad con los radicales OH. En los pocos metros por encima de los bosques emisores alcanza los 1-20 ppbv (Zimmerman *et al.* 1988; Harrison *et al.* 2001) pero pueden llegar a 10 veces más sobre plantaciones forestales (Westberg y Lamb en Monson 2002).

Mono y sesquiterpenos. Son emitidos en grandes cantidades por la mayor parte de las especies vegetales de los bosques y matorrales mediterráneos (Peñuelas y Llusà 1999a; Llusà y Peñuelas 2000). Son oxidados por los radicales OH \cdot y tienen una vida media que va desde 2-3 minutos hasta varias horas. Por encima de las cubiertas emisoras forestales de coníferas las concentraciones están entre 0,5 y 1 ppbv.

TABLA 10.2

Principales tipos de COVs emitidos por las plantas. Estos datos han sido extraídos de Guenther *et al.* (1995), y a partir de revisiones de Bonsang y Boissard (1999), Kesselmeier y Staud (1999), Fall (1999) y Peñuelas y Llusà (2001)

Especie	Emisión global anual estimada (Tg C)	Reactividad (vida media en la atmósfera en horas)	Concentraciones atmosféricas	Ejemplo
Isopreno	175-503	4,8	ppt a algunas ppb	
Monoterpenos	127-480	2.4-4.8	ppt a algunas ppb	α -pineno, β -pineno, limoneno
Otros COVs reactivos	~260	< 24	1-3 ppb	2-metil-3-buten-2-ol, hexenal, acetaldehído
Otros COVs menos reactivos	~260	>24	2-30 ppb	Metanol, etanol, ácido fórmico, ácido acético, acetona
Etileno	1-20	45.6	ppt a algunas ppb	

Acetaldehído. Se han medido emisiones de acetaldehído en árboles sometidos a anoxia en raíces, hojas o tallos y también en condiciones normales (Kreuzwieser *et al.* 2000; Kart *et al.* 2002). Son particularmente altas las emisiones en las transiciones de luz a oscuridad. Su vida media es de un día tras ser oxidado por el radical OH. Las concentraciones son bajas, de 1 a 2 ppbv (Sanhueza *et al.* 2001).

Ácidos orgánicos. Son emitidos por plantas y microorganismos del suelo y también se forman por oxidación de alquenos biogénicos. Las concentraciones sobre los bosques tropicales por ejemplo son de 0,5 a 2 ppbv (Sanhueza *et al.* 2001). Similares concentraciones se dan sobre los bosques templados caducifolios (Martin *et al.* 1991). El ácido acético por ejemplo tiene una vida media de 2-6 días.

Metilbutenol. Se ha añadido recientemente a la lista sobre todo a partir de los estudios de los bosques de pinos norteamericanos (Goldan *et al.* 1993) que han medido concentraciones atmosféricas de 2-5 ppbv y hasta 20 ppbv en casos extremos (ej., Goldan *et al.* 1993).

Metanol. Es otro de los COVBs oxigenados abundantes sobre bosques de coníferas pero también sobre praderas. Lo emiten los tejidos foliares en expansión y también durante la senescencia foliar y la descomposición de la hojarasca (Fall y Benson 1996; Warneke *et al.* 1999). Sus concentraciones sobre los bosques está en el rango de 5-15 ppbv. Se oxida a formaldehído y radicales hidropoxi. Lo oxida el radical OH \cdot y su vida media es de 1 semana.

Acetona. La emiten los bosques de coníferas (MacDonald y Fall 1993). Las concentraciones están en el rango de 1-8 ppbv (Goldan *et al.* 1995) tanto sobre bosques templados como tropicales. También se forma en la atmósfera por oxidación de monoterpenos y metilbutenol.

4. Biología, química y física de las emisiones de COVBs

4.1. Función

Los COVs son producidos en muchos tejidos vegetales diferentes y mediante diversos procesos fisiológicos. Algunos (ej. metil salicilato, hexenal o terpenos) pueden actuar como compuestos defensivos contra patógenos y herbívoros, y otros (ej., metil jasmonato, alquenos, (E)-3-hexeno-1-ol o terpenos) como compuestos químicos de información entre las distintas partes de una misma planta, entre plantas distintas y entre plantas y animales y microorganismos (Farmer y Ryan 1990, Langenheim 1994, Peñuelas *et al.* 1995, Lerdau *et al.* 1997, Shulaev *et al.* 1997). Otras posibles funciones de COVs como el isopreno y los terpenos son la estabilización y protección de las membranas vegetales contra las altas temperaturas o la alteración de la floración de las plantas vecinas (Sharkey y Singsaas 1995, Terry *et al.* 1995, Tingey *et al.* 1991, Loreto *et al.* 1998a, Peñuelas y Llusà 2002). Los terpenos pueden incluso estar implicados en el desarrollo de incendios forestales (Owens *et al.* 1998, Peñuelas 1996).

4.2. Tasas de emisión y factores que las controlan en los ecosistemas mediterráneos

Las emisiones de COVs son muy variables en el tiempo y en el espacio y entre las distintas especies mediterráneas (Tabla 3), normalmente moviéndose en el rango de 0 a 100 $\mu\text{g g}^{-1} \text{PS h}^{-1}$ (Kesselmeier y Staudt 1999, Peñuelas y Llusà 2001a), lo que no deja de intrigar pues puede representar una porción significativa del carbono fijado por la planta, desde 0 a 8% o incluso más en condiciones de estrés, cuando por otra parte la fijación está muy disminuida (Staudt y Bertin 1998, Peñuelas y Llusà 1999a,b, Llusà y Peñuelas 2000). Cabe recordar que la emisión global se estima que ronda entre los 823 y los 1523 Tg C (Tabla 2).

Hay una gran variabilidad temporal y espacial de las tasas de emisión de COVs debida en gran parte a la gran complejidad de factores que las controlan. Las emisiones resultan esencialmente de la difusión de los COVs a través de un gradiente de presión de vapor desde los compartimentos celulares de concentraciones relativamente altas al aire circundante de la hoja donde las concentraciones son relativamente bajas como consecuencia de la alta reactividad y generalmente corta vida de muchos de estos COVs (Fall 1999). Las emisiones son controladas pues por la volatilidad de cada COV y por los factores internos (genéticos y bioquímicos) y externos (abióticos y bióticos) que alteran a corto y largo plazo: 1) las concentraciones de

TABLA 10.3

Rango de emisiones estacionales de COVs (Compuestos orgánicos volátiles) totales y de monoterpenos ($\text{mg g}^{-1} \text{PS h}^{-1}$) de las principales especies del bosque y del matorral mediterráneos en medidas realizadas en la sierra de Collserola (Barcelona) (De Llusà y Peñuelas 2000 y de datos posteriores no publicados de los mismos autores).

Especie	Otoño		Invierno		Primavera		Verano	
	COVs	Terpenos	COVs	Terpenos	COVs	Terpenos	COVs	Terpenos
<i>Quercus ilex</i>	3-8	0,4-5	7-10	1-3	27-32	8-12	19-24	16-20
<i>Pinus halepensis</i>	7-13	4-5	2-2,5	1-1,4	28-53	13-18	38-50	19-26
<i>Arbutus unedo</i>	2-41	0-0	0,1-6	0,6-1	109-135	24-28	5-6	4-5
<i>Quercus coccifera</i>	3-38	1-16	4-5	1-1,3	34-36	1-1,5	12-14	9-12
<i>Bupleurum fruticosum</i>	19-21	18-20	22-31	4-6	125-136	29-30	102-123	81-102
<i>Erica arborea</i>	3-3,3	1-1,5	4-5	2-3	63-83	12-16	15-17	9-10
<i>Cistus albidus</i>	9-25	1-1,6	23-27	10-13	190-198	34-39	50-135	8-10

COVs en las plantas, 2) la presión de vapor de los COVs y/o 3) la resistencia a la difusión de COVs a la atmósfera (Fig. 10. 1).

Genética

Está claro que la genética determina fuertemente la producción de COVs, haciendo la emisión altamente específica de cada especie o incluso de cada ecotipo, como se ha demostrado con nuestros resultados sobre la encina que han sido parecidos a los que han obtenido investigadores de Montpellier (Staudt y Seufert, 1995), pero muy diferentes de otros grupos como los italianos (Loreto *et al.* 1998b). Esto podría ser debido a las diferencias evolutivas en las distintas regiones mediterráneas (Peñuelas y Llusà 1999a) o a simples expresiones de plasticidad fenotípica.

Especies almacenadoras y no almacenadoras

Los diferentes compartimentos y estructuras celulares donde son producidos los COVs influncian los procesos de difusión, pero además hay un factor adicional importante. Una vez producidos, estos COVs pueden ser almacenados o no en estructuras especializadas dependiendo de los compuestos y de las especies. Por ejemplo, los terpenos son almacenados en los tricomas glandulares de las mentas o en los conductos resiníferos de los pinos y sus concentraciones oscilan normalmente entre el 1 y el 3% del peso seco, pero pueden llegar en casos excepcionales hasta 15-20% (Langenheim 1994, Peñuelas *et al.* 1995, Shulaev *et al.* 1997).

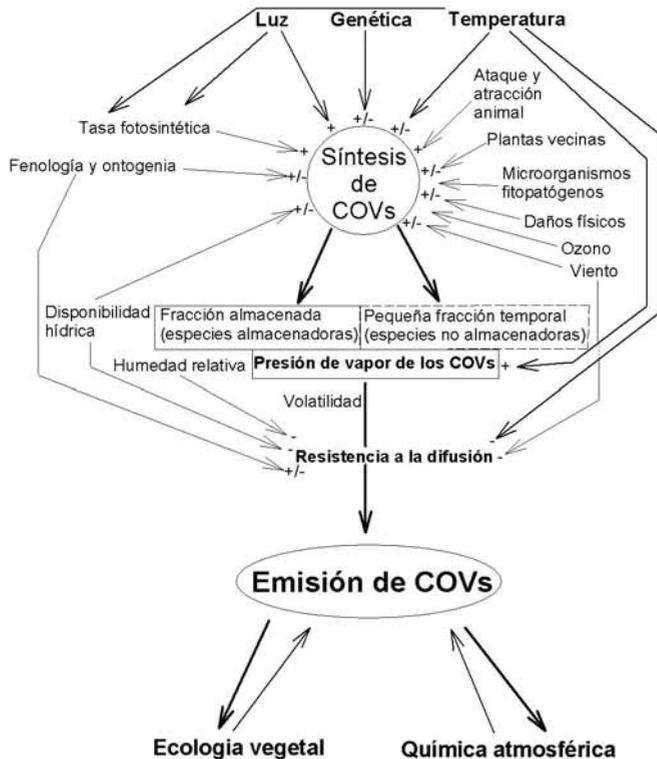


Figura 10. 1. Intrincada red de factores que controlan la emisión vegetal de COVs (de Peñuelas y Llusà 2001a). Los principales pasos en la producción y emisión de COVs y los más importantes factores que los controlan usados en los modelos estándar corrientes (Guenther *et al.* 1995) son representados en negrita. Los otros factores menos conocidos, más temporales, más locales o de menor efecto no han sido aún incorporados en los algoritmos estándar comunes. La compleja red resultante de las interacciones explica la variabilidad

La cantidad almacenada puede depender más a veces de condicionantes genéticos de la especie que de las condiciones ambientales, alterando así el balance de fuente-sumidero del carbono (Peñuelas y Estiarte 1998). De todas formas, hay algunas especies como la encina, *Quercus ilex*, que producen y emiten terpenos de forma significativa sin almacenarlos en ninguna estructura (Staudt y Seufert 1995, Loreto *et al.* 1996, Peñuelas y Llusà 1999a,b, Llusà y Peñuelas 2000). El almacenamiento, además de afectar a la concentración y a la presión de vapor, afecta de manera importante la resistencia a la difusión de los COVs. Esta resistencia es mayor cuando los almacenamientos son internos, como es el caso de los conductos resiníferos, que cuando se producen en estructuras externas como las glándulas de los tricomas. Y esta resistencia siempre es mayor que en las especies no almacenadoras. Sin embargo, se ha visto que en realidad las emisiones son muy parecidas entre especies almacenadoras y no almacenadoras con máximos en primavera-verano cuando se dan las máximas irradiancias y temperaturas (Peñuelas y Llusà 1999a, Llusà y Peñuelas 2000). Precisamente la temperatura y la luz son los factores externos mejor descritos como responsables del control primario de muchas emisiones de COVs.

Temperatura e irradiancia

La temperatura incrementa las tasas de emisión de la mayoría de COVs de forma exponencial hasta un óptimo al aumentar las actividades enzimáticas de síntesis, al elevar la presión de vapor de los COVs, y al disminuir la resistencia de las vías de emisión. Incluso para COVs no almacenados como el α -pineno en *Q. ilex*, la emisión aumenta hasta tres veces cuando la temperatura aumenta desde 20 hasta 30°C (Loreto *et al.* 1996). Sin embargo, hemos comprobado la existencia de diferencias en las respuestas dependiendo de la volatilidad y de la bioquímica del compuesto. Por ejemplo, los terpenos con alta volatilidad parecen ser más sensibles al aumento de temperatura que los menos volátiles y, además, hay algunos terpenos como los acíclicos (ej., *cis*- β -ocimeno) cuya emisión es más dependiente de la luz y menos de la temperatura que la de los demás terpenos (Kesselmeier *et al.* 1997, Loreto *et al.* 1998a, Peñuelas y Llusà 1999a, Llusà y Peñuelas 2000).

La irradiancia influye a largo plazo en la reserva de COVs ya que provee de energía biosintética, regula la síntesis y controla el crecimiento de las plantas (Tingey *et al.* 1991, Langenheim 1994). Además, la irradiancia influye a corto plazo (de minutos a horas) en las emisiones de los terpenos no almacenados al ser compuestos que necesitan de los productos fotosintéticos para su biosíntesis (Kesselmeier *et al.* 1996, Loreto *et al.* 1996, Bertin *et al.* 1997, Peñuelas y Llusà 1999a,b, Llusà y Peñuelas 2000). Por el contrario, parece que tal influencia instantánea no es importante en el caso de especies almacenadoras (Peñuelas y Llusà 1999b, Llusà y Peñuelas 2000), a pesar de que una parte de la emisión puede ser derivada a partir de terpenos recientemente sintetizados (Kesselmeier y Staudt 1999). De nuevo, la respuesta no es la misma para los diferentes compuestos. Los terpenos menos volátiles parecen más sensibles y responden más a la luz y a las tasas fotosintéticas que los más volátiles (Peñuelas y Llusà 1999a, Llusà y Peñuelas 2000).

Otros factores abióticos y bióticos

Los modelos de emisión de COVs se basan en factores de emisión determinados para cada especie y en factores ambientales tales como la temperatura y la irradiancia (Guenther *et al.* 1995, Llusà 1999). Sin embargo, las emisiones son muy variables y sus respuestas a corto plazo, diarias y estacionales, a menudo se desvían mucho de lo marcado por estos algoritmos basados sólo en la irradiancia y la temperatura (Staudt y Bertin 1998, Harley *et*

al. 1999, Peñuelas y Llusà 1999b) y que además, fueron desarrollados con datos de plantas de países del norte crecidas en invernadero y en condiciones controladas. Algunos trabajos han mostrado que estos algoritmos estándar pueden infraestimar las emisiones de isopreno y terpenos bajo las condiciones de alta irradiancia y alta temperatura de las hojas de sol de los bosques tropicales y templados (Harley *et al.* 1997, Keller y Ler dau 1999). Por el contrario, nuestros resultados han mostrado que estos algoritmos pueden sobrestimar las emisiones de terpenos en las condiciones de sequía del verano mediterráneo (Staudt y Bertin 1998, Llusà y Peñuelas 2000, Peñuelas y Llusà 1999b). Bajo estas condiciones de estrés hídrico, las emisiones pueden reducirse considerablemente (Bertin y Staudt 1996, Llusà y Peñuelas 1998, 2000). Esta reducción parece ligada a la limitación hídrica, la cual genera una disminución del sustrato de carbono y de ATP ligada al cierre estomático, y a las bajas humedades que provocan una disminución de la permeabilidad de las cutículas al intercambio gaseoso (Tingey *et al.* 1991, Bertin y Staudt 1996, Llusà y Peñuelas 1998, Llusà y Peñuelas 1999). Además, hay otros factores estacionales y fenológicos, como la salida de las hojas, la floración, la fructificación o la senescencia, que también generan desviaciones de los algoritmos estándar de luz y temperatura (Llusà y Peñuelas 2000, Peñuelas y Llusà 1999a) y que producen cambios en las concentraciones y composición de COVs y en la permeabilidad de la cutícula, y por tanto alteran la presión de vapor de los COVs y la resistencia a la difusión de la cutícula.

Existen otros factores aparte de los ya mencionados anteriormente (alta irradiación, alta temperatura, disponibilidad hídrica, estadio de desarrollo, o estadio fenológico) que desvían las emisiones de los algoritmos estándar, haciendo aún más complejas sus predicciones. Así, la perturbación física por la lluvia, el viento, el granizo, o la cosecha inducen la producción de COVs en los tejidos próximos a la herida, alteran las estructuras almacénadoras y permiten la volatilización directa de los COVs almacenados, aumentando la emisión (Tingey *et al.* 1991). El viento facilita la emisión al disminuir la resistencia a la difusión. Y, además, hay otro curioso, sorprendente e importante, en potencia, factor: el ozono, contaminante atmosférico secundario que se produce cuando los COVs y los NOx están presentes en condiciones de altas temperaturas y radiación solar elevada. Como ocurre con otros factores de estrés, el ozono podría, a su vez, favorecer las emisiones de COVs en respuesta al estrés y daño que produce. En nuestros proyectos hemos comprobado, en cámaras de cielo abierto, cómo aumenta un orden de magnitud la emisión de COVs de algunas especies como el tomate, el algarrobo o el olivo cuando crecen en concentraciones de ozono incrementadas en 40 ppbv (Peñuelas *et al.* 1999, Llusà *et al.* 2002). Aunque estos resultados no los hemos hallado en otras especies como el pino o la encina (Peñuelas *et al.* 1999, Heiden *et al.* 1999, Llusà *et al.* 2002), este fenómeno merece ser estudiado con nueva y mayor atención pues si fuese mínimamente general, tendríamos una retroalimentación positiva sobre la formación de ozono.

Los factores bióticos externos también determinan la emisión de COVs. Por ejemplo, existe la interferencia intra e interespecífica entre vecinos en la emisión de terpenos entre especies como el pino carrasco y la encina. Las tasas de emisión de COVs se incrementan cuando el vecino es un pino y no cuando es una encina (Peñuelas y Llusà 1998). Hay mucha más evidencia del efecto de la interacción con animales y otros organismos. Muchos COVs poseen capacidad defensiva al actuar como armas químicas o repelentes alimentarios, pero también hay otros que son atrayentes de polinizadores (Harborne 1991, Langenheim 1994, Peñuelas *et al.* 1995, Shulaev *et al.* 1997). También se ha comprobado como hay ciertos COVs que son emitidos durante el ataque por fitófagos para reclutar a los enemigos naturales del herbívoro, depredadores y parásitos (Dicke *et al.* 1990, Turlings *et al.*

1990, Turlings y Tumlinson 1992, Bruin *et al.* 1995, Llusà y Peñuelas 2001). Además, no sólo las hojas infestadas sino la planta entera, e incluso las plantas no infestadas, parecen emitir COVs como señales en respuesta al ataque por fitófagos (Turlings y Tumlinson 1992, Bruin *et al.* 1995). La importancia ecológica de estas emisiones provocadas por factores bióticos es evidente; en cambio la evaluación y modelización de su importancia para los flujos de COVs troposféricos es incluso más difícil que los factores abióticos anteriormente mencionados, puesto que estos ataques de herbívoros pueden ser bastante localizados en el espacio y en el tiempo. Además, las tasas de emisión de algunos de estos compuestos defensivos o de señales como el metil jasmonato (Farmer y Ryan 1990) parecen demasiado bajas para poder jugar un papel importante en la química de la atmósfera (Lerdau *et al.* 1997). De todas formas Litvak y colaboradores (1999) modelizaron las emisiones de monoterpenos de bosques de pinos norteamericanos teniendo en cuenta la herbivoría y calcularon que las emisiones se incrementaban de 2 a 3,6 veces (cuando el daño foliar producido era del 10 al 25%, respectivamente) respecto a los árboles no dañados y que estos incrementos podrían reducir las concentraciones de radical OH· y aumentar las de O₃ dependiendo de las concentraciones de NOx.

Puesto que la acción de la mayoría de estos factores biótico y abióticos sigue siendo mal conocida, presenta diferentes efectos sobre los diferentes COVs, y puestos que muchos de estos factores covarían y están íntimamente relacionados en una compleja red de interacciones, es difícil evaluar su importancia relativa e incorporarlos correctamente en algoritmos mejorados que modelen con mayor precisión la gran variabilidad de las emisiones biogénicas de COVs. Con este objetivo y también con el de mejorar el conocimiento del papel biológico que juegan, se requiere mayor cooperación entre biólogos, químicos, físicos, ecólogos y modelizadores. Los modelos y medidas de emisiones reales deberían ser acompañados por estudios simultáneos de carácter genético, fisiológico (tasas fotosintéticas, relaciones hídricas), ecológico (herbívoros) y físico-químico (meteorología, química atmosférica y del ozono) no sólo en las regiones templadas que han sido las más estudiadas sino también en nuestras regiones mediterráneas. La aproximación debería ser multidisciplinaria y multidimensional e integrar los diversos procesos y escalas de emisión de COVs –desde los genes a las vías metabólicas, a través de células, tejidos y cubiertas, hasta paisajes, regiones y la biosfera entera. Los frutos serían grandes para la fisiología, la ecología y la química atmosférica. Darían luz a la todavía enigmática emisión de COVs por las plantas.

4.3. Efectos sobre la química atmosférica

Las plantas devuelven así pues una parte importante del carbono que asimilan a la atmósfera en forma de compuestos orgánicos volátiles biogénicos (COVBs). ¿Cuáles son los efectos de estos compuestos sobre la química de la atmósfera? Los COVs biogénicos contribuyen a la carga de hidrocarburos de la atmósfera y afectan significativamente la química y el clima de la atmósfera, a través de la formación de ozono y aerosoles, la oxidación del metano, o el balance del monóxido de carbono (Chameides *et al.* 1988, Guenther *et al.* 1995, Andreae y Crutzen 1997, Lerdau *et al.* 1997, Kavouras, Mihalopoulos y Stephanou 1998, Kavouras *et al.* 1999).

Las emisiones biogénicas de COVs pueden influir enormemente en la química troposférica, en regiones con altas emisiones de isopreno explican el 71% de la reducción de OH comparado con el 11% explicado por el CO y 5% por la oxidación del CH₄ (Grosjean 1995). Poisson *et al.* 2000 demostraron que las emisiones globales de COVs causan un incremento del 18% en la concentración troposférica de ozono, decrecen un 16% la de OH y aumentan un 20% la vida media del CH₄.

Los COVBs también estimulan la formación de nitratos orgánicos. Y parece claro que las emisiones biogénicas de COVs afectan no sólo el poder oxidativo de la atmósfera i.e. las concentraciones de OH y O₃ sino también la distribución espacial de NOx y su deposición en ecosistemas remotos (Monson and Holland 2001).

4.4. COVBs y clima

Además de las posibles funciones de estos COVBs en las plantas y de los efectos que tienen sobre la química atmosférica, nuevos datos hacen pensar que existe relación entre ellos y el clima. Los COVs podrían proteger a las plantas contra las elevadas temperaturas, y a su vez, las emisiones de COVBs que aumentan con el calentamiento, podrían producir tanto una retroalimentación positiva como negativa en el calentamiento del planeta.

COVBs y termotolerancia

Entre las posibles funciones de estos compuestos hay una que va adquiriendo cada vez mayor interés en el complejo fenómeno del cambio climático. Recientemente, algunas evidencias han revelado que la producción y emisión de los COVs (como el isopreno y los monoterpenos, que constituyen la mayor fracción) podrían conferir protección a las plantas frente a las elevadas temperaturas.

Sharkey y Singaas (Sharkey y Singaas, 1995) fueron los primeros en proponer esta función de termotolerancia para el isopreno. Después, se comprobó también para los monoterpenos (Loreto *et al.*, 1998). Estudios posteriores no fueron capaces de reproducir estos resultados y obtener claras evidencias del mecanismo de esta protección ante los daños provocados por las elevadas temperaturas (Logan y Monson, 1999). Sin embargo, estudios recientes muestran una posible relación con la fotorespiración, otro proceso fisiológico de las plantas relativamente mal conocido. Nuestros resultados indican que la formación de monoterpenos depende la actividad foto-respiratoria, y que los monoterpenos reemplazan la fotorespiración en la protección contra las altas temperaturas en condiciones no fotorespiratorias (Peñuelas y Llusà, 2002). Todo ello sugiere que el isopreno y los monoterpenos podrían proteger los tejidos vegetales como secuestradores de las especies del oxígeno reactivo además de como estabilizadores de los complejos de protección de las membranas fotosintéticas. Se trata de una observación de gran importancia en la investigación sobre los mecanismos adaptativos de las plantas.

La fotorespiración es uno de los mecanismos habituales de defensa de las plantas cuando aumenta la temperatura. Provoca una disminución de la eficiencia de la fotosíntesis pero permite la disipación del calor causado por el exceso de energía lumínica. Mediante la fotorespiración, las plantas fabrican internamente el CO₂ necesario para la fotosíntesis en los casos en que éste no puede ser adquirido desde el exterior. Pero el aumento de temperatura incrementa también el ritmo de producción y de emisión de isopreno y monoterpenos. En ese trabajo, Peñuelas y Llusà, (2002) estudiaron los efectos de la fotorespiración y de los monoterpenos en la tolerancia de las encinas al aumento de la temperatura midiendo la fluorescencia, la reflectancia y las concentraciones de monoterpenos, juntamente con los daños provocados en las hojas por el exceso de calor. Los métodos de reflectancia y de fluorescencia de la clorofila permiten la cuantificación de los efectos del exceso de calor en la fotosíntesis de las plantas, con las ventajas de ser rápidos y no destructivos. El estrés provocado por el exceso de calor es especialmente evidente en el área mediterránea en donde las temperaturas elevadas coinciden con las condiciones de sequía en el verano, y la encina es una de las especies predominantes de los bosques mediterráneos. Sus hojas pueden sufrir estrés térmico por enci-

ma de los 35 °C. Generalmente la absorción de CO₂ decrece a partir de los 40 °C, pero la encina puede crecer en ambientes en donde se alcanzan cerca de los 50 °C, como por ejemplo en Sevilla. En ese estudio, Peñuelas y Llusà, (2002) expusieron encinas a incrementos de temperatura desde 25 °C hasta 50 °C en saltos de 5°C con y sin fumigación con monoterpenos, y en atmósferas ricas y pobres en oxígeno. De esta manera, se pudo determinar que la acción de los monoterpenos sustituye la fotorespiración en la protección al daño debido al exceso de energía lumínica a elevadas temperaturas. Los resultados también demostraron que las plantas pueden incorporar COVs emitidos por las plantas vecinas, con las enormes implicaciones que ello tiene para la comunicación e influencia entre plantas distintas. Los resultados nos dejaron con la duda sobre el papel termoprotector en condiciones normales mientras la fotorespiración está activa. Estudios más recientes del grupo apuntan a que el efecto termoprotector también está presente en esas condiciones (Foto 10. 2).



Foto 10. 2. Protección de las encinas ante las altas temperaturas conferida por la fumigación con isopreno o con monoterpenos. (De Peñuelas y Llusà, datos no publicados).

Efectos del cambio climático sobre las emisiones de COVBs.

Aumento de COVBs en respuesta al calentamiento y a los demás factores del cambio global

En todo caso, de lo que no hay duda es que las emisiones de COVBs aumentan con la temperatura (ver más arriba, sección 4.2.3). A lo largo de las dos últimas décadas se han realizado muestreos a nivel de hoja y de rama mediante técnicas de inclusión. Más recientemente, también se han llevado a cabo muestreos a nivel de dosel y de comunidad combinando métodos micrometeorológicos como “eddy covariance”, gradiente de flujo y “relaxed eddy accumulation”, y finalmente también a nivel de paisaje y a nivel regional mediante sensores aerotransportados (Guenther *et al.*, 1996; Greenberg *et al.*, 1999). Todo ello ha proporcionado importantes avances en la cuantificación de las emisiones de COVBs bajo diferentes condiciones ambientales. Las tasas totales de emisiones son muy variables en el tiempo y en el espacio y entre especies; normalmente varían entre 0 y 100 mg g⁻¹ PS h⁻¹ (Kesselmeier y Staudt, 1999). Las tasas de emisión globales se han estimado en aproximadamente 10¹⁵ g COVBs año⁻¹, lo que representa cerca del 80% del total de los COVs químicamente reactivos añadidos a la atmósfera cada año (el resto son de origen antrópico) (Guenther *et al.*, 1995). Ya que las emisiones biogénicas responden a la temperatura (Tingey *et al.*, 1996; Llusà y Peñuelas, 2000), el calentamiento global de los últimos 30 años (Houghton *et al.*, 2001; Peñuelas y Filella, 2001a), puede haberlas incrementado en aproximadamente un 10%, y un posterior

aumento de 2-3° C en la media global de la temperatura que se ha previsto para este siglo (Houghton *et al.*, 2001) prodría aumentarlas aún un 30-45% más.

El calentamiento no es el único cambio global ambiental que puede hacer crecer las emisiones biogénicas de COVs (Fig. 10.2). El aumento de las concentraciones de CO₂ atmosférico hará aumentar probablemente la productividad y la biomasa de las plantas, aunque sólo sea a corto plazo, y, por tanto, facilitará una mayor producción y emisión de COVBs, aunque elevadas concentraciones de CO₂ *per se* no parece que incrementen la liberación de monoterpenos (Peñuelas y Llusà, 1997). El aumento antropogénico de la fertilización nitrogenada de la biosfera (Peñuelas y Filella, 2001b) parece ser que también incrementaría las emisiones aumentando la fijación del carbono y la actividad de las enzimas responsables (Litvak *et al.*, 1996). Los cambios en los usos del suelo, con la consiguiente cambio de las especies dominantes, también tiene el potencial de cambiar dramáticamente las emisiones de COVs ya que éstas son especie-específicas (Lerdau y Slobodkin, 2002). Por ejemplo, la conversión de los bosques tropicales en pastos con abundantes plantas C₄, que no son grandes emisoras, puede hacer disminuir las emisiones de COVBs. Por el contrario, el abandono de los campos de cultivo y la subsiguiente aforestación o la reforestación, por ejemplo con *Populus*, pueden aumentar considerablemente dichas emisiones. Hay una considerable laguna en el conocimiento preciso y completo de los efectos de todos estos componentes del cambio global, pero todo parece indicar que probablemente el mayor efecto del cambio ambiental será un aumento en las emisiones de COVBs.

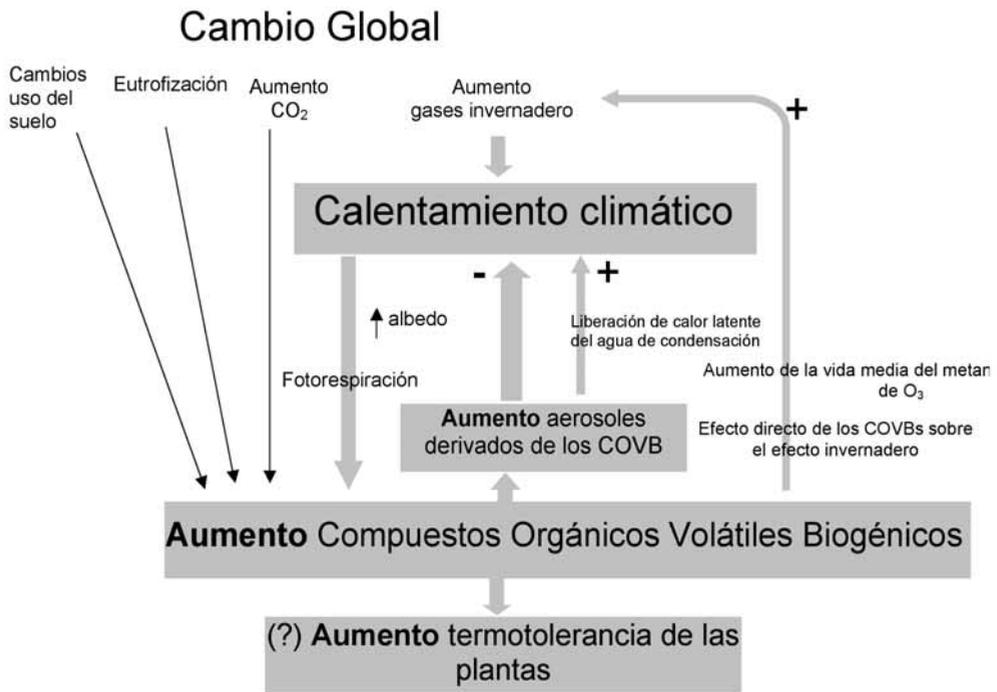


Figura 10. 2. Los compuestos orgánicos volátiles biogénicos pueden conferir termotolerancia a las plantas. Pero ¿enfrian o calientan el ambiente? Diagrama esquemático de las interacciones entre el calentamiento climático (y cambio global) y las emisiones de compuestos orgánicos volátiles biogénicos (De Peñuelas y Llusà 2003).

Efectos de las emisiones de COVBs sobre el clima local y global

Los COVBs contribuyen sustancialmente a cargar la atmósfera de hidrocarburos. Las cantidades emitidas normalmente son equivalentes a la suma de las emisiones biogénicas y antropogénicas de metano (Guenther *et al.*, 1995). Este aumento en las emisiones de COVBs ¿puede tener efecto sobre la física de la atmósfera? Muchos de los estudios de los impactos de las emisiones de COVBs se han centrado como hemos visto en los cambios del potencial redox de la atmósfera ya que los COVs influyen en el potencial de oxidación de la troposfera pues alteran las concentraciones de su principal oxidante, el radical hidroxilo (Peñuelas, 1993). Menor importancia se le ha dado a estos compuestos en cuanto a los efectos directos que puedan ejercer sobre el clima ya que presentan un tiempo de residencia en la atmósfera muy corto. Sin embargo, cada vez hay mayor evidencia que esta influencia puede ser significativa a diferentes escalas espaciales, desde la local a la regional y la global, por la formación de aerosoles y por su efecto directo e indirecto en el efecto invernadero.

Estos COVBs generan una amplia cantidad de aerosoles orgánicos (Kavouras *et al.*, 1998) que pueden tener una considerable influencia sobre el clima por formar núcleos de condensación. Como resultado, se puede esperar un enfriamiento neto de la superficie de la tierra. De hecho, Shallcross y Monks (Shallcross y Monks, 2000) han sugerido que las plantas pueden emitir isopreno en parte para enfriar su contorno a través de la formación de aerosoles aparte de cualquier otro proceso fisiológico o evaporativo que pueda enfriar la planta directamente. Sin embargo, se ha descrito también que los COVBs contribuyen en cambio a retrasar el enfriamiento nocturno en áreas con masas de aire relativamente secas y fotosíntesis activa (Hayden, 1998). Además, se han documentado inversiones térmicas nocturnas importantes (10 °C más a 50 m que en la superficie) en lugares cubiertos por grandes emisores de terpenos (Garstang *et al.*, 1997). Fuentes *et al.* (2001) han interpretado estos retrasos en las pérdidas de calor y calentamiento en la baja atmósfera como resultado del efecto invernadero de algunos COVBs combinado con una liberación al medio del calor latente del agua condensada en los aerosoles derivados de los COVBs. A parte de este efecto invernadero local producido por los COVBs, un efecto que parece sólo detectable cuando éstos son muy abundantes, debe también considerarse su efecto invernadero indirecto a nivel global ya que los COVBs alargan la vida media del metano en la atmósfera o favorecen la producción de ozono, y por tanto contribuyen al aumento del efecto invernadero de estos otros gases.

Aún quedan muchos interrogantes por contestar en cuanto a los COVBs en relación a la interacción entre la atmósfera y la biosfera y vice-versa ¿se protegen realmente las plantas del calentamiento produciendo y emitiendo COVBs? ¿El aumento de COVBs enfría el ambiente o, por el contrario, lo calienta más? El efecto global dependerá del peso relativo y de las escalas temporales y espaciales de las interacciones positivas y negativas mencionadas. Para resolver estas importantes cuestiones se necesitarán investigaciones interdisciplinarias entre biólogos, físicos y químicos trabajando a diferentes escalas.

5. Implicaciones y perspectivas para la gestión

No cabe duda, a la luz de lo aquí expuesto, que la gestión forestal y de espacios naturales (también la agrícola) debe considerar el importante papel que juegan las emisiones gaseosas de las plantas en la química atmosférica y en el clima local y global y, por supuesto, el importante papel de las plantas como sumideros de gases atmosféricos tan importantes como el CO₂ (ver capítulo XV). En esta línea de consideración de este intercambio gaseoso vegetación-atmósfera, los gestores de la naturaleza y de nuestros hábitats, tanto el rural como el

urbano, deberán considerar las propiedades de emisión de compuestos orgánicos volátiles de las distintas especies cuando quieran evitar la formación de contaminantes atmosféricos secundarios. De hecho, mientras que deberán considerar las especies con emisiones altas como candidatas a reforestar zonas áridas y con altas temperaturas, pues esas pueden ser las especies más resistentes a esas condiciones, en cambio, tendrán que escoger las especies con bajas emisiones para reforestar zonas urbanas y suburbanas así como zonas industriales con alta contaminación antropogénica (por ejemplo de óxidos de nitrógeno) si no quieren favorecer la formación de contaminantes secundarios como el ozono. Y en definitiva, la gestión forestal y de los espacios naturales no puede olvidar el papel de bosques y matorrales en la preservación del medio ambiente atmosférico y en la actuación como amortiguadores de ambientes contaminantes y CO₂ (ver capítulo XV).

Agradecimientos

Agradezco la financiación de los trabajos conducentes a la elaboración de este capítulo por parte del MCYT (proyectos REN2000-0278/CLI, MCYT-REN2003-04871/GLO) y de la Unión Europea (proyecto VULCAN-EVK2-CT-2000-00094).

Bibliografía

- Andreae, M. O., y P. J. Crutzen. 1997. Atmospheric aerosols: Biogeochemical sources and role in atmospheric chemistry. *Science* 276: 1052-1058.
- Aulakh, M. S., Wassmann, R., Rennenberg, H., y S. Fink. 2000. Pattern and amount of aerenchyma relate to variable methane transport capacity of different rice cultivars. *Plant Biology* 2:182-94.
- Bertin, N., y M. Staudt. 1996. Effect of water stress on monoterpene emissions from young potted holm oak (*Quercus ilex* L.) trees. *Oecologia* 107: 456-462.
- Bertin, N., Staudt, M., Hansen, U., Seufert, G., Ciccioli, P., Foster, P., Fugit, J. L., y L. Torres. 1997. Diurnal and seasonal sources of monoterpene emissions from *Quercus ilex* (L.) under natural conditions-Application of light and temperature algorithms. *Atmospheric Environment* 31: 135-144.
- Brasseur, G. P., Orlando, J. J., y G. S. Tyndall. 1999. *Atmospheric Chemistry and Global Change*. Nueva York: Oxford Univ. Press. 654 pp.
- Bruin, J., Sabelis, M. W., y M. Dicke. 1995. Do plants tap SOS signals from their infested neighbours? *Trends in Ecology and Evolution* 10: 167-170.
- Bytnerowicz, A., Percy, K., Riechers, G., Padgett, P., y M. Krywult. 1998. Nitric acid vapor effects on forest trees-deposition and cuticular changes. *Chemosphere* 36:697-702.
- Chameides, W. L., Lindsay, R. W., Richardson, J., y C. S. Kiang. 1988. The role of biogenic hydrocarbons in urban photochemical smog: Atlanta as a case study. *Science* 241: 1473-1475.
- Dentener, F. J., y P. J. Crutzen. 1993. Reaction of N₂O₃ on tropospheric aerosols - impact on the global distributions of NO_x, O₃ and OH. *Journal of Geophysical Research* 98: 7149-7163.
- Derwent, R. G. 1995. Air chemistry and terrestrial gas emissions a global perspective. *Philos. Trans. R. Soc. London* 351A:205-217.
- Dicke, M., Sabelis, M. W., Takabayashi, J., Bruin, J., y M. A. Posthumus. 1990. Plant strategies of manipulating predator-prey interactions through allelochemicals: prospects for application in pest control. *Journal of Chemical Ecology* 16: 3091-3118.
- Dickinson, R.E., y P. Kennedy. 1992. Impacts on regional climate of Amazon deforestation. *Geophys. Res. Lett.* 19:1947-1950.
- Dlugocencky, E. J., Masarie, K. A., Lang, P. M., y P. P. Tans. 1998. Continuing decline in the growth rate of the atmospheric methane burden. *Nature* 393:447-450.
- Ehhalt, D., Prather, M., Dentener, F., Derwent, R., y E. Dlugocencky et al. 2001. Intergovernmental Panel on Climate Change. Chapter 4. Atmospheric Chemistry and Greenhouse Gases. In *The Third Assessment Report on Climate Change*. Cambridge, UK: Cambridge Univ. Press.
- Etheridge, D. M., Steele, L. P., Francey, R. J., y R. L. Langenfelds. 1998. Atmospheric methane between 1000 A.D. and present: evidence of anthropogenic emissions and climatic variability. *Journal of Geophysical Research* 103:15,979-15,993.

- Fall, R., y A. A., Benson. 1996. Leaf methanol-The simplest natural product from plants. *Trends Plant Science* 1: 296-301.
- Fall, R. 1999. Biogenic emissions of volatile organic compounds from higher plants. Páginas: 41-96 en: C.N. Hewitt (editor). *Reactive hydrocarbons in the atmosphere*. Academic Press, San Diego, California, USA.
- Farmer, E. E., y C. A. Ryan. 1990. Interplant communication: airborne methyl jasmonate induces synthesis of proteinase inhibitors in plant leaves. *Proceedings of Natural Academy of Sciences* 87: 7713-7716.
- Finlayson-Pitts, B. J., y Pitts, J. N. 2000. *Chemistry of the Upper and Lower Atmosphere. Theory, Experiments and Applications*. San Diego, CA: Academic. 969 pp.
- Fuentes, J. D., Hayden, B. P., Garstang, M., Lerdau, M., Fitzjarrald, D. Baldocchi, D. D., Monson, R., Lamb, B., y C. Geron. 2001. New directions: VOCs and biosphere-atmosphere feedbacks. *Atmospheric Environment* 35: 189-191.
- Goldan, P. D., Kuster, W. C., Fehsenfeld, F. C., y S. A. Montzka. 1993. The observation of a C5 alcohol emission in a North American pine forest. *Geophysical Research Letters* 20: 1039-1042.
- Goldan, P. D., Kuster, W. C., y F. C. Fehsenfeld. 1995. Hydrocarbon measurements in the southeastern United States: The Rural Oxidants in the Southern Environment (ROSE) Program 1990, *Journal of Geophysical Research* 100: 25945-25963.
- Greenberg, J. P., Guenther, A., Zimmerman, P., Baugh, W., Geron, C., Davis, K., Helmig, D., y L. F. Klinger. 1999. Tethered balloon measurements of biogenic VOCs in the atmospheric boundary layer. *Atmospheric Environment* 33: 855-867.
- Grosjean, D. 1995. Atmospheric chemistry of biogenic hydrocarbons - relevance to the Amazon. *Quimica Nova* 18: 184-201.
- Guenther, A.C., Hewitt, C.N., Eriksson, D., Fall, R., Geron, C., Graedel, T., Harley, P., Klinger, L., Lerdau, M., Mckay, W.A., Pierce, T., Scholes, B., Steinbrecher, R., Tallamraju, R., Taylor, J., y P. Zimmerman. 1995. A global model of natural volatile organic compound emissions. *Journal of Geophysical Research* 100: 8873.
- Guenther, A., Zimmerman, P., Klinger, L., Harley, P., Westberg, H., Vierling, L., Lamb, B., Allwine, E., Dilts, S., Baldocchi, D., Geron, C., y T. Pierce. 1996. Isoprene fluxes measured by enclosure, relaxed eddy accumulation, surface-layer gradient, mixed-layer gradient, and mass balance techniques. *Journal of Geophysical Research* 101: 18555-18568.
- Haan, D., Martinerie, P., y D. Raynaud. 1996. Ice core data of atmospheric carbon monoxide over Antarctica and Greenland during the last 200 years. *Geophysical Research Letters* 23:2235-2238.
- Harborne, J.B. 1991. Recent advances in the ecological chemistry of plant terpenoids. Páginas: 399-426. en: J.B. Harborne, y F.A. Tomes-Barberan (editores). *Ecological Chemistry and Biochemistry of Plant Terpenoids*. Clarendon Press, Oxford.
- Harley, P., Guenther, A., y P. Zimmerman. 1997. Environmental controls over isoprene emission in deciduous oak canopies. *Tree Physiology* 17: 705-714.
- Harley, P. C., Monson, R. K., y M. T. Lerdau. 1999. Ecological and evolutionary aspects of isoprene emission from plants. *Oecologia* 118: 109-123.
- Harrison, D., Hunter, M. C., Lewis, A. C., Seakins, P. W., Bonsang, B., Gros, V., Kanakidou, M., Touaty, M., Kavouaras, I., Mihalopoulos, N., Stephanou, E., Alves, C., Nunes, T., y C. Pio. 2001. Ambient Isoprene And Monoterpene Concentrations in a Greek Fir (*Abies Borisii-Regis*) Forestry Reconciliation With Emissions Measurements and Effects on Measured OH Concentrations. *Atmospheric Environment* 35: 4699-4711.
- Hayden, B. P. 1998. Ecosystem feedbacks on climate at the landscape scale. *Philosophical transactions of the royal society of london. Series b-biological sciences* 353 (1365):5-18.
- Heiden, A. C., Hoffmann, T., Kahl, J., Kley, D., Klockow, D., Langebartels, C., Mehlhorn, H., Sandermann, H.Jr., Schraudner, M., Schuh, G., y J. Wildt. 1999. Emission of volatile signal and defence molecules from ozone-exposed plants. *Ecological Applications* 9: 1160-1167.
- Hereid, D. P., y Monson, R. K. 2001. Nitrogen oxide fluxes between corn (*Zea mays* L.) leaves and the atmosphere. *Atmospheric Environment* 35: 975-984.
- Holland, E. A., Braswell, B. H., Lamarque, J. F., Townsend, A., y J. Sulzman, et al. 1996. Examination of spatial variation in atmospheric nitrogen deposition and its impact on the terrestrial ecosystems. *Journal of Geophysical Research* 106:15,849-15,866.
- Holland, E. A., Dentener, F. J., Braswell, B. H., y J. M. Sulzman. 1999. Contemporary and pre-industrial global reactive nitrogen budgets. *Biogeochemistry* 46:7-43.
- Holloway, T., Levy, H., y Kasibhatla, P. 2000. Global distribution of carbon monoxide. *Journal of Geophysical Research* 105: 12,123-12,147.
- Holzappel-Pschorn, A., Conrad, R., y W. Seiler. 1986. Effects of vegetation on the emission of methane from submerged paddy soil. *Plant Soil* 92:223-233.
- Houghton, J. T., Ding, Y., Griggs, D. J., Noguier, M., van der Linden P. J., Dai, X., Maskell, K., y C. A. Johnson (editores). 2001. *IPCC Climate Change 2001: The Scientific Basis. Contribution of Working Group I in the Third Assessment Report of Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge.

- Houweling, S., Dentener, F., y J. Lelieveld. 1998. The impact of nonmethane hydrocarbon compounds on tropospheric photochemistry. *Journal of Geophysical Research* 103:10,673-10,696.
- Karl, T., Curtis, A. J., Rosenstiel, T. N., Monson, R. K., y R. Fall. 2002. Transient releases of acetaldehyde from tree leaves-products of a pyruvate overflow mechanism? *Plant Cell and Environment* 25: 1121-1131.
- Kavouras, I. G., Mihalopoulos, N., E., y G. Stephanou. 1998. Formation of atmospheric particles from organic acids produced by forests. *Nature* 395: 683-686.
- Kavouras, I. G., Mihalopoulos, N., y E. G. Stephanou. 1999. Formation and gas/particle partitioning of monoterpenes photo-oxidation products over forests. *Geophysical Research Letters* 26: 55-58.
- Keller, M., y M. Lerdau. 1999. Isoprene emission from tropical forest canopy leaves. *Global Biogeochemical Cycles* 13: 19-29.
- Kesselmeier, J., Schäfer, L., Ciccioli, P., Brancaleoni, E., Cecinato, A., Frattoni, M., Foster, P., Jacob, V., Denis, J., Fugit, V., Dutaur, J. L., y L. Torres. 1996. Emission of monoterpenes and isoprene from a Mediterranean oak species *Quercus ilex* L. measured within the BEMA (Biogenic Emissions in the Mediterranean Area) project. *Atmospheric Environment* 30: 1841-1850.
- Kesselmeier, J., y M. Staudt. 1999. Biogenic Volatile Organic Compounds (VOC): An overview on emission, physiology and ecology. *Journal of Atmospheric Chemistry* 33: 23-88.
- Kesselmeier, J., Bode, K., Hofmann, U., Müller, H., Schäfer, L., Wolf, A., Ciccioli, P., Brancaleoni, E., Cecinato, A., Frattoni, A., Foster, M., Ferrari, P., Jacob, C., Fugit, V., Dutaur, J.L., Simon, V., y L. Torres. 1997. The BEMA-Project: Emissions of short chained organic acids, aldehydes and monoterpenes from *Quercus ilex* L. and *Pinus pinea* L. in relation to physiological activities, carbon budget and emission algorithms. *Atmospheric Environment* 31 (SI): 119-134.
- Kim, J., Verma, S. B., Billesbach, D., P., y R. J. Clement. 1998. Diel variation in methane emission from a midlatitude prairie wetland: significance of convective throughflow in *Phragmites australis*. *Journal of Geophysical Research* 103:28,029-28,039.
- King, G. M. 1999. Attributes of atmospheric carbon monoxide oxidation by Maine forest soils. *Applied and Environmental Microbiology* 65:5257-5264.
- Kreuzwieser, J., Kühnemann, F., Martis, A., Rennenberg, H., y W. Urban. 2000. Emission of acetaldehyde by the leaves of flooded poplar trees. *Physiologia Plantarum* 108: 79-86.
- Langenheim, J. H. 1994. Higher plant terpenoids: A phytocentric overview of their ecological roles. *Journal of Chemical Ecology* 20: 1223-1280.
- Lerdau, M., Guenther, A., y R. Monson. 1997. Plant production and emission of volatile organic compounds. *BioScience* 47: 373-383.
- Lerdau, M. T., Munger, L. J., y D. J. Jacob. 2000. Atmospheric chemistry - the NO₂ flux conundrum. *Science* 289:2291.
- Lerdau, M., y L. Slobodkin. 2002. Trace gas emissions and species-dependent ecosystem services. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 309-312.
- Litvak, M. E., Loreto, F., Harley, P. C., Sharkey, T. D., y R. K. Monson. 1996. The response of isoprene emission rate and photosynthetic rate to photon flux and nitrogen supply in aspen and white oak trees. *Plant, Cell and Environment* 19: 549-559.
- Litvak, M. E., y R. K. Monson. 1998. Patterns of induced and constitutive monoterpene production in conifer needles in relation to insect herbivory. *Oecologia* 114:531-540.
- Litvak, M. E., Madronich, S., y R. K. Monson. 1999. Herbivore-induced monoterpenes emissions from coniferous forests: Potential impact on local tropospheric chemistry. *Ecological Applications* 9: 1147-1159.
- Liu, S. C., McFarland, M., Kley, D., Zafiriou, O., y B. Huebert. 1983. Tropospheric NO_x and O₃ budgets in the equatorial Pacific. *Journal of Geophysical Research* 88:1360-1368.
- Llusà, J., y J. Peñuelas. 1998. Changes in terpene emission and content in potted Mediterranean woody plants under increasing drought. *Canadian Journal of Botany* 76: 1366-1373.
- Llusà, J. 1999. L'emissió i l'emmagatzematge de terpens per les plantes mediterrànies i el canvi ambiental. Factors abiòtics i biòtics que n'influeixen les taxes d'emissió. Ph D Thesis. Universitat Autònoma de Barcelona, 207 pp.
- Llusà, J., y J. Peñuelas. 1999. *Pinus halepensis* and *Quercus ilex* terpene emission as affected by temperature and humidity. *Biologia Plantarum* 42: 317-320.
- Llusà, J., y J. Peñuelas. 2000. Seasonal patterns of terpene content and emission rates from seven Mediterranean woody species in field conditions. *American Journal of Botany* 87:133-140.
- Llusà, J., y J. Peñuelas. 2001. VOCs emission by apple trees in response to spider mite attack and attraction of predatory mites. *Experimental and Applied Acarology* 25: 65-77.
- Llusà, J., Peñuelas, J. y B. S. Gimeno. 2002. Seasonal and species-specific response of VOC emissions by Mediterranean woody plant to elevated ozone concentrations. *Atmospheric Environment* 36: 3931-3938.
- Logan, B.A., Monson, R. K., y M. J. Potosnak. 2000. Biochemistry and physiology of foliar isoprene production. *Trends Plant Science* 5:477-481.

- Loreto, F., Ciccioli, P., Cecinato, A., Brancaleoni, E., Frattoni, M., y D. Tricoli. 1996a. Influence of environmental Factors and Air Composition on the Emission of α -pinene from *Quercus ilex* leaves. *Plant Physiology* 110: 267-275.
- Loreto, F., Ciccioli, P., Cecinato, A., Brancaleoni, E., Frattoni, M., Fabozzi, C., y D. Tricoli. 1996b. Evidence of the photosynthetic origin of monoterpene emitted by *Quercus ilex* L. leaves by ^{13}C labelling. *Plant Physiology* 110: 1317-1322.
- Loreto, F., Förster, A., Dürr, M., Csiky, O., y G. Seufert. 1998a. On the monoterpene emission under heat stress and on the increased thermotolerance of leaves of *Quercus ilex* L. fumigated with selected monoterpenes. *Plant, Cell and Environment* 21: 101-107.
- Loreto, F., Ciccioli, P., Brancaleoni, E., Valentini, R., Lillis, M. de, Csiky, O., y G., Seufert. 1998b. A hypothesis on the evolution of isoprenoid emission by oaks based on the correlation between emission type and *Quercus* taxonomy. *Oecologia* 115: 302-305.
- MacDonald, R., y R. Fall. 1993. Acetone emission from conifer buds. *Phytochemistry* 34: 991-994.
- Martin, R. S., Westberg, H., Allwine, E., Ashman, L., Farmer, J. C., y B. Lamb. 1991. Measurement of isoprene and its atmospheric oxidation products in a central Pennsylvania deciduous forest. *Journal of Atmospheric Chemistry* 13: 1-32.
- Monson, R. K., Holland, E. A. 2001. Biospheric trace gas fluxes and their control over tropospheric chemistry. *Annual Review of Ecology* 32: 547-576.
- Monson, R. K. 2002. Volatile organic compound emissions from terrestrial ecosystems: a primary biological control over atmospheric chemistry. *Israel Journal of Chemistry* 42: 29-42.
- Owens, M. K., Lin, C. D., Taylor, C. A., y S. G. Whisenat. 1998. Seasonal patterns of plant flammability and monoterpene content in *Juniperus ashei*. *Journal of Chemical Ecology* 24: 2115-2129.
- Peñuelas, J. 1993. El aire de la vida. Ariel, S.A. Barcelona, 254 pp.
- Peñuelas, J., Llusà, J., y M. Estiarte. 1995. Terpenoids: a plant language. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 289.
- Peñuelas, J. 1996. Efectes globals dels incendis II: contribució del foc a l'alteració de la composició de l'atmosfera. Páginas: 193-194 en: J. Terradas (editor). *Ecologia del foc*. Proa, Barcelona.
- Peñuelas, J., y J. Llusà. 1997. Effects on carbon dioxide and seasonality on terpene content and emission by *Rosmarinus officinalis*. L. *Journal of Chemical Ecology* 23: 979-993.
- Peñuelas, J., y M. Estiarte. 1998. Can elevated CO_2 affect secondary metabolism and ecosystem function? *Trends in Ecology and Evolution* 13: 20-24.
- Peñuelas, J., y J. Llusà. 1998. Influence of inter and intra-specific interference on terpene emission by *Pinus halepensis* and *Quercus ilex* seedlings. *Biologia Plantarum* 41: 139-143.
- Peñuelas, J., Llusà, J., y B. S. Gimeno. 1999. Effects of ozone concentrations on biogenic volatile organic compounds emission in the Mediterranean region. *Environmental Pollution* 105: 17-23.
- Peñuelas, J., y J. Llusà. 1999a. Seasonal emission of monoterpenes by the Mediterranean tree *Quercus ilex* in field conditions. Relations with photosynthetic rates, temperature and volatility. *Physiologia Plantarum* 105: 641-647.
- Peñuelas, J., y J. Llusà. 1999b. Short-term responses of terpene emission rates to experimental changes of PFD in *Pinus halepensis* and *Quercus ilex* in summer field conditions. *Environmental and Experimental Botany* 42: 61-68.
- Peñuelas, J., y J. Llusà. 2001a. The complexity of factors driving volatile organic compound emissions by plants. *Biologia Plantarum* 44: 481-487.
- Peñuelas, J., y J. Llusà. 2001b. Seasonal patterns of non-terpenoid $\text{C}_6\text{-C}_{12}$ VOC emission from seven Mediterranean woody species in field conditions. *Chemosphere* 45: 237-244.
- Peñuelas, J., y J. Llusà. 2002. Linking photorespiration, monoterpenes and thermotolerance in *Quercus ilex*. *New Phytologist* 155: 227-237.
- Peñuelas, J., y J. Llusà. 2003. BVOCs: Plant defense against climate warming? *Trends in Plant Science* 8: 105-109.
- Peñuelas, J., y I. Filella. 2001a. Responses to a warming world. *Science* 294: 793-794.
- Peñuelas, J., y I. Filella. 2001b. Herbaria century record of increasing eutrophication in Spanish terrestrial ecosystems. *Global Change Biology* 7: 427-433.
- Poisson, N., Kanakidou, M., y P. J. Crutzen. 2000. Impact of non-methane hydrocarbons on tropospheric chemistry and the oxidizing power of the global troposphere: three-dimensional modelling results. *Journal of Atmospheric Chemistry* 36: 157-230.
- Potter, C. S., Alexander, S. E., Coughlan, J. C., y S. A. Klooster. 2001. Modeling biogenic emissions of isoprene: Exploration of model drivers, climate control algorithms, and use of global satellite observations. *Atmospheric Environment* 35: 6151-6165.
- Prinn R. G., Weiss R. F., Miller, B. R., Huang J., y F. N. Alyea, et al. 1995. Atmospheric trend and lifetime of CH_3CCl_3 and global OH concentrations. *Science* 269: 187-192.
- Ridgwell, A. J., Marshall, S. J., y K. Gregson. 1999. Consumption of methane by soils: a process-based model. *Global Biogeochemical Cycles* 13: 59-70.

- Sanhueza, E, Holzinger, R, Donoso, L, Santana, M, Fernandez, E, y J. Romero. 2001. Volatile organic compounds in the atmosphere of La Gran Sabana. I: Concentrations and atmospheric chemistry. *Interciencia* 26: 597-605.
- Seufert, G. 1997. BEMA: A European Commission Project on Biogenic Emissions in the Mediterranean Area. *Atmospheric Environment* 31: 246
- Shallcross D. E. y P. S. Monks. 2000. A role for isoprene in biosphere-climate-chemistry feedbacks? *Atmospheric Environment* 34: 1659-1660.
- Sharkey, T. D., y E. L. Singaas. 1995. Why plants emit isoprene? *Nature* 374: 769.
- Shulaev, V., Silverman, P., y I. Raskin. 1997. Airborne signalling by methyl salicylate in plant pathogen resistance. *Nature* 385: 718-721.
- Singh, H. B., Condon, E., Vedder, J., O'Hara, D., y Ridley, B. A., *et al.* 1990. PAN measurements during CITE. 2: Atmospheric distribution and precursor relationships. *Journal of Geophysical Research* 95:10,163-10,178.
- Sparks J. P., Monson, R. K., Sparks, K. L., y M. Lerdau. 2001. Leaf uptake of nitrogen dioxide (NO₂) in a tropical wet forest: implications for tropospheric chemistry. *Oecologia* 127:214-221.
- Staudt, M., y G. Seufert. 1995. Light-dependent emissions of monoterpenes by Holm oak (*Quercus ilex* L.) *Naturwissenschaften* 82: 89-92.
- Staudt, M., y N. Bertin. 1998. Light and temperature dependence of the emission of cyclic and acyclic monoterpenes from holm oak (*Quercus ilex* L.) leaves. *Plant, Cell and Environment* 21: 385-395.
- Terry, G. M., Stokes, N. J., Hewitt, C. N., y T. A. Mansfield. 1995. Exposure to isoprene promotes flowering in plants. *Journal of Experimental Botany* 46: 1629-1631.
- Tingey, D. T., Turner, D. P., y J. A. Weber. 1991. Factors controlling the emission of monoterpenes and other volatiles compounds. Páginas: 93-120 *en*: T. D. Sharkey, E. A. Holland, y H. A. Mooney (editores). *Trace Gas Emission by Plants*. Academic Press, San Diego, CA.
- Turlings, T. C. J., Tumlinson, J. H., y W. J. Lewis. 1990. Exploitation of herbivore-induced plant odours by host-seeking parasitic wasps. *Science* 4985: 1251-1253.
- Turlings, T. C. J., y Tumlinson, J. H. 1992. Systemic release of chemical signals by herbivore-injured corn. *Proceedings of Natural Academy of Sciences* 89: 8399-8402.
- Vitousek, P. 1994. Beyond global warming: ecology and global change. *Ecology* 75: 1861-1876.
- Warneke, C., Karl, T., Judmaier, H., Hansel, A., Jordan, A., y W. Lindinger. 1999. Acetone, methanol, and other partially oxidized volatile organic emissions from dead plant matter by abiological processes: significance for atmospheric HO_x chemistry. *Global Biogeochemical Cycles* 13: 9-17.
- Zimmerman, P. R., Greenberg, J. P., y C. E. Westberg. 1988. Measurements of atmospheric hydrocarbons and biogenic emission fluxes in the Amazon boundary layer. *Journal of Geophysical Research* 93: 1407-1416.

CAPÍTULO 11

Interacciones entre la vegetación y la erosión hídrica

Patricio García-Fayos

Resumen. *Interacciones entre la vegetación y la erosión hídrica.* La eliminación de la vegetación es la principal causa de degradación del suelo y de la pérdida de su capacidad de tolerar la erosión en el bosque y matorral mediterráneos. Y esto es así porque el suelo queda desnudo y sufre las consecuencias del impacto de las gotas de lluvia y del aumento de la escorrentía, produciéndose una pérdida neta de suelo y de su capacidad de mantener la vida. Cada suelo, en función de sus características, de su localización en el paisaje y del régimen climático, posee un umbral crítico de equilibrio entre la erosión que soporta y la vegetación que puede mantener. Si se sobrepasa, el sistema entra en una espiral de disminución de la cobertura vegetal y aumento de la erosión que puede conducirle a un estado irreversible de desertificación. La erosión hídrica se puede considerar una fuerza ecológica que influye sobre la composición de la vegetación y su patrón espacial al producir el desarraigo de plantas y el arrastre de semillas y modificar las propiedades del suelo. Con la agudización de los procesos de erosión, la cobertura vegetal y la diversidad disminuyen. Las escasas plantas que se desarrollan son un subconjunto de las que ya aparecen en zonas cercanas menos degradadas. Sin embargo, aumenta la proporción de especies que presentan características funcionales que les confieren mayor resistencia a los procesos erosivos y a sus consecuencias. El planeamiento y ejecución de planes de gestión del bosque y matorral mediterráneo, como repoblaciones, limpiezas del matorral, fuegos prescrito y construcción de pistas y carreteras, debe tener en cuenta sus consecuencias sobre la estabilidad de las laderas y sobre el suelo. Si dichas acciones desencadenan procesos de erosión agudos, pueden comprometer inclusive su finalidad, que no debe ser otra que la conservación del suelo, agua y seres vivos.

Abstract. *Interactions between vegetation and soil erosion.* When the vegetation is removed, then the soil surface is affected by the impacts of rainfall drops and water runoff grows up, increasing soil erosion and then decreasing the ability of soil for maintain life. In Mediterranean conditions, each soil in a slope can reach a stable equilibrium between erosion rates and vegetation development depending on the characteristics of the soil, its position on the slope and on climatic characteristics. If the balance between soil erosion and vegetation is broken down, then the system makes unstable and comes on a feedback of erosion increase-vegetation loss to an irreversible stage of desertification. Soil erosion by water produces plant and seed losses. On the other hand, soil erosion affects important soil surface properties for plant establishment and development, such as soil water and nutrient reserves. Then, soil erosion by water must be considered an ecological driving force affecting composition and spatial pattern

in plant communities. When soil erosion increases, then the vegetal cover decreases and diminishes the number of species living in. The set of plant species than the can found in the areas with increasing erosion is a subset of the pre-existent flora. However, when erosion increases there is also an increase in the proportion of species that have functional traits conferring them resistance to soil erosion. The design and performance of have into management actions in Mediterranean forests and shrublands such as forestation, forest cut and clearing, prescribed fires, forest tracks and roads, etc. need to be in account their potential negative effects on slope stability, vegetation and soil. These actions could produce an increase in water runoff and soil erosion with future consequences on the composition and structure of the vegetation.

1. Introducción

1.1. La erosión hídrica

Habitualmente nos referimos a la erosión como un fenómeno negativo, derivado de la acción del hombre. Sin embargo, se olvida frecuentemente que la erosión es un proceso natural controlado por la gravedad, a través del cual los relieves e irregularidades de la corteza terrestre se equilibran. Cuando el relieve de cualquier parte de la tierra sobrepasa un valor del ángulo de pendiente, el cual es característico para cada tipo de roca, regolito o suelo, la presión que ejerce la gravedad es tal que supera a la fuerza de cohesión y se producen derrumbes o los materiales caen pendiente abajo. Conforme la pendiente disminuye, esa presión es menor y los materiales son entonces mayoritariamente evacuados por el efecto de arrastre del agua. En esta última fase, si los materiales aumentan su cohesión superficial o se protegen de la acción del agua –como ocurre cuando se desarrolla la vegetación–, el proceso de rebajamiento del ángulo de la pendiente se frena. Posteriormente, cualquier desequilibrio de este perfil bien sea por una elevación del terreno derivada de la actividad tectónica, por el encajamiento de la red fluvial o por incisiones en las laderas producidas por la actividad humana, tenderá de nuevo al equilibrio convirtiéndose en una superficie erosiva.

La erosión es un proceso que se puede dividir en tres fases. La primera es el desprendimiento de partículas o porciones de roca madre o bien la rotura de los agregados del suelo. Este desprendimiento se produce habitualmente por la mera acción de la gravedad o con la ayuda de fuerzas como la acción del viento, del agua o del hielo; mientras que la rotura de agregados del suelo se produce por el impacto de las gotas de lluvia o granizo. En una segunda fase, estas porciones y partículas desprendidas son transportadas por la acción de los agentes erosivos, principalmente por la gravedad, el agua y el viento. Durante su transporte, las partículas pueden actuar a su vez como agentes abrasivos que al impactar sobre la roca o el suelo provocan el desprendimiento de nuevas partículas o la rotura de otros agregados del suelo. Por último, en la tercera fase, se produce la deposición de las partículas cuando la energía de los agentes de transporte no es suficiente para seguir arrastrándolas o cuando éstas son retenidas en las irregularidades del terreno o por la vegetación. Cada una de estas fases está controlada por multitud de factores como el clima, la litología, la pendiente o los seres vivos y se rige por las leyes físicas que determinan el comportamiento de los distintos agentes que intervienen. La erosión es, por tanto, un fenómeno natural que debe enmarcarse en la interfase entre la litosfera, la atmósfera y la biosfera, y cuya principal fuerza motriz es la gravedad. Sin embargo, el hombre ha agudizado voluntaria o involuntariamente los procesos erosivos a través del aprovechamiento secular de los recursos naturales. Así, la puesta en cultivo, los incendios forestales y la construcción de infraestructuras, o más localmente, el pisoteo de los animales, el arrastre de troncos o piedras y el paso de maquinaria son algunos ejemplos a partir

de los cuales se pueden desencadenar episodios erosivos importantes en laderas que ya se encontraban en un punto de equilibrio o muy cerca de él. En este contexto, la erosión del suelo se considera uno de los factores que contribuyen a la desertificación; entendida ésta como la pérdida de capacidad de los suelos de sustentar la vida.

Como ocurre con otros procesos naturales, la erosión actúa a escalas espacio-temporales muy dispares. Espacialmente abarca desde el nivel microscópico, como es la escala de los agregados del suelo, en un extremo, hasta el continental en el otro, con todas las posibilidades intermedias. En cuanto a la escala temporal, existen episodios de muy corta duración, como una tormenta que dura unos minutos, pero hay otros que pueden durar años o siglos, como el encajamiento de la red fluvial, o se miden por miles o millones de años, como el dismantelamiento de una cordillera. La interdependencia de los factores que controlan la erosión, el amplio orden de magnitud de las escalas espacial y temporal en que se manifiesta el proceso y, como consecuencia, la variación del peso relativo de cada uno de dichos factores en cuanto a los diferentes rangos de escalas de tiempo y espacio que se consideren, hacen de la erosión un fenómeno complejo y con variadas manifestaciones.

1.2. Procesos, mecanismos y factores de erosión hídrica en laderas mediterráneas

En los ecosistemas mediterráneos, la erosión producida por la lluvia y la circulación del agua por laderas, ramblas y ríos son cuantitativamente los procesos más destacados y los mejor estudiados (Sala *et al.* 1991, Grove y Rackham 2001). Todos estos procesos pueden estar ligados entre sí, aunque no siempre. Así, cuando se produce circulación de agua por los cauces fluviales se está produciendo transporte de sedimentos que han sido erosionados por la lluvia aguas arriba, al tiempo que se puede producir también erosión y sedimentación en el cauce y sedimentación aguas abajo o en el mar. Sin embargo, en otras ocasiones se producen precipitaciones que causan erosión en las laderas pero gran parte del agua y de los sedimentos quedan retenidos antes de circular por los cauces o sedimentan en el propio cauce fluvial.

Aunque la capacidad de las aguas fluviales de modelar el paisaje es sin duda mayor –sólo hay que echar un vistazo a nuestra geografía de barrancos, ríos, ramblas y llanuras aluviales–, la pérdida de suelo de las laderas por acción de la lluvia y la escorrentía se considera también importante. A este último proceso, habitualmente conocido como **erosión hídrica**, es el que vamos a referirnos en este capítulo, y su importancia radica en que afecta a un recurso de muy baja tasa de renovación que se sitúa en la base de los ecosistemas.

Los mecanismos relacionados con la erosión hídrica de los suelos en laderas son tres: el impacto de las gotas de lluvia, la acción de la escorrentía y los movimientos en masa. Las gotas de lluvia al impactar sobre el suelo desprotegido pueden romper los agregados que conforman la estructura superficial del mismo, transportando a distancia trozos de los mismos o las partículas minerales que los constituyen por efecto de la salpicadura. La escorrentía se produce cuando el suelo no es capaz de absorber toda el agua que está recibiendo en un momento dado y se origina un manto de agua que fluye ladera abajo arrastrando las partículas desprendidas y arrancando a su vez nuevas partículas. Se genera habitualmente durante lluvias intensas o duraderas. Rara vez este manto de agua es regular. Lo habitual es que no lo sea y que remueva más sedimentos de unos sitios que de otros de manera que, si esta heterogeneidad espacial de la acción del agua persiste, llega a formar regueros e incluso cárcavas. La heterogeneidad de la escorrentía se genera por la propia irregularidad del terreno, la cual depende a su vez de la topografía y de la presencia de obstáculos –piedras, plantas y rocas–. En estos dos mecanismos expuestos, el agua afecta a los primeros milímetros o centímetros del suelo,

arrancando y arrastrando las partículas. Sin embargo, en los movimientos en masa el agua satura hasta varios metros de profundidad al suelo o sedimentos, produciendo que éstos se conviertan en un auténtico fluido viscoso que al exceder el punto de cohesión con el resto de los sedimentos de la ladera fluyen por efecto de la gravedad. Entre los tres procesos expuestos hay diferencias importantes de magnitud. Así, mientras que el impacto de una gota de lluvia es el mecanismo más frecuente en el tiempo, la magnitud de la erosión que produce es muy baja (10^{-1} g) pero afecta a una vasta superficie (10^4 a 10^8 m²). En el caso de la escorrentía, es menos frecuente en el tiempo y se concentra más espacialmente (10 a 10^6 m²) aunque su magnitud ya es considerable, sobre todo si se incluyen las cárcavas (10^3 a 10^6 g). Por último, en el caso de los movimientos en masa, su frecuencia temporal y su escala espacial son las más bajas de todas (10 a 10^3 m²) pero su magnitud puede ser tremenda (10^9 a 10^{12} g).

Tanto los modelos teóricos como los trabajos experimentales reconocen la influencia de diversos factores sobre el desencadenamiento de la erosión hídrica. Estos son principalmente la agresividad de las precipitaciones o erosividad, la resistencia del suelo a la desagregación o erosionabilidad, la forma del relieve, el uso del suelo y las características de la vegetación (Cuadro 11.1). En condiciones mediterráneas, la agresividad de las precipitaciones es el desencadenante de la erosión hídrica, mientras que el resto de los factores que intervienen en la erosión nos darán las claves de dónde y cuánto se puede erosionar. En este sentido, los movimientos tectónicos, el encajamiento de la red de drenaje, la naturaleza del sustrato geológico y la acción de las perturbaciones –incluyendo la actividad humana–, actuando a través de la inestabilidad de las laderas, de la degradación o pérdida de la vegetación y del aumento de la erosionabilidad del suelo, son los agentes que facilitan o preparan la pérdida de materiales. Estos materiales no son removidos o sólo lo son ligeramente durante la mayor parte de las precipitaciones y generalmente ni siquiera eso; sólo a partir de cierto umbral de intensidad de lluvias es cuando se produce remoción efectiva de los sedimentos. Pero aún más importante, todos los estudios de medición en parcelas o cuencas coinciden en que unos pocos, o incluso muy pocos, aguaceros de elevada intensidad y duración son los responsables de la mayor parte de los sedimentos erosionados. Así, por ejemplo, Bautista (1999) en parcelas de erosión instaladas sobre un pinar quemado en Alicante, encontró que un solo evento extraordinario de lluvia acaecido 5 años después del incendio produjo más del doble de sedimentos que el total de sedimentos recogidos desde que se produjo el incendio. A una escala espacial mayor, otros estudios han revelado también como la coincidencia de períodos torrenciales de lluvia y de deforestación puede explicar la evolución de la forma de laderas y la distribución de los depósitos de sedimentos en cuencas (Calvo y La Roca 1988, Wainwright, 1994). De la misma manera, se han relacionado los episodios de sedimentación del río Júcar con la deforestación de la cuenca acaecida en el siglo XI, con los cambios de uso del suelo en la misma durante los siglos siguientes, con los cambios geomorfológicos en la llanura aluvial y con las anomalías climáticas (Butzer *et al.* 1983).

1.3. Relaciones vegetación-erosión

Tradicionalmente, y como consecuencia probablemente de la falta de un enfoque integrado, el estudio de las relaciones vegetación-erosión se ha limitado a considerar una sola dirección en dicha relación, los efectos de la vegetación en la erosión hídrica, sin tener en cuenta que la erosión también afecta a la vegetación. Así, se ha establecido que la vegetación influye sobre la erosión aumentando la estabilidad de los agregados del suelo y la propia coherencia del suelo, protegiéndolo del impacto de las gotas de agua, incrementando la capacidad de infiltración y frenando la escorrentía. Sin embargo, sólo en contadas ocasiones se han con-

CUADRO 11.1
MODELOS DE EROSIÓN

La Ecuación Universal de Pérdida del Suelo o USLE (*Universal Soil Loss Equation*) es un modelo que fue desarrollado por Wischmeier y Smith (1965 y 1978) con fines de gestión a partir de datos empíricos de pérdida de suelo obtenidos en multitud de parcelas de cultivo del oeste de Estados Unidos. Su objetivo era cuantificar las pérdidas de suelo útil para la agricultura debidas a la erosión hídrica y relacionarlas con distintos parámetros del suelo y de las propias precipitaciones para poder establecer un modelo que predijera la tasa de erosión a partir de unos pocos factores. Este modelo es:

$$E = R \cdot K \cdot L \cdot S \cdot C \cdot P$$

E es la pérdida media anual de suelo, generalmente expresada en $\text{Mg} \cdot \text{Ha}^{-1} \cdot \text{año}^{-1}$ porque es como habitualmente se cuantifican los sedimentos recogidos en los aforos de parcelas de erosión o en cuencas. Sin embargo si lo que se mide es el rebajamiento del suelo ésta se puede medir en $\text{mm} \cdot \text{año}^{-1}$.

R es el factor de agresividad de la lluvia o erosividad y es función de la energía cinética de la precipitación y de la escorrentía que genera. La tasa de erosión se relaciona positiva y fuertemente con la intensidad de la lluvia en eventos tormentosos intensos de corta duración que superan la capacidad de infiltración del suelo. Sin embargo, también se relaciona con la duración de las lluvias en el caso de eventos de larga duración, aunque sean poco intensos, porque acaban igualmente saturando el suelo y generando escorrentía.

K es denominado factor de erosionabilidad y mide la susceptibilidad del suelo a ser desestructurado y arrasado. La primera propiedad es función del tamaño y del tipo de agregados que conforman la estructura del suelo y de la fuerza con la que están unidas las partículas que forman dichos agregados, la segunda propiedad depende además de la capacidad de infiltración del suelo. Cuanto más débiles sean las uniones de los agregados al impacto de las gotas o al arrastre y cuanto más rápidamente se produzca la escorrentía y mayor sea ésta, mayor también será la erosionabilidad de un suelo. En el modelo USLE, este factor se estima en un monograma a partir de datos como la textura del suelo, contenido de materia orgánica, estabilidad de los agregados, estructura y permeabilidad.

L y **S** son factores ligados a la topografía del terreno y son función de la longitud y ángulo de la pendiente respectivamente. La longitud se refiere a la máxima distancia que puede recorrer libremente la escorrentía en el terreno en donde estamos aplicando la ecuación. Así, cuanto mayores sean el ángulo y la distancia que puede recorrer libremente la escorrentía, mayores podrán ser las tasas de erosión.

C inicialmente se consideró el factor manejo del cultivo, pero por extensión, para suelos no agrícolas, se ha asimilado al valor de protección ejercido por la cubierta vegetal, con cuyo porcentaje de cobertura del suelo se relaciona de manera inversa la tasa de erosión.

P es el factor de prácticas de control de la erosión. Se consideran como tales la formación de bancales, el *mulching*, etc.

Este modelo USLE, aunque revisado y mejorado posteriormente (Sanroque *et al.* 1983, Renard *et al.* 1991 y 1998, Sonneveld y Nearing 2003), ha sido criticado por sus carencias y por la falta de ajuste de las predicciones fuera de las condiciones climáticas particulares en las que fue desarrollado el modelo, incluso cuando se considera un período largo de tiempo. Por ejemplo, no tiene en cuenta la interacción entre los factores implicados, no incluye parámetros hidrológicos y geomorfológicos y no es capaz de cuantificar la erosión en surcos y cárcavas (Morgan 1997). Sin embargo, y por ello se ha expuesto aquí, además de su propio valor intrínseco tiene el valor añadido de haber sido el marco conceptual en el que más frecuentemente se ha estudiado el papel de la vegetación en la erosión y su relación con el resto de los factores que la desencadenan.

En las últimas décadas se ha desarrollado una nueva generación de modelos, mucho más sofisticados y precisos, entre los que destaca el Modelo Europeo de Erosión del Suelo (EUROSEM). Dicho modelo es capaz de simular la erosión, transporte y sedimentación de laderas y pequeñas cuencas para eventos de lluvia individuales incluyendo la erosión en surcos. Sin embargo, todavía no se ha logrado que sea capaz de cuantificar la erosión en cárcavas (Morgan *et al.* 1998).

siderado los efectos que la erosión tiene sobre la vegetación (Thornes 1985). En este sentido, la erosión influye sobre la vegetación directamente, mediante el desarraigo de las plantas y la eliminación y redistribución de las semillas. Pero también influye de manera indirecta, pues los procesos de erosión alteran o eliminan la superficie del suelo, que es donde se produce el establecimiento de las plántulas y donde reside gran parte de la reserva de agua y nutrientes. Bajo ese prisma, la erosión hídrica puede verse como una fuerza ecológica capaz de modificar la composición de la vegetación y su patrón espacial y, por ello, las relaciones entre erosión y vegetación deberían considerarse un aspecto particular del conjunto más amplio de relaciones entre suelo y vegetación.

El estudio de las relaciones entre erosión y vegetación debe tener en cuenta también los mecanismos de retroalimentación que se pueden establecer. Un ejemplo de ello son algunas laderas de elevada pendiente de las áreas montañosas de la península ibérica con cultivos abandonados o que han sufrido importantes cargas ganaderas. Estas laderas se caracterizan por un matorral de escasa cobertura vegetal y por poseer suelos muy poco desarrollados y muy pobres en materia orgánica. En ellas, a pesar de cesar en su acción el agente causante de la degradación e inclusive tener un balance hídrico adecuado, la vegetación y el suelo se mantienen durante muchos años sin cambios importantes (García-Ruiz *et al.* 1991) y ello es debido al equilibrio que se establece entre erosión y desarrollo de la vegetación.

2. Efectos de la vegetación sobre la erosión

Aunque la mayoría de los estudios experimentales y los que se basan en modelos reconocen la multiplicidad de efectos de la vegetación sobre la erosión, la necesidad de simplificación de los análisis acaba, sin embargo, reduciendo el papel de la vegetación a una función del valor de su cobertura. Un ejemplo de ello se produce al analizar a escala planetaria la relación entre erosión hídrica y precipitación anual en condiciones de suelo y vegetación sin manejar. La erosión alcanza el valor máximo en zonas con 300 mm de precipitación. Cuando el volumen anual de lluvia es menor, la erosividad de la lluvia decrece también, pero cuando sobrepasa este umbral, el desarrollo de la vegetación producido por la mayor disponibilidad hídrica supone un freno al proceso erosivo (Morgan 1997, Xu 2006). Esta simplificación ha permitido por otro lado una mayor operatividad en la experimentación.

De la experiencia acumulada se ha podido establecer para una gran amplitud de escalas espaciales, tipos de suelo, climas y vegetación que la relación entre la cobertura vegetal y la tasa de erosión hídrica se ajusta a una curva exponencial negativa (Gyssels *et al.* 2005). Así, para un valor de intensidad de lluvia dado, la tasa de erosión disminuye muy rápidamente con pequeños incrementos de la cobertura vegetal hasta alcanzar un punto de inflexión (Figura 11.1). A partir de este punto de inflexión la reducción de las tasas de erosión es cada vez menor aunque los incrementos de la cobertura vegetal sean grandes. Ahora bien, si la intensidad de la lluvia se modifica, la relación entre ambas variables también se modifica, indicando que, al menos cuando se calcula en función de la cobertura vegetal o la biomasa, el papel de la vegetación en el control de la erosión es mayor a bajas intensidades de precipitación que a altas.

Esta relación entre cobertura vegetal y pérdida de suelo, sin embargo, nos dice que la vegetación es importante pero no porqué lo es. ¿Se trata simplemente de un efecto “paraguas” el que explica esa protección por la vegetación? ¿Es la propia complejidad de las plantas, su arquitectura, su efecto sobre las propiedades del suelo, el mantillo o las raíces, los que podrían explicar estas relaciones? Y, a otra escala ¿Es el valor de la cobertura vegetal el que explica

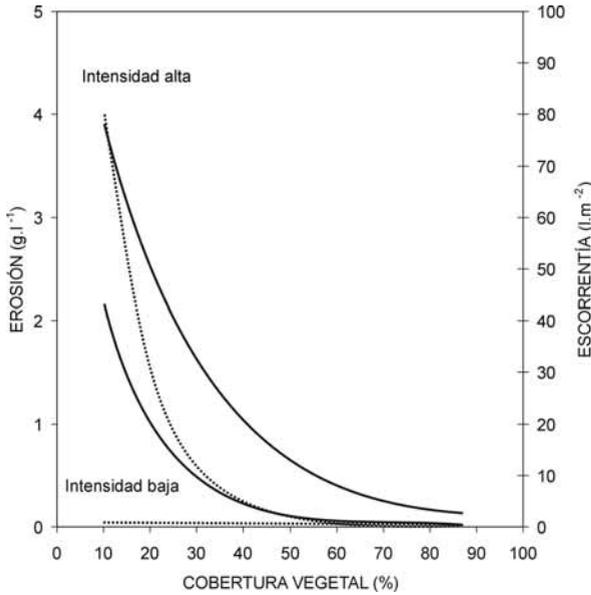


Figura 11.1. Relación entre la cobertura vegetal y la pérdida de suelo (línea continua) y con la escorrentía (línea discontinua). Los datos se obtuvieron en parcelas de erosión de 10 m² con matorral mediterráneo a partir de experimentos de simulación de lluvia con intensidad elevada (>100 mm.h⁻¹) y con intensidad baja (<25 mm.h⁻¹) (modificado a partir de Francis y Thornes 1990).

las tasas de erosión y sedimentación o lo explican también la densidad y la distribución espacial de la vegetación? Así pues, el papel de la vegetación podría ser más complejo que la mera relación con la cobertura que se desprende de la Figura 11.2. En este sentido se distinguen dos tipos de efectos de la vegetación sobre los procesos de erosión que nos van a permitir abordar dicho análisis. Por una parte están los efectos sobre el agente erosivo, las precipitaciones, y se concretan en la capacidad de las plantas de interceptar y redistribuir la precipitación así como en influir sobre la capacidad de infiltración del suelo. Por otra parte están los efectos sobre la resistencia del suelo frente a dicho agente erosivo. Es decir, los efectos sobre la estabilidad física del suelo. Esto último se produce tanto en superficie, a través de su papel en la estabi-

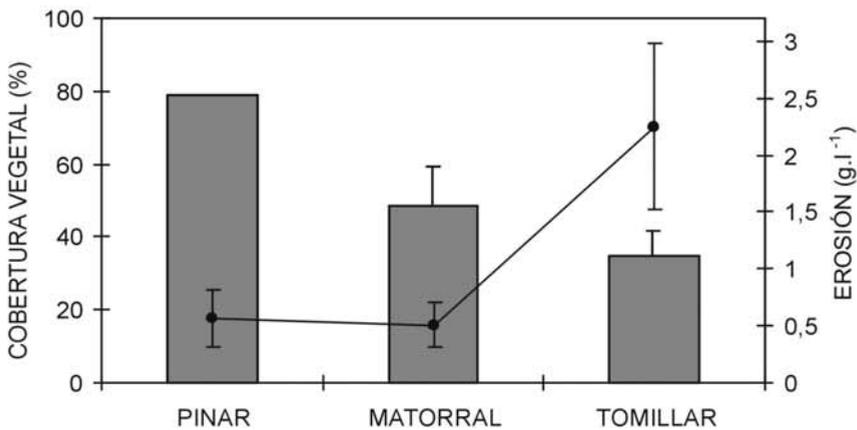


Figura 11.2. Valores de erosión (líneas) en función de la cobertura vegetal (barras) (media ± desviación estándar) para distintos tipos de vegetación obtenidos a partir de simulaciones de lluvia de intensidad elevada (>100 mm.h⁻¹) en parcelas de 10 m². Nótese que la diferencia en la pérdida de sedimentos entre tipos de vegetación no es proporcional a la diferencia de los valores de cobertura de los distintos tipos de vegetación, indicando que están interviniendo otras propiedades de la vegetación además de la interceptación de la lluvia. (A partir de Francis y Thornes 1990).

lidad de los agregados estructurales, como en profundidad, a nivel del sistema radicular, estableciendo una red tridimensional de anclajes entre distintas porciones del suelo.

2.1. Interceptación y redistribución de las precipitaciones

Como hemos mencionado, la protección del suelo por la vegetación se ha hecho depender tradicionalmente de la cobertura vegetal, como si fuera la consecuencia simplemente de la interceptación de la lluvia, en lo que hemos denominado efecto “paraguas”. Sin embargo, este fenómeno de interceptación es más complejo y en parte debería ser asimilado a un efecto “esponja”. Del total de la precipitación incidente, parte es interceptada por las hojas y ramas de las plantas y evaporada desde allí, y parte de ella se redistribuye a través de las estructuras de las plantas hasta llegar de nuevo al suelo (Figura 11.3). El agua que se redistribuye lo hace a través de dos mecanismos, trascolación y escurrimiento cortical. La trascolación es el fenómeno de formación de nuevas gotas de agua, generalmente de mayor tamaño que las gotas de lluvia, que se originan por concentración del agua en las hojas y ramas de las plantas y, desde allí, por efecto de la gravedad escurren cayendo al suelo. El escurrimiento cortical es el fenómeno por el que el agua interceptada se redistribuye por las hojas y ramas pero acaba fluyendo al suelo a través del tronco.

Todos estos compartimientos son función no sólo de la superficie que ocupa la planta sino también de su volumen y de su forma. Cuanto mayor volumen y más complejidad estructural tenga una planta o una comunidad vegetal más importante será su capacidad de interceptación y menores las tasas de erosión, aunque esa capacidad también varía en función de la precipitación caída. En este sentido, diversos autores han encontrado que el pino carrasco (*Pinus halepensis*) intercepta entre el 25% y 50% del total de precipitación anual, pero eventos de lluvia menores de 10 mm son completamente o casi completamente interceptados (Belmonte y Romero-Díaz 1994, Maestre *et al.* 2003). Como un mismo individuo a lo largo de su vida va cambiando su tamaño y su configuración espacial y distintas especies presentan tamaños y formas diferentes, la eficacia en la interceptación de las precipitaciones no es tampoco la misma (Figura 11.4).

Las gotas de lluvia que no son interceptadas por la vegetación y las gotas producidas *de novo* por la trascolación se convierten en un factor de destrucción de los agregados al alcanzar

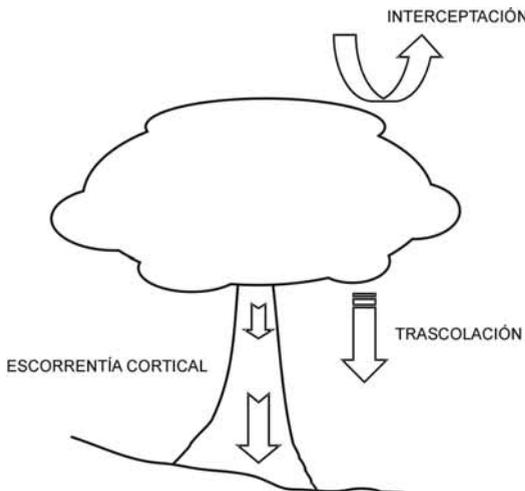


Figura 11.3. Partición relativa de la precipitación por las plantas en distintos compartimientos. **Interceptación:** agua que queda atrapada en las estructuras de la planta y evaporada. **Trascolación:** agua que gotea hasta el suelo por las ramas y hojas. **Escurrimiento cortical:** agua que escurre hasta el suelo por el tronco.

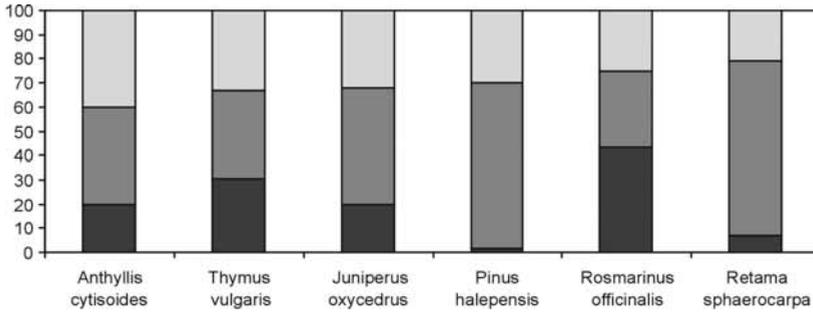


Figura 11.4. Partición relativa de la precipitación por distintas especies mediterráneas. De arriba abajo, interceptación, trascolación y escurrimiento cortical. Datos obtenidos por Belmonte y Romero-Díaz (1988) a partir de observaciones con lluvia natural durante tres años, excepto los datos de *Anthyllis cytisoides* y *Retama sphaerocarpa* que se obtuvieron por Domingo y colaboradores (1998) a partir de observaciones con lluvia natural durante dos años y sólo en primavera.

el suelo. Al impactar las gotas de lluvia sobre los agregados del suelo, éstos se fragmentan en otros de menor tamaño o en partículas minerales que son más fácilmente arrastradas y que tapan los poros del suelo, sellándolo y favoreciendo, por tanto, la escorrentía superficial. Por otra parte, las gotas de lluvia al impactar sobre el suelo salpican literalmente dichos agregados y partículas en lo que se conoce como efecto salpicadura o *splash*, favoreciendo que éstos sean después arrastrados por el agua de escorrentía. Al mismo tiempo, como el efecto destructivo del impacto de las gotas de lluvia es función de la energía cinética de las gotas, y ésta se relaciona positivamente con la intensidad de la lluvia, a mayor intensidad de lluvia mayores desagregación del suelo por impacto de las gotas. En el caso de la trascolación, la energía cinética depende tanto del tamaño que alcancen las nuevas gotas como de la altura desde la que caigan, de manera que las gotas formadas por trascolación pueden llegar a tener mayor poder destructivo por salpicadura que las propias gotas de lluvia (Rickson y Morgan 1988).

La tasa de erosión por salpicadura se relaciona también negativamente con la cobertura vegetal (Martínez-Mena et al. 2000), sobre todo del mantillo. Sin embargo, para una misma cobertura vegetal e intensidad de lluvia, la talla y la forma de la planta, la superficie foliar, la rigidez y orientación de las hojas y la cantidad y calidad del mantillo inciden sobre las tasas de erosión por salpicadura (Figura 11.5).

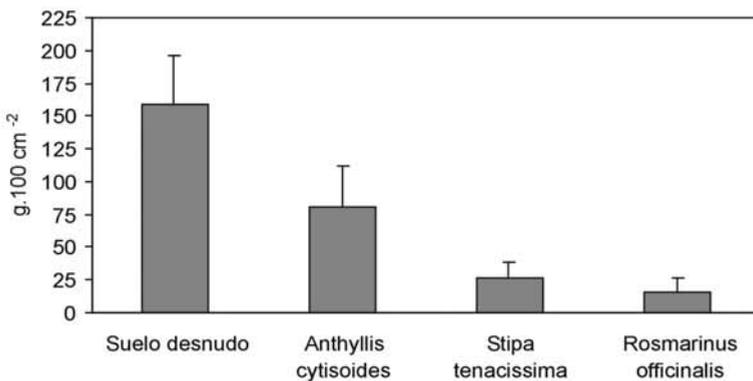


Figura 11.5. Erosión producida por efecto de la salpicadura de las gotas de agua debajo de la copa de distintas especies mediterráneas. Datos recogidos en observaciones con lluvia natural durante dos años (a partir Bochet *et al.* 2002).

2.2. Infiltración y escorrentía

Si no hay circulación de agua en superficie no se produce arrastre de sedimentos y, por tanto, no hay pérdida de suelo neta. Esta agua que circula por la superficie del suelo y que recibe el nombre de escorrentía depende lógicamente de la precipitación caída y del estado y características del suelo y del sustrato. Pero, además, la escorrentía está controlada por la cubierta vegetal.

Las relaciones entre escorrentía superficial y cobertura vegetal son negativas (Figura 11.1), como ocurre con la erosión. Una parte de esta relación se explica por la capacidad de interceptar y almacenar agua que tiene la vegetación y que ya fueron comentadas en el apartado 2.1 y otra parte por el aumento de la capacidad de infiltración del suelo (Casermeiro *et al.* 2004). López-Bermúdez y colaboradores (1984) encuentran valores de infiltración entre 3 y 6 veces superiores en el suelo de un matorral de tomillo (*Thymus vulgaris*) y esparto (*Stipa tenacissima*) cubriendo tan sólo un 45% de la superficie del suelo que en las áreas sin vegetación. Una excepción a este patrón la constituyen los líquenes. En ellos la cobertura del suelo se relaciona positivamente con la escorrentía, debido a que su capacidad de absorción de agua no es tan alta como para compensar el efecto de superficie generadora de escorrentía (Alexander y Calvo 1990).

Propiedades como la textura del suelo, su porosidad, el grado de compactación y su espesor, y otras, como la presencia de grietas en el sustrato, tienen gran importancia en determinar dónde, cuando y en qué medida se infiltra el agua. Y parte de estas propiedades están influidas directamente por la vegetación, a través del aporte de materia orgánica, la dinámica radicular y la estimulación de la actividad biológica del suelo.

A escala de ladera, el agua que no es infiltrada en un punto concreto de la ladera puede infiltrarse unos centímetros o metros más abajo por efecto de cambios en las propiedades del suelo, de la pendiente o por la presencia de piedras o vegetación. Por tanto, el agua de escorrentía y los sedimentos erosionados son la resultante de estas áreas generadoras y receptoras, y hasta hace poco tiempo no se ha investigado la influencia de la distribución espacial de las plantas o de sus agrupaciones sobre el patrón de zonas generadoras y receptoras de escorrentía y sobre el balance final (Boer y Puigdefábregas 2005, Puigdefábregas 2005). La vegetación de zonas con clima seco o semiárido tiende a presentarse en forma de un mosaico de manchas y claros. Este mosaico varía en su densidad y disposición espacial entre laderas o incluso dentro de una misma ladera. La existencia de este mosaico modifica el micro-relieve e induce heterogeneidad en las propiedades del suelo y, por tanto, en el patrón de escorrentía a escala de ladera. Ello tiene consecuencias sobre la distribución de la vegetación y las interacciones que se establecen entre especies. Laderas que tengan distinta densidad y tamaño de manchas de vegetación presentarán una distinta distribución espacial de áreas de exportación y de deposición de agua y materiales, resultando en diferencias en las tasas netas de escorrentía y erosión al pie de las laderas (Lavee *et al.* 1998, Puigdefábregas *et al.* 1999). Este mecanismo ha sido invocado para explicar los efectos del sobrepastoreo y de la invasión de arbustos en pastizales y estepas herbáceas de zonas secas y semiáridas. En ambos casos, se pasa de una vegetación con un patrón de grano fino y un sistema de drenaje difuso y con poca capacidad de transporte, a vegetación en mosaico con una mayor diferenciación de los canales de drenaje, concentrándose la escorrentía ladera abajo y aumentando las tasas de erosión. Como consecuencia, se forman costras y pavimentos en las áreas situadas entre las manchas de vegetación que son desfavorables para la colonización vegetal (Schlesinger *et al.* 1990, Maestre y Cortina 2002).

2.3. Resistencia del suelo frente a la erosión

Como ya se ha comentado, las relaciones erosión-vegetación deben verse como un aspecto más de las relaciones entre el suelo y la vegetación. En este sentido, uno de los aspectos básicos para comprender los efectos beneficiosos de la vegetación sobre la erosión es la incorporación de los restos orgánicos al suelo durante la edafogénesis y su contribución a la formación de agregados estructurales del suelo.

La formación de agregados se produce por la aglomeración de partículas minerales del suelo –sobre todo arcillas– a partir de fuerzas meramente físicas, como la floculación, compresión y compactación. Sin embargo la estabilidad de los mismos proviene de la acción cementante que ejercen la materia orgánica, tanto viva –hifas de hongos y raíces– como en descomposición, y algunos coloides minerales, como la caliza activa o los hidróxidos de hierro o aluminio (Tisdall y Oades 1982, Bonneau y Levy 1987). Así pues, la cantidad y calidad de la materia orgánica y de hifas y raíces presentes en el suelo van a tener una relación directa con la estabilidad de los agregados del suelo. Estos agregados son los que conforman la estructura del suelo y por tanto determinan la porosidad del mismo y su capacidad de infiltración, pero al mismo tiempo confieren estabilidad al suelo frente a las fuerzas erosivas y nos dan la medida de la susceptibilidad del suelo frente a la erosión o erosionabilidad (ver Cuadro 11.1). Por consiguiente, cuanto mayor sea la proporción de partículas del suelo que estén agregadas, menores serán las pérdidas por erosión. Por otro lado, cuanto más fuerte sea la unión entre los distintos agregados y entre los componentes de los agregados, menor será su susceptibilidad a ser rotos por el impacto de las gotas o a ser arrastrados por el agua de escorrentía.

Distintos autores han demostrado que, de manera general, los suelos cubiertos de vegetación poseen una mayor proporción de agregados y éstos son más grandes y estables que los de las zonas sin vegetación, manteniendo el resto de las características del suelo homogéneas. Esta relación se produce a partir de la materia orgánica aportada por las plantas (López-Bermúdez *et al.* 1996, Cerdà 1998a), por lo que en campos de cultivo, al abandonarse los aprovechamientos y desarrollarse la vegetación se produce un aumento paralelo de la materia orgánica y de la estabilidad de los agregados (Martínez-Fernández *et al.* 1996, Cammeraat y Imeson 1998). Así, en suelos bajo cubiertas de *Cistus monspeliensis*, *Erica arborea*, *Pinus halepensis* y de *Quercus ilex* y para un rango de tamaños estudiados entre 2 μm y 100 μm , hay hasta un 25% más de agregados mayores de 20 μm y un 25% menos de agregados menores de ese tamaño que en los suelos adyacentes desprovistos de vegetación (Cammeraat y Imeson 1998). Pero además, y en función de las diferentes características químicas de las hojas y de la cantidad de materia orgánica que aportan, distintas especies contribuyen en distinta medida a la estabilidad de los agregados (Figura 11.6). Sin embargo, la estabilidad de los agregados de tamaño más pequeño depende en mayor medida de los componentes minerales del suelo que de la materia orgánica y, por tanto, estarán más influidos por el material geológico en el que se desarrolle el suelo (Boix-Fayos *et al.* 2001). Los agregados del suelo y su estabilidad son, junto con otras, las propiedades que se ven más afectadas por la deforestación y los incendios forestales (Mataix-Solera *et al.* 2002) (Cuadro 11.2).

Los agregados estructurales del suelo se unen entre sí gracias a las raíces de las plantas y las hifas de los hongos, de manera que se crea una estructura compleja de raíces y agregados del suelo que puede perdurar incluso cierto tiempo después de ser eliminada la parte aérea de las plantas (Tisdall y Oades 1982). El efecto mecánico de la cohesión producida por las raíces es muy importante no sólo frente a la erosión por salpicadura y por escorrentía sino también frente a otros tipos de erosión. Cuando el flujo de agua de escorrentía se concentra en los

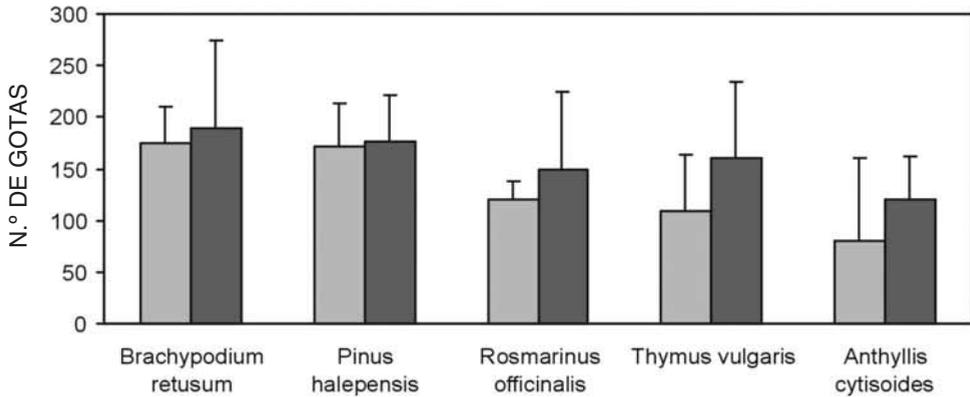


Figura 11.6. Estabilidad de los agregados del suelo bajo distintas especies de matorral mediterráneo. Los valores son la media y la desviación típica del número de gotas de lluvia necesarias para romper un agregado seco (barra de la izquierda) o húmedo (barra de la derecha) (a partir de Cerdà 1998a).

mismos sitios es frecuente que termine excavando surcos y cárcavas, sobre todo en materiales geológicos de naturaleza margo-arcillosa. En estos casos, la existencia de un entramado de raíces tanto en superficie como en profundidad confiere estabilidad al suelo. En uno de los pocos trabajos en que se ha analizado este efecto se encontró que la erosión en surcos y cárcavas decrece exponencialmente con el incremento de la densidad de raíces (Gyssels y Poesen 2003). Por tanto, no sólo la existencia de raíces, sino también su tamaño, densidad y distribución vertical de las mismas influyen sobre la estabilidad del suelo frente a la erosión (Greenway 1987).

La densidad de raíces en el perfil del suelo disminuye con la profundidad, pero distintas especies y distintas comunidades vegetales difieren tanto en la densidad como en su distribución en profundidad. Así, Martínez-Fernández y colaboradores (1995), al analizar la cantidad y distribución de raíces en el perfil del suelo en campos de cultivo y en las zonas de matorral adyacente, encontraron que en los 10 centímetros superficiales, el suelo del matorral tenía 4.5 Kg.m^{-3} de raíces y el del campo de cultivo sólo tenía 1.2 Kg.m^{-3} , mientras que a 35 centímetros de profundidad había 0.9 Kg.m^{-3} de raíces en el matorral frente a 0.3 Kg.m^{-3} en el campo de cultivo.

2.4. Erosión en cárcavas y por movimientos en masa

En la erosión por salpicadura, por escorrentía o incluso en surcos, el agua afecta a los primeros centímetros del suelo, sin embargo, en las cárcavas y movimientos en masa el efecto alcanza una mayor profundidad.

La erosión en cárcavas se produce cuando la escorrentía se acumula y concentra en surcos y canales estrechos por períodos cortos de tiempo, de manera que el suelo o los sedimentos se remueven y circulan en profundidad más que en superficie. En este proceso, la naturaleza del sustrato, el volumen de escorrentía y la topografía son los factores clave en el origen de las cárcavas, reconociéndose asimismo la existencia de umbrales que desencadenan la formación de las mismas (Poesen *et al.* 2003). En este sentido, Vandekerckhove *et al.* (2000), muestran que el umbral topográfico que desencadena la formación de las cárcavas en zonas de clima mediterráneo está más influido por la vegetación –tipo y cobertura vegetal– que exis-

CUADRO 11.2

EFFECTOS DE LOS INCENDIOS FORESTALES EN LA RELACIÓN VEGETACIÓN-EROSIÓN

Los incendios forestales afectan la relación entre la vegetación y la erosión a distintos niveles. Al perderse la parte aérea de la vegetación, el papel de interceptación desaparece y aunque la capacidad de regeneración de la vegetación mediterránea es elevada y relativamente rápida (ver capítulo 4), los primeros meses tras el fuego el suelo queda completamente desprotegido y las gotas de lluvia golpearán directamente el suelo. Este efecto puede verse amortiguado en las zonas de acumulación de cenizas.

Las elevadas temperaturas alcanzadas durante los incendios producen la combustión de la materia orgánica con la consiguiente disminución de la estabilidad de los agregados del suelo e incluso su destrucción, así como una reducción de la microporosidad. Ahora bien, este efecto es altamente dependiente de la intensidad alcanzada por el incendio como se puede ver en la figura 1.

Aún en el caso que no medien otros efectos negativos, las primeras lluvias arrastrarán las cenizas y las partículas minerales resultantes de la destrucción de los agregados, contribuyendo a sellar la superficie del suelo y a disminuir su capacidad de infiltración. En consecuencia, las tasas de escorrentía y erosión aumentarán como se puede ver en la figura 2. Inclusive, algunos autores han sugerido que la acumulación por lavado de productos de la combustión a cierta profundidad del suelo favorece la formación de una capa hidrófoba que disminuiría drásticamente la infiltración. Aunque este proceso aún está en discusión.

Los distintos estudios realizados sobre el efecto de los incendios en la erosión indican que en incendios de baja intensidad no se producen alteraciones relevantes y la recuperación del suelo es rápida. Cuando el incendio es de intensidad moderada o elevada, la degradación de la estructura del suelo es importante y las tasas de erosión se disparan durante unos años, aunque luego se reducen con la recuperación de la vegetación (Rubio *et al.* 2005).

El período de tiempo que tarda el suelo en recuperarse y el grado de recuperación del mismo varía de unos estudios a otros y dependerá de las características de la zona —orientación, pendiente—, de las propiedades iniciales del suelo, de las características de los incendios, de la intensidad y patrón temporal de las precipitaciones que ocurran después y del manejo de esas áreas, tanto previo como posterior (Abad *et al.* 1997, Llovet *et al.* 1994). Durante este período, la fragilidad del suelo es máxima, de manera que una combinación de incendios de alta intensidad o repetidos, con lluvias de extraordinaria intensidad pueden desencadenar graves procesos erosivos (De Luís *et al.* 2003). A veces, aunque no medien episodios de lluvia extraordinarios, las elevadas tasas de erosión persisten durante años, aumentando la degradación del suelo e impidiendo su recuperación hasta los niveles previos al incendio.

Dada la fragilidad de estos sistemas incendiados, cualquier actuación que suponga remoción o compactación del suelo incendiado durante el período de recuperación del mismo contribuirá a aumentar las tasas de erosión y por tanto a alargar el tiempo necesario para que dicha recuperación se produzca o incluso que sea posible alcanzar los niveles previos al incendio.

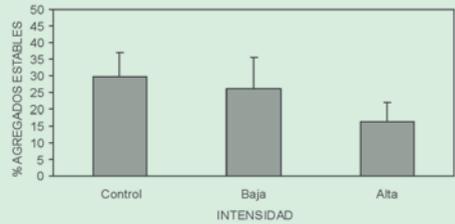


Figura 1. Efecto de la intensidad de los incendios forestales en la estabilidad estructural de los agregados del suelo (a partir de Molina y Linares 1988).

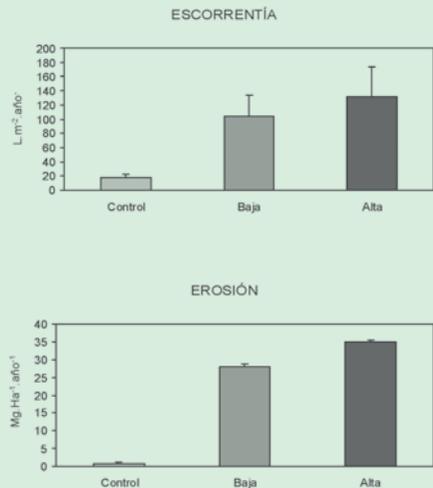


Figura 2. Efecto de la intensidad de los incendios forestales en la escorrentía y erosión durante los 15 primeros meses después del incendio en parcelas con lluvia natural (a partir de Gimeno-García *et al.* 2000)

te en el momento de formarse la cárcava que por el propio clima. Por otro lado, una vez las cárcavas se han formado, la vegetación puede influir en disminuir o incluso detener la actividad erosiva de la cárcava. La vegetación que coloniza el fondo de las cárcavas hace de freno de sedimentos y disminuye la velocidad de circulación –y, por tanto, el potencial de incisión– del agua que circula por la cárcava. En cuencas de montaña de Provenza, Rey (2003) comprueba como la vegetación herbácea (*Calamagrostis argentea*) y de pequeños arbustos (*Ononis fruticosa*) es más efectiva en cumplir este papel que la vegetación arbórea (*Pinus sylvestris*, *Acer opalus* y *Sorbus aria*) y que la actividad erosiva de las cárcavas cesa con coberturas vegetales de 50% en el fondo de la cárcava.

En los movimientos en masa el agua penetra hasta varios metros de profundidad en la ladera saturando los materiales. En unos casos, se produce una saturación diferencial entre distintas capas de sedimentos por efecto de su distinta permeabilidad o por discontinuidades litológicas, de manera que el agua que se infiltra se detiene y forma un plano sobresaturado por el que –debido a la gravedad– se pueden deslizar los sedimentos superiores; son los denominados deslizamientos. En otros casos se satura todo el sedimento y, en función de sus características físicas, se convierte en un fluido viscoso que fluye cuando la fuerza de la gravedad excede el punto de cohesión con el resto de los sedimentos de la ladera; son las denominadas coladas de barro. Ambos mecanismos están generalmente asociados a lluvias intensas de larga duración y se producen sobre todo en aquellos tramos de las laderas de perfil cóncavo, en los que la escorrentía disminuye su velocidad, y en zonas de terrazas de cultivo (Gallart y Clotet-Perarnau, 1988, La Roca y Calvo 1988). Sin embargo, también se producen movimientos en masa cuando se producen desequilibrios importantes en el perfil de equilibrio de la ladera, sea por efecto de movimientos tectónicos o por excavación de los cauces o la creación de trincheras por acción humana, como en el caso de las canteras, vías de comunicación y transformaciones agrícolas. En estos casos no es necesario la acción del agua para que se produzcan los movimientos en masa y se denominan deslomes o caídas.

En los deslizamientos de ladera, la vegetación no tiene un efecto protector evidente. Se ha comprobado que el plano de rotura en los deslizamientos de ladera a menudo coincide con el final del horizonte de mayor desarrollo radicular. Aunque las raíces son un sistema de anclaje muy importante que cohesiona el suelo y evita su desmoronamiento (Greenway 1987), son también un mecanismo favorecedor de la entrada de agua en el suelo por infiltración y ayudan a crear discontinuidades entre horizontes de suelo con y sin raíces.

3. Efectos de la erosión sobre la vegetación

3.1. Composición y diversidad de especies

La erosión influye sobre la vegetación directamente, a través del descalzamiento de las raíces y de la pérdida directa de plantas, propágulos y mantillo, o bien indirectamente, alterando la estructura del suelo o eliminando la parte más superficial del mismo. Es en este horizonte superficial del suelo donde se produce la germinación de las semillas y el establecimiento de las plántulas y donde reside gran parte de su capacidad para almacenar agua y nutrientes. Por tanto, desde un punto de vista ecológico, la erosión del suelo puede entenderse como un factor perturbador para la vegetación. En sistemas de ladera del centro de la península ibérica este fenómeno ha sido intensamente estudiado, demostrando que la productividad de los pastizales aumenta desde la zona de exportación de sedimentos hasta la receptora y que incluso el desarrollo de una misma especie es comparativamente mayor en las zonas con

menor erosión (Casado *et al.* 1985, Puerto *et al.* 1990). Se puede inferir, por tanto, que aquellas especies que no sean capaces de desarrollarse en estas condiciones no podrán colonizar estos suelos o bien, si ya estaban presentes en ellos, podrán ser desplazadas, de manera que la magnitud y la frecuencia de los eventos erosivos y el momento en que se produce determinarán qué especies pueden establecerse y resistir.

Los estudios realizados hasta ahora han encontrado que con la agudización de los procesos de erosión, la cobertura y la complejidad de la vegetación disminuyen y se produce un empobrecimiento de la riqueza específica (Figura 11.7). Sin embargo, no se ha podido demostrar que existan plantas especialistas en vivir en los medios erosionados ni que exista una sustitución de especies (Guàrdia y Ninot 1992, Guerrero-Campo y Monserrat-Martí 2000). Todos los trabajos coinciden en que las plantas que viven en zonas sometidas a intensa erosión son un subconjunto de las especies que ya aparecen en las zonas menos degradadas de alrededor, sólo que con una menor densidad y diversidad.

Uno de los mecanismos implicados en este empobrecimiento de la vegetación es la pérdida de propágulos por la escorrentía y la erosión (Chambers y MacMahon 1994). Aunque frecuentemente invocado, muy pocas veces ha sido comprobado. En observaciones durante dos años en pequeñas cuencas abarrancadas del interior de Alicante, la tasa anual de pérdida de propágulos no superaba el 13% (García-Fayos *et al.* 1995). Dato que fue corroborado asimismo experimentalmente. A pesar de no ser tan elevadas como se esperaban en ese caso, estos datos ponen en evidencia que la erosión provoca una pérdida considerable de semillas. Además, estos resultados mostraron que la naturaleza de la relación entre las pérdidas de semillas con la erosión y la escorrentía son exponenciales (Figura 11.8). Por tanto, eventos extraordinarios de lluvia, y sobre todo si éstos ocurren durante el período de dispersión de los propágulos o en el periodo inmediatamente posterior a él, podrían poner en dificultad la regeneración vegetal.

En los efectos de la erosión sobre la vegetación, resulta difícil desligar la responsabilidad de los efectos directos, a través del descalzamiento o pérdida de individuos o propágulos, de la responsabilidad de los efectos indirectos que se producen a través de la disminución de la fertilidad y de la capacidad de almacenamiento de agua de los suelos. Así, en zonas de intensa erosión por cárcavas del sureste de la península ibérica, la colonización vegetal no está

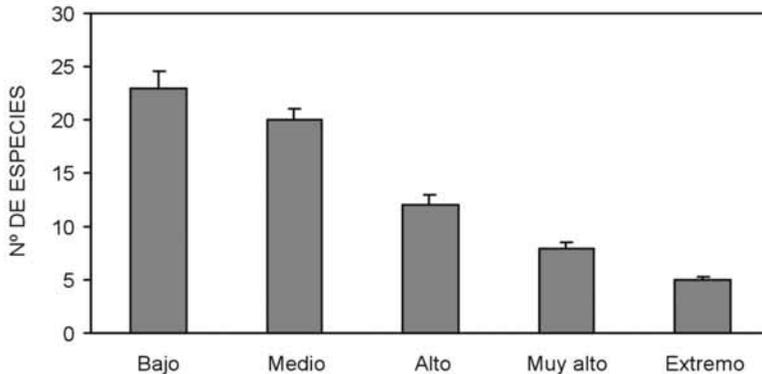


Figura 11.7. Relación entre la intensidad de los procesos erosivos y el número de especies fanerógamas presentes en laderas sobre margas del prepirineo aragonés (a partir de Guerrero-Campo y Montserrat-Martí 2000).

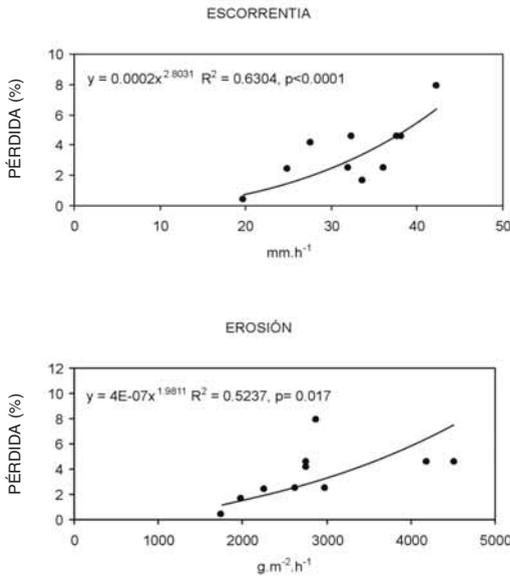


Figura 11.8. Relación entre la pérdida de propágulos y las tasas de escorrentía y erosión. Datos obtenidos en parcelas de campo de 0.24 m² con lluvia simulada de 55 mm.h⁻¹ y mezcla de propágulos de 10 especies (a partir de García-Fayos y Cerdà 1997). El término propágulo designa por extensión a la unidad de dispersión de las especies, que en unos casos coincide con el fruto o incluso infrutescencia y en otros con la semilla.

limitada tanto por la pérdida de semillas o por la mortalidad de plántulas debidas a la erosión, sino por la insuficiente disponibilidad hídrica para la germinación de las semillas de la mayoría de las especies presentes en la flora local y para la posterior supervivencia de las plántulas (García-Fayos *et al.* 1995 y 2000). Esta insuficiente disponibilidad hídrica tiene su origen en las desfavorables propiedades físicas y químicas del sustrato que aflora en superficie una vez que se han erosionado los horizontes superficiales, los cuales poseen propiedades mucho más favorables para la colonización vegetal. Y esto mismo ocurre también en el caso de la colonización de taludes de carreteras sometidos a elevadas tasas de erosión (Bochet y García-Fayos 2004, Bochet *et al.* 2007).

3.2. Características morfológicas y funcionales de las especies

Otra aproximación al efecto de la erosión en la vegetación se ha realizado desde la perspectiva de los grupos funcionales de plantas (Ver capítulo 5). Al igual que en el caso de la composición florística, se ha propuesto que algunas características funcionales o morfológicas de las plantas podrían estar siendo seleccionadas por la erosión o bien podrían conferir una mayor resistencia frente a la erosión a las especies que las poseen. Sin embargo, las plantas que viven en ambientes con intensa erosión no sólo están sufriendo las consecuencias de la erosión, sino que tienen que hacer frente también a los problemas derivados de la escasez de nutrientes y agua provocados por la misma erosión. Según algunos autores, es muy difícil para las plantas atender compromisos que tienen que ver con la respuesta a las perturbaciones —en este caso erosión— y a la vez atender otros que tienen que ver con el estrés hídrico o nutricional. Debido a ello, no es de esperar que existan plantas con un grupo de características funcionales especializadas a vivir en estos medios en los que están presentes ambas presiones.

Los resultados obtenidos hasta ahora, han permitido comprobar que, en sustratos margosos con erosión intensa, la proporción de especies con capacidad de propagarse vegetativamente a partir de las raíces aumenta conforme lo hace la severidad de la erosión, aunque disminuyen las que producen estolones (Tabla 11.1). Por razones de la misma índole, la

TABLA 11.1
Características vegetales y su relación con la erosión a partir de Guerrero-Campo 1998

Característica	Relación con la erosión
Hábito	
perennes leñosas	0
perennes herbáceas	0
anuales	-
Reproducción Vegetativa	
estolones	-
rizomas	+
raíces	+
Sistema radicular	
superficial (< 50 cm)	-
intermedio (50-100 cm)	+
profundo (>100 cm)	-

proporción de especies con capacidad de rebrotar desde los tallos aumenta en las zonas de sedimentación. Por otro lado, con la intensificación de la erosión disminuye la proporción de especies anuales y aumenta la proporción de las que tienen un sistema radicular de profundidad intermedia (Tabla 11.1). Ahora bien, no se conoce cómo de generalizables son estas relaciones, ya que parece existir una interacción de algunas de éstas con la naturaleza del sustrato (Guerrero-Campo 1998, Guerrero-Campo *et al.* en prensa).

Uno de los caracteres morfológico-funcional de las plantas más frecuentemente estudiado por su facilidad de observación es el tamaño de las semillas, sea expresado éste como su peso, longitud o volumen. Este carácter se ha relacionado con la capacidad de colonización, con la dispersión, con el letargo en la germinación y la formación de bancos de semillas en el suelo, con las tasas de crecimiento, etc. Cuando se pone en relación el tamaño de los propágulos con su nivel de pérdidas por erosión, se observa que los propágulos más susceptibles de ser arrastrados son los más pequeños, y que esta susceptibilidad disminuye conforme aumenta su peso, hasta llegar a un valor crítico en el que es tan grande que los propágulos son arrastrados ladera abajo por pequeña que sea la fracción de energía que se les aplique (Figura 11.9a). A partir de dicho tamaño crítico, la pérdida de propágulos aumenta de manera directamente proporcional a su masa. A pesar de que las semillas muestran una variedad de formas importante, esta propiedad no ha resultado relevante en modificar la tasa de pérdidas de los propágulos en los modelos ensayados.

Muchas veces los propágulos poseen estructuras como alas, pelos, plumas, aristas, etc. relacionadas con otras funciones, como la dispersión, que modifican la relación entre el tamaño y las pérdidas por erosión. En las experiencias mencionadas, se ha podido comprobar que la presencia de apéndices hace que disminuya la susceptibilidad al arrastre de los propágulos en relación a otros de igual tamaño pero sin estos apéndices (Figura 11.9b). Aún más, existen propágulos de distintas especies de Labiadas, Cistáceas, Crucíferas, Compuestas, etc. que en contacto con el agua segregan sustancias de naturaleza mucilaginosa que actúan como un pegamento dificultando su arrastre y disminuyendo su susceptibilidad a la erosión en relación a los propágulos con superficie lisa de igual tamaño (figura 11.9c). Esta disminución de la susceptibilidad al arrastre incide especialmente en los propágulos más pequeños (<3 mg), que son precisamente los más sensibles a la erosión.

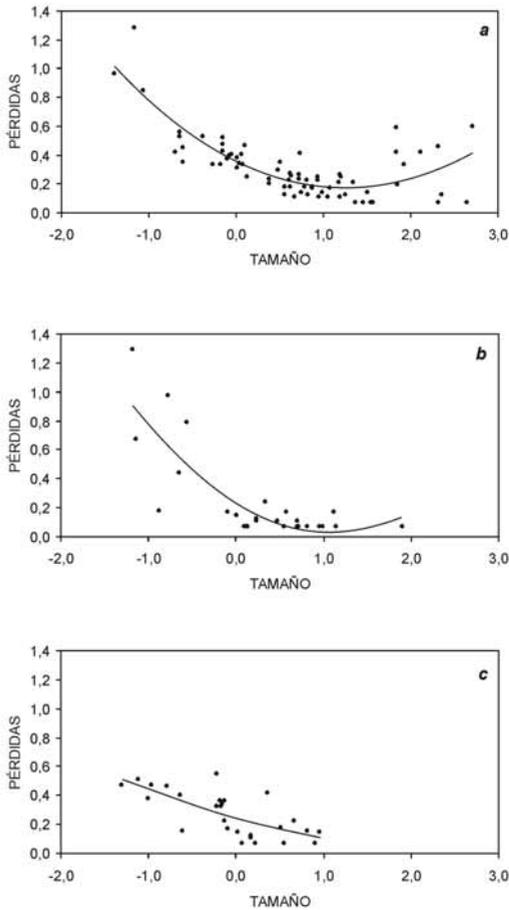


Figura 11.9. Relación entre pérdida de propágulos por arrastre y el tamaño, expresado como peso de los mismos en función de las propiedades de sus cubiertas. **a:** propágulos con superficie externa lisa (75 especies); **b:** propágulos que presentan apéndices como alas, aristas, vilanos y pelos (28 especies); **c:** propágulos que en contacto con el agua segregan un mucílago por el que quedan adheridos al suelo (28 especies). Datos obtenidos a partir de experimentos de laboratorio sobre 5 lotes de 50 propágulos por especie y precipitaciones de $55 \text{ mm}\cdot\text{h}^{-1}$ (a partir de Cerdà y García-Fayos 2002 y datos inéditos de Cerdà y Garrigós). Los datos se han transformado matemáticamente. Así pérdida de semillas está expresado como \arcsenovt , siendo t tasa de pérdida de semillas por especie, y el peso de las semillas se ha expresado como $\log_{10} p$, siendo p el peso en miligramos.

4. Interacción entre la erosión y la vegetación

Si la multiplicidad de efectos que tiene la vegetación sobre la erosión y los que tiene la erosión sobre la vegetación se ponen en un mismo marco de referencia –geomorfológico, climático, de uso, etc.– la comprensión de los efectos mutuos de ambos factores y su dinámica aumenta. En este sentido, Thornes (1985), reunió en un solo modelo dinámico las interacciones entre vegetación y erosión para los ambientes mediterráneos. El modelo parte de la premisa de que en dichos ambientes la cobertura vegetal puede llegar a ser extremadamente baja debido a razones meramente ambientales –baja e irregular precipitación y elevada evapotranspiración– o debido a las consecuencias de siglos de aprovechamiento humano –fuego, pastoreo y laboreo.

En ausencia de vegetación, las variaciones en la tasa de erosión que se puedan producir en una ladera dada son función de la precipitación (ver apartado 2 y Cuadro 11.1), de manera que conforme aumenta la intensidad y duración de la precipitación, mayores serán las tasas de erosión. Pero este proceso no puede durar indefinidamente y tiende a cero, independientemente de la intensidad y cuantía de la lluvia, debido a dos posibles razones. Una de ellas es que el sedimento disponible para ser erosionado se agote y aflore la roca madre. La otra

razón tiene su origen en que el propio proceso de erosión, al actuar a lo largo del tiempo modifica la topografía de la ladera haciendo que ésta llegue al perfil de equilibrio para las condiciones climáticas y geomorfológicas en las que se encuentra. En el proceso de alcanzar ese punto de equilibrio, la energía necesaria para arrancar y mover nuevos materiales –que proviene de la precipitación y escorrentía– es cada vez más elevada debido a la disminución de la pendiente.

En el caso de la vegetación, la cobertura vegetal también aumenta en función de la precipitación, pero sólo hasta alcanzar un límite en el que aunque la precipitación siga aumentando la cobertura vegetal se mantiene constante (Xu 2006). Ello es así porque se ha sobrepasado la capacidad de almacenamiento de agua en el suelo o por que intervienen otros factores que limitan el desarrollo de la vegetación, como la fertilidad del suelo.

Ahora bien, cuando permitimos interactuar los procesos de erosión y la vegetación en un mismo sistema de referencia –una ladera determinada–, encontramos que la precipitación puede inhibir tanto la vegetación como la erosión, pero al mismo tiempo la erosión puede ser controlada por la cobertura vegetal y, a su vez, la erosión puede inhibir el desarrollo de la vegetación (ver apartados 2 y 3). En este marco de vínculos con la precipitación, las relaciones entre la erosión del suelo y la cobertura vegetal pueden ser analizadas en un modelo como el de la competencia entre especies por un recurso, en el que las especies competidoras serían la erosión y la cobertura vegetal y el recurso por el que compiten sería el agua (Xu 2006).

En la Figura 11.10 se muestra un modelo de relaciones entre los efectos de la vegetación sobre la erosión y los de la erosión sobre la vegetación que recoge las relaciones que hemos descrito en los párrafos anteriores. El modelo se puede ajustar para cualquier ladera y valor de precipitación y, por tanto, para cada combinación de características geomorfológicas y climáticas. La línea *OAC* representa el valor de cobertura vegetal necesaria para mantener la tasa de erosión en equilibrio. Dicha línea nos indica que conforme aumenta la erosión del suelo, y

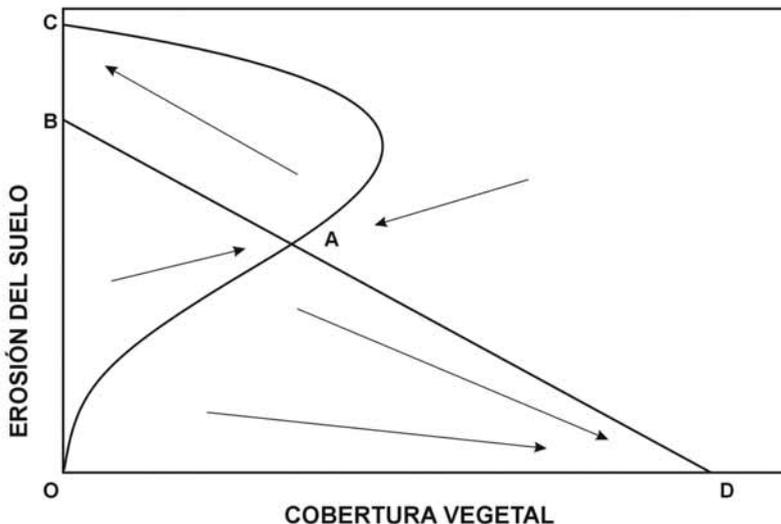


Figura 11.10. Modelo de relaciones entre la cobertura vegetal y la erosión en laderas de ambientes mediterráneos. En este modelo se representan tanto los efectos de la cobertura vegetal sobre la erosión como los efectos de la erosión sobre la cobertura vegetal y la retroalimentación entre ambas (a partir de Thornes 1985, 1988).

por tanto disminuye el espesor de suelo disponible, aumenta la cobertura vegetal necesaria para que la tasa de erosión se mantenga constante. Hasta que alcanza un punto, el punto de inflexión de la curva OAC, en el que la tasa de erosión en relación al espesor de suelo que queda aumenta rápidamente y la cobertura vegetal que puede desarrollar el poco espesor de suelo disponible decrecen rápidamente hasta la pérdida total del suelo original y de la vegetación que sustentaba. La línea *BAD* representa, para los distintos valores de cobertura vegetal posibles, el nivel de pérdida de suelo que es capaz de soportar dicha cobertura vegetal y mantenerse en equilibrio. Así, cuando la cobertura vegetal tiende a cero hacen falta elevadas tasas de erosión para mantener dicho valor de cobertura vegetal, mientras que cuando la vegetación ya está muy desarrollada, se mantiene en equilibrio sólo si el valor de la erosión es muy bajo. La intersección entre ambas curvas es el punto *A*, en el que las tasas de erosión y de cambio de la cobertura vegetal están en equilibrio.

A partir del diagrama de la figura 11.10, para cualquier combinación de valores de erosión y cobertura vegetal se puede predecir la trayectoria de cambio esperable en el sistema. Así, cualquier valor de erosión comprendido en el sector *OAD* no afecta negativamente la cobertura vegetal, y ésta tenderá a crecer hacia el punto *D*. De la misma manera, en el sector *CAB* del diagrama, el sistema soporta una tasa de erosión tan elevada que la vegetación no se puede desarrollar e incluso se produce la pérdida de plantas, por lo que el sistema tiende hacia un punto, *C*, que posee el valor más extremo de erosión y el mínimo de cobertura vegetal. Fuera de ambas zonas, cualquier combinación de valores de cobertura vegetal y erosión tenderá hacia el punto de equilibrio *A* y desde dicho punto tenderá hacia *B* o *D*, de una manera que dependerá no tanto de las propiedades del sistema definidas por los parámetros utilizados –tipo y cantidad de vegetación, ángulo y longitud de la pendiente, tipo de suelo, etc.– sino por fluctuaciones climáticas –una sequía, un período húmedo– o por perturbaciones –incendios, cambios de uso, herbivoría, etc.–. Así pues, la línea *OA* constituye un umbral crítico entre situaciones en las que el sistema o bien es capaz de mantener un desarrollo de la vegetación hasta alcanzar el nivel máximo en función del resto de características ambientales y con una tasa de erosión tendiendo a disminuir –derecha de la línea– o bien una situación –izquierda de la línea– en la que el sistema está siendo rejuvenecido continuamente por erosión, la vegetación se va empobreciendo cada vez más, disminuyendo su cobertura hasta llegar inclusive a perderla del todo y manteniendo tasas de erosión muy elevadas.

En consecuencia, además de poder predecir la dinámica concreta de un sistema una vez introducidos los parámetros del mismo, el modelo ha permitido determinar la existencia de un umbral de equilibrio entre la vegetación y la erosión que una vez sobrepasado produce la retroalimentación del sistema agudizándose aún más la erosión e impidiendo el desarrollo e incluso el mantenimiento de la vegetación. Este umbral es específico para cada sistema que definamos. El modelo se puede hacer más complejo incluyendo el factor tiempo, variaciones en la precipitación anual, incluyendo especies de plantas con distintos requerimientos en relación a la precipitación y con distintas consecuencias para la erosión o incluyendo factores que modifiquen la relación entre erosión y vegetación, como el pastoreo, las repoblaciones, las rozas del sotobosque, los incendios, etc. (ver Thornes 1988 y 1990, Thornes y Brandt 1994).

Este punto de vista que interrelaciona las consecuencias de la vegetación en la erosión con las de la erosión en la vegetación permite dar un paso más allá en la interpretación de ciertos paisajes y del marco de interacciones entre especies vegetales que se produce en ellos. Así, la disposición de la vegetación en mosaico o en bandas perpendiculares a la línea de la pendiente en áreas de clima semiárido es el resultado de la interacción del desarrollo de la cobertura vegetal con la escorrentía y la erosión y esta interacción tiene consecuencias para las rela-

CUADRO 11.3

LA INTERACCIÓN ENTRE EL ESPARTO (*STIPA TENACISSIMA*) Y LA EROSIÓN EN SISTEMAS DE LADERA

Los espartales son una de las formaciones vegetales características de las laderas de gran parte del cuadrante sureste de la península ibérica y están dominadas por el esparto (*Stipa tenacissima*), una gramínea perenne de crecimiento centrífugo que forma macollas. En estas áreas coincide una falta de disponibilidad de agua durante gran parte del año, unos ciclos de sequía recurrentes y unas tasas de erosión moderadas producidas por eventos de lluvia intensos que se suceden de manera recurrente también. El desarrollo de estos espartales y las relaciones del esparto con el resto de las plantas en estas laderas son un ejemplo de las consecuencias de las interrelaciones entre vegetación y erosión.

El esparto tiene una gran capacidad para colonizar espacios abiertos y relativamente pobres y tiene un moderado papel como protector del suelo frente a la erosión en relación a otras plantas que conviven en los mismos medios (Bochet *et al.* 1998, Chirino *et al.* 2003). En laderas, cuando se producen eventos de lluvia de intensidad importante, las macollas actúan como trampas para el agua y los sedimentos que circulan ladera abajo (Cerdà 1997, Bochet *et al.* 2000, Cammeraat y Imeson 1999). Cuanto mayor recorrido libre tenga este agua de escorrentía, mayores serán las tasas de transporte de sedimentos. La infiltración de los suelos bajo de las macollas es varias veces mayor que los suelos fuera de ellas gracias al sistema radicular del esparto, de manera que el agua de escorrentía se filtra en esos puntos y los sedimentos se acumulan formando unas terrazas en la parte superior de las macollas. Estas terrazas son más ricas en nutrientes y agua que el suelo que hay entre las macollas y tienen unas propiedades físicas más favorables para la edafogénesis (Bochet *et al.* 1999, Goberna *et al.* 2007). Esto, junto a la presión de los sedimentos depositados en las terrazas permiten crecer a las macollas únicamente en sentido perpendicular a la línea de máxima pendiente. Como han demostrado Sánchez y Puigdefábregas (1994) hay una gran interrelación entre la pendiente de la ladera, la densidad de macollas, el tamaño de las terrazas y el tamaño de las áreas entre macollas, y esta relación está modulada por la precipitación.

Las mejores propiedades del suelo y la mayor acumulación de agua en las terrazas -y eventualmente también de propágulos arrastrados por la escorrentía o el viento-, junto con la protección microclimática ejercida por el propio esparto hacen que en ellas se establezca y sobreviva un mayor número de plantas que en las zonas entre las macollas, y este efecto, conocido como facilitación (Ver capítulo 13) se agudiza durante las sequías prolongadas (García-Fayos y Gasque 2002). Esta mayor ventaja de la terraza para la colonización vegetal se ha postulado, además, como base para un método más eficiente de la revegetación de estas áreas (Maestre *et al.* 2001).

Esta red de relaciones constituye un ejemplo de cómo la interacción de los procesos erosivos con el desarrollo de la vegetación determinan la dinámica de estos sistemas, tal y como predice el modelo de interacciones presentado en la figura 11.10.

ciones entre especies de plantas (Cuadro 11.3). En este contexto puede tener sentido plantear la hipótesis de que las relaciones entre las plantas y la erosión suponen un marco evolutivo en el que interpretar no ya cierta característica morfológica o funcional de las especies sino otros aspectos del ciclo biológico de las plantas que viven en estos medios.

5. Implicaciones para la gestión y la conservación

De la información presentada a lo largo del capítulo emergen varias conclusiones que deberían guiar la gestión y restauración de la vegetación en los ambientes mediterráneos.

El primer punto es que es extremadamente importante no perder de vista que la erosión es un fenómeno natural de regulación del relieve. Debido a ello, cualquier ladera sufrirá erosión mientras se encuentre en desequilibrio respecto a la gravedad, independientemente de la vegetación que albergue y de la causa que desencadene el desequilibrio. Pero también que, debido a que el desarrollo de la vegetación permite mantener el perfil de la ladera en un cier-

to nivel de desequilibrio gracias a su papel de retención del suelo, la eliminación de la cubierta vegetal de cualquier ladera que se encuentre en equilibrio o cerca de él, desencadenará la erosión del suelo. Y esto es así porque el suelo queda desnudo y sufre las consecuencias del impacto de las gotas de lluvia y del arrastre de la escorrentía, produciéndose una pérdida neta de suelo y en consecuencia una reducción de su capacidad de mantener la vida.

En segundo lugar, la cobertura vegetal se relaciona de manera directa con la protección del suelo, pero no es el único servicio que presta. El aporte de materia orgánica incrementa la estabilidad del suelo y las raíces crean una red que dota al suelo de mayor resistencia frente al arrastre o desplome. En consecuencia, aunque la vegetación ya es un valor por sí mismo contra la erosión, el tipo de vegetación importa.

Un tercer punto es la relación entre la cobertura vegetal y el grado de protección que ésta ejerce frente a la erosión. Se trata de un aspecto relevante en la gestión de la vegetación mediterránea por cuanto permite predecir las consecuencias que pueden tener las actuaciones humanas y las perturbaciones. Distintos tipos de vegetación pueden conferir el mismo nivel de protección del suelo frente a la erosión, lo que debe tenerse en cuenta en el caso de mediar otras consideraciones, como la riqueza biológica, el balance hídrico, etc. Los datos disponibles indican que existe un valor de cobertura vegetal, el punto de inflexión de la Figura 1, a partir del cual la protección ya no aumenta de manera proporcional al aumento de cobertura vegetal. Sin embargo, este punto requiere de una precaución adicional. Los resultados obtenidos hasta ahora son tan dependientes de la escala a la que se realizaron los experimentos u observaciones que resulta difícil establecer con precisión este punto de inflexión. Así, para vegetación del sureste de la península ibérica se ha podido encontrar que a escala de parcela de simulación ($<1 \text{ m}^2$) este punto de inflexión está situado alrededor del 25% de cobertura vegetal (Calvo *et al.* 1992, Cerdà 1998b), para parcelas de simulación mayores (10 m^2), este punto se sitúa alrededor del 20% (Francis y Thornes 1990), mientras que en parcelas con lluvia natural aún más grandes, se ha establecido en un valor mucho mayor, alrededor del 70% (Chirino *et al.* 2003). Al mismo tiempo, en ciertos tratamientos selvícolas, como las rozas del matorral para evitar la competencia con el arbolado, se ha de tener en cuenta el efecto destructivo del impacto de las gotas producidas por trascolación. La energía cinética de las nuevas gotas de agua es una función de la altura desde la que caigan, llegando a tener mayor poder destructivo por salpicadura que las propias gotas de lluvia. Esto último es lo que ocurre durante eventos de lluvia de poca intensidad pero persistentes en zonas de vegetación arbolada en la que se haya realizado tareas de limpieza del sotobosque o cuando éste no exista.

Un cuarto punto a destacar, es que la erosión tiende a concentrarse en el tiempo y que, por tanto, los eventos de lluvia de elevada intensidad y escasa recurrencia juegan un papel clave para entender la dinámica de la erosión de los suelos mediterráneos y del paisaje. Por tanto, la ejecución de actuaciones sobre la vegetación y el suelo que resulten necesarias, hay que preverla en función de las probabilidades de ocurrencia de eventos extraordinarios y evitar que otros factores –de orden administrativo o de oportunidad política– sean los que al final “decidan” el momento de ejecución.

Un último punto que emerge de este capítulo es la noción de que cada ladera posee un umbral crítico de equilibrio entre pérdida de suelo y la vegetación que puede mantener. De manera que, aunque de manera general, el actual nivel de deforestación de ciertos paisajes es consecuencia de acciones humanas pretéritas, la vegetación presente puede estar en equilibrio con la erosión que soporta en la actualidad y las condiciones climáticas. Algunas laderas con vegetación de matorral sin árboles que se encuentra en las zonas más secas de nuestro territo-

rio o en laderas orientadas a solana de ambientes más húmedos, poseen la máxima vegetación posible en función de las condiciones de suelo, clima y erosión actuales y, por tanto, la protección que ejercen es suficiente para mantener el sistema. En estos casos, pretender aumentar la protección del suelo frente a la erosión a través de actuaciones que alteren este equilibrio puede ser innecesario, al menos en la medida que ello suponga daños para el suelo y la vegetación actuales. Pero, incluso puede ser contraproducente, en la medida que sí que produzcan daños a la vegetación actual y que no existan los recursos de agua y nutrientes necesarios para las nuevas plantas.

Por todas estas razones, al plantear cualquier programa de gestión –roza, limpia de la vegetación, extracción de árboles, fuego prescrito, introducción de especies, revegetación, pistas forestales, transformaciones agrícolas, urbanización, etc.– hay que calcular cuales pueden ser las consecuencias de la modificación de la estructura y composición de la vegetación sobre la escorrentía y la erosión actuales ya que, además de los problemas erosivos *per se*, al final incidirán también sobre la estructura y composición de la vegetación futura. Por ello, cualquier actuación que altere la vegetación o el suelo debe estar suficientemente justificada y debe incluir medidas de precaución y de corrección que evite la desestabilización del sistema.

Agradecimientos

A Esther Bochet y Adolfo Calvo, por las críticas y sugerencias al manuscrito. A Esther Bochet, Artemi Cerdà y Noelia Garrigós por permitirme usar datos e información suya no publicada todavía y a Jordi García-Fayos y Cota Marqués por su ayuda con las figuras y la edición de las mismas.

Bibliografía

- Abad, N., R.N. Caturla, J. Baeza, C. Bladé, F. Vieira, E. Carbó, A. Valdecantos, A. Bonet, I. Serrasolsa, R. Guàrdia, J. Raventós, J.A. Alloza, A. Escarré, J. Bellot y V.R.Vallejo. 1996. Regeneración de los montes quemados. Páginas: 51-148 *en*: V.R. Vallejo (editor) La restauración de la cubierta vegetal en la Comunidad Valenciana. Fundación CEAM, Valencia.
- Alexander, R.W. y A. Calvo. 1990. The influence of lichens on slope processes in some spanish badlands. Páginas: 385-398 *en*: J. Thornes (editor) Vegetation and erosion: processes and environments. John Wiley & Sons, Chichester, UK.
- Bautista, S. 1999. Regeneración post-incendio de un pinar (*Pinus halepensis*, Miller) en ambiente semiárido. Erosión del suelo y medidas de conservación a corto plazo. Memoria de Tesis Doctoral. Universidad de Alicante.
- Belmonte, F. y M.A. Romero-Díaz. 1994. Distribución de flujos de agua en el proceso de interceptación en cuatro especies vegetales mediterráneas y su relación con la cantidad de agua disponible en el suelo. Páginas: 201-210 *en*: Arnáez, J., García-Ruiz, J.M. & Gómez, A. (editores.) *Geomorfología en España*. Sociedad Española de Geomorfología, Logroño.
- Belmonte, F. y M.A. Romero-Díaz. 1998. La cubierta vegetal en las regiones áridas y semiáridas: consecuencias de la interceptación de la lluvia en la protección del suelo y los recursos hídricos. *Norba* 10: 9-22.
- Bochet, E., J. L. Rubio y J. Poesen. 1998. Relative efficiency of three representative matorral species in reducing water erosion at the microscale in a semi-arid climate (Valencia, Spain), *Geomorphology* 23: 139-150.
- Bochet, E., J. Rubio, J.L. y Poesen, J. 1999. Modified topsoil islands within patchy Mediterranean vegetation in SE Spain. *Catena* 38: 23-44.
- Bochet, E., J. Poesen y J. L. Rubio. 2000. Mound development as an interaction of individual plants with soil, water erosion and sedimentation processes on slopes. *Earth Surface processes and Landforms* 25:847-867
- Bochet, E., J. Poesen y J.L. Rubio. 2002. Influence of plant morphology on splash erosion in a Mediterranean matorral. *Zitschrift für Geomorphologie* 46: 223-243.
- Bochet, E. y P. García-Fayos. 2004. Factors controlling vegetation establishment and water erosion on motorway slopes in Valencia, Spain. *Restoration Ecology* 12: 166-174.

- Bochet E., García-Fayos P., Alborch B. y Tormo J. 2007. Soil water availability effects on seed germination account for species segregation in semiarid roadslopes. *Plant Soil*, 295: 179-191.
- Boer, M. y Puigdefábregas, J. 2005. Effects of spatially structured vegetation patterns on hillslope erosion in a semiarid Mediterranean environment: a simulation study. *Earth Surface Processes and Landforms*, 30: 149-167.
- Boix-Fayos, C., A. Calvo-Cases, A.C. Imeson y M.D. Soriano-Soto. 2001. Influence of soil properties on the aggregation of some Mediterranean soils and the use of aggregate size and stability as land degradation indicators. *Catena* 44: 47-67.
- Bonneau, M. y G. Levy. 1987. Ensamblaje y organización física de las partículas del suelo. Páginas: 232-249 en: M. Bonneau y B. Soucher (editores) *Edafología: constituyentes y propiedades del suelo*. Ed. Masson. Barcelona.
- Buzter, K.B., I. Miralles y J.F. Mateu. 1983. Las crecidas medievales del río Júcar. *Cuadernos de Geografía* 32/33: 311-331.
- Calvo, A. y N. La Roca. 1988. Slope form and soil erosion on calcareous slopes (Serra Grossa, Valencia). *Catena Supplement* 12: 103-112
- Calvo, A., A. Harvey, J. Payá y R.W. Alexander. 1992. Response of badlands surfaces in south east Spain to simulated rainfall. *Cuaternario y Geomorfología* 5: 3-14.
- Cammeraat, L.H. y A.C. Imeson. 1998. Deriving indicators of soil degradation from soil aggregation studies in southeastern Spain and southern France. *Geomorphology* 23: 307-321.
- Cammeraat, L.H. y A.C. Imeson. 1999. The evolution and significance of soil-vegetation patterns following land abandonment and fire in Spain. *Catena* 37: 107-127.
- Casado, M.A., J.M. De Miguel, A., Sterling, B. Peco, E.F. Galiano y F.D. Pineda. 1985. Production and spatial structure of Mediterranean pastures in different stages of ecological succession. *Vegetatio* 64: 75-86.
- Casermiro, M.A., J.A. Molina, M.T. de la Cruz Caravaca, J. Hernando Costa, M.I. Hernando Massanet y P.S. Moreno. 2004. Influence of scrubs on runoff and sediment loss in soils of Mediterranean climate. *Catena* 57: 91-107.
- Cerdà, A. 1997. The effect of patchy distribution of *Stipa tenacissima* L. on runoff and erosion. *Journal of Arid Environments* 36: 37-51.
- Cerdà, A. 1998a. Soil aggregate stability under different Mediterranean vegetation types. *Catena* 32: 73-86.
- Cerdà, A. 1998b. The influence of geomorphological position and vegetation cover on the erosional and hydrological processes on a Mediterranean hillslope. *Hydrological Processes* 12: 661-671
- Cerdà, A. y P. García-Fayos 2002. The influence of seed size and shape on their removal by water erosion. *Catena* 48: 293-301.
- Chambers, J.C. y J.A. MacMahon. 1994. A day in the life of a seed: movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 25: 263-292.
- Chirino, E., J. Bellot, A. Bonet y J.M. Andreu. 2003. Efecto de diferentes tipos de cubierta vegetal en el control de la erosión en clima semiárido. SE de España. Páginas: 183-187 en: R. Bienes y M.J. Marqués (editores) *Actas del I Simposio Nacional de Control de la erosión y degradación del suelo*. IMIA, Madrid.
- De Luís, M., J.C. González-Hidalgo y J. Raventós. 2003. Effects of fire and torrential rainfall on erosion in a Mediterranean gorse community. *Land Degradation & Development* 14: 203-213.
- Domingo, F., G. Sánchez, M.J. Moro, A.J. Brenner y J. Puigdefábregas. 1998. Measurement and modelling of rainfall interception by three semi-arid canopies. *Agricultural and Forest Meteorology* 91: 275-292.
- Francis, C.F. y J.B. Thornes. 1990. Runoff hydrographs from three Mediterranean vegetation cover types. Páginas: 363-384 en: J. Thornes (editor) *Vegetation and erosion: processes and environments*. John Wiley & Sons, Chichester, UK.
- Gallart, F. y Clotet-Perarnau, N. 1988. Some aspects of the geomorphic processes triggered by an extreme rainfall event: the November 1982 flood in eastern Pyrenees. *Catena supplement* 13: 79-85.
- García-Fayos, P., T.M. Recatalá, A. Cerdà y A. Calvo. 1995. Seed population dynamics on badland slopes in southeastern Spain. *Journal of Vegetation Science* 6: 691-696.
- García-Fayos, P. y A. Cerdà. 1997. Seed losses by surface wash in degraded Mediterranean environments. *Catena* 29: 73-83.
- García-Fayos, P., B. García-Ventoso y A. Cerdà. 2000. Limitations to plant establishment on eroded slopes in southeastern Spain. *Journal of Vegetation Science* 11: 77-86.
- García-Fayos, P., y M. Gasque. 2002. Consequences of a severe drought on spatial patterns of woody plants in a two-phase mosaic steppe of *Stipa tenacissima* L. *Journal of Arid Environments*. 52: 199-208.
- García-Ruiz, J.M., P. Ruiz-Flaño, T. Lasanta, G. Monserrat, J.P. Martínez-Rica y G. Pardini. 1991. Erosion in abandoned fields, what is the problem? Páginas: 97-108 en: M. Sala, J.L. Rubio y J.M. García-Ruiz (editores) *Soil erosion studies in Spain*. Geoforma Ediciones, Logroño.
- Gimeno-García, E., V. Andreu y J.L. Rubio. 2000. Changes in soil organic matter, nitrogen, phosphorous and cations in soil as a result of fire and water erosion in a Mediterranean landscape. *European Journal of Soil Science* 51: 201-210.
- Goberna, M., Pascual J.A., García, C. y J. Sánchez. 2007. Do plant clumps constitute microbial hotspots in semiarid Mediterranean patchy landscapes? *Soil Biology and Biochemistry* 39: 1047-1054.

- Greenway, D.R. 1987. Vegetation and slope stability. Páginas: 187-230 en: M.G. Anderson y K.S. Richards (editores). Slope stability. John Wiley & Sons Ltd. Chichester, UK.
- Grove, A.T. y O. Rackham. 2001. The nature of Mediterranean Europe: an ecological history. Yale University Press, New Haven.
- Guardia, R. y Ninot, J.M. 1992. Distribution of plant communities in the badlands of the upper Llobregat basin (southeastern Pyrenees). *Studia Geobotanica* 12: 83-103.
- Guerrero-Campo, J. 1998. Respuesta de la vegetación y de la morfología de las plantas a la erosión del suelo. Publicaciones del Consejo de Protección de la Naturaleza de Aragón. Serie Investigación. Zaragoza.
- Guerrero-Campo, J. y Montserrat-Martí, G. 2000. Effects of soil erosion on the floristic composition of plant communities on marl in northeast Spain. *Journal of Vegetation Science* 11: 329-336.
- Guerrero-Campo, J., Palacio, S. y Montserrat-Martí, G. 2008. Plant traits enabling survival in Mediterranean badlands in northeastern Spain suffering from soil erosion. *Journal of Vegetation Science*, 19: 457-464
- Gyssels, G. y J. Poesen. 2003. The importance of plant root characteristics in controlling concentrated flow erosion rates. *Earth Surface Processes and Landforms*, 28: 371-384.
- Gyssels, G., J. Poesen, E. Bochet y Y. Li. 2005. Impact of plant roots on the resistance of soil to erosion by water. A review. *Progress in Physical Geography*, 29, 1-28.
- La Roca, N. y Calvo, A. 1988. Slope evolution by mass movements and surface wash (Valls d'Alcoi, Alicante, Spain). *Catena Supplement* 12: 95-102.
- Lavee, H., A.C. Imeson y P. Sarah. 1998. The impact of climate change on geomorphology and desertification along a Mediterranean arid transect. *Land Degradation & Development* 9: 407-422.
- Llovet, J., S. Bautista y A. Cerdá. 1994. Influencia de las lluvias otoñales sobre la respuesta hidrológica y erosiva post incendio de los suelos en ambiente semiárido. Páginas: 81-92 en: J. Arnáez, J.M. García Ruiz y A. Gómez Villar (editores). *Geomorfología en España*, Sociedad española Geomorfología, Logroño.
- López-Bermúdez, F., M.A. Romero-Díaz, A. Ruiz-García, G.C. Ficher, C. Francis y J.B. Thornes. 1984. Ecología y erosión en la España semiárida (Cuenca de Mula, Murcia). *Cuadernos de Investigación Geográfica* 10: 113-126.
- López-Bermúdez, F., A. Romero-Díaz, J. Martínez-Fernández y J. Martínez-Fernández. 1996. The Ardal field site: soil and vegetation cover. Páginas: 169-188 en: C.J. Brandt y J.B. Thornes (editors). *Mediterranean Desertification and Land Use*. John Wiley & Sons, Ltd. Chichester.
- Maestre, F.T., Bautista, S., Cortina, J., Bellot, J. 2001. Potential of using facilitation by grasses to establish shrubs on a semiarid degraded steppe. *Ecological Applications* 11: 1641-1655.
- Maestre, F.T. y J. Cortina. 2002. Spatial patterns of surface soil properties and vegetation in a Mediterranean semi-arid steppe. *Plant and Soil* 241: 279-291.
- Maestre, F.T., J. Cortina, S. Bautista y J. Bellot. 2003. Does *Pinus halepensis* facilitate the establishment of shrubs in Mediterranean semi-arid afforestations?. *Forest Ecology and Management* 176: 147-160.
- Martínez-Fernández, J., F. López-Bermúdez, J. Martínez-Fernández y A. Romero-Díaz. 1995. Land use and soil-vegetation relationships in a Mediterranean ecosystem: El Ardal, Murcia, Spain. *Catena* 25: 153-167.
- Martínez-Fernández, J., J. Martínez-Fernández, F. López-Bermúdez, A. Romero-Díaz y F. Belmonte-Serrato. 1996. Evolution of vegetation and pedological characteristics in fields with different age of abandonment: A case study in Murcia (Spain). Páginas: 279-290, en: J.L. Rubio y A. Calvo (editores). *Soil degradation and desertification in Mediterranean environments*. Ed. Geoforma. Logroño.
- Martínez-Mena, M., Álvarez Rogel, J., Albaladejo, J. y Castillo, V.M. 1999. Influence of vegetal cover on sediment particle size distribution in natural rainfall conditions in a semiarid environment. *Catena* 38: 175-190.
- Mataix-Solera, J., I. Gómez, J. Navarro-Pedreño, C. Guerrero y R. Moral. 2002. Soil organic matter and aggregates affected by wildfire in a *Pinus halepensis* forest in a Mediterranean environment. *International Journal of Wildland Fire* 11: 107-114.
- Molina, M.J. y J.V. Llinares. 1998. Effects of fire intensity on the soil physical properties related to structure. Organic matter, aggregate stability and water retention. Páginas: 35-50 en: L. Trabaud (editor). *Fire management and landscape ecology*. International Association of Wildland Fire, Fairfield, Washington.
- Morgan, R.P.C. 1997. Erosión y conservación del suelo. Mundi-Prensa, Madrid.
- Morgan, R.P.C., J.N. Quinton, R.E. Smith, G. Govers, J.W.A. Poesen, K. Auerswald, G. Chisci, D. Torri y M.E. Styczen. 1998. The European Soil Erosion Model (EUROSEM): A dynamic approach for predicting sediment transport from fields and small catchments. *Earth Surface Processes and Landforms* 23: 527-544.
- Poesen, J., Nachtergaele, G. Verstraeten y C. Valentin. 2003. Gully erosion and environmental change: importance and research needs. *Catena* 50: 91-103.
- Puerto, A., Rico, M., Matías, M.D. y García, J.A. 1990. Variation in structure and diversity in Mediterranean grasslands related to trophic status and grazing. *Journal of Vegetation Science* 1: 445-452.
- Puigdefábregas, J. 2005. The role of vegetation patterns in structuring runoff and sediment fluxes in drylands. *Earth Surface Processes and Landforms*, 30: 133-147.

- Puigdefábregas, J., A. Solé, L. Gutiérrez, G. Del Barrio y M. Boer. 1999. Scales and processes of water and sediment redistribution in drylands: result from the Rambla Honda field site in southeast Spain. *Earth-Science Reviews* 48: 39-70.
- Renard, K.G., G.R. Foster, G.A. Weesies y J.P. Porter. 1991. RUSLE, Revised universal soil loss equation. *Journal of Soil and Water Conservation* 46: 30-33.
- Renard, K.G., G.R. Foster, G.A. Weesies, D.K. McCool, y D.C. Yoder. 1998. Predicting soil erosion by water: a guide to conservation planning with Revised Universal Soil Loss Equation (RUSLE). *Agriculture Handbook*, no. 703, USDA-ARS, Washington, DC.
- Rey, F. 2003. Influence of vegetation distribution on sediment yield in forested marly gullies. *Catena* 50: 549– 562
- Rickson, R.J. y R.P.C. Morgan. 1988. Approaches to modelling the effects of vegetation on soil erosion by water. Páginas: 237-253 *en*: R.P.C. Morgan y R.J. Rickson (editores) *Agriculture. Erosion assesment and modelling*. Commission of the European Communities, Luxemburgo.
- Rubio J.L., Molina M.J., Andreu V., Gimeno-García E. y Llinares J.V. 2005. Controlled forest fire experiments: pre- and post-fire soil and vegetation patterns and processes. *Advances in Geoecology* 36: 313-328.
- Sala, M., J.L. Rubio y J.M. García-Ruiz (editores). 1991. *Soil erosion studies in Spain*. Geoforma Ediciones, Logroño.
- Sánchez, G. y Puigdefábregas, J. 1994. Interactions of plant-growth and sediment movement in semiarid slopes. *Geomorphology* 9: 243-260.
- Sanroque, P. J.L. Rubio y J. Sánchez. 1983. Evaluación de la erosión hídrica de los suelos. *Anales de Edafología y Agrobiología* 42: 855-875.
- Schlesinger, W.H., J.F. Reynolds, G.L. Cunningham, L.F. Huenneke, W.M. Jarrel, R.A. Virginia y W.G. Whitford. 1990. Biological feedbacks in global desertification. *Science* 247: 1043-1048.
- Sonneveld, B.G.J.S. y M.A. Nearing. 2003. A nonparametric parametric analysis of the Universal Soil Loss Equation. *Catena* 52: 9-21.
- Thornes, J.B. 1985. The ecology of erosion. *Geography* 70: 222-236.
- Thornes, J.B. 1988. Competitive vegetation-erosion model for Mediterranean conditions. Páginas: 255-281 *en*: R.P.C. Morgan y R.J. Rickson (editores) *Agriculture. Erosion assessment and modelling*. Commission of the European Communities, Luxemburgo.
- Thornes, J.B. 1990. The interaction of erosional and vegetational dynamics in land degradation: spatial outcomes. Páginas: 41-53 *en*: J. Thornes (editor) *Vegetation and erosion: processes and environments*. John Wiley & Sons, Chichester, UK.
- Thornes, J.B. y J. Brandt. 1994. Erosion-vegetation competition in a stochastic environment undergoing climatic change and stochastic rainfall variations. Páginas: 306-320 *en*: A.C. Millington y K.J. Pye (editores) *Environmental change in the drylands: biogeographical and geomorphological perspectives*. John Wiley & Sons, Chichester, UK.
- Tisdall, J.M. y J.M. Oades. 1982. Organic matter and water-stable aggregates in soils. *Journal of Soil Science* 33: 141-163.
- Vandekerckhove, L., J. Poesen, D. Oostwoud Wijdenes, J. Nachtergaele, C. Kosmas, M.J. Roxo y T. De Figueiredo. 2000. Thresholds for gully initiation and sedimentation in Mediterranean Europe. *Earth Surface Processes and Landforms* 25: 1201–1220.
- Wainwright, J. 1994. Antropogenic factors in the degradation of semi-arid regions: A prehistoric case study in southern France. Páginas: 285-304 *en*: A.C. Millington y K.J. Pye (editores) *Environmental change in the drylands: biogeographical and geomorphological perspectives*. John Wiley & Sons, Chichester, UK.
- Wischmeier, W.H. y D.D. Smith. 1965. Predicting rainfall-erosion losses from cropland east of the Rocky mountains. *Agriculture Handbook* n° 282.
- Wischmeier, W.H. y D.D. Smith. 1978. Predicting rainfall-erosion losses. A guide to conservation planning. *USDA Agriculture Handbook* n° 537.
- Xu, J. X. 2005. Precipitation–vegetation coupling and its influence on erosion on the Loess Plateau, China. *Catena* 64: 103– 116.

CAPÍTULO 12

La luz como factor ecológico y evolutivo para las plantas y su interacción con el agua

Fernando Valladares, Ismael Aranda y David Sánchez-Gómez

Resumen. *La luz como factor ecológico y evolutivo para las plantas y su interacción con el agua.* La radiación disponible influye en numerosos procesos fisiológicos, morfo-genéticos y reproductivos de plantas y animales, y afecta de forma muy significativa al funcionamiento del ecosistema. Sin embargo, la información sobre la luz disponible en los ecosistemas mediterráneos y su gran heterogeneidad espacial y temporal es muy escasa y los estudios sobre las respuestas de las plantas a la luz son dispares e incompletos. La ordenación de las especies vegetales según su tolerancia a la sombra se apoya en gran parte en observaciones personales carentes de datos cuantitativos. Los ejemplares de una misma especie que crecen a pleno sol son claramente diferentes de los que crecen a la sombra debido a la plasticidad fenotípica que muestran todas las plantas. Tradicionalmente se ha pensado que la estrategia de tolerancia a la sombra de las distintas especies se apoyaría en los mismos rasgos fenotípicos que se observan en los ejemplares de sombra cuando se los compara con los de sol: hojas delgadas, mayor superficie foliar por unidad de biomasa, poca biomasa en raíces y una tasa de respiración baja. Sin embargo las especies tolerantes de sombra muestran a veces los rasgos contrarios, sobre todo en la fase de plántula.

Una capacidad de aclimatación alta frente a un cambio ambiental aumenta las probabilidades de sobrevivir a las nuevas condiciones que se generan tras la apertura de un claro en el bosque. Sin embargo, se ha visto que no todas las especies son igualmente plásticas y que muchas especies mediterráneas muestran una plasticidad reducida, lo cual se ha interpretado como una respuesta conservativa en un ambiente adverso. De hecho en varios trabajos se ha observado que las especies más plásticas no fueron las que mostraron mayor supervivencia.

La luz y el agua son dos factores que co-varían e interaccionan, particularmente en ambientes secos, por tanto las respuestas de las plantas a la luz y su tolerancia a la sombra están muy afectadas por la disponibilidad hídrica. En este sentido, los mecanismos de integración fenotípica que optimizan el comportamiento de las plántulas en respuesta a los dos factores de manera individualizada, no tienen porque expresarse de la misma manera cuando ambos factores influyen simultáneamente sobre la respuesta funcional y morfológica de la planta. Mientras en zonas abiertas de matorral la facilitación tiende a predominar y la sombra de estos arbustos favorece el asentamiento de otras especies, en sistemas forestales cerrados el efecto beneficioso de la sombra es con frecuencia eclipsado por la competencia por el agua. En general se ha propuesto que la facilitación predomina en sistemas áridos o poco productivos. No obstante, los efectos de la interacción que se pueden identificar en cada caso varían dependiendo sobre todo de la variable de respuesta (ecofisiológi-

ca, crecimiento, supervivencia), de las especies que interaccionan y de las características climáticas concretas de cada año. Las complejas interacciones agua-luz pueden dar lugar a situaciones paradójicas como que la sequía sea más intensa a la sombra que al sol por competencia con la vegetación establecida (sombra seca). La regeneración de muchas especies características del bosque mediterráneo se puede ver comprometida en un escenario de cambio global, ya que al abandono del campo, con la consiguiente disminución de la heterogeneidad ambiental y de la disponibilidad lumínica al cerrarse el dosel, se une un oscurecimiento global de la atmósfera y una aridez creciente.

Summary. *Light as an ecological and evolutionary factor for plants and its interaction with water.* The available radiation influences many physiological, morpho-genetic and reproductive processes of plants and animals, and significantly affects the overall functioning of the ecosystem. However, the information on the light available in Mediterranean ecosystems and its remarkable spatial and temporal heterogeneity is scant and the studies on plant responses to light are incomplete. The ordination of Mediterranean species according to their shade tolerance is based on personal observations lacking quantitative data. Different individuals of a given species growing in the sun and in the shade exhibit contrasting morphologies and physiologies due to the phenotypic plasticity observed in all plants. It has been traditionally considered that the strategy to cope with shade would rely on the same processes as those observed in the sun-shade comparisons of individuals within the same species: thin leaves, high leaf surface area per unit of biomass, reduced root biomass and low transpiration rates. However, shade tolerant species tend to exhibit the reverse trend at least at the seedling stage. A great acclimation capacity should increase survival after the opening of a forest gap. However, not all species are equally plastic and Mediterranean seedlings have been suggested to exhibit a reduced plasticity as a consequence of a conservative resource use in adverse environments. In fact, several studies have shown that the most plastic species did not show the highest survival. Light and water co-vary and interact, particularly in dry habitats, and plant responses to light are significantly influenced by water availability. While in many open habitats dominated by shrubs facilitation is the most frequent type of interaction and the shade cast by these shrubs favours establishment and growth of many seedlings, in dense forest ecosystems the beneficial aspects of shade are frequently eclipsed by the competition for water with the established vegetation. It has been suggested that facilitation predominates in arid or little productive environments. However, the effects of plant-plant interactions vary depending on the response variable (ecophysiological, growth, survival), the species studied and the particular climatic conditions of each year. The complex interactions between water and light lead to paradoxical situations where drought can be more severe in the shade than in full sunlight (dry shade conditions). The regeneration of many species characteristic of Mediterranean forests and shrublands could be hampered in a global change scenario, since abandonment of traditional practices, which leads to a decreased environmental heterogeneity and mean light availability in the understory, co-occur with a global dimming of the atmosphere and an increased aridity.

1. La radiación en los sistemas naturales: fotobiología para ecólogos

El tipo y la cantidad de radiación disponible influye en numerosos procesos fisiológicos, morfogenéticos y reproductivos de plantas y animales, y afecta de forma muy significativa al funcionamiento general del ecosistema (Kohen *et al.* 1995). El ambiente lumínico en general, y la intensidad lumínica promedio en particular, es un componente muy importante del nicho de regeneración de las plantas (Canham *et al.* 1994; Kobe 1999) (ver Capítulo 3). La radiación desencadena diversos procesos evolutivos en los que entran en juego desde la adaptación a la radiación media disponible, hasta la coevolución entre animales y plantas o parásitos y huéspedes, pasando por la flexibilidad o plasticidad para acomodarse a los cambios espaciales y tem-

porales de la radiación (Valladares, 2001b). Pero para comprender la importancia de la luz como factor ecológico y evolutivo es preciso contar con buenas mediciones de la misma y no sólo con estimas subjetivas de la disponibilidad de luz en condiciones naturales (Cuadro 12.1).

Hay cuatro rasgos principales de la radiación que tienen relevancia ecológica y evolutiva y que merecen su descripción y estudio particularizado: la intensidad, la calidad o espectro, la direccionalidad, y la distribución en el tiempo y en el espacio (Canham *et al.* 1990, Valladares, 2003). La radiación en condiciones naturales es muy variable para todos estos factores y es la propia vegetación, en general, una de las principales causas de esta variabilidad y a la vez una de las principales afectadas por ella (Canham *et al.* 1994, Nicotra *et al.* 1999). La apertura de claros en el dosel del bosque, por ejemplo, supone uno de los cambios lumínicos

CUADRO 12.1

LA MEDICIÓN DE LA LUZ EN LOS SISTEMAS NATURALES

La deficiencia de nuestra comprensión de la luz como factor ecológico y evolutivo en ecosistemas mediterráneos se deriva en buena forma de la escasez de **cuantificaciones precisas del ambiente lumínico** de las plantas. El uso de categorías muchas veces arbitrarias como “sol” y “sombra” para definir el ambiente lumínico de una hoja o de una planta es habitual pero inadecuado, ya que la luz es en realidad una característica continua y lo que es “sombra” para unos autores entra dentro del rango de “sol” para otros. La radiación debe cuantificarse, y las **unidades de más utilidad en ecología** son μmoles de fotones por metro cuadrado y segundo (densidad de flujo fotónico, PFD), particularmente dentro de las longitudes de onda fotosintéticamente activas que van desde los 400 a los 700 nm (PAR). La radiación expresada en unidades de energía (cada fotón tiene asociada una energía inversamente proporcional a su longitud de onda), generalmente en watos por metro cuadrado, es útil cuando más que la supervivencia, el crecimiento o la fotomorfogénesis de las plantas lo que interesan son aspectos relativos al balance energético de hojas y plantas (temperatura, evaporación, transpiración).

La radiación se puede medir directamente con **sensores** sensibles a distintas bandas del espectro (PAR, ultravioleta, infrarrojo) o con fotodiodos (alternativas más económicas a los sensores), o bien mediante **técnicas indirectas**, como la fotografía hemisférica o papeles y emulsiones sensibles a la radiación (Percy 1989, Lieffers *et al.* 1999). En ocasiones se combinan métodos ópticos con sensores modificados o montados en serie (ceptómetros, analizadores del dosel vegetal). El inconveniente de los sensores, además de su precio, es que dan valores puntuales y por tanto poco representativos, a menos que se registren en continuo durante periodos largos. Para estimar la radiación disponible en el sotobosque mediante medidas puntuales con sensores es preciso realizarlas en días nublados o en momentos en que no haya sol, y expresarla como proporción respecto a la radiación medida en el exterior del bosque, lo cual se ajusta razonablemente bien a la disponibilidad real de luz (Messier y Puttonen 1995, Engelbrecht y Herz 2001). La **fotografía hemisférica** (o sistemas basados en el mismo principio como el LAI2000 de la casa LiCor), que también debe hacerse en condiciones de cielo nublado o sin sol, permite estimar de forma integrada y tanto para días concretos como para todas las estaciones del año, las fracciones de luz solar directa e indirecta que llega al lugar donde se ha tomado la foto respecto a las que llegan a un lugar de la misma latitud totalmente despejado (Roxburgh y Kelly 1995, Bellow y Nair 2003). La fotografía hemisférica tiene una gran versatilidad y es por tanto utilizada en una amplia gama de estudios ecológicos (Gómez *et al.* 2004, Niinemets *et al.* 2003, Valladares *et al.* 2004a) (véase Apéndice de fotos e imágenes). No obstante, su resolución es limitada en sombras muy oscuras (Machado y Reich 1999). Los papeles y emulsiones sensibles a la luz son alternativas muy económicas que permiten una estima aproximada de la radiación que ha incidido en un sitio durante periodos de horas a unos pocos días, y son útiles para medidas simultáneas en muchos sitios (Pugnaire *et al.* 2004). Una medida muy informativa es la **proporción rojo-rojo lejano** (radiación a 660 nm dividida por la radiación a 730nm), ya que ésta se ve reducida por la cubierta vegetal y la mayoría de las plantas son muy sensibles a valores bajos en esta proporción. La proporción rojo-rojo lejano se puede medir mediante espectro-radiómetros o bien mediante sensores comerciales diseñados específicamente como el de la casa Skye Instruments.

Cuando la radiación lumínica **se expresa como porcentaje** de la que existe a cielo abierto, deben darse además **valores absolutos promedio** de esta última. No es lo mismo una sombra del 10% (i.e. 10% de la radiación que llega al ecosistema) en un hábitat semiárido del sur de la península Ibérica que en uno frecuentemente nublado del centro de Europa: mientras en el primer caso 10% significa unos 5 moles de radiación fotosintéticamente activa (PAR) por metro cuadrado y día, lo cual es suficiente para la mayoría de las plantas, en el segundo podría ser menos de $1 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ lo cual compromete el crecimiento de muchas especies. Del mismo modo no es la misma cantidad de radiación una sombra del 10% en verano que en invierno o a latitudes tropicales, que a templadas o subpolares.

más bruscos y uno de los principales agentes dinamizadores de las poblaciones y comunidades de animales y plantas del bosque (Valverde y Silvertown 1997). Estos claros tienden a cerrarse rápidamente mediante el crecimiento lateral de las ramas de los árboles que permanecen en pie, pero el desarrollo más espectacular suele darse en el sotobosque, donde especies de crecimiento rápido son capaces de aprovechar la mayor disponibilidad de luz y ocupar en poco tiempo el espacio libre (Denslow, 1987). El análisis de la variabilidad de la luz en el sotobosque, así como de sus causas y consecuencias, supone una de las mejores aproximaciones al estudio de la luz como factor ecológico y evolutivo, y de este conocimiento se pueden extraer conclusiones robustas sobre dinámica forestal que pueden derivar en directrices para la gestión adecuada de los bosques (Valladares 2003, 2004a).

La luz que llega al sotobosque puede ser de hasta cinco colores diferentes (Endler, 1993). Lo más habitual es que la radiación filtrada y reflejada por las hojas del dosel se enriquezca en verde al llegar al sotobosque, al ser el verde un color que no absorben las clorofilas, y se empobrece en rojo, color que por el contrario es eficazmente absorbido por estos pigmentos. Esto genera un cambio espectral muy característico, la disminución de la proporción rojo:rojo lejano, que las plantas perciben mediante sus fitocromos y que les permite detectar la presencia de plantas vecinas y por tanto la inminente competencia por la luz (Ballaré *et al.* 1987). Además de verdoso, el sotobosque puede ser azulado (cuando el sol es bloqueado por los árboles, pero amplios sectores de un cielo muy despejado reflejan radiación hacia el sotobosque), anaranjado (cuando tan solo el sol, y no amplias regiones del cielo, llega al sotobosque a través de pequeñas aperturas en un dosel muy cerrado o bien al atardecer), blanquecino (cuando predomina el cielo nuboso o hay niebla) o púrpúreo (a primeras y últimas horas del día). Estos cambios espectrales de la luz afectan al color de los objetos y por tanto afectan principalmente a los animales que eligen flores o frutos, perciben rivales, huéspedes o presas, y se posicionan en función de la forma y el color de los objetos (Barbosa y Wagner 1989, Valladares 2004a). Un cambio espectral importante es el empobrecimiento en radiación ultravioleta de la luz del sotobosque, lo cual modifica la visión que tienen numerosos insectos de las flores y frutos (Barbosa y Warner 1989).

La luz solar directa tiene un fuerte componente direccional, generando sombras nítidas y contrastadas, mientras que la luz reflejada en las nubes, hojas y ramas de doseles cerrados y en el cielo es multidireccional (llamada indirecta o difusa por este motivo) y genera sombras vagas e imprecisas. Ambos tipos de luz son importantes en el sotobosque, pero la luz difusa es proporcionalmente más importante que en el exterior del bosque (Canham *et al.* 1990, Roderick *et al.* 2001). Las plantas del sotobosque tienden a optimizar la captura de la escasa luz evitando el sombreado mutuo entre las hojas del follaje; esto en si mismo demuestra que las plantas perciben la dirección predominante de la luz y responden orientando adecuadamente el follaje hacia las regiones más luminosas de su entorno (Percy *et al.* 2004). La luz polarizada es importante precisamente por su notable direccionalidad, la cual es aprovechada por los insectos para numerosas actividades, desde orientarse hasta alimentarse, pasando por la selección de pareja o huésped y la dispersión (Barbosa y Wagner 1989). La luz polarizada es proporcionalmente más importante al amanecer y al atardecer, y factores como la nubosidad, el humo o los cristales de hielo en la atmósfera tienden a atenuarla.

Finalmente, la luz del sotobosque es muy variable en el tiempo y en el espacio (Fig. 12.1). Esta gran variabilidad permite la segregación de nichos y la coexistencia de especies activas en distintos momentos o presentes en distintos micrositios del sotobosque (Nicotra *et al.* 1999, Beckage *et al.* 2000, Beckage y Clark 2003). La variabilidad temporal tiene muy distintas escalas, desde meses hasta horas, minutos o incluso segundos (Percy, 1999). Además, no es lo mismo que una misma cantidad de luz llegue por la mañana o por la tarde, pues pro-

duce distintos colores, está asociada con distintas temperaturas y alcanza a los organismos en distintos estados fisiológicos. La radiación que llega al sotobosque es particularmente variable a lo largo del día como resultado del movimiento aparente del sol y de la distribución de las aperturas grandes y pequeñas que siempre existen en un dosel y por las que puede penetrar la radiación solar directa generando lo que se conoce como *sunflecks* o destellos de sol (Chazdon, 1988). La intensidad de los destellos varía mucho, dependiendo de si la apertura del dosel es suficientemente grande para que se vea el disco solar completo, en cuyo caso la intensidad será la misma que a cielo abierto, o si es menor, en cuyo caso la intensidad es inferior que a cielo abierto y es proporcional al área del disco solar que es visible desde el sotobosque debido al efecto penumbra (Valladares, 1999). El viento al agitar el dosel permite que más luz llegue al sotobosque pero también hace que los destellos sean mas cortos y numerosos, generando una luz aún más dinámica. Las especies difieren significativamente en su capacidad de aprovechar los destellos de sol para captar CO₂ mediante fotosíntesis (Percy 1990, Percy *et al.* 1995, Küppers M y Giersch C, 2000). En general las especies bien adaptadas a la sombra son más eficaces a la hora de aprovechar fotosintéticamente los destellos (Valladares *et al.* 1997). No obstante, algunos aspectos fisiológicos como la rapidez de la inducción de la fotosíntesis por la luz intensa, rapidez que permite aprovechar mejor los fugaces destellos, parecen no estar tan estrechamente relacionados con la tolerancia a la sombra de una determinada especie como se había pensado (Naumburg y Ellsworth 2000).

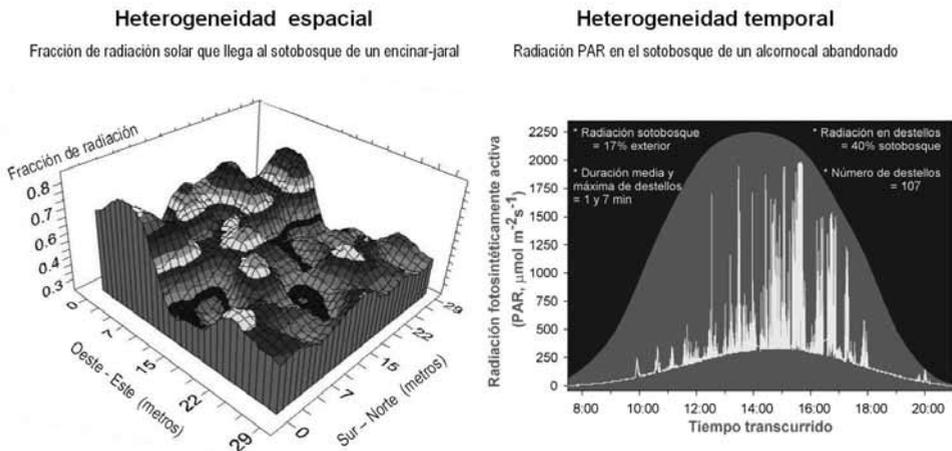


Fig. 12.1. La radiación lumínica que llega al sotobosque de los bosques mediterráneos presentan una notable heterogeneidad espacial (figura izquierda) y temporal (figura derecha). La heterogeneidad espacial queda manifiesta en la representación de la fracción de la radiación incidente que llega al sotobosque en el monte de El Pardo (Madrid); la figura muestra una parcela de 900 m² en la que puede apreciarse como puntos muy próximos entre sí reciben mas del 70% de la radiación disponible en los claros, mientras que otros apenas reciben un 30%; el mapa es resultado de una interpolación de valores obtenidos mediante fotografía hemisférica para 900 puntos (Valladares, 2004). La heterogeneidad temporal se refleja en el ciclo diurno de radiación fotosintéticamente activa (PAR) registrado mediante sensores dispuestos bajo el dosel y en claros de un alcornocal abandonado en el parque natural Los Alcornocales (Cádiz-Málaga) durante un día despejado de principios de verano; las mediciones se realizaron cada 0.5 segundos y dieron lugar a una radiación total en el sotobosque (línea blanca) que representó el 17% de la radiación en los claros (curva gris) y estuvo salpicada por 107 destellos de sol que a pesar de durar sólo 1 minuto en promedio contribuyeron con el 40% de la radiación total disponible en el sotobosque (Valladares y colaboradores, en preparación).

2. Luces y sombras en los ecosistemas mediterráneos

La información sobre otras características de la luz disponible en los ecosistemas mediterráneos que no sea su intensidad promedio es muy escasa, e incluso sobre su intensidad existen pocos estudios comparativos (Valladares 2003, 2004). La gestión del bosque y la disponibilidad de agua son posiblemente los dos principales determinantes de la intensidad de la radiación lumínica que llega a los sotobosques mediterráneos debido a su impacto en la estructura del bosque y en la arquitectura del dosel (Sabaté *et al.* 1999, Scarascia-Mugnozza *et al.* 2000). Revisando los pocos estudios detallados disponibles, se puede concluir que el sotobosque de un bosque mediterráneo con pocas limitaciones hídricas y escasa o nula intervención llega a ser tan oscuro como el de un bosque templado o tropical maduro: la radiación fotosintéticamente activa (PAR) del sotobosque fue de un 2-7% de la radiación disponible fuera del bosque en encinares catalanes e italianos con moderadas limitaciones hídricas y valores de índice de área foliar (LAI) entorno a 4 m²m⁻² (Gracia 1984, Gratani, 1997). Sin embargo, el sotobosque de la mayoría de encinares ibéricos es de un orden de magnitud mas luminoso que estos bosques mesófilos y casi intactos de *Quercus ilex*, con valores promedio de 30-50% de la radiación disponible a cielo abierto y valores de LAI entorno a 1-2 m²m⁻² (Valladares y Guzmán-Asenjo 2006). Esta gran diferencia se debe a que la mayoría de los encinares ibéricos incluyen zonas de matorral con arbolado disperso y ejemplares arbustivos de la propia encina, con un dosel poco denso y continuo.

Los destellos de sol (*sunflecks*), tan importantes para la supervivencia y desarrollo vegetal en bosques tropicales y templados húmedos (Chazdon y Pearcy 1991), apenas han sido descritos en formaciones mediterráneas. Estudios actualmente en curso en alcornocales de Cádiz y en encinares de Madrid muestran que los destellos de sol aportan casi la mitad de la radiación disponible en el sotobosque (Fig. 12.1), porcentaje sólo ligeramente inferior al de otros bosques templados y tropicales maduros (Whitmore 1998). Estos destellos destacan por su gran duración e intensidad (Valladares y Guzmán-Asenjo 2006), por lo que sus potenciales implicaciones fisiológicas son muy diferentes. La radiación en el sotobosque de estos otros bosques maduros es muy escasa (<10% e incluso <5% Whitmore 1998, Canham 1990, Beckage y Clark 2003), los destellos son cortos y de intensidad moderada y por tanto pueden ser aprovechados fotosintéticamente con gran eficiencia (Percy 1990, Valladares *et al.* 1997). En estas condiciones se ha demostrado que los destellos afectan significativa y positivamente a la supervivencia de las plantas del sotobosque (Chazdon 1988, Pfitsch y Percy 1989, Pfitsch y Percy 1994). Los destellos del sotobosque del encinar estudiado fueron muy intensos (la mayoría próximos a la radiación solar directa a cielo abierto) y muy largos (20-30 minutos frente a los pocos segundos de promedio para bosques maduros (Chazdon y Percy 1991). Estas dos características hace a estos destellos poco utilizables fotosintéticamente y por el contrario capaces de generar fotoinhibición (Valladares y Percy 1999, Valladares y Percy 2002). La gran disponibilidad de radiación indirecta en este tipo de sotobosque unida a la gran intensidad y duración de los destellos indica que éstos no sólo no son un recurso importante para muchas plantas del sotobosque de este tipo de formaciones forestales mediterráneas, sino que podrían en muchos casos comprometer el desarrollo y la supervivencia de plantas no aclimatadas a radiaciones intensas.

La estructura espacial de la luz del sotobosque mediterráneo es diferente para las radiaciones directa e indirecta, mostrando la radiación directa un grano mas fino y un patrón espacial mas complejo que la radiación indirecta (Valladares y Guzmán-Asenjo 2006). Esto concuerda con los resultados generales obtenidos en otras formaciones (Percy 1999). Por ejemplo, en medidas realizadas en bosques tropicales empleando sensores se ha comprobado

una autocorrelación (similitud entre puntos próximos entre sí) de grano extremadamente fino para la radiación directa: la autocorrelación espacial disminuyó de 0.40 a 0.03 dejando de ser significativa en sólo medio metro (Chazdon 1988). Por otro lado se ha visto una estructura y escala espacial diferente en la heterogeneidad lumínica de las capas herbácea y arbustiva en el sotobosque de un encinar (Valladares y Guzmán-Asenjo 2006). La heterogeneidad fue de grano más fino en la capa arbustiva, lo cual considerando el tamaño individual de los arbustos indica que dicha heterogeneidad es explotada por distintas hojas de un mismo ejemplar mediante fenómenos de plasticidad fenotípica. Por el contrario, la heterogeneidad de grano más grueso y el menor tamaño de los ejemplares herbáceos hacen que la heterogeneidad lumínica de la capa herbácea sea explotada por distintas micropoblaciones. Esto tiene indudables repercusiones evolutivas, pero hasta ahora no ha sido investigado.

El espectro de la luz del sotobosque podría tener rasgos particulares en zonas mediterráneas secas. Por ejemplo, una característica de la luz del sotobosque de las dehesas mediterráneas, con cielos habitualmente despejados, es su enriquecimiento en luz azul, lo cual no sólo modifica la percepción del color de flores y frutos por parte de los animales, sino que afecta al desarrollo vegetal, ya que las plantas son sensibles a la radiación azul. Otro posible rasgo espectral característico del sotobosque mediterráneo podría venir determinado por las ramas y troncos secos acumulados en el dosel, los cuales no afectan a la proporción rojo:rojo lejano como lo hacen las hojas vivas. Estos bosques podrían generar una luz menos verdosa que sus equivalentes de otras latitudes o de zonas más lluviosas, con las consiguientes implicaciones para las plantas del sotobosque que no “verían” la presencia de competidores a través de sus fitocromos

Las plantas de muchos biomas han sido estudiadas y ordenadas en función de su tolerancia a la sombra (Cuadro 12.2), de su capacidad de tolerar radiaciones intensas y de su plasticidad para adecuarse a distintas intensidades de luz (plasticidad fenotípica y aclimatación) (Cuadro 12.3). Pero este tipo de información es muy escaso para la flora mediterránea.

CUADRO 12.2

TOLERANCIA A LA SOMBRA: ECOLOGÍA, PREMISAS E INCERTIDUMBRES

La disponibilidad de luz determina en buena medida el nicho ecológico de muchas plantas. Un buen ejemplo es el nicho de regeneración de especies forestales en zonas templadas y tropicales, donde es ya clásica la distinción entre especies pioneras que requieren mucha luz y especies no pioneras tolerantes de sombra (ver capítulo 3). Para que la luz pueda explicar la coexistencia de las especies en un determinado hábitat se ha planteado la **hipótesis de segregación interespecífica del gradiente lumínico**, la cual requiere tres premisas (Brokaw y Busing, 2000):

- a) que exista un **gradiente** de disponibilidad lumínica
- b) que las especies muestren una **distribución diferencial** a lo largo de este gradiente
- c) que exista un **compromiso** (*trade-off*) en el rendimiento de cada especie a lo largo de este gradiente de forma que las que se desarrollan bien a la sombra no lo hagan igual de bien al sol y viceversa. Es decir, que se produzcan cambios en la ordenación de las especies cuando se evalúa su rendimiento en distintos ambientes lumínicos (Sack y Grubb, 2001).

Si bien la segregación de nicho en función de la luz ha servido de modelo para un gran número de estudios, pocas veces se han comprobado empíricamente estas tres premisas (Poorter y Arets 2003). A pesar de que diversos estudios han revelado sutiles pero significativas diferencias en la tolerancia a la sombra de especies no pioneras (Agyeman *et al.* 1999), lo cual sugiere que la segregación interespecífica del gradiente lumínico puede explicar la coexistencia de especies forestales, estudios recientes en zonas tropicales muy ricas en árboles y arbustos revelan que hay pocas especies realmente tolerantes a la sombra intensa o que requieran mucha luz ya que la mayoría tienen **requerimientos lumínicos intermedios** y por tanto similares (Wright *et al.* 2003). Para una revisión de la tolerancia a la sombra, estrategias y paradigmas, vease Henry y Aarssen (1997), Reich *et al.* (2003) y Coomes y Grubb (2003).

Existen en la práctica dos **problemas principales** en la definición de la tolerancia a la sombra de una especie determinada:

a) la tolerancia obtenida depende del **protocolo experimental** o la variable que se mida (supervivencia, crecimiento, fotosíntesis, producción de semillas). Así por ejemplo, si se mide la supervivencia o el crecimiento, una especie como la encina (*Quercus ilex*) puede resultar tanto muy tolerante a la sombra como muy intolerante, ya que si bien sobrevive en niveles muy bajos de disponibilidad de luz, prácticamente no crece en sombras oscuras (Retana *et al.* 1999, Valladares *et al.* 2002a). Además, un estimador de crecimiento como el incremento en altura del tallo principal puede dar una información incorrecta ya que lejos de indicar crecimiento puede en muchos casos indicar simplemente una elongación como respuesta de escape a la sombra que no conlleva un incremento de biomasa sino un patrón diferente de asignación de la misma. En este caso el presunto crecimiento indicaría intolerancia a la sombra. Un estimador de vitalidad como la abundancia de follaje y el correspondiente autosombreado entre las hojas puede ser el resultado tanto de una planta en activo crecimiento como el resultado de una planta poco vigorosa incapaz de ajustar la disposición de las hojas para maximizar la captación de luz en la sombra (véase Sterk *et al.* 2003, para un uso incorrecto del grado de autosombreado como estimación de tolerancia a la sombra).

b) la tolerancia a la sombra que se obtiene para una misma especie bajo distintas **condiciones ambientales** puede ser distinta. Por ejemplo, la tolerancia a la sombra varía, con tendencia a disminuir, cuando el agua es limitante (Abrams y Mostoller 1995, Valladares y Pearcy 2002, Sánchez-Gómez *et al.* 2006).

Si bien el **compromiso entre el rendimiento al sol y a la sombra** esta bien probado para la fotosíntesis a nivel foliar, todavía hay dudas sobre como se traduce a nivel de organismo y de comunidad. Mientras algunos trabajos sugieren que este compromiso se mantiene también a nivel de planta entera (Pacala *et al.* 1994), otros muestran que las especies que crecen rápido lo hacen tanto en la sombra como al sol (Kitajima 1994). La cuestión de si la ordenación de las especies según su rendimiento cambia a lo largo del gradiente lumínico, y si cambia por qué, es objeto de debate (Kitajima y Bolker 2003, Sack y Grubb 2003). Este debate se hace aún más complejo si se tiene en cuenta que la ordenación de las especies según su rendimiento en un gradiente lumínico podría estar modulado por la ontogenia. Por ejemplo, cuanto mayor es la planta mayor es la inversión en soporte y menor es el SLA (Specific Leaf Area) y el LAR (Leaf Area Ratio) (Veneklaas y Poorter 1998, Delagrange *et al.* 2004). Esto, a su vez, influye en el punto de compensación lumínica a nivel de planta completa (Kitajima and Poorter 2007). La tolerancia a la sombra en condiciones naturales implica numerosos factores (herbivoría, patógenos, sequía) y debe ser estudiada en **plazos temporales largos** (mas de unos pocos meses). Los estudios en condiciones de laboratorio permiten un buen control de los factores ambientales, pero deben limitarse a plazos temporales cortos para minimizar los artefactos (contenedor, riegos, microclima). Ambos tipos de estudios son necesarios y no excluyentes aunque puedan dar lugar a distintas estimaciones de la tolerancia a la sombra para una misma especie.

CUADRO 12.3

PLASTICIDAD FENOTÍPICA: DEFINICIÓN, ESTIMACIÓN Y CONCEPTOS RELACIONADOS

Plasticidad fenotípica es la capacidad de un genotipo determinado de producir fenotipos diferentes como respuesta a ambientes diferentes (Pigliucci, 2001). En la respuesta de las plantas a la luz, la plasticidad se expresa generalmente como una producción de pocas hojas, más grandes y más delgadas en la sombra respecto al sol (plasticidad morfológica), pero también en una mayor inversión en parte aérea en detrimento de las raíces (plasticidad en la asignación de biomasa o *allocation*) y en una disminución de la tasa respiratoria y del punto fotosintético de compensación lumínica (plasticidad fisiológica), así como en diversos componentes de la reproducción (plasticidad en historia de vida) (Valladares 1999, 2001b). Dado que los organismos son sistemas de **desarrollo integrado**, un cambio ambiental genera un cambio en una *suite* de caracteres y no en un carácter aislado y este cambio influye y es influido por el estado de desarrollo ontogenético del individuo (West-Eberhard 2003, Sultan 2003).

La forma más inmediata de explorar la plasticidad es mediante la representación de una **norma de reacción**, es decir mediante una curva que describa la respuesta de un genotipo a una variación cuantitativa en un parámetro ambiental, el cual se representa en el eje X (Thompson, 1991). De esta norma de reacción se puede cuantificar la plasticidad como la pendiente máxima o como el rango de variación fenotípica total observada que explica el ambiente. Dada la **influencia de la ontogenia** en la plasticidad (i.e. los individuos jóvenes no responden igual que los viejos, un cambio acontecido en una fase de desarrollo afecta a la capacidad de responder a cambios posteriores), es necesario comparar individuos en el mismo estado de desarrollo y no muestreados en una misma fecha puesto que el desarrollo puede haber ido a ritmos diferentes en los distintos ambientes (Wright y McConnaughay 2002). Cuando esto no es posible, se pueden tomar medidas a lo largo del desarrollo y representar una norma de reacción tridimensional (Pigliucci, 1995), en la que el tercer eje esta representado por algún índice de edad o grado de desarrollo como el índice de plastocrón, o bien

emplear las denominadas normas de reacción probabilísticas (Heino *et al.* 2002). Dado que la respuesta al ambiente **no suele ser lineal**, es necesario realizar las estimas de plasticidad a partir de al menos tres condiciones ambientales diferentes (óptimas, subóptimas y supra-óptimas). Estas normas de reacción con tres o más puntos dan lugar a curvas complejas en las que no es factible estimar la pendiente, por lo que se recurre a **índices** que tienen en cuenta el valor máximo y el mínimo y dividen esta diferencia por el valor máximo, dando un valor que oscila entre uno (plasticidad máxima) y cero (cuando los valores máximos y mínimos coinciden y la plasticidad es cero (Valladares *et al.* 2000b). Este índice ha sido empleado en especies mediterráneas como la encina para comparar no sólo la plasticidad entre genotipos sino también para comparar la plasticidad para distintas variables morfológicas y fisiológicas (Valladares *et al.* 2000a, 2002a, Gratani *et al.* 2003) (ver Fig. 12.3). Una forma directa de explorar la existencia de diferencias en la plasticidad fenotípica entre genotipos es mediante la significación del término de **interacción genotipo x ambiente** en un análisis de la varianza. Si esta interacción es significativa, los distintos genotipos reaccionan de forma diferente al ambiente y su plasticidad fenotípica es diferente. Una revisión reciente sobre formas de estimar la plasticidad fenotípica, incluyendo la propuesta de nuevos índices se encuentra en Valladares *et al.* (2006)

Un requisito para los estudios de plasticidad fenotípica es que los organismos sometidos a distintos ambientes sean **genéticamente idénticos**. Cuando no es posible trabajar con clones, es preciso controlar la varianza genética y emplear individuos obtenidos por autocruzamiento, o al menos uniformizar las procedencias y el número de individuos madre de los que se toman las semillas. No obstante, este aspecto no debe tomarse estrictamente: el concepto de genotipo idéntico es relativo al depender de si lo que se comparan son clones, poblaciones, especies, géneros, familias o grupos taxonómicos mayores. Existen numerosos casos en los que el objetivo es la comparación de la plasticidad entre grupos taxonómicos superiores, y en estos casos la variabilidad genética entre individuos de un mismo taxon no es relevante (Pigliucci 2001).

El **término plasticidad** se emplea de forma muy distinta entre ecólogos, evolucionistas, genetistas, y biólogos moleculares o del desarrollo. Para aclarar el uso del término es preciso tener en cuenta si el cambio fenotípico es reversible, afecta a un mismo individuo y si es cíclico, y hacer estas distinciones como proponen Piersma y Drent (2003):

Tipo de plasticidad fenotípica (<i>sensu lato</i>)	Cambio fenotípico reversible	Cambios fenotípicos ocurren en un mismo individuo	Cambios fenotípicos son estacionalmente cíclicos
Plasticidad del desarrollo (i.e. plasticidad <i>sensu stricto</i>)	No	No	No
Polifenismo	No	No	Si
Flexibilidad fenotípica (i.e. aclimatación)	Si	Si	No
Estadios del ciclo de vida	Si	Si	Si

Aunque la terminología relacionada con la plasticidad fenotípica y su distinto uso por los distintos especialistas puede generar cierta confusión, en realidad revela el creciente interés por establecer **sinergias entre disciplinas** para comprender el papel de la plasticidad fenotípica en un mundo cambiante (Rehfeldt *et al.* 2001, Valladares *et al.* 2002a).

3. Sol y sombra: respuestas, tolerancia relativa y adaptación

Los estudios de las respuestas vegetales a condiciones de sombra y de sol son clásicos en ecología y fisiología vegetal. De ellos se ha extraído abundante información sobre los mecanismos que permiten tolerar radiaciones muy bajas o excesivas, los dos extremos del gradiente lumínico, así como ordenaciones de las diversas especies en función de su tolerancia a estos dos extremos (Cuadro 12.2). No obstante, estudios comparativos recientes indican que muchas especies en realidad se solapan en sus preferencias lumínicas, siendo la mayoría intermedias en sus preferencias y pocas estrictamente de sombra o de sol (Wright *et al.* 2003). En general, las plantas más tardías de la sucesión se establecen en la sombra debido tanto a factores externos (e.g. dispersión de semillas) como internos (tolerancia a la sombra, intolerancia a la radiación intensa). Esto ha sido observado fundamentalmente en bosques templados y tropicales (Bazzaz y Pickett 1980, Emborg 1998), y también, aunque con menor frecuencia, en zonas secas, donde el patrón es menos evidente por la interacción luz-agua que desarrollaremos más adelante (Flores y Jurado 2003, Valladares 2003).

La ordenación de las especies vegetales según su tolerancia a la sombra se apoya en gran parte en observaciones personales carentes de datos cuantitativos, aunque las observaciones de distintos autores tienden a coincidir. Coomes y Grubb (2000) mantienen que las dos escalas más robustas de tolerancia a la sombra y ordenación relativa de las especies respecto a ella son la de Ellenberg (1991) para Europa y la de Baker (1949) para América del Norte. Nuestra visión de la tolerancia a la sombra de las plantas está particularmente sesgada en el caso de las especies arbóreas y arbustivas ya que la gran mayoría de estudios se han centrado en las fases juveniles de plántula, y la propia escala de Ellenberg se basa en el hábitat en el que se observan éstas y no en el que ocupan los adultos. Dichas escalas tampoco tienen en consideración los posibles cambios de tolerancia a la sombra en función de la edad del individuo (Rozendaal *et al.* 2006, Poorter 2007).

La sombra es una forma de estrés que limita la fotosíntesis y el crecimiento de las plantas, pero puede ser beneficiosa en ecosistemas áridos al reducir el sobrecalentamiento, la transpiración excesiva y la fotoinhibición que las plantas exhiben en las zonas abiertas (Valladares y Pearcy 1997, Flores y Jurado 2003). La fotoinhibición, que se define como la reducción de la fotosíntesis por un exceso de radiación, es un tipo de estrés que al igual que la sombra afecta de modo importante al rendimiento de las plantas (Long *et al.* 1994, Adir *et al.* 2003). La fotoinhibición puede ser reversible, en cuyo caso se habla de fotoinhibición dinámica, la cual juega un papel de protección del aparato fotosintético, o irreversible (muy lentamente reversible en condiciones de oscuridad o baja iluminación), en cuyo caso se habla de fotoinhibición crónica y es generalmente el resultado de un daño sufrido en el aparato fotosintético (Werner *et al.* 1999, Alves *et al.* 2002, Adir *et al.* 2003). Factores adicionales de estrés como la sequía o las temperaturas extremas incrementan el riesgo y gravedad de la fotoinhibición (Cornic 1994, Flexas y Medrano 2002, Aranda *et al.* 2005). La fotoinhibición se ha estudiado durante más de un siglo (Adir *et al.* 2003), y se ha observado en numerosos estudios de la vegetación mediterránea (Peñuelas *et al.* 1998, García-Plazaola *et al.* 2003, Martínez-Ferri *et al.* 2004), pero su efecto real sobre el rendimiento vegetal bajo los estreses múltiples que las plantas experimentan en el campo apenas ha sido cuantificado (Valladares y Pearcy 1999, Werner *et al.* 2001).

Los ejemplares de una misma especie que crecen al sol son claramente diferentes de los que crecen a la sombra (Fig. 12.2), y tradicionalmente se ha pensado que la estrategia adaptativa de tolerancia a la sombra de las distintas especies se apoyaría en los mismos rasgos fenotípicos que se observan en los ejemplares de sombra cuando se los compara con los de sol: hojas delgadas, mayor superficie foliar por unidad de biomasa, poca biomasa en raíces y una tasa de respiración baja. Sin embargo la evidencia que prueba estas hipótesis basadas en la teoría de optimización es escasa (Reich *et al.* 2003). De hecho las especies tolerantes a la sombra muestran a veces los rasgos contrarios. En una revisión de la literatura, Walters y Reich (1999) encuentran que, en contra de lo esperado, el área foliar específica (SLA) fue mayor, y la proporción de área foliar (LAR) fue menor en las especies tolerantes de sombra que en las intolerantes. Sin embargo, en un estudio de 85 especies leñosas de Estonia, Niinemets y Kull (1994) encuentran que SLA sí fue mayor en especies tolerantes de sombra que en las menos tolerantes para un mismo nivel de radiación. Estas discrepancias son, en parte, debidas a que una misma tolerancia a la sombra puede alcanzarse mediante diferentes combinaciones de rasgos (Marks y Lechowicz 2006). Por ejemplo, el haya y el acebo, ambas tolerantes a la sombra, difieren mucho en SLA y LAR, con el haya conformando el patrón clásico de hojas finas y gran superficie foliar y el acebo con hojas gruesas propias de una tolerancia basada en una larga longevidad foliar (Aranda *et al.* 2002, 2004; Valladares *et al.* 2004a). Por tanto, la evidencia es en ocasiones contradictoria, debido en parte a que la respuesta ecofisiológica a gradientes de un recurso a nivel interespecifico y a nivel de individuo no tienen por qué coincidir (Valladares y Sánchez-Gómez, 2006). También resulta contradictorio el hecho de que en muchos estudios las especies tolerantes a la sombra no resulten más eficien-

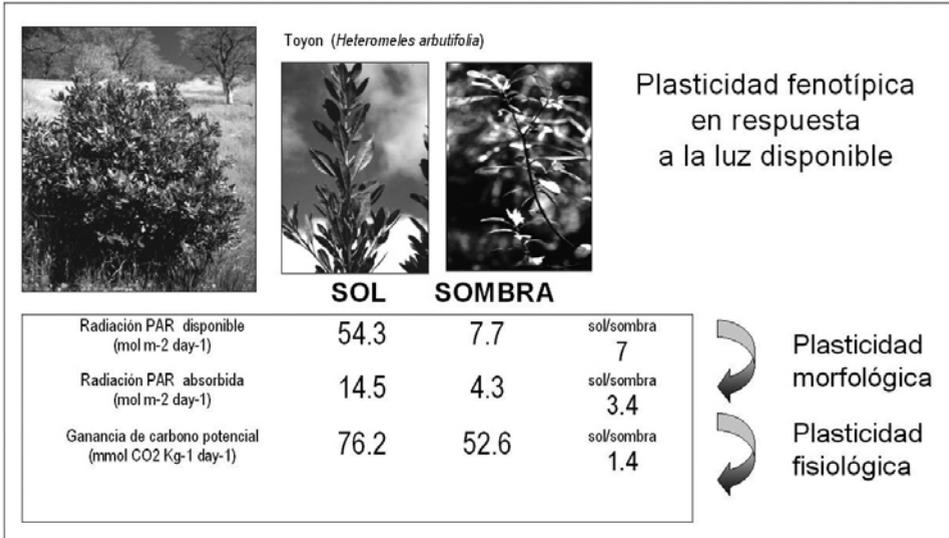


Fig. 12.2. Radiación fotosintéticamente activa (PAR) disponible y absorbida, y ganancia potencial de carbono por fotosíntesis en arbustos de toyón (*Heteromeles arbutifolia*) al sol y a la sombra de encinas (*Quercus douglasii* y *Q. wilzenii*) en California. La radiación PAR disponible generó respuestas tanto en la morfología de hojas y ramas como en la fisiología de las hojas. Estas respuestas en las que un determinado genotipo expresó distintos fenotipos en función del ambiente (plasticidad fenotípica) tuvieron significativas implicaciones funcionales: se pasó de haber 7 veces más radiación PAR al sol que a la sombra a que las hojas de los arbustos al sol absorbieran solo 3.4 veces más PAR que las de aquellos a la sombra (efecto de la plasticidad morfológica), y la relación sol-sombra se atenuó hasta 1.4 veces para la ganancia potencial de carbono de estas hojas (efecto de la plasticidad fisiológica). Elaborado a partir de Valladares y Pearcy (1998).

tes en la captura de luz y en su rendimiento fotosintético que las especies intolerantes a la sombra (Reich *et al.* 2003). Sin embargo esta contradicción se disipa en parte cuando se considera el eje ontogenético (Niinemets 2006). Así especies tolerantes a la sombra que en la fase de plántula no presentan una eficiencia fotosintética mayor que las especies intolerantes a la sombra podrían hacerlo en estadios más maduros. En relación con la tolerancia a la sombra y la sensibilidad a la fotoinhibición sí existe un consenso mayor. Las especies tolerantes a la sombra son más sensibles a sufrir fotoinhibición en zonas abiertas y su longevidad foliar es mayor que la de las especies intolerantes a la sombra. Estos resultados en parte contra-intuitivos pueden ser explicados por el hecho de que la tolerancia a la sombra está basada en la capacidad de sobrevivir durante largo tiempo, gastando poco ya que las ganancias por fotosíntesis son escasas, y para ello unas hojas duras y ricas en compuestos secundarios que disminuyan la pérdida de biomasa por herbivoría son más apropiadas que unas hojas fotosintéticamente muy eficientes (Coley *et al.* 1985, Kitajima 1994). En los pocos estudios con especies mediterráneas se encuentra la misma tendencia contraintuitiva (e.g. hojas gruesas, gran proporción de raíces, etc. en especies tolerantes de sombra), si bien se muestra que varias combinaciones de rasgos dan una tolerancia similar a la sombra en parte debido a la interacción con la sequía (Sack *et al.* 2003).

4. Plasticidad fenotípica, flexibilidad y aclimatación

La constatación de la gran frecuencia de rasgos inducidos ambientalmente (plasticidad fenotípica) en muchos grupos de organismos ha despertado un gran interés por comprobar hasta que punto estas respuestas plásticas son soluciones adaptativas para la vida en ambientes hete-

rogéneos (Relyea 2002, West-Eberhard, 2003). Y las plantas mediterráneas son uno de estos grupos de organismos ya que muestran distinto aspecto cuando crecen en distintas condiciones de luz como todas las especies vegetales, pero la luz es particularmente heterogénea en los ecosistemas mediterráneos. Algunas de las diferencias en ejemplares expuestos a distintos ambientes lumínicos son reversibles y entonces se habla de aclimatación, mientras que otras no, y suele dejarse para ellas el término de plasticidad fenotípica (Cuadro 12.3). La plasticidad de un genotipo y la capacidad de aclimatación de un fenotipo (o genotipo ya expresado) son dos componentes importantes de la tolerancia de la especie al estrés lumínico, ya sea causado por poca o por demasiada luz (Anderson y Osmond, Tognetti *et al.* 1994, Sultan 2000, Yordanov *et al.* 2002b). La plasticidad fenotípica confiere homeostasis, es decir, mantiene una funcionalidad casi constante a pesar de las diferencias en las condiciones ambientales, lo cual se observa con claridad en el rendimiento de ciertas plantas de sol y de sombra, que a pesar de disponer de cantidades de luz muy diferentes, su ganancia de carbono diaria llega a ser similar (Fig. 12.2).

Una plasticidad fenotípica alta aumenta las probabilidades de sobrevivir a las nuevas condiciones ambientales que se generan tras una perturbación natural como la apertura de un claro en el bosque (Bazzaz 1979, Johnson *et al.* 1997, Tognetti *et al.* 1998). Son numerosos los estudios que han abordado la relación entre el carácter sucesional de una especie y su plasticidad fenotípica frente a la luz (Bazzaz y Carlson 1982, Walters y Reich 1996, Valladares *et al.* 2000b, 2002b). Tradicionalmente se ha mantenido la idea de una mayor plasticidad frente a la luz en aquellas especies sucesionalmente tempranas (Bazzaz 1979, Abrams y Mostoller 1995), si bien hay casos en los que no se mantiene dicho patrón (Chazdon 1992, Nicotra *et al.* 1997). La capacidad de respuesta a un incremento abrupto en los niveles de luz, como el que se da en la apertura de un claro, está determinada por la formación de nuevas hojas adaptadas a las nuevas condiciones lumínicas ó bien por la aclimatación de las preexistentes (Tognetti *et al.* 1997, Lovelock *et al.* 1998, Rodríguez-Calce-rada *et al.* 2008). La necesidad de un aumento en los niveles de la irradiancia relativa a través de la apertura de claros es con frecuencia un requisito para que los individuos juveniles de las especies forestales, tanto las tolerantes de sombra como las intolerantes, puedan alcanzar la parte superior del dosel (Canham 1988, Emborg 1998). Es preciso hacer constar, no obstante, que la plasticidad fenotípica de una especie varía o puede variar con la edad del individuo y con ciertos valores para otros factores bióticos o abióticos (Valladares *et al.* 2007). El propio valor adaptativo de la plasticidad puede variar con la edad y con las características del medio ya que es en sí misma un carácter sometido a la acción de la selección natural (Sultan 2004, Bradshaw 2006).

La plasticidad fenotípica de una misma especie (o genotipo) difiere según el rasgo o variable que se examine (Fig. 12.3). De esta forma, se ha observado que la respuesta plástica a la luz en rasgos morfológicos es mayor en especies tolerantes a la sombra, mientras que la plasticidad en rasgos fisiológicos es mayor en especies propias de zonas bien iluminadas (Valladares *et al.* 2002b, Niinemets y Valladares 2004). Esto guarda relación con el hecho de que el área foliar específica (SLA) es el principal determinante de las diferencias interespecíficas en el crecimiento a la sombra, mientras que la tasa fotosintética por unidad foliar (ULR) lo es al sol (Kitajima 1994, Kitajima y Bolker 2003).

Es preciso, no obstante, caracterizar el ambiente lumínico que realmente percibe la planta (i.e. heterogeneidad lumínica funcional), y no registrar el que existe en un hábitat determinado (i.e. heterogeneidad lumínica estructural), asumiendo que éste es el que la planta experimenta. En un estudio comparativo de ambos tipos de heterogeneidad lumínica en un mosaico de matorral y bosque mediterráneo en las faldas de Sierra Nevada, hemos encontrado que la heterogeneidad lumínica que percibe la encina durante su regeneración es muy inferior a la heterogeneidad lumínica de la zona debido a la dispersión no al azar de las bellotas por parte de los arrendajos (Gómez *et al.* 2004). Este hecho podría estar implicado en la baja plasticidad

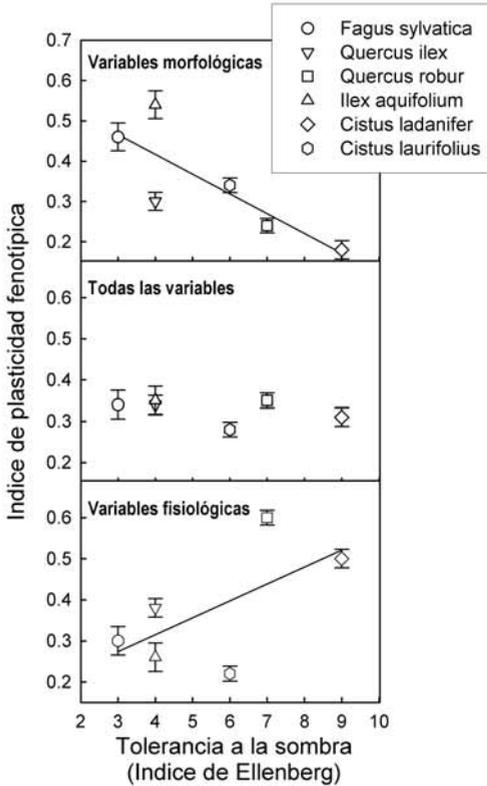


Fig. 12.3. Relación entre el índice de plasticidad fenotípica (*sensu* Valladares *et al.* 2000b) y el índice de Ellenberg de tolerancia a la sombra para variables morfológicas y fisiológicas medidas en plántulas de seis especies leñosas de la península Ibérica (*Fagus sylvatica*, *Quercus ilex*, *Q. robur*, *Ilex aquifolium*, *Cistus ladanifer* y *C. laurifolius*) sometidas experimentalmente a diferentes niveles de sombra durante sus primeros años de vida. Las especies tolerantes a la sombra (valores bajos del índice de Ellenberg) presentaron una mayor plasticidad en variables morfológicas que las especies intolerantes a la sombra, mientras que la situación fue la contraria para las variables fisiológicas. Las especies no difirieron en su plasticidad promedio cuando se tomaron todas las variables en conjunto. Elaborado a partir de Valladares y colaboradores (2002b), de Ellenberg (1991) y de datos inéditos de los autores.

que muestra encima en respuesta a la luz ya que muy rara vez se ve expuesta a pleno sol como juvenil. Por el contrario, la estructura de muchos encinares en metapoblaciones, debido a su grado de fragmentación, podría contrarrestar este efecto, ya que se ha propuesto que una estructura de este tipo favorece la plasticidad sobre la adaptación local (Sultan y Spencer 2002).

En las últimas décadas ha cobrado nuevo ímpetu el clásico debate acerca de la influencia relativa del ambiente y de la información genética (genotipo) sobre la morfología y fisiología de un individuo. Este debate se ha encendido especialmente por las implicaciones que tiene la comprensión de estas influencias sobre el comportamiento humano, como parte del fenotipo de nuestra especie (Fuller 2003). La plasticidad fenotípica representa una forma de escape a esta polémica dicotomía gen-ambiente ya que la plasticidad deriva con frecuencia de interacciones no aditivas y muy complejas entre el genotipo y el ambiente (Pigliucci 2001, West-Eberhard 2003). El concepto de plasticidad fenotípica es usado de formas muy diferentes por distintos científicos (Cuadro 12.3) pero existe en general un interés creciente por establecer sinergias entre disciplinas diversas para comprender el papel de la plasticidad fenotípica de las plantas en un mundo cambiante (Rehfeldt *et al.* 2001, Valladares *et al.* 2002a).

5. ¿Aumenta la supervivencia o la eficacia biológica con la respuesta plástica a la luz?

Hemos visto que las plantas muestran una respuesta plástica a la luz, lo cual lleva emparejado en muchos casos un mejor rendimiento bajo unas condiciones lumínicas dadas. Pero también hemos visto que las especies difieren en su plasticidad fenotípica, por tanto ésta no

ha sido maximizada en todos los casos. ¿Por qué ciertas plantas podrían mostrar una respuesta poco plástica a la luz? Se ha propuesto que una baja plasticidad puede ser el resultado de una especialización en condiciones ambientales adversas (Lortie y Aarssen 1996). De acuerdo con esto, algunos estudios indican que especies leñosas mediterráneas como encinas y coscojas son poco plásticas en respuesta a la luz cuando se las compara con sus equivalentes tropicales como parte de una estrategia general muy conservadora que les permite sobrevivir a múltiples condiciones adversas como sequía y temperaturas extremas (Valladares *et al.* 2002a, Balaguer 2001, Valladares *et al.* 2002a). En estas situaciones adversas, una respuesta muy plástica a unas condiciones momentáneamente favorables puede dar lugar a un fenotipo desequilibrado o costoso de mantener cuando las condiciones retornan a los niveles habituales.

Para que la plasticidad sea adaptativa, la eficacia biológica (*fitness*) de un determinado genotipo promediada entre los distintos ambientes debe ser mayor que la de genotipos menos plásticos. Pero la plasticidad tiene costes añadidos a los costes de producir un fenotipo determinado (DeWitt 1998). Estos costes incluyen el mantenimiento de sistemas sensoriales que perciben los cambios ambientales, costes genéticos, en los que los genes implicados en la plasticidad interactúan con otros genes via pleiotropía o epistasia y se reduce la *fitness*, y costes por inestabilidad en el desarrollo (Relyea 2002). Para la vegetación mediterránea existe muy poca información al respecto, pero desde un punto de vista experimental y mecanicista se ha visto que la supervivencia aumenta, disminuye o no varía con la plasticidad, dependiendo de las condiciones lumínicas e hídricas consideradas (Fig. 12.4). La plasticidad fenotípica de plántulas de dos especies de pino (*P. sylvestris* y *P. pinaster*) y dos de roble (*Quercus pyrenaica* y *Q. robur*) estuvo inversamente correlacio-

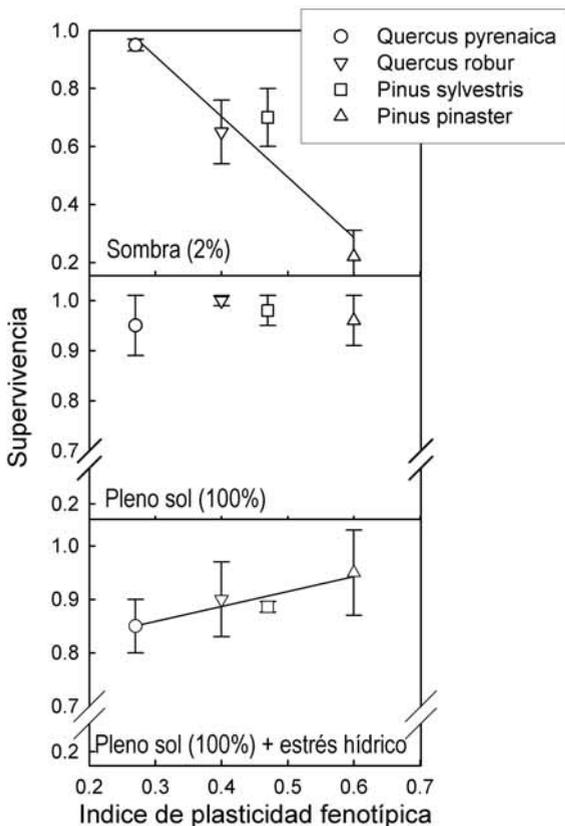


Fig. 12.4. Supervivencia de plántulas de dos especies de pino y dos de roble (expresada como fracción del total inicial de plántulas) sometidas a distintos niveles de sombra y de disponibilidad hídrica en función del índice de plasticidad fenotípica promedio para un amplio número de variables morfológicas y fisiológicas. En condiciones de sombra intensa (radiación disponible igual al 2% de la disponible a pleno sol) la supervivencia disminuyó con la plasticidad, mientras que a pleno sol no hubo relación. Sin embargo, en condiciones de estrés hídrico, la supervivencia a pleno sol aumentó ligera pero significativamente con las plasticidad fenotípica promedio. Elaborado a partir de Sánchez-Gómez *et al.* 2006a.

nada con la supervivencia en la sombra, pero directamente correlacionada con la supervivencia a pleno sol y con estrés hídrico (Fig. 12.4; elaborado a partir de Sánchez-Gómez *et al.* 2006a. Cuando se tomó la supervivencia promediada entre los distintos ambientes, las especies que mostraron mayor supervivencia (como variable relacionada con la *fitness*) fueron las menos plásticas. En un trabajo comparativo de la plasticidad a la luz y la supervivencia de plántulas de encina, coscoja, cornicabra (*Pistacia terebinthus*) y lentisco (*P. lentiscus*), también se observó que las especies más plásticas no fueron las que mostraron mayor supervivencia (Valladares *et al.* 2005). Este mismo resultado se obtuvo en otro estudio llevado a cabo en plántulas de ocho especies mediterráneas (Sánchez-Gómez *et al.* 2008). Estos resultados concuerdan con distintos trabajos que sugieren que los costes de la plasticidad tienen un impacto negativo sobre la evolución de fenotipos óptimos en organismos que viven en ambientes heterogéneos (Relyea, 2002). Se ha propuesto que desde un punto de vista ecológico la plasticidad respecto a la luz sólo es ventajosa en estadios sucesionales intermedios, en los que hay una gran heterogeneidad espacio-temporal de la luz y una respuesta plástica como la elongación para evitar vecinos competidores puede dar lugar a una mayor supervivencia y eventualmente *fitness* (Henry y Aarsen 1997).

6. Interacción luz-agua: compromisos en la asignación de recursos, correlación en las tolerancias y segregación del nicho ecológico potencial

La luz y el agua son dos factores que co-varían e interaccionan, particularmente en ambientes secos, por tanto las respuestas de las plantas a la luz van a estar muy afectadas por la disponibilidad hídrica (Valladares y Pearcy 1997). Los gradientes de luz y de agua, y consiguientemente las respuestas vegetales asociadas, se dan tanto dentro del follaje de una planta individual, como en el dosel de un bosque o en los transectos claro-sotobosque de un ecosistema (Niinemets y Valladares 2004). El estrés hídrico, como cualquier otro estrés, limita la capacidad de la planta de emplear fotosintéticamente la luz que absorbe. Por tanto altera la tolerancia a la sombra (o a pleno sol) de forma que ésta tolerancia es en realidad un concepto relativo y no absoluto para cada especie. De hecho, en un estudio con plántulas de robles y pinos hemos comprobado que la tolerancia a la sombra se ve afectada por el estrés hídrico, aunque el efecto difirió entre especies y no es factible generalizar (Sánchez-Gómez *et al.* 2006b).

A nivel de planta entera y de una forma muy simplificada, cabe plantear que si una planta creciendo en condiciones limitantes de agua y luz invierte mucha biomasa en su parte aérea para captar luz, quedará en mala situación para captar agua y viceversa (Tilman 1988). Esto sería un primer marco conceptual para la existencia de limitaciones en la tolerancia de una especie a la sombra y a la sequía, ya que la captación de ambos recursos, luz y agua, no puede ser maximizada simultáneamente (Valladares 2001a). Smith y Houston (1989) han propuesto un modelo de dinámica de comunidades en el que aplican el principio de que la tolerancia a un estrés (baja temperatura, luz o agua) es alcanzada a cambio de una reducción de la capacidad máxima de crecimiento. Como resultado de este modelo, la tolerancia a la sombra estaría correlacionada con la necesidad de agua. Las características anatómicas y morfológicas de las plantas determinarían de este modo que las especies tolerantes a la sombra no puedan tolerar también la sequía, lo que se conoce como compromiso (*trade-off*) entre la tolerancia a la sombra y a la sequía (Smith y Houston 1989). Analizando los valores de los índices de Ellenberg para la tolerancia a la sequía y a la sombra de la flora europea hemos comprobado que predominaron las especies intolerantes a la sombra y las que tuvieron una tolerancia intermedia a la sequía sobre un total de 2458 especies (Fig. 12.5). Cuando cruzamos los valores de tolerancia a ambos factores encontramos que las especies más tolerantes a la sequía son menos tolerantes a la sombra, apoyando empíricamente el modelo propuesto por Smith y Houston (1989). Algo parecido se ha obtenido al analizar las tolerancias a la sombra y a

la sequía en casi un millar de especies leñosas del hemisferio norte (Niinemets y Valladares 2006). La dicotomía que aparentemente se establece, desde una perspectiva ecológica, entre tolerancia a la sombra y tolerancia a la sequía, solo recientemente empieza a tener su refrendo a la hora del estudio de los caracteres que definen ambos tipos de tolerancia. Así por ejemplo, en un estudio reciente en el que plantas de *Q. suber* fueron sometidas a los mismos niveles de disponibilidad de agua en sombra y sol, se observó que las plantas de sombra mostraban una menor capacidad de puesta en marcha de mecanismos de tolerancia a la sequía como el ajuste osmótico (Aranda *et al.* 2005), o el aumento de la eficiencia en el uso del agua inferida a partir de la discriminación isotópica del C13 (Aranda *et al.* 2007).

No obstante, algunos estudios experimentales recientes apuntan en otro sentido. En un estudio en condiciones controladas de las respuestas de plántulas de *Liriodendron tulipifera* a la luz y a la sequía se observó que la sombra generó un mejor desarrollo independientemente de la disponibilidad o no de agua, y se ha pretendido concluir a partir de este estudio que la sombra tiene un efecto beneficioso en condiciones áridas (Holmgren 2000). Por el contrario, en estudios con juve-

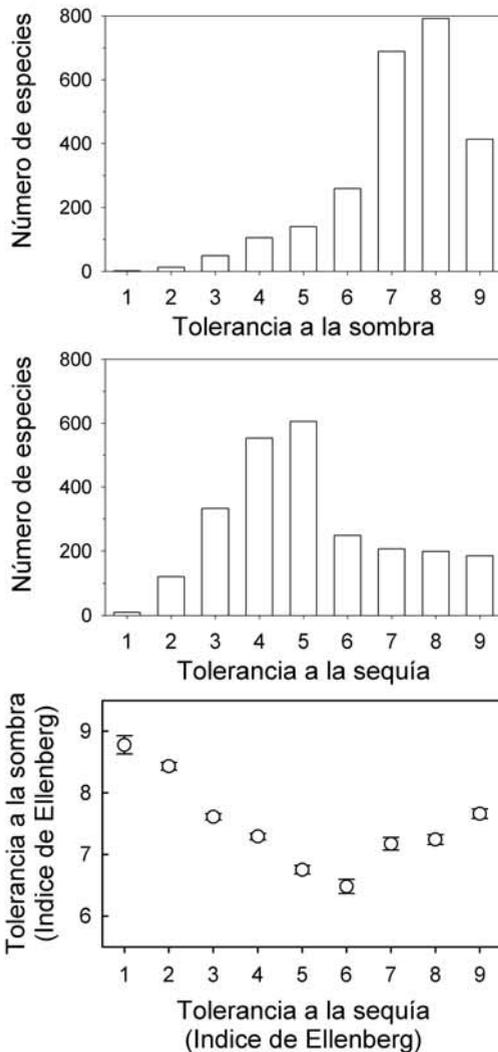


Fig. 12.5. Distribución del número de especies vegetales de la flora europea en función de su tolerancia a la sombra (gráfico superior) y a la sequía (gráfico inferior). Las tolerancias a la sombra y a la sequía están expresadas según la escala semicuantitativa de Ellenberg, que oscila entre 1 y 9, de forma que valores altos indican intolerancia a la sequía e intolerancia a la sombra. Se observa que las especies se distribuyen normalmente respecto a su tolerancia a la sequía y no normalmente respecto a su tolerancia a la sombra (predominan las especies intolerantes de sombra). En el gráfico inferior se muestra el valor promedio de tolerancia a la sombra de las especies agrupadas en función de su tolerancia a la sequía; las barras de error representan el error estándar y todos los intervalos resultaron significativamente distintos (ANOVA, $p < 0.05$) excepto para los valores 7 y 8 de tolerancia a la sequía. Se observa que las especies más tolerantes de sequía son las más intolerantes de sombra y que las especies más tolerantes de sombra presentan una tolerancia media o baja a la sequía. El número total de especies para las que se contó con datos fiables fue de 2458. Elaborado a partir de los datos de Ellenberg (1991).

niles de *Fagus sylvatica*, *Q. petraea* y *Q. pyrenaica* en condiciones submediterráneas se han encontrado efectos negativos de la sombra (Aranda *et al.* 2002, 2004, Rodríguez-Calcerrada *et al.* 2008). Un problema habitual de los ensayos de este tipo es la interacción experimental no deseable entre luz y agua, de forma que en los tratamientos de mas iluminación la sequía es mayor que en los de sombra y viceversa, algo técnicamente difícil de evitar. Además, especies que transpiran más que otras desecan más rápidamente el sustrato y por tanto están sometidas a mayor estrés hídrico que las demás especies del mismo tratamiento. Una forma eficiente de controlar estos artefactos es plantando los ejemplares de la especie diana bajo una malla de sombreado individual rodeados por abundantes ejemplares de una especie de rápido crecimiento que no estén sombreados. El contenido hídrico de la maceta vendrá determinado por éstos últimos ejemplares que son iguales y transpiran de igual modo en todos los casos. Usando este diseño experimental, Sack y Grubb (2002) estudiaron la interacción agua-luz en plántulas de *Viburnum* sp y *Hedera helix* y observaron efectos “ortogonales” entre estos dos factores, es decir, independientes, ya que la sombra redujo el crecimiento en la misma proporción con y sin limitaciones hídricas. Es decir, la sombra y la sequía tuvieron un efecto aditivo (no se si me equivoco pero si es multiplicativo sería interacción... al menos eso es así en los modelos de regresion lineal donde los efectos aditivos son sumas o restas mientras que los multiplicativos implican interacción) sobre el crecimiento, pero no hubo interacción, en otras palabras, el efecto de la sequía no fue proporcionalmente mayor a la sombra. Además, el patrón de asignación de biomasa (*allocation*) en cada nivel de radiación no se vio alterado por la disponibilidad hídrica.

El que las respuestas a la luz y al agua puedan ser independientes sugiere una mayor posibilidad de segregación del nicho ecológico potencial de las distintas especies que coexisten en un hábitat, ya que las especies pueden diferenciarse no sólo por su tolerancia a la sombra, que llevaría implícita una cierta sensibilidad a la sequía según el modelo de Smith y Houston (1989), si no además por su tolerancia a la propia sequía. La limitación de este tipo de estudios experimentales radica en el bajo número de especies que es posible abarcar (en el peor de los casos una, como en el trabajo de Holmgren 2000, generalmente 4-6, sólo en contadas ocasiones en torno a 10, lo cual es aún insuficiente para muchos análisis). Además, extraer conclusiones sobre el impacto de la interacción luz-agua en la facilitación o competencia entre especies a partir de estudios de ésta interacción en condiciones experimentales controladas realizados con unas pocas especies e individuos, tratados de forma separada y en contenedores, es muy aventurado. Un riesgo adicional lo supone el hecho de que mientras una mayor inversión en raíz puede tener consecuencias favorables para el crecimiento y supervivencia en condiciones de sequía en el campo, no suponen ninguna ventaja en contenedores y macetas donde la cantidad de agua en el suelo no suele aumentar con la profundidad. Para lo que éste tipo de experimentos es sólido es para la detección de interacciones, la separación del efecto de cada factor y la identificación de los mecanismos ecofisiológicos y las implicaciones de estas interacciones entre factores para el crecimiento y supervivencia de la especie o especies estudiadas (Valladares 1997). Para interpretar los efectos de esta interacción en la distribución de las plantas es preciso estudiar lo que ocurre en condiciones naturales, aunque el separar los efectos de cada factor resulte aquí poco menos que imposible.

7. Interacción luz-agua en condiciones naturales: la sombra seca y la paradoja edáfica

Diversos estudios de campo han constatado que la disponibilidad de luz y de agua interaccionan, a veces de forma muy compleja, y que por tanto la distribución de las especies y sus respuestas no pueden entenderse sino mediante la combinación simultánea de ambos fac-

tores. Se ha encontrado, por ejemplo, que las asociaciones espaciales entre las especies que componen el dosel del bosque y aquellas del sotobosque son más intensas en las zonas más secas, donde la distribución de las especies tiende a hacerse más discontinua; esto se ha interpretado como un efecto positivo o de facilitación de las especies que componen el dosel en las zonas de menor disponibilidad de agua (Michalet *et al.* 2003). Pero no son pocos los estudios en los que se ha detectado el proceso contrario (Abrams *et al.* 1992, Tschaplinski *et al.* 1998, Valladares y Pearcy 2002). Abrams y Mostoller (1995) observaron en un bosque templado un mayor grado de estrés hídrico en las plántulas que crecían al abrigo del arbolado adulto que en aquellas que lo hacían en el claro de un bosque o en zonas totalmente desarboladas. El fenómeno puede ser crítico en años excepcionalmente secos, y es lo que se ha venido a denominar “sombra seca” (Valladares 2001a).

La sombra seca es algo contraintuitivo en hábitats como los mediterráneos, dada la visión tradicional de entender los ambientes sombreados como los más favorables. Pero el fenómeno de la sombra seca se ve abalado por numerosas observaciones como, por ejemplo, el estudio del estado hídrico de individuos de acebo creciendo a pleno sol o bajo la cubierta de un robledal en el norte de Madrid, en el cual se observó un mayor grado de estrés hídrico al amanecer en los individuos que crecían bajo los robles (Fig. 12.6). La competencia inter-específica con los robles y la interceptación de la lluvia caída en el verano por parte del dosel del robledal son las explicaciones más plausibles de este mayor estrés hídrico a la sombra que en el sol durante los periodos secos. Este fenómeno también se ha llamado “paradoja edáfica” (Montoya y Mesón 1992), ya que el mayor estrés hídrico se da en zonas cuyos suelos son aparentemente más frescos y experimentan una baja demanda evaporativa. Una prueba indirecta de que la sombra seca es debida a la competencia con los árboles que componen el dosel se observó al transplantar brinzales de roble en pinares de distinta densidad: los pinares más densos dieron lugar a potenciales hídricos más bajos, especialmente al final del verano (Fig. 12.7). En cualquier caso es necesario tener en cuenta que el potencial hídrico de las plantas al amanecer no siempre es una medida totalmente representativa de la disponibilidad real de agua por las plantas. Las raíces de los individuos muestreados pueden no siempre hacer buen contacto con el suelo y además se ha visto que la transpiración nocturna no es cero, y ambos efectos pueden contribuir para dar lugar a un desequilibrio planta-suelo en el potencial hídrico al amanecer (Donovan *et al.* 2003).

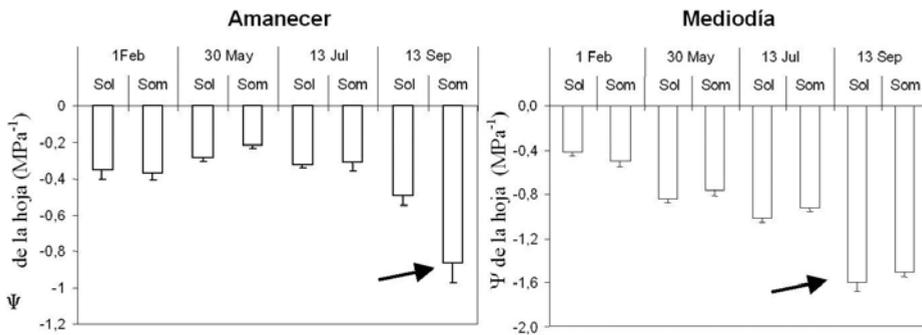


Fig. 12.6. Estado hídrico de distintas poblaciones de acebo (*Ilex aquifolium*) en Montejo de la Sierra (Madrid), evaluado a partir de la medida del potencial hídrico en hojas (Ψ), bajo un robledal (Som) y en una zona abierta (Sol). Aquellos ejemplares de acebo que crecían al abrigo del robledal mostraron un menor Ψ al amanecer al final del verano (flecha). El Ψ medido al mediodía no mostró diferencias entre los árboles crecidos a pleno sol y bajo el robledal (flecha) aunque fue lógicamente más bajo a finales del verano. Elaborado a partir de Rodríguez-Calcerrada *et al.* 2008

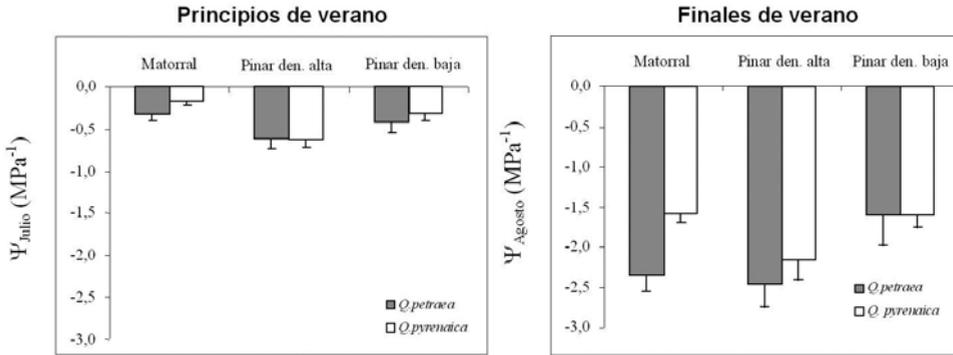


Fig. 12.7. Estado hídrico, evaluado a partir de la medida del potencial hídrico al amanecer, en brinzales de *Quercus petraea* (barras grises) y *Q. pyrenaica* (barras blancas) establecidos bajo tres cubiertas forestales diferentes en cuanto a su estructura y densidad en Montejo de la Sierra (Madrid). En las tres situaciones los brinzales se vieron sometidos a un alto grado de estrés hídrico al final del verano. Un aumento en la densidad de la cobertura de los pinos afectó negativamente a los brinzales de roble de ambas especies al intensificar la competencia por el agua. La cobertura de matorral generó un estrés hídrico mayor en *Q. petraea* que en *Q. pyrenaica*. Elaborado a partir de Rodríguez-Calcerrada *et al.* 2008

Otro aspecto contraintuitivo que hace que la sombra en ambientes mediterráneos secos pueda no ser tan favorable como se ha pensado es la gran incidencia que la fotoinhibición llega a tener en la fisiología de las plantas de sombra. Esta fotoinhibición es debida a la combinación de la sequía, que limita la capacidad fotosintética de las plantas de aprovechar la luz, y de los destellos de sol, que son en general largos e intensos en el sotobosque mediterráneo (Valladares y Guzmán-Asenjo 2006). Al retornar tras el destello a la luz tenue de la sombra, la reducida eficiencia fotoquímica resultante de la fotoinhibición que han sufrido las plantas hace que el balance de carbono sea más negativo que en plantas de sol con una fotoinhibición similar, pero para las cuales la radiación es muy abundante y por tanto una baja eficiencia en su utilización no es tan perjudicial (Valladares y Pearcy 2002).

No obstante, la sombra puede ser beneficiosa en zonas secas por diversos motivos. Uno de ellos se basa en el hecho de que muchos árboles y arbustos realizan una elevación pasiva del agua por las raíces (*hydraulic lift*), lo cual aumenta la disponibilidad de agua en las capas más superficiales del suelo y favorece a las especies o individuos de raíces someras (Caldwell y Richards 1989). Pero este efecto tiene lugar en paralelo con la competencia de las raíces de los árboles por recaptar esta agua, y el balance entre uno y otro proceso depende en muchos casos de lo lluvioso que sea un año determinado, siendo la elevación pasiva prácticamente nula en años muy secos (Ludwig *et al.* 2003). De hecho, en un estudio en las sabanas semiáridas de África se muestra cómo el efecto beneficioso causado por la elevación pasiva del agua se vio eclipsado totalmente por el efecto negativo debido a la competencia por el agua con las propias raíces de los árboles (Ludwig *et al.* 2004). En apoyo de esta idea de que la sombra no es necesariamente favorable para el desarrollo vegetal en zonas de matorral y bosque mediterráneo, ciertos estudios revelan que las plantas no reclutan en general en la sombra ya que no se encuentra una relación significativa entre cobertura y abundancia de plántulas (Lloret 1998).

Así pues el fenómeno de la “sombra seca” está muy influido por el régimen de precipitaciones de cada año en concreto y es, además, muy dependiente de la topografía y de las características edáficas locales. Por tanto, no es posible generalizar sobre lo común del fenó-

meno aunque cabe pensar que en los escenarios de cambio climático previstos para el siglo XXI (IPCC 2001), la sombra seca será cada vez más frecuente. De esta forma, la regeneración natural de muchas especies que requieren de la sombra para su establecimiento o bien que es allí donde sus propágulos son acumulados con mayor frecuencia se podría ver comprometida por una limitaciones hídricas que son particularmente negativas en el sotobosque. Ello podría tener importantes repercusiones en especies que encuentran en los bosques mediterráneos su límite sur de distribución, tal como se ha mostrado para el pino silvestre (*Pinus sylvestris*) y el acebo (*Ilex aquifolium*), dos especies que requieren de la sombra del sotobosque para su regeneración natural en ambientes secos del centro y sur de la Península Ibérica (Castro *et al.* 2004, Valladares *et al.* 2004).

8. Interacción luz-agua: ¿facilitación o competencia?

Las plantas pueden encontrar numerosos beneficios en su asociación con otras plantas, siendo la sombra sólo uno de ellos. Esto da lugar a plantas que actúan de “nodriza” (*nurse*) y facilitan el crecimiento de otras que resultan “protegidas” (*protégé*), lo cual puede ser empleado para mejorar la reforestación de ciertas zonas (ver capítulo 13). En general, los distintos beneficios se obtienen simultáneamente, y resulta una vez más difícil precisar cual es el que más afecta a las plantas protegidas y determina el balance de la interacción. Los principales beneficios que las plantas nodrizas suponen para las plantas protegidas son: 1) efecto tampón de las temperaturas, tanto altas como bajas, 2) mayor disponibilidad de agua, por elevamiento hidráulico, mejor infiltración y menor evaporación del agua, 3) mayor disponibilidad de nutrientes en el suelo, 4) protección frente a herbívoros y daños mecánicos por viento, caída de objetos etc, 5) soporte físico, importante sobre todo para especies trepadoras, 6) reducción de la compactación del suelo, 7) menor erosión del suelo (Flores y Jurado 2003), a los que hay que añadir, 8) protección frente a la fotoinhibición. No obstante, las plantas se encuentran a veces bajo otras plantas no ya por los beneficios que las nodrizas les reportan sino porque sus semillas tienden a acumularse bajo el dosel de estas últimas, ya sea por fenómenos pasivos (trampa de semillas en zonas de escasa vegetación) o activos (dispersión no al azar de semillas por aves, insectos, mamíferos, ver capítulos 3 y 8). Mientras que se ha hipotetizado que la distribución de las plantas en zonas áridas puede obedecer a compromisos entre la tolerancia a la sombra y a la sequía (Smith y Huston 1989), se ha observado que en éstas zonas las relaciones de facilitación abundan y estas relaciones están lógicamente mediadas por el sombreado bajo restricciones hídricas (Flores y Jurado 2003). Y como hemos visto, la evidencia sobre los efectos de ambos factores sobre la supervivencia y el crecimiento de las plantas es contradictoria. Cabe pues preguntarse si la sombra es en general positiva para el desarrollo de las plantas en zonas mediterráneas y cabe hablar de facilitación, como ha sido observado en diversas ocasiones (Pugnaire *et al.* 1996a, Castro *et al.* 2004), o bien si la sombra supone en realidad condiciones de competencia directa o indirecta entre las especies que interactúan, como también ha sido observado (Tielborger y Kadmon 2000b, Maestre y Cortina 2004a).

En zonas semiáridas como las del sureste de la península ibérica, diversos estudios con el esparto (*Stipa tenacissima*) han revelado que la presencia de las copas de plantas vecinas tiene un efecto positivo para la planta, mejorando el estado hídrico, compensando en parte el efecto de la competencia por agua y aumentando la eficiencia fotosintética de las hojas (Armas 2004). En este tipo de hábitats, los arbustos aislados y las manchas de vegetación constituyen auténticas islas en las que se mantienen importantes niveles de diversidad, la cual parece estar directamente relacionada con el tamaño de los arbustos (Pugnaire *et al.* 1996a, Pugnaire *et al.* 1996b, Maestre y Cortina 2004a).

Aunque los efectos de facilitación parecen predominar en zonas áridas y semiáridas (Pugnaire *et al.* 2004), algunos estudios realizados en condiciones experimentales controladas revelan una menor supervivencia de plántulas de especies leñosas mediterráneas en la sombra de pinares de carrasco (*Pinus halepensis*) que a pleno sol (Fig 12.8), indicando que no todas las especies arbóreas actúan de nodrizas en estos ambientes. Parte de las discrepancias entre los distintos estudios son debidas a las diferentes condiciones locales y especies concretas entre las que se establece la interacción, pero se deben también a las diferentes variables de respuesta medidas en cada estudio, al igual que ocurría con la determinación de la tolerancia a la sombra (Cuadro 12.2). En general, la supervivencia es una medida más integradora del efecto combinado de la sombra y la sequía que el potencial hídrico o la fotosíntesis de las hojas, ya que las medidas ecofisiológicas o incluso el crecimiento pueden verse afectadas por las condiciones puntuales de las medidas y no revelar el resultado final de las interacciones entre las plantas.

Las interacciones entre plantas están mediadas por efectos directos e indirectos, lo cual hace difícil determinar el balance neto de las interacciones. Una forma indirecta de facilitación por sombreado es mediante la eliminación de competidores, tal como ocurre en zonas méxicas templadas donde numerosas especies herbáceas de rápido crecimiento y muy competitivas no toleran la sombra. En un experimento diseñado para determinar el efecto de la sombra y el sol, con y sin competidores, en el crecimiento de plántulas de *Picea abies*, *Abies alba*, *Fagus sylvatica* y *Acer pseudoplatanus*, se observó que la sombra tuvo un efecto directo perjudicial en todas las plántulas y especies herbáceas, y que este efecto fue mayor que la liberación de la competencia (efecto indirecto beneficioso) (Pages *et al.* 2003). El efecto neto fue, pues, negativo en todos los casos, si bien la intensidad del mismo varió entre especies dependiendo de la tolerancia relativa a la sombra de cada una. Este tipo de efecto indirecto es posiblemente de menor importancia en hábitats mediterráneos debido a la limitación impuesta por el agua, pero no existen estudios que lo hayan comprobado.

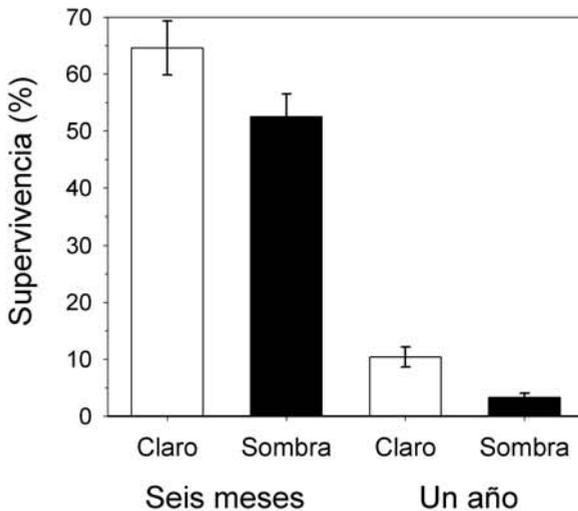


Fig. 12.8. Valores de supervivencia a los seis meses y al año de plántulas de *Rhamnus lycioides*, *Ceratonia siliqua*, *Pistacia lentiscus*, y *Quercus coccifera* transplantadas experimentalmente en claros y a la sombra de repoblaciones de pino carrasco (*Pinus halepensis*) en dos localidades del semiárido alicantino (Orgegia y Xirau, altitud 80-320 m s.n.m., temperatura anual media 18 °C, precipitación anual media 302-358 mm). Las plántulas tenían 9 meses de edad en el momento de plantación. La sombra del pinar medida en primavera mediante cepetómetro fue de entre 8 y 19% de la radiación PAR disponible en los claros. En ambos casos, la supervivencia fue menor a la sombra del pinar que en los claros. Datos extraídos de Maestre *et al.* (2003). Las barras de error indican el error estándar.

Las interacciones entre plantas del tipo nodriza-protégido se han observado en muchos hábitats pero parecen ser más frecuentes en ecosistemas áridos y semiráridos, lo cual sugiere que la aridez es un factor que selecciona positivamente este tipo de interacción (Flores y Jurado 2003). La idea de que las plantas nodrizas actúan como trampa de semillas es la hipótesis más robusta entre las que se han planteado para explicar las interacciones nodriza-protégidos (Flores y Jurado 2003), si bien es indudable el importante papel de las características del suelo para el establecimiento de las especies protegidas (Pugnaire *et al.* 2004). No obstante, el papel real del agua en este tipo de interacción, es decir si es o no más abundante bajo el dosel de las plantas nodriza, permanece incierto.

La sombra seca es, como hemos visto, un problema real observado en bosques templados tanto mediterráneos como no-mediterráneos, muy particularmente en plantaciones de alta densidad. Sin embargo, diversos estudios sugieren que predomina la facilitación en hábitats áridos dominados por vegetación arbustiva dispersa (Gómez-Aparicio *et al.* 2004a, Gómez-Aparicio *et al.* 2004b). En ambos casos (bosques y matorrales), el régimen de precipitaciones de cada año puede hacer cambiar el signo de la interacción, de forma que en años buenos predomina la facilitación pero en años muy secos predomina la competencia, y la facilitación tiende a quedar restringida a determinadas condiciones topográficas locales y a ciertas comunidades arbustivas concretas. Esto no concuerda con conclusiones previas que indican que la facilitación aumenta con la adversidad del hábitat (Pugnaire y Luque 2001), en este caso con la adversidad del año en cuestión. Esta idea encuentra solo apoyos parciales e incluso evidencia contraria en otros trabajos. En un estudio de campo sobre el efecto del sombreado durante diversas estaciones del año se encontró que mientras que la importancia de la facilitación en la supervivencia de las plántulas fue mayor bajo condiciones severas, la importancia de la facilitación sobre el crecimiento de las plántulas no aumentó con la adversidad (Hastwell y Facelli 2003). Incluso los resultados de Maestre (2004a) en el semiárido de Alicante sugieren que el incremento de la aridez por encima de un determinado umbral puede de hecho incrementar las interacciones de competencia. Es indudable que la relación entre facilitación y adversidad ambiental es más compleja de lo que se ha reconocido habitualmente, ya que los efectos de la interacción que se pueden identificar en cada caso varían dependiendo de múltiples factores, sobre todo de la variable de respuesta, de las especies que interactúan y de las características concretas de cada año (Tielborger y Kadmon 2000b, Hastwell y Facelli 2003, Pugnaire *et al.* 2004).

9. Reflexiones ecológicas: de la interacción entre plantas a la sucesión

En ecología de comunidades existen dos ideas principales respecto al control que ejerce el medio sobre la intensidad y signo de la interacción entre plantas. El modelo de Grime (1979) propone que la competencia será tanto más intensa cuanto más productivo sea el hábitat, de forma que en hábitats poco productivos (i.e. baja disponibilidad de agua y nutrientes) la competencia debería ser baja. Tilman (1988) por el contrario propone que los recursos son limitantes en todos los ambientes y que por tanto no cambiará la intensidad de la competencia a lo largo de un gradiente de productividad, sino que se desplazará desde los recursos subterráneos (nutrientes y agua) en zonas poco fértiles a los aéreos (radiación) en zonas más productivas. Esta segunda visión ha encontrado apoyo en otros trabajos (Chapin y Shaver 1985, Wilson y Tilman 1993), pero existe todo tipo de resultados, desde los que no encuentran ninguna relación entre productividad y competencia (Kadmon 1995, Peltzer *et al.* 1998, Cahill 2002), hasta los que encontraron una correlación positiva (Sammul *et al.* 2000, Pugnaire y Luque 2001) o negativa (Davis *et al.* 1998, Goldberg *et al.* 1999). Este tema ha sido poco tra-

tado en ambientes semiáridos o mediterráneos, y los pocos estudios existentes encuentran un aumento de la intensidad de la competencia a medida que aumenta la disponibilidad de agua en paralelo a un incremento de la productividad (Kadmon 1995, Pugnaire y Luque 2001, Cahill 2002).

Esta falta de unanimidad en los resultados puede deberse a que en muchos de estos experimentos no se miden los efectos de los componentes radicular y aéreo de la competencia entre plantas, sino sólo uno de ellos (generalmente el radicular), además del efecto global de la competencia, asumiendo que el debido a la competencia aérea es la resta de ambos (Cahill 2002). Ello implica asumir que la competencia radicular y aérea son independientes, y que la combinación de los efectos que ejercen ambas partes sobre la competencia entre plantas son aditivos (Peltzer *et al.* 1998). Sin embargo, existen evidencias experimentales en invernadero (Wilson 1988) y en condiciones naturales (Jackson y Caldwell 1992) que demuestran que esto no siempre se cumple. Por tanto, el resultado de la combinación de la competencia aérea y radicular puede ejercer un efecto sobre la planta mayor que la suma de los efectos de las dos partes por separado (interacción positiva), menor que la suma de las partes (interacción negativa), o igual que la suma de las partes (no hay interacción).

Otra razón que puede explicar las discrepancias entre estas distintas observaciones, y entre los propios modelos originalmente propuestos por Grime y Tilman, es que consideran la competencia como el único tipo de interacción entre plantas, a pesar de que las interacciones positivas entre plantas son frecuentes en la naturaleza (Bertness y Callaway 1994, Bruno *et al.* 2003). La competencia y la facilitación entre vecinos suelen tener lugar de forma simultánea y son muy difíciles de separar experimentalmente (Holzapfel y Mahall 1999). En comunidades donde la facilitación es importante, los experimentos de exclusión de vecinos indicarán una menor presión competitiva de la que realmente existe (Armas 2004). En un gradiente de productividad en el semiárido ibérico Pugnaire y Luque (2001) encontraron que más que un cambio en la intensidad de la competencia total, lo que se produjo es una disminución de la intensidad de la facilitación al aumentar la productividad. Una vez más, la variable de respuesta medida en cada estudio es determinante. Goldberg *et al.* (1999), mediante un meta-análisis de diversos estudios con distintas especies y niveles de productividad pusieron en evidencia toda una variedad de situaciones dependiendo de la variable de respuesta seleccionada. Si se medía biomasa final y supervivencia de las plantas, la competencia disminuía con la productividad, mientras que la tasa de crecimiento no variaba. Por otro lado, los efectos de las interacciones positivas sobre la biomasa final y la tasa de crecimiento fueron más comunes en los medios de menor productividad, pero fueron más frecuentes en los medios más productivos cuando lo que se medía era la supervivencia.

Las interacciones entre plantas, sean del signo y la intensidad que sean, repercuten en la sucesión ya que establecen las pautas para la coexistencia o el remplazamiento de las especies en el tiempo. La idea que ha prevalecido para interpretar la sucesión secundaria en ambientes áridos es que especies tolerantes a la sombra pero relativamente sensibles a la sequía se establecen bajo el dosel de especies de zonas abiertas, más tolerantes a la sequía, a las que llegan a remplazar (Broncano *et al.* 1998, Rodá *et al.* 1999). Esto se apoya en la idea de que las segundas mejoran las condiciones del hábitat para las primeras, siendo el efecto tanto más importante cuanto mayor es el estrés abiótico (Bertness y Callaway 1994, Callaway y Pugnaire 1999). Sin embargo, la sucesión en los sistemas áridos está poco clara, debido tanto a la relativa escasez de estudios experimentales sobre la misma como a las evidencias contradictorias que sugieren los distintos trabajos. Por un lado, se ha visto que la competencia puede ser importante no sólo en condiciones favorables sino también en los extremos adversos de los gradientes abióticos (e.g.

disponibilidad hídrica, Maestre y Cortina 2004a) y que la variabilidad temporal en las condiciones ambientales hace cambiar el signo de la interacción entre plantas (Tielborger y Kadmon 2000b). Por otro lado, las interacciones entre luz y agua en los sistemas áridos pueden dar lugar a situaciones complejas, con la sucesión detenida por la sequía (Zavala *et al.* 2000) la cual puede ser más intensa en la sombra que a pleno sol (Tschaplinski *et al.* 1998, Tielborger y Kadmon 2000a, Valladares y Percy 2002). Por ejemplo, y como comprobación experimental de las implicaciones ecológicas de la interacción entre factores, las reforestaciones con pino carrasco (*Pinus halepensis*) en el levante español no sólo perjudican a los arbustos mediterráneos establecidos en la zona, por una mayor competencia por el agua, sino que también detienen los procesos sucesionales más característicos (Maestre *et al.* 2003, Bellot *et al.* 2004).

Las plantas mediterráneas tardi-sucesionales (i.e. especies de los géneros *Quercus*, *Arbutus*, *Pistacia*, *Viburnum*, etc. que se establecen en estadios sucesionales más tardíos que las colonizadoras o pioneras) se encuentran con la difícil situación de la sombra seca durante la fase de plántula, mientras que posteriormente, a medida que los ejemplares cobran mayor tamaño y sobrepasan a las plantas nodriza, la sequía se combina con una radiación intensa que conlleva riesgos de fotoinhibición y sobrecalentamiento. En estas condiciones, un fenotipo de sombra que maximiza la captura y utilización de la luz queda expuesto a pleno sol. Aunque siempre hay un margen para la aclimatación del fenotipo a las nuevas condiciones (Cuadro 12.3), los cambios morfológicos y fisiológicos que conlleva esta aclimatación son costosos y comprometen la supervivencia del ejemplar. Además, se ha visto que la plasticidad fenotípica expresada en las primeras fases ontogenéticas de un individuo condicionan (generalmente limitan) su capacidad de respuesta plástica en estadios posteriores (Weinig y Delph 2001, Sultan, 2003). Si bien se ha propuesto que las plantas leñosas mediterráneas parecen tener una plasticidad fenotípica moderada como parte de una estrategia conservadora y se sabe que las especies difieren en su plasticidad (Valladares *et al.* 2000a, Valladares *et al.* 2002a), apenas existe información sobre cómo la combinación de radiación intensa y sequía afectan a ejemplares de sombra de una determinada especie. Tanto la sequía como cualquier otro factor biótico o abiótico puede imponer límites a la plasticidad ante la disponibilidad de luz (Valladares *et al.* 2007). Un reciente estudio ecofisiológico con dos especies del género *Quercus* y dos del género *Pistacia* (consideradas como ahorradoras y derrochadoras de agua respectivamente Vilagrosa *et al.* 2003) ha abordado esta cuestión (Valladares *et al.* 2005). El estudio reveló que los fenotipos de sombra sobrevivieron durante más tiempo a la sequía que los fenotipos de sol, a pesar de la mayor incidencia de la fotoinhibición en los primeros, debido a un menor consumo de agua (Valladares *et al.* 2005). El estudio sugiere, además, que las especies del género *Quercus*, que mostraron alta tolerancia a la sequía, un uso muy conservador del agua y una mayor plasticidad fenotípica, dan buen resultado en las condiciones climáticas que predominan actualmente en la cuenca Mediterránea (sequía estival alternada con lluvias estacionales), mientras que el síndrome opuesto, observado en las especies del género *Pistacia*, sería más ventajoso en escenarios climáticos futuros (o ya presentes en ciertas zonas), caracterizados por una aridez extrema y lluvias erráticas e impredecibles. Estos resultados indican no sólo que las relaciones de facilitación durante una fase del ciclo vital de una especie inciden en su rendimiento y supervivencia posteriores, sino también que el remplazamiento de las especies, o al menos el cambio en las abundancias relativas de cada una de ellas, es algo complejo de predecir debido a la variabilidad climática mediterránea y a las diversas interacciones entre factores que acaban determinando el balance de las interacciones entre las especies de una comunidad. A todo ello hay que añadir la propia variación adaptativa intra-específica e intrapoblacional de las especies, y que en algunos casos podrá atemperar los efectos negativos de un cambio climático en el área Mediterránea, pero en otros no será suficiente para afrontar el cambio, abocando a algunas especies a fenómenos de extinción a nivel local.

10. Implicaciones y perspectivas para la gestión

La gestión del bosque es la gestión de la luz. Las claras, entresacas y podas, todo contribuye a modificar la luz que absorbe el dosel y que deja pasar hasta el sotobosque. Por ejemplo, aunque el dosel de encinares maduros, bien conservados y con pocas restricciones hídricas puede llegar a absorber más del 95% de la radiación, casi como el dosel de un hayedo, esto no es lo habitual para los encinares ibéricos que se sitúan generalmente entorno al 80% de absorción de radiación debido en buena parte a la intervención humana y a las prácticas silvícolas. En los sistemas forestales muy aclarados, la luz solar directa llega durante largas horas a muchos puntos del sotobosque pudiendo generar fotoinhibición en vegetales no resistentes a radiaciones altas (Valladares y Pearcy 2002). En bosques adherados o aclarados, el sotobosque se hace en general más luminoso pero se incrementa también el contraste y la heterogeneidad espacial, con puntos umbrosos o soleados muy próximos entre sí (Valladares y Guzmán-Asenjo 2006). En la actualidad el papel ecológico de la heterogeneidad lumínica es objeto de numerosos estudios (ver Capítulo 3), particularmente prometedores en zonas mediterráneas donde nunca se ha abordado antes a pesar de que esta heterogeneidad es aquí muy característica.

Las comparaciones entre alcornocales en distinto grado de explotación mostraron que el abandono hace que la luz se vuelva más escasa en el sotobosque al cerrarse el dosel y que los destellos de sol se vuelven más breves pero más numerosos y proporcionalmente más importantes para las plantas y animales del sotobosque. Si el proceso de abandono continúa la heterogeneidad espacial de la luz empieza a disminuir, si bien lo primero en disminuir es la heterogeneidad temporal debida a los destellos (Fig. 12.9). Pero aún no es posible estimar los

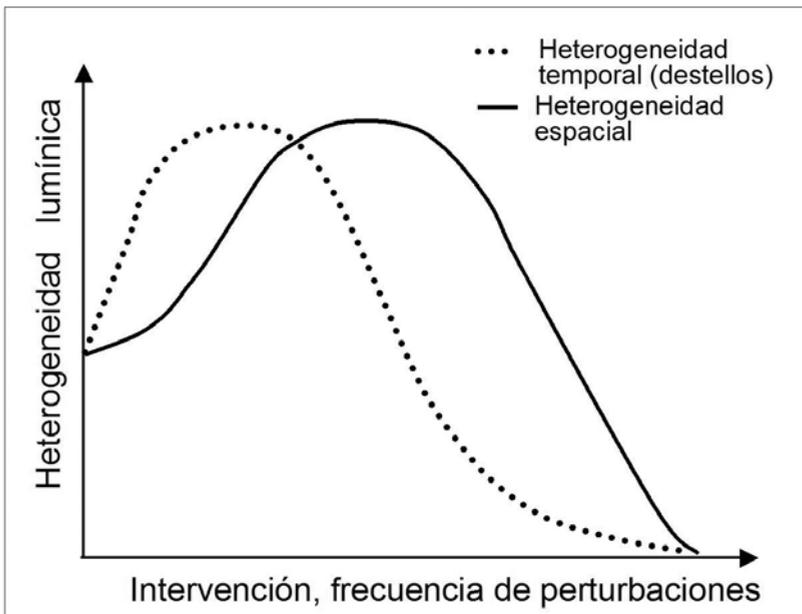


Fig. 12.9. Variación de la heterogeneidad lumínica del sotobosque en el tiempo (principalmente debido a cambios en el ritmo e intensidad de los destellos de sol) y en el espacio como resultado del incremento de la intervención humana y de la frecuencia de las perturbaciones naturales y antropogénicas. Un nivel moderado de intervención y/o perturbación incrementa la heterogeneidad lumínica, estando sin embargo los máximos temporales y espaciales desplazados de forma que la heterogeneidad temporal aumenta a niveles más bajos de intervención o perturbación.

efectos de estos cambios lumínicos sobre la diversidad y la funcionalidad del ecosistema, especialmente inciertos en un escenario de cambio climático donde las plantas mediterráneas experimentarían más sequía y calor. Un nivel bajo de intervención en alcornoques y encinares podría tener efectos más favorables para el mantenimiento de la biodiversidad que la conservación estricta sin ningún tipo de actuación sobre el bosque. Entre otros efectos, podría asegurar unos niveles altos de heterogeneidad lumínica y aliviar el estrés hídrico de las comunidades del sotobosque (Fig. 12.9).

La notable escasez de información sobre la luz de nuestros sotobosques ha llevado a una tácita aceptación de hipótesis y modelos de dinámica forestal y sucesión basados en gradientes lumínicos estudiados en zonas templadas y tropicales sin limitaciones hídricas. La dinámica de apertura y cierre de los claros en el dosel, y los procesos de sucesión y remplazamiento de especies que siguen a una perturbación, no presentan los mismos patrones ni tiene la luz el mismo papel que en los bosques templados centroeuropeos, bosques y resultados de los que se ha nutrido la aún poco desarrollada ecología forestal mediterránea. Además, la gestión del bosque y el nivel y tipo de intervención en los procesos naturales de dinámica y regeneración son muy diferentes entre los bosques mediterráneos y los demás bosques templados (di Pasquale *et al.* 2004), lo cual acentúa las diferencias entre ambos grupos de bosques en las características y el papel ecológico de la luz del sotobosque.

El abandono de los usos tradicionales en zonas mediterráneas conlleva frecuentemente una recuperación de las formaciones forestales en las que los árboles reemplazan a los matorrales mediterráneos característicos (Blondel y Aronson 1999). Si bien la aparición de árboles puede incrementar la heterogeneidad lumínica del sotobosque, la pérdida de la estructura adhesada con el abandono daría lugar a formaciones más homogéneas con un sotobosque no solo más oscuro sino con una menor estructura espacial de la luz (Valladares y Guzmán-Asenjo 2006). Resultados obtenidos en un encinar madrileño sugieren que el abandono de las formaciones mixtas y de las dehesas de encina llevaría a un bosque con un sotobosque más oscuro al nivel de los arbustos aunque, contraintuitivamente, algo más luminoso al nivel herbáceo debido a la penetración lateral de la luz. Esta situación, en presencia de un cierto nivel de presión ganadera y en ausencia de perturbaciones como el fuego, llevaría a su vez a un rápido declive de las comunidades arbustivas típicamente fotófilas (dominadas por *Cistus* sp, *Rosmarinus* sp, *Lavandula* sp y *Thymus* sp) dando lugar a un bosque “hueco” con solo dos estratos, el arbóreo y el herbáceo, particularmente si las precipitaciones son escasas (Fig. 12.10).

Ahora bien, llegado el caso de disponer de información sobre la luz en los sotobosques ibéricos, ¿cómo emplearla para la gestión adecuada de nuestros bosques? Aunque los técnicos forestales no pueden controlar la luz que llega al bosque, sí pueden controlar la luz del sotobosque controlando la cantidad, posición y tipo de vegetación que absorbe la radiación incidente. Este control de la luz del sotobosque permite: a) favorecer el establecimiento y desarrollo temprano de las plántulas que constituyen la nueva generación de los árboles del bosque, b) controlar el crecimiento de los árboles y arbustos que componen el subvuelo del bosque, c) controlar el crecimiento de las plantas del sotobosque bien para minimizar su competencia con los árboles o bien para favorecer un bosque estructuralmente complejo que sirva de refugio a una fauna diversa (Liefers *et al.* 1999). Esto puede lograrse mediante la aplicación de una serie de principios que son bastante universales, como por ejemplo que en un bosque relativamente estable la biomasa del sotobosque es inversamente proporcional a la densidad del dosel (Brown y Parker 1994). La competencia de las especies diana con especies de rápido crecimiento intolerantes a la sombra puede minimizarse dejando un dosel más denso del habitual, y en general es posible ajustar la radiación que llega al sotobosque a los rangos de tolerancia de las especies

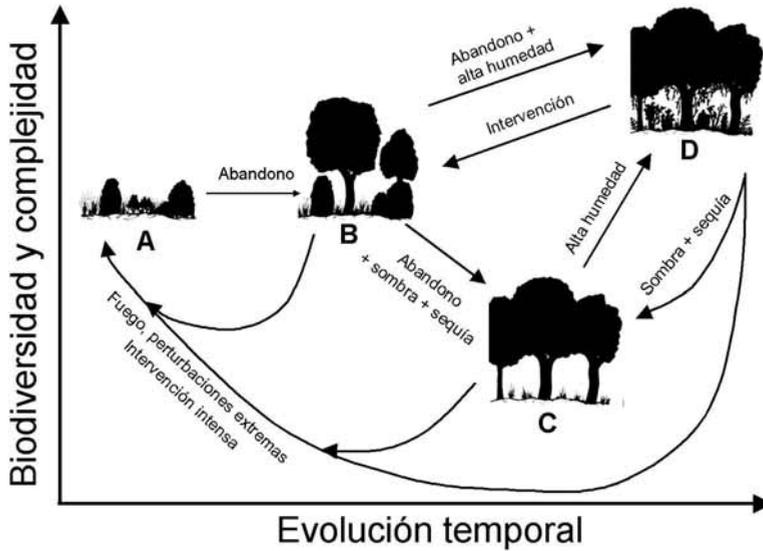


Fig. 12.10. Modelo simplificado de evolución temporal de comunidades leñosas mediterráneas que difieren en sus niveles de biodiversidad y complejidad. Las comunidades de tipo A son matorrales sometidos a fuegos periódicos y/o afectados por una elevada intervención humana (e.g. presión de ganado), que al ser abandonados dan lugar a formaciones mixtas de árboles y arbustos (B). De éstas últimas se puede pasar a bosques mediterráneos complejos y ricos en epífitos y plantas trepadoras (D) en condiciones de elevada humedad o bien a bosques pobres en especies, “huecos” sin apenas sotobosque ni epífitos (C) si la sombra provocada por los árboles va asociada con sequía.

que se desea favorecer. Este tipo de cuestiones, contempladas desde los inicios de la silvicultura moderna (Shirley 1929), requieren de un buen conocimiento de la tolerancia a la sombra de las distintas especies forestales de una zona así como de su respuesta a la sombra en condiciones de sequía, algo trascendental en los bosques mediterráneos.

El fenómeno de la facilitación en la implantación de los regenerados por parte del arbolado adulto en los bosques, constituye un hecho ampliamente reconocido en el ámbito forestal. También es sabido que si no se interviene, el proceso de facilitación de unas especies vegetales bajo la protección de otras termina tarde o temprano desembocando en fenómenos de competencia entre los individuos que han venido actuando como cubierta protectora, y aquellos otros que se han desarrollado bajo su sombra (Aranda *et al.* 2001). No obstante, el fenómeno de facilitación no es siempre observable en la implantación de los regenerados. Por ejemplo, Maestre *et al.* (2003) no pudieron constatar un mayor grado de éxito en la implantación de distintas especies mediterráneas bajo un pinar de pino carrasco respecto a zonas sin la influencia de los pinos. En ninguna de las variables ambientales estudiadas se pudo comprobar una mejora del ambiente de implantación bajo el pinar. Estos datos contrastan con los obtenidos por Lookingbill y Zavala (2000) que sí observaron una mejora en la regeneración de la encina bajo la sombra del pino carrasco. Esta disparidad en los resultados puede venir explicada por el fuerte condicionante que supone el clima del año en el que se evalúa la facilitación en la implantación de los regenerados y el reclutamiento de nuevos individuos. Lo que obliga al establecimiento de protocolos experimentales a largo plazo en el estudio de los fenómenos de incorporación de nuevos brinzales a los regenerados. Cabe añadir por otra parte, la gran influencia que pueden ejercer factores como el grado de desarrollo edáfico, que al igual que el clima, puede modular en último extremo el balance de las interacciones entre las distintas especies.

Pese al papel positivo que puedan desempeñar las cubiertas forestales protectoras como nodrizas del bosque, se observa en numerosos estudios una respuesta positiva de las plántulas a un aumento en la disponibilidad relativa de luz. Dicho fenómeno es observable una vez que se ha producido el reclutamiento de nuevos individuos a la sombra de árboles adultos, y tiene lugar incluso en aquellas especies tenidas tradicionalmente como muy tolerantes a la sombra, como por ejemplo el haya (Aranda *et al.* 2004). La respuesta en términos de crecimiento y aclimatación al nuevo ambiente lumínico tras eliminar parte de la cobertura arbórea, sugieren en muchos casos la necesidad de intervenir en las masas forestales disminuyendo la competencia por la luz por parte del arbolado que ha venido actuando como cubierta protectora. Las pruebas experimentales que abalan la necesidad de promover un aumento en la disponibilidad de luz una vez conseguida la instalación de las plántulas, son muchas. Desde pruebas experimentales en las que se ha constatado un incremento en las tasas de crecimiento relativo con el aumento en la disponibilidad de luz (Poorter y Vand der Werf 1998), hasta medidas directas en campo en donde se ha podido modelizar el crecimiento de las distintas especies forestales en función de la cantidad de luz disponible (Pacala y Levin 1997). No obstante, parece claro que el efecto facilitador de las plantas nodriza es algo que puede mejorar el éxito de los proyectos de reforestación y restauración ecológica de la cubierta vegetal en zonas secas o difíciles (ver Capítulo 13). En este tipo de ambientes, los arbustos juegan un papel crucial en la regeneración de la cubierta vegetal y deben ser respetados y favorecidos en la gestión ambiental de hábitats como las estepas de esparto en el semiárido ibérico (Maestre y Cortina 2004b).

Dada la figura de protección de que gozan amplias extensiones del bosque y matorral mediterráneo y el interés creciente por su conservación, la investigación de los cambios en la luz del sotobosque asociados al cambio climático y a los cambios de uso y gestión de estas formaciones cobra cada vez mas importancia y actualidad por sus implicaciones directas sobre su regeneración y dinámica.

Agradecimientos

Gracias a las personas que ayudaron a medir la luz en el campo y a interpretar su importancia ecológica y evolutiva, entre ellas Robert W. Pearcy, Teodoro Marañón, Miguel Angel Zavala y Beatriz Guzmán-Asenjo. Este trabajo se apoya en resultados obtenidos mediante diversos proyectos del Ministerio de Ciencia y Tecnología (ECOFIARB REN2000-0163-P4 y TALMED REN2001-2313).

Bibliografía

- Abrams, M. D., B. D. Kloeppe y M. E. Kubiske. 1992. Ecophysiological and morphological responses to shade and drought in two contrasting ecotypes of *Prunus serotina*. *Tree Physiology* 10: 343-355.
- Abrams, M. D. y S. A. Mostoller. 1995. Gas exchange, leaf structure and nitrogen in contrasting successional tree species growing in open and understory sites during a drought. *Tree Physiology* 15: 361-370.
- Adir, N., H. Zer, S. Shochat y I. Ohad. 2003. Photoinhibition - a historical perspective. *Photosynthesis Research* 76: 343-370.
- Agyeman, V. K., M. D. Swaine y J. Thompson. 1999. Responses of tropical forest tree seedlings to irradiance and the derivation of a light response index. *Journal of Ecology* 87: 815-827.
- Alves, P., A. C. N. Magalhaes y P. R. Barja. 2002. The phenomenon of photoinhibition of photosynthesis and its importance in reforestation. *Botanical Review* 68: 193-208.
- Anderson, J. M. y C. B. Osmond. 1987. Shade-sun responses: compromises between acclimation and photoinhibition. Páginas: 237-244 *En*: D. J. Kyle, C. B. Osmond y C. J. Arntzen, edit. *Photoinhibition*. Elsevier, Amsterdam.
- Aranda, I., L. Gil y J. Pardos. 2001. Effects of thinning in a *Pinus sylvestris* L. stand on foliar water relations of *Fagus sylvatica* L. seedlings planted within the pinewood. *Trees* 15: 358-364.

- Aranda, I., L. Gil y J. A. Pardos. 2002. Physiological responses of *Fagus sylvatica* L. seedlings under *Pinus sylvestris* L. and *Quercus pyrenaica* Willd. overstories. For Ecol Manage 162: 153-164.
- Aranda, I., L. Gil y J. A. Pardos. 2004. Improvement of growth conditions and gas exchange of *Fagus sylvatica* L. seedlings planted below a recently thinned *Pinus sylvestris* L. stand. Trees 162: 153-164.
- Armas, C. 2004. Balance de la interacción entre plantas superiores en ambientes semiáridos. Mecanismos y procesos. Tesis doctoral Universidad Autónoma de Madrid,
- Baker, F. S. 1949. A revised tolerance table. Journal of Forestry 47: 179-181.
- Balaguer, L., E. Martínez-Ferri, F. Valladares, M. E. Pérez-Corona, F. J. Baquedano, F. J. Castillo y E. Manrique. 2001. Population divergence in the plasticity of the response of *Quercus coccifera* to the light environment. Functional Ecology 15: 124-135.
- Ballaré, C. L., R. A. Sanchez, A. L. Scopel, J. J. Casal y C. M. Ghersa. 1987. Early detection of neighbor plants by phytochrome perception of spectral changes in reflected sunlight. Plant, Cell and Environment 10: 551-557.
- Barbosa, P. y M. R. Wagner. 1989. Introduction to forest and shade tree insects. Academic Press, San Diego.
- Bazzaz, F. A. 1979. The physiological ecology of plant succession. Annual Review of Ecology and Systematics 10: 351-371.
- Bazzaz, F. A. y R. W. Carlson. 1982. Photosynthetic acclimation to variability in the light environment of early and late successional plants. Oecologia (Berlin) 54: 313-316.
- Bazzaz, F. A. y S. T. A. Pickett. 1980. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. Annual Review of Ecology and Systematics 11: 287-310.
- Beckage, B. y J. S. Clark. 2003. Seedling survival and growth of three forest tree species: the role of spatial heterogeneity. Ecology 84: 1849-1861.
- Beckage, B., J. S. Clark, B. D. Clinton y B. L. Haines. 2000. A long-term study of tree seedling recruitment in southern Appalachian forests: the effects of canopy gaps and shrub understories. Canadian Journal of Forest Research 30: 1617-1631.
- Bellot, J., F. T. Maestre, E. Chirino, N. Hernández y J. O. de Urbina. 2004. Afforestation with *Pinus halepensis* reduces native shrub performance in a Mediterranean semiarid area. Acta Oecologica
- Bellow, J. G. y P. K. R. Nair. 2003. Comparing common methods for assessing understory light availability in shaded-perennial agroforestry systems. Agricultural and Forest Meteorology 114: 197-211.
- Belote, R. T., J. F. Weltzin y R. J. Norby. 2004. Response of an understory plant community to elevated CO₂ depends on differential responses of dominant invasive species and is mediated by soil water availability. New Phytol 161: 827-835.
- Bertness, M. D. y R. M. Callaway. 1994. Positive interactions in communities. Trends in Ecology and Evolution 9: 191-193.
- Blondel, J. y J. Aronson. 1999. Biology and wildlife of the Mediterranean region. Oxford University Press, New York.
- Brokaw, N. V. L. y R. T. Busing. 2000. Niche versus chance and tree diversity in forest gaps. Trends in Ecology and Evolution 15: 183-188.
- Broncano, M. J., M. Riba y J. Retana. 1998. Seed germination and seedling performance of two Mediterranean tree species, holm oak (*Quercus ilex* L.) and Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.): a multifactor experimental approach. Plant Ecology 138: 17-26.
- Brown, M. J. y G. G. Parker. 1994. Canopy light transmittance in a chronosequence of mixed species deciduous forests. Can. J. For. Res. 24: 1694-1703.
- Bruno, J., J. Stachowicz y M. Bertness. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. Trends in Ecology and Evolution 18: 119-125.
- Cahill, J. F. 2002. Interactions between root and shoot competition vary among species. Oikos 99: 101-112.
- Caldwell, M. M. y J. H. Richards. 1989. Hydraulic lift: water efflux from upper roots improves effectiveness of water uptake by deep roots. Oecologia 79: 1-5.
- Callaway, R. M. y F. I. Pugnaire. 1999. Facilitation in plant communities. Páginas: 623-648 En: F. I. Pugnaire y F. Valladares, edit. Handbook of functional plant ecology. Marcel Dekker, New York.
- Canham, C. D. 1988. Growth and canopy architecture of shade-tolerant trees: response to canopy gaps. Ecology 69: 786-795.
- Canham, C. D., J. S. Denslow, W. J. Platt, J. R. Runkle, T. A. Spies y P. S. White. 1990. Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. Canadian Journal of Forestry Research 20: 620-631.
- Canham, C. D., A. C. Finzi, S. W. Pacala y D. H. Burbank. 1994. Causes and consequences of resource heterogeneity in forests - interspecific variation in light transmission by canopy trees. Canadian Journal of Forest Research-Journal Canadien De La Recherche Forestiere 24: 337-349.
- Castro, J., R. Zamora, J. A. Hodar y J. M. Gomez. 2004. Seedling establishment of a boreal tree species (*Pinus sylvestris*) at its southernmost distribution limit: consequences of being in a marginal Mediterranean habitat. J Ecology 92: 266-277.

- Chapin, F. S., III y G. Shaver. 1985. Individualistic growth response of tundra plant species to environmental manipulations in the field. *Ecology* 66: 564-576.
- Chazdon, R. L. 1988. Sunflecks and their importance to forest understory plants. *Advances in Ecological Research* 18: 1-63.
- Chazdon, R. L. 1992. Photosynthetic plasticity of two rain forest shrubs across natural gap transects. *Oecologia* 92: 586-595.
- Chazdon, R. L. y R. W. Pearcy. 1991. The importance of sunflecks for forest understory plants. *Bioscience* 41: 760-766.
- Coley, P. D., J. P. Bryant y F. S. Chapin. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230: 895-899.
- Coomes, D. y P. Grubb. 2003. Colonization, tolerance, competition and seed-size variation within functional groups. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 283-291.
- Coomes, D. A. y P. J. Grubb. 2000. Impacts of root competition in forests and woodlands: A theoretical framework and review of experiments. *Ecological Monographs* 70: 171-207.
- Cornic, G. 1994. Drought stress and high light effects on leaf photosynthesis. Páginas: 297-314 *En*: N. R. Baker y J. R. Bowyer, edit. *Photoinhibition of photosynthesis. From molecular mechanisms to the field*. Bios Scientific Publishers, Oxford.
- Davis, M. A., K. J. Wrage y P. B. Reich. 1998. Competition between tree seedlings and herbaceous vegetation: support for a theory of resource supply and demand. *Journal of Ecology* 86: 652-661.
- Delagrange S, Messier C, Lechowicz MJ, y Dizengremel P (2004). Physiological, morphological and allocational plasticity in understory deciduous trees: importance of plant size and light availability. *Tree Physiology* 24:775-784
- Denslow, J. S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 431-451.
- DeWitt, T. J. 1998. Costs and limits of phenotypic plasticity: test with predator-induced morphology and life history in a freshwater snail. *Journal of Evolutionary Biology* 11: 465-480.
- di Pasquale, G., P. di Martino y S. Mazzoleni. 2004. Forest history in the Mediterranean region. Páginas: 259-279 *En*: S. Mazzoleni, G. di Pasquale, M. Mulligan, P. di Martino y F. Rego, edit. *Recent dynamics of the Mediterranean vegetation and landscape*. John Wiley & Sons, Chichester.
- Donovan, L. A., J. H. Richards y M. J. Linton. 2003. Magnitude and mechanisms of disequilibrium between predawn plant and soil water potentials. *Ecology* 84: 463-470.
- Ellenberg, H., H. E. Weber, R. Düll, V. Wirth y W. Werner. 1991. Indicator values of plants in Central Europe - Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. Erich Goltze KG, Scripta Geobotanica 18 Göttingen.
- Emborg, J. 1998. Understorey light conditions and regeneration with respect to the structural dynamics of a near-natural temperate deciduous forest in Denmark. *Forest Ecology and Management* 106: 83-95.
- Endler, J. A. 1993. The color of light in forests and its implications. *Ecological Monographs* 61: 1-27.
- Engelbrecht, B. M. J. y H. M. Herz. 2001. Evaluation of different methods to estimate understory light conditions in tropical forests. *J. Trop. Ecol.* 17: 207-224.
- Flexas, J. y H. Medrano. 2002. Energy dissipation in C3 plants under drought. *Functional Plant Biology* 19: 1209-1215.
- Flores, J. L. F. y E. Jurado. 2003. Are nurse-protégé interactions more common among plants from arid environments? *Journal of Vegetation Science* 14: 911-916.
- Fuller, T. 2003. The integrative biology of phenotypic plasticity. *Biology and Philosophy* 18: 381-389.
- García-Plazaola, J. I., J. M. Olano, A. Hernandez y J. M. Becerril. 2003. Photoprotection in evergreen Mediterranean plants during sudden periods of intense cold weather. *Trees-Structure and Function* 17: 285-291.
- Goldberg, D. E., T. Rajaniemi, J. Gurevitch y A. Stewart-Oaten. 1999. Empirical approaches to quantifying interaction intensity: competition and facilitation along productivity gradients. *Ecology* 80: 1118-1131.
- Gómez, J. M., F. Valladares y C. Puerta-Piñero. 2004. Differences between structural and functional heterogeneity caused by seed dispersal. *Functional Ecology* 18: 787-792.
- Gómez-Aparicio, L., F. Valladares, R. Zamora y J. L. Quero. 2004a. Response of tree seedlings to the abiotic heterogeneity generated by nurse shrubs: an experimental approach at different scales. *Ecography* 28: 757-768.
- Gómez-Aparicio, L., R. Zamora, J. M. Gómez, J. A. Hódar, J. Castro y E. Baraza. 2004b. Applying plant positive interactions to reforestation in mediterranean mountains: a meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications* 14: 1128-1138.
- Gracia, C. 1984. Response of the evergreen oak to the incident radiation at the Montseny (Barcelona, Spain). *Bulletin Societe Botanique Francaise* 131: 595-597.
- Gratani, L. 1997. Canopy structure, vertical radiation profile and photosynthetic function in a *Quercus ilex* evergreen forest. *Photosynthetica* 33: 139-149.
- Gratani, L., M. Meneghini , P. Pesoli y M. F. Crescente. 2003. Structural and functional plasticity of *Quercus ilex* seedlings of different provenances in Italy. *Oecologia* 17: 515-521.
- Grime, J. P. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. Wiley, Chichester.

- Grunzweig, J. M. y C. Körner. 2003. Differential phosphorus and nitrogen effects drive species and community responses to elevated CO₂ in semi-arid grassland. *Functional Ecology* 17: 766-777.
- Hastwell, G. T. y J. M. Facelli. 2003. Differing effects of shade-induced facilitation on growth and survival during the establishment of a chenopod shrub. *J Ecology* 91: 941-950.
- Hattenschwiler, S. 2001. Tree seedling growth in natural deep shade: functional traits related to interspecific variation in response to elevated CO₂. *Oecologia* 129: 31-42.
- Hattenschwiler, S. y C. Körner. 2003. Does elevated CO₂ facilitate naturalization of the non-indigenous *Prunus laurocerasus* in Swiss temperate forests? *Funct Ecology* 17: 778-785.
- Hattenschwiler, S. y C. Körner. 2000. Tree seedling responses to in situ CO₂-enrichment differ among species and depend on understorey light availability. *Global Change Biology* 6: 213-226.
- Heino, M., U. Dieckmann y O. R. Godo. 2002. Measuring probabilistic reaction norms for age and size at maturation. *Evolution* 56: 69-678.
- Henderson-Sellers, A. 1992. Continental cloudiness changes in this century. *Geojournal* 27: 255-262.
- Henry, H. A. L. y L. W. Aarssen. 1997. On the relationship between shade tolerance and shade avoidance strategies in woodland plants. *Oikos* 80: 575-582.
- Holmgren, M. 2000. Combined effects of shade and drought on tulip poplar seedlings: trade-off in tolerance or facilitation? *Oikos* 90: 67-78.
- Holzappel, C. y B. E. Mahall. 1999. Bidirectional facilitation and interference between shrubs and annuals in the Mojave desert. *Ecology* 80: 1747-1761.
- IPCC. 2001. Climate change 2001: the scientific basis. Páginas: *En*: J. T. Houghton, Y. Ding, J. Griggs, M. Noguer, P. J. Van der Linden, X. Dai, K. Maskell y C. A. Johnson, edit. Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge.
- Jackson, R. B. y M. M. Caldwell. 1992. Shading and the capture of localized soil nutrients - nutrient contents, carbohydrates, and root uptake kinetics of a perennial tussock grass. *Oecologia* 91: 457-462.
- Johnson, J. D., R. Tognetti, M. Michelozzi, S. Pinzauti, G. Minotta y M. Borghetti. 1997. Ecophysiological responses of *Fagus sylvatica* seedlings to changing light conditions. 2. The interaction of light environment and soil fertility on seedling physiology. *Physiologia Plantarum* 101: 124-134.
- Kadmon, R. 1995. Plant competition along soil moisture gradients - a field experiment with the desert annual *Stipa Capensis*. *Journal of Ecology* 83: 253-262.
- Kerstiens, G. 2001. Meta-analysis of the interaction between shade-tolerance, light environment and growth response of woody species to elevated CO₂. *Acta Oecologica* 22: 61-69.
- Kitajima, K. 1994. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia* 98: 419-428.
- Kitajima, K. y B. M. Bolker. 2003. Testing performance rank reversals among coexisting species: crossover point irradiance analysis by Sack & Grubb (2001) and alternatives. *Functional Ecology* 17: 276-287.
- Kitajima K., Poorter L. 2007. Functional basis for resource niche differentiation by tropical trees. In: Carson W.P., Schnitzer S.A. (eds) *Tropical forest community ecology*. Blackwell.
- Kobe, R. K. 1999. Light gradient partitioning among tropical tree species through differential seedling mortality and growth. *Ecology* 80: 187-201.
- Kohen, E., R. Santus y J. G. Hirschberg. 1995. *Photobiology*. Academic Press, London.
- Lieffers, V. J., C. Messier, K. J. Stadt, F. Gendron y Comeau P.G. 1999. Predicting and managing light in the understorey of boreal forests. *Can. J. For. Res.* 29: 796-811.
- Lloret, F. 1998. Fire, canopy cover and seedling dynamics in Mediterranean shrubland of northeastern Spain. *Journal of Vegetation Science* 9: 417-430.
- Long, S. P., S. Humphries y P. G. Falkowski. 1994. Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 45: 633-662.
- Lookingbill, T. R. y M. A. Zavala. 2000. Spatial pattern of *Quercus ilex* and *Quercus pubescens* recruitment in *Pinus halepensis* dominated woodlands. *Journal of Vegetation Science* 111: 607-612.
- Lortie, C. J. y L. W. Aarssen. 1996. The specialization hypothesis for phenotypic plasticity in plants. *International Journal of Plant Sciences* 157: 484-487.
- Lovelock, C. E., T. A. Kursar, J. B. Skillman y K. Winter. 1998. Photoinhibition in tropical forest understorey species with short- and long-lived leaves. *Functional Ecology* 12: 553-560.
- Ludwig, F., T. E. Dawson, H. de Kroon, F. Berendse y H. H. T. Prins. 2003. Hydraulic lift in *Acacia tortilis* trees on an East African savanna. *Oecologia* 134: 293 - 300.
- Ludwig, F., T. E. Dawson, H. H. T. Prins, F. Berendse y H. Kroon. 2004. Below-ground competition between trees and grasses may overwhelm the facilitative effects of hydraulic lift. *Ecol Letters* 7: 623-631.
- Machado, J. L. y P. B. Reich. 1999. Evaluation of several measures of canopy openness as predictors of photosynthetic photon flux density in deeply shaded conifer-dominated forest understorey. *Canadian Journal of Forest Research* 29: 1438-1444.

- Maestre, F. T. y J. Cortina. 2004a. 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* 271: S331–S333.
- Maestre, F. T. y J. Cortina. 2004b. Remnant shrubs in Mediterranean semi-arid steppes: effects of shrub size, abiotic factors and species identity on understorey richness and occurrence. *Acta Oecologica* in press.
- Maestre, F. T., J. Cortina, S. Bautista y J. Bellot. 2003. Does *Pinus halepensis* facilitate the establishment of shrubs in Mediterranean semi-arid afforestations? *Forest Ecology and Management* 176: 147-160.
- Martínez-Ferri, E., E. Manrique, F. Valladares y L. Balaguer. 2004. Winter photoinhibition in the field involves different processes in four co-occurring Mediterranean tree species. *Tree Physiology* 24: 981–990.
- Messier, C. y P. Puttonen. 1995. Spatial and temporal variation in the light environment of developing Scots pine stands: the basis for quick and efficient method of characterizing light. *Can. J. For. Res.* 25: 343-354.
- Michalet, R., C. Rolland, D. Joud, D. Gafta y R. M. Callaway. 2003. Associations between canopy and understorey species increase along a rainshadow gradient in the Alps: habitat heterogeneity or facilitation? *Plant Ecology* 165: 145-160.
- Montoya, J. M. y M. Mesón. 1992. Factores desencadenantes de la seca de los *Quercus* en España. *Quercus* 92: 30-31.
- Naumburg, E. y D. S. Ellsworth. 2000. Photosynthesis sunfleck utilization potential of understorey saplings growing under elevated CO₂ in FACE. *Oecologia* 122: 163-174.
- Naumburg, E., D. S. Ellsworth y G. G. Katul. 2001. Modeling dynamic understorey photosynthesis of contrasting species in ambient and elevated carbon dioxide. *Oecologia* 126: 487-499.
- Nicotra, A. B., R. L. Chazdon y S. V. B. Iriarte. 1999. Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. *Ecology* 80: 1908-1926.
- Nicotra, A. B., R. L. Chazdon y C. D. Schlichting. 1997. Patterns of genotypic variation and phenotypic plasticity of light response in two tropical Piper (Piperaceae) species. *American Journal of Botany* 84: 1542-1552.
- Niinemets, Ü. 2006. The controversy over traits conferring shade-tolerance in trees: ontogenetic changes revisited. *Journal of Ecology* 94:464–470.
- Niinemets, Ü. y K. Kull. 1994. Leaf weight per area and leaf size of 85 Estonian woody species in relation to shade tolerance and light availability. *Forest Ecology and Management* 70: 1-10.
- Niinemets, U. y F. Valladares. 2004. Photosynthetic acclimation to simultaneous and interacting environmental stresses along natural light gradients: optimality and constraints. *Plant Biology* 6: 254-268.
- Niinemets, U., y F. Valladares. 2006. Tolerance to shade, drought and waterlogging of temperate, Northern hemisphere trees and shrubs *Ecological Monographs* 76:521–547.
- Niinemets, U., F. Valladares y R. Ceulemans. 2003. Leaf-level phenotypic variability and plasticity of invasive *Rhododendron ponticum* and non-invasive *Ilex aquifolium* co-occurring at two contrasting European sites. *Plant Cell and environment* 26: 941-956.
- Pacala, S. W., C. D. Canham, J. A. Silander y R. K. Kobe. 1994. Sapling growth as a function of resources in a north temperate forest. *Canadian Journal of Forest Research* 24: 2172-2183.
- Pacala, S. W. y S. A. Levin. 1997. Biologically generated spatial pattern and the coexistence of competing species. Páginas: 204-232 *En*: D. Tilman y P. Kareiva, edit. *Spatial ecology: the role of space in population dynamics and interspecific interactions*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Pages, J. P., G. Pache, D. Joud, N. Magnan y R. Michalet. 2003. Direct and indirect effects of shade on four forest tree seedlings in the French Alps. *Ecology* 84: 2741-2750.
- Pattison, R. R., G. Goldstein y A. Ares. 1998. Growth, biomass allocation and photosynthesis of invasive and native Hawaiian rainforest species. *Oecologia* 117: 449 - 459.
- Pearcy, R. W. 1989. Radiation and light measurements. Páginas: 353-359 *En*: R. W. Pearcy, J. R. Ehleringer, H. A. Mooney y P. W. Rundel, edit. *Plant physiological ecology: field methods and instrumentation*. Chapman and Hall, New York.
- Pearcy, R. W. 1990. Sunflecks and photosynthesis in plant canopies. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 41: 421-453.
- Pearcy, R. W. 1999. Responses of plants to heterogeneous light environments. Páginas: 269-314 *En*: F. I. Pugnaire y F. Valladares, edit. *Handbook of functional plant ecology*. Marcel Dekker, New York.
- Pearcy, R. W. y W. A. Pfitsch. 1994. The consequences of sunflecks for photosynthesis and growth of forest understorey plants. Páginas: 343-359 *En*: E.-D. Schulze y M. M. Caldwell, edit. *Ecophysiology of Photosynthesis*. Springer-Verlag, Heidelberg.
- Pearcy, R. W., G. F. Sassenrath-Cole y J. P. Krall. 1995. Photosynthesis in fluctuating light environments. Páginas: *En*: N. R. Baker, edit. *Environmental Stress and Photosynthesis*. Kluwer Academic, The Hague.
- Pearcy, R. W., F. Valladares, S. J. Wright y E. Lasso de Paulis. 2004. A functional analysis of the crown architecture of tropical forest Psychotria species: do species vary in light capture efficiency and consequently in carbon gain and growth? *Oecologia* 139: 163–177.
- Peltzer, D. A., S. D. Wilson y A. K. Gerry. 1998. Competition intensity along a productivity gradient in a low-diversity grassland. *American Naturalist* 15: 465-476.

- Peñuelas, J., I. Filella, J. Llusia, D. Siscart y J. Pinol. 1998. Comparative field study of spring and summer leaf gas exchange and photobiology of the Mediterranean trees *Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia*. *Journal of Experimental Botany* 49: 229-238.
- Pfitsch, W. A. y R. W. Pearcy. 1989. Daily carbon gain by *Adenocaulon bicolor*, a redwood forest understory herb, in relation to its light environment. *Oecologia* 80: 465-470.
- Piersma, T. y J. Drent. 2003. Phenotypic flexibility and the evolution of organismal design. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 228-233.
- Pigliucci, M. 2001. Phenotypic plasticity: beyond nature and nurture. John Hopkins University Press, Baltimore.
- Pigliucci, M. y C. D. Schlichting. 1995. Ontogenetic reaction norms in *Lobelia siphilitica* (Lobeliaceae): response to shading. *Ecology* 76: 2134-2144.
- Poorter, H. y A. K. Vand der Werf. 1998. Is inherent variation in RGR determined by LAR at low irradiance and NAR at high irradiance? A review of herbaceous species. Páginas: 309-336 *En*: H. Lambers, H. Poorter y M. van Vuuren, edit. Inherent variation in plant growth. Physiological mechanisms and ecological consequences. Backhuys Publishers, Leiden.
- Poorter, L. y E. J. M. M. Arets. 2003. Light environment and tree strategies in a Bolivian tropical moist forest: an evaluation of the light partitioning hypothesis. *Plant Ecology* 166: 295-306.
- Pugnaire, F. I., C. Armas y F. Valladares. 2004. Soil as a mediator in plant-plant interactions in a semi-arid community. *Journal of Vegetation Science* 15: 85-92.
- Pugnaire, F. I., P. Haase y J. Puigdefábregas. 1996a. Facilitation between higher plant species in a semiarid environment. *Ecology* 77: 1420-1426.
- Pugnaire, F. I., P. Haase, J. Puigdefábregas, M. Cueto, S. C. Clark y L. D. Incoll. 1996b. Facilitation and succession under the canopy of a leguminous shrub, *Retama sphaerocarpa*, in a semi-arid environment in south-east Spain. *Oikos* 76: 455-464.
- Pugnaire, F. I. y M. T. Luque. 2001. Changes in plant interactions along a gradient of environmental stress. *Oikos* 93: 42-49.
- Rehfeldt, G., W. R. Wyckoff y C. C. Ying. 2001. Physiological plasticity, evolution, and impacts of a changing climate on *Pinus contorta*. *Climatic Change* 50: 355-376.
- Reich, P. B., I. J. Wright, J. Cavender-Bares, J. M. Craine, J. Oleksyn, M. Westoby y M. B. Walters. 2003. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Science* 164 (3 Suppl.): S143-S164.
- Relyea, R. A. 2002. Costs of plasticity. *American Naturalist* 159: 272-282.
- Retana, J., J. M. Espelta, M. Gracia y M. Riba. 1999. Seedling recruitment. Páginas: 89-103 *En*: F. Roda, J. Retana, C. Gracia y J. Bellot, edit. *Ecology of Mediterranean evergreen oak forests*. Springer Verlag, Berlin.
- Rodá, F., J. Retana, C. A. Gracia y J. Bellot. 1999. *Ecology of Mediterranean evergreen oak forests*. Springer Verlag, Berlin.
- Roderick, M. L., G. D. Farquhar, S. L. Berry y I. R. Noble. 2001. On the direct effect of clouds and atmospheric particles on the productivity and structure of vegetation. *Oecologia* 129: 21-30.
- Roxburgh, J. R. y D. Kelly. 1995. Uses and limitations of hemispherical photography for estimating forest light environments. *New Zealand Journal of Ecology* 19: 213-217.
- Sabaté, S., A. Sala y C. A. Gracia. 1999. Leaf traits and canopy organization. Páginas: 121-134 *En*: F. Rodá, J. Retana, C. A. Gracia y J. Bellot, edit. *Ecology of Mediterranean evergreen oak forests*. Springer Verlag, Berlin.
- Sack, L. y P. J. Grubb. 2001. Why do species of woody seedlings change rank in relative growth rate between low and high irradiance? *Functional Ecology* 15: 145-154.
- Sack, L. y P. J. Grubb. 2002. The combined impacts of deep shade and drought on the growth and biomass allocation of shade-tolerant woody seedlings. *Oecologia* 131: 175-185.
- Sack, L. y P. J. Grubb. 2003. Crossovers in seedling relative growth rates between low and high irradiance: analyses and ecological potential (reply to Kitajima & Bolker 2003). *Functional Ecology* 17: 276-287.
- Sack, L., P. J. Grubb y T. Marañón. 2003. The functional morphology of seedlings tolerant of deep shade plus drought in three Mediterranean-climate forests of southern Spain. *Plant Ecology* 168: 139-163.
- Sammul, M., K. Kull, L. Oksanen y P. Veromann. 2000. Competition intensity and its importance: results of field experiments with *Anthoxanthum odoratum*. *Oecologia* 125: 18-25.
- Sánchez-Gómez D., Valladares F., y Zavala M.A. 2006. Functional traits and plasticity in response to light in seedlings of four Iberian forest tree species. *Tree Physiology* 26:1425-1433.
- Sánchez-Gómez, D., M.A. Zavala and F. Valladares 2006b. Seedling survival responses to irradiance are differentially influenced by low-water availability in four tree species of the Iberian cool temperate-Mediterranean ecotone. *Acta Oecologica*. 30:322-332.
- Sánchez-Gómez D., Zavala M.A. y Valladares, F. 2008. Functional traits and plasticity linked to seedlings' performance under shade and drought in Mediterranean woody species. *Annals of Forest Science* 65, 311, DOI: 10.1051/forest:2008004
- Scarascia-Mugnozza, G., H. Oswald, P. Piussi y R. Kalliopi. 2000. Forests of the Mediterranean region: gaps in knowledge and research needs. *Forest Ecology and Management* 132: 97-109.

- Shirley, H. L. 1929. Light requirements and silvicultural practice. *Journal of Forestry* 102: 1345-1354.
- Siemann, E. y W. E. Rogers. 2003. Changes in light and nitrogen availability under pioneer trees may indirectly facilitate tree invasions of grasslands. *J Ecology* 91: 923-931.
- Smith, T. M. y M. L. Huston. 1989. A theory of the spatial and temporal dynamics of plant communities. *Vegetatio* 83: 49-69.
- Stanhill, G. y S. Cohen. 2001. Global dimming: a review of the evidence for a widespread and significant reduction in global radiation with discussion of its probable causes and possible agricultural consequences. *Agricultural and Forest Meteorology* 107: 255-278.
- Sterk, F., M. Martínez-Ramos, G. Dyer-Leal, J. Rodríguez-Velazquez y L. Poorter. 2003. The consequences of crown traits for the growth and survival of tree saplings in a Mexican lowland rainforest. *Functional Ecology* 17: 194-200.
- Sultan, S. E. 2000. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in Plant Science* 5: 537-542.
- Sultan, S. E. 2003. Phenotypic plasticity in plants: a case study in ecological development. *Evolution and Development* 5: 25-33.
- Sultan, S. E. y H. G. Spencer. 2002. Metapopulation structure favors plasticity over local adaptation. *American Naturalist* 160: 271-283.
- Thompson, J. D. 1991. Phenotypic plasticity as a component of evolutionary change. *Trends in Ecology & Evolution* 6: 246-249.
- Tielborger, K. y R. Kadmon. 2000a. Indirect effects in a desert plant community: is competition among annuals more intense under shrub canopies? *Plant Ecology* 150: 53-63.
- Tielborger, K. y R. Kadmon. 2000b. Temporal environmental variation tips the balance between facilitation and interference in desert plants. *Ecology* 81: 1544-1553.
- Tilman, D. 1988. Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Princeton University Press, Princeton.
- Tognetti, R., J. D. Johnson y M. Michelozzi. 1997. Ecophysiological responses of *Fagus sylvatica* seedlings to changing light conditions. I. Interactions between photosynthetic acclimation and photoinhibition during simulated canopy gap formation. *Physiologia Plantarum* 101: 115-123.
- Tognetti, R., M. Michelozzi y M. Borghetti. 1994. Response to light of shade-grown beech seedlings subjected to different watering regimes. *Tree Physiology* 14: 751-758.
- Tognetti, R., G. Minotta, S. Pinzauti, M. Michelozzi y M. Borghetti. 1998. Acclimation to changing light conditions of long-term shade-grown beech (*Fagus Sylvatica* L.) seedlings of different geographic origins. *Trees* 12: 326-333.
- Tschaplinski, T. J., G. M. Gebre y T. L. Shirshac. 1998. Osmotic potential of several hardwood species as affected by manipulation of throughfall precipitation in an upland oak forest during a dry year. *Tree Physiology* 18: 291-298.
- Valladares, F. 1999. Architecture, ecology and evolution of plant crowns. Páginas: 121-194 *En*: F. I. Pugnaire y F. Valladares, edit. *Handbook of functional plant ecology*. Marcel Dekker, New York.
- Valladares, F. 2001a. Características mediterráneas de la conversión fotosintética de la luz en biomasa: de órgano a organismo. Páginas: 67-94 *En*: R. Zamora y F. I. Pugnaire, edit. *Aspectos funcionales de los ecosistemas mediterráneos*. CSIC-AEET, Granada.
- Valladares, F. 2001b. Luz y evolución vegetal. *Investigación y Ciencia* 303: 73-79.
- Valladares, F. 2003. Light heterogeneity and plants: from ecophysiology to species coexistence and biodiversity. Páginas: 439-471 *En*: K. Esser, U. Lüttge, W. Beyschlag y F. Hellwig, edit. *Progress in Botany*. Springer Verlag, Heidelberg.
- Valladares, F. 2004a. El ambiente lumínico de los sotobosques ibéricos. *Quercus* 215: 28-35.
- Valladares, F. 2004b. Global change and radiation in Mediterranean forest ecosystems: a meeting point for ecology and management. Páginas: 1-4 *En*: M. Arianoutsou y V. Papanastasis, edit. *Ecology, Conservation and Sustainable Management of Mediterranean type ecosystems of the World*. Millpress, Rotterdam.
- Valladares, F., M. T. Allen y R. W. Pearcy. 1997. Photosynthetic response to dynamic light under field conditions in six tropical rainforest shrubs occurring along a light gradient. *Oecologia* 111: 505-514.
- Valladares, F., S. Arrieta, I. Aranda, D. Lorenzo, D. Tena, D. Sánchez, F. Suarez y J. A. Pardos. 2004a. Is *Ilex aquifolium* an obligate or facultative understory species? A study of its shade tolerance, photoinhibition sensitivity and phenotypic plasticity in continental-Mediterranean sites. *Tree Physiology* (en prensa)
- Valladares, F., L. Balaguer, E. Martínez-Ferri, E. Pérez-Corona y E. Manrique. 2002a. Plasticity, instability and canalization: is the phenotypic variation in seedlings of sclerophyll oaks consistent with the environmental unpredictability of Mediterranean ecosystems? *New Phytologist* 156: 457-467.
- Valladares, F., J. M. Chico, I. Aranda, L. Balaguer, P. Dizengremel, E. Manrique y E. Dreyer. 2002b. Greater high light seedling tolerance of *Quercus robur* over *Fagus sylvatica* is linked to a greater physiological plasticity. *Trees, structure and function* 16: 395-403.

- Valladares, F., I. Dobarro, D. Sánchez-Gómez y R. W. Pearcy. 2005. Photoinhibition and drought in Mediterranean woody saplings: scaling effects and interactions in sun and shade phenotypes. *Journal of Experimental Botany* 56: 483-494.
- Valladares, F., E. Gianoli, y J. M. Gómez. 2007. Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *Tansley review. New Phytologist* 176:749-763.
- Valladares, F. y B. Guzmán-Asenjo. 2006. Canopy structure and spatial heterogeneity of light in two understory layers of an abandoned Holm oak forest. *Annals of Forest Science* 63: 749-761.
- Valladares, F., E. Martínez-Ferri, L. Balaguer, E. Pérez-Corona y E. Manrique. 2000a. Low leaf-level response to light and nutrients in Mediterranean evergreen oaks: a conservative resource-use strategy? *New Phytologist* 148: 79-91.
- Valladares, F. y R. W. Pearcy. 1997. Interactions between water stress, sun-shade acclimation, heat tolerance and photoinhibition in the sclerophyll *Heteromeles arbutifolia*. *Plant, Cell and Environment* 20: 25-36.
- Valladares, F. y 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. y R. W. Pearcy. 1999. The geometry of light interception by shoots of *Heteromeles arbutifolia*: morphological and physiological consequences for individual leaves. *Oecologia* 121: 171-182.
- Valladares, F. y R. W. Pearcy. 2002. Drought can be more critical in the shade than in the sun: a field study of carbon gain and photoinhibition in a Californian shrub during a dry El Niño year. *Plant Cell and Environment* 25: 749-759.
- Valladares, F., y D. Sánchez-Gómez. 2006. Ecophysiological traits associated with drought in Mediterranean tree seedlings: individual responses versus interspecific trends in eleven species. *Plant Biology* 8:688-697.
- Valladares F., Sánchez-Gómez D., y Zavala, M.A. 2006. Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *Journal of Ecology* 94:1103-1116
- Valladares, F., S. J. Wright, E. Lasso, K. Kitajima y R. W. Pearcy. 2000b. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest. *Ecology* 81: 1925-1936.
- Valverde, T. y J. Silvertown. 1997. Canopy closure rate and forest structure. *Ecology* 78: 1555-1562.
- Veneklaas, E.J. y Poorter, L. 1998. Growth and carbon partitioning of tropical tree seedlings in contrasting light environments. En: Lambers H., Poorter H., Van Vuuren M.M.I. (eds) *Inherent variation in plant growth: physiological mechanisms and ecological consequences*. Backhuys, Leiden, NL, pp 337-361
- Vilagrosa, A., J. Bellot, V. R. Vallejo y E. Gil-Pelegrin. 2003. Cavitation, stomatal conductance, and leaf dieback in seedlings of two co-occurring Mediterranean shrubs during an intense drought. *Journal of Experimental Botany* 54: 2015-2024.
- Walters, M. y P. Reich. 1996. Are shade tolerance, survival, and growth linked? Low light and nitrogen effects on hardwood seedlings. *Ecology* 77: 841-853.
- Walters, M. B. y P. B. Reich. 1999. Low-light carbon balance and shade tolerance in the seedlings of woody plants : do winter deciduous and broad-leaved evergreen species differ ? *New Phytologist* 143: 143-154.
- Weinig, C. y I. F. Delph. 2001. Phenotypic plasticity early in life constrains developmental responses later. *Evolution* 5: 930-936.
- Werner, C., O. Correia y W. Beyschlag. 1999. Two different strategies of Mediterranean macchia plants to avoid photoinhibitory damage by excessive radiation levels during summer drought. *Acta Oecologica* 20: 15-23.
- Werner, C., R. J. Ryel, O. Correia y W. Beyschlag. 2001. Effects of photoinhibition on whole-plant carbon gain assessed with a photosynthesis model. *Plant Cell and environment* 24: 27-40.
- West-Eberhard, M. J. 2003. *Developmental plasticity and evolution*. Oxford University Press, New York.
- Whitmore, T. C. 1998. *An introduction to tropical rainforests*. Oxford University Press.
- Wilson, J. 1988. Shoot competition and root competition. *Journal of applied ecology* 25: 279-296.
- Wilson, R. y A. Mordvinov. 2003. Secular total irradiance trend during solar cycles 21-23. *Geophysical Research Letters* 30: 3-13.
- Wilson, S. D. y D. Tilman. 1993. Plant competition and resource availability in response to disturbance and fertilization. *Ecology* 74: 599-611.
- Wright, S. D. y K. D. M. McConnaughay. 2002. Interpreting phenotypic plasticity: the importance of ontogeny. *Plant Species Biology* 17: 119-131.
- Wright, S. J., H. C. Muller-Landau, R. Condit y S. P. Hubbell. 2003. Gap-dependent recruitment, realized vital rates, and size distributions of tropical trees. *Ecology* 84: 3174-3185.
- Yordanov, I., V. Velikova y A. Tsonev. 2000. Plant responses to drought, acclimation, and stress tolerance. *Photosynthetica* 38: 171-186.
- Zavala, M. A., J. M. Espelta y J. Retana. 2000. Constraints and trade-offs in Mediterranean plant communities: the case of Holm oak-Aleppo pine forests. *Botanical Review* 66: 119-149.

CAPÍTULO 13

Las interacciones planta-planta y planta animal en el contexto de la sucesión ecológica

Regino Zamora, Patricio García-Fayos y Lorena Gómez-Aparicio

Resumen. *Las interacciones planta-planta y planta animal en el contexto de la sucesión ecológica.* En ambientes mediterráneos, la regeneración de gran número de especies leñosas arbóreas y arbustivas presenta un patrón espacial asociado a plantas ya establecidas, lo que sugiere la existencia de un balance neto positivo de las interacciones planta-planta. En este capítulo analizamos los mecanismos y consecuencias ecológicas de las interacciones entre arbustos pioneros y plántulas de árboles, y entre éstas y los herbívoros ungulados que las consumen desde una perspectiva de proceso sucesional. En ambientes como los mediterráneos, donde las plantas suelen padecer situaciones de estrés, la modificación ambiental producida por una planta vecina (microclima, suelo, protección frente a herbívoros) puede ofrecer un beneficio que supere los costos que toda proximidad espacial conlleva, lo que favorece el desarrollo de interacciones de facilitación entre los arbustos pioneros y las plántulas de especies leñosas de crecimiento lento. El efecto positivo de los arbustos sobre la regeneración de especies leñosas no tiene por qué estar restringido a una sola fase demográfica, ni ser generado por un solo mecanismo, sino que puede manifestarse en varios estadios del reclutamiento. La asociación espacial con plantas espinosas o poco palatables permite a las especies leñosas más palatables establecerse incluso en hábitats donde existe una presión de herbivoría elevada y crónica. Ya que el bosque mediterráneo apenas puede regenerarse en áreas abiertas por falta de agua y/o por exceso de herbivoría, ni bajo la copa de los árboles ya establecidos por falta de luz y/o exceso de depredadores de semillas o herbivoría, el nicho de regeneración principal para muchas especies arbóreas en una amplia gama de condiciones ecológicas es bajo las plantas pioneras, capaces de colonizar precisamente lugares con esas condiciones de estrés y herbivoría. Una buena cobertura de matorral, tanto de especies pioneras como de etapas intermedias de la sucesión, es el mejor seguro para evitar la erosión del suelo, conseguir la regeneración natural de los bosques, y mejorar el éxito de las reforestaciones, ya que dichas especies favorecen la progresión hacia comunidades más maduras.

Summary. *Plant-plant and plant-animal interactions in the context of ecological succession.* In Mediterranean environments, the regeneration of a great number of woody species, both tree and shrub, present a spatial pattern associated with established plants, suggesting a net positive balance in plant-plant interactions. In this chapter, from the perspective of successional process, we analyse the mechanisms and ecological

consequences of the interactions between pioneer shrubs and tree seedlings, and between these and ungulate herbivores that consume these plants. Under stress situations, the environmental alteration caused by a neighbouring plant (in terms of microclimate, soil, protection from herbivores) can offer a benefit that exceeds the costs that any spatial proximity implies, favouring the development of facilitation between the pioneer shrubs and the seedlings of slow-growing woody species. The positive effect of shrubs on the regeneration of woody species need not to be restricted to only one demographic phase, nor to be generated by only one mechanism, but rather it may be manifested in several stages of recruitment. The spatial association with thorny or unpalatable plants enables more palatable woody species to establish themselves even in habitats where there is high and chronic herbivore pressure. Given that the Mediterranean woodlands can hardly regenerate in open areas for lack of water and/or excessive herbivory, either under the canopy of established trees for lack of light and/or excessive herbivory (or seed predation), the main regeneration niche for many tree species under a wide range of ecological conditions are pioneer plants, capable of colonizing precisely the sites with these conditions of stress and herbivory. A good shrub cover, both of pioneer species and of the intermediate stages of succession, is the best insurance to avoid soil erosion, to achieve natural regeneration of woodlands, and to boost the success of reforestation, since these species encourage progression towards more mature communities.

1. Introducción

El bosque mediterráneo ha sido históricamente destruido por talas masivas, incendios o roturación del suelo para obtener cosechas y pastos. Las perturbaciones antrópicas recurrentes han favorecido a las especies arbustivas colonizadoras, que hoy forman grandes extensiones de matorrales en zonas antaño ocupadas por formaciones arbóreas (Grove y Rackham 2001). El fenómeno de matorralización se ha extendido en las últimas décadas como consecuencia del abandono de los campos dedicados a la agricultura extensiva en zonas poco productivas, especialmente de montaña, y la consiguiente colonización de estos campos por especies de matorral pioneras.

Desde un punto de vista dinámico, los bosques mediterráneos se encuadran entre la dinámica autosucesional y la sucesión secundaria (Zavala 2003). Como respuesta a las perturbaciones naturales y antrópicas, las comunidades de plantas leñosas pueden experimentar cambios drásticos en su estructura, pero manteniendo una composición específica prácticamente invariable (autosucesión, ver capítulo 4). Otra posibilidad es que la composición de la comunidad vaya cambiando progresivamente, y la comunidad pase por una serie de estadios transitorios, hasta alcanzar un hipotético equilibrio dinámico. Más recientemente se han propuesto modelos sucesionales de no-equilibrio donde se reconoce el papel fundamental de las perturbaciones y las respuestas de tipo umbral. De acuerdo con estos modelos de no-equilibrio, la comunidad vegetal pasaría por una serie de estados estables, relacionados entre sí mediante transiciones más o menos bruscas, muchas veces asociadas a grandes perturbaciones (fuego) o al manejo humano (ver Terradas 2001 para una revisión de los modelos de sucesión en comunidades de plantas).

Para que la sucesión secundaria ocurra, debe producirse un proceso de sustitución de especies. Uno de los mecanismos de sustitución propuestos es el de facilitación entre especies a lo largo del gradiente sucesional, lo que conlleva un cambio temporal en la composición específica de la comunidad. En este contexto, la presencia de especies pioneras y de etapas intermedias, capaces de modificar el ambiente, tanto biótico como abiótico, es clave para poner en marcha el proceso sucesional y favorecer su progresión hacia comunidades más

maduras, lo que permitirá la recuperación de buena parte de la vegetación existente antes de la perturbación.

En ambientes mediterráneos, la regeneración de gran número de especies leñosas arbóreas y arbustivas presenta un patrón espacial asociado a plantas ya establecidas (Herrera *et al.* 1994, Rey y Alcántara 2000, García *et al.* 2000, Gómez *et al.* 2001, García-Fayos y Gasque 2002, Gómez 2004, Verdú y García-Fayos 2003). Este patrón sugiere la existencia de un balance neto positivo de las múltiples interacciones protagonizadas por un propágulo dispersado bajo la cobertura de especies pre-establecidas a lo largo de su ciclo de regeneración. Hasta el momento, apenas hay resultados que demuestren la existencia de competencia entre plantas ya instaladas y plántulas de árboles en el mediterráneo (Vilá y Sardans 1999), con la excepción de los efectos negativos del jaral sobre plántulas de pinos en las fases iniciales de la sucesión postincendio (De las Heras *et al.* 2002). Por el contrario, son cada vez más numerosos los experimentos de campo que demuestran que las especies pioneras tienen en general un efecto positivo sobre la supervivencia de plántulas y el crecimiento de juveniles de especies arbóreas, tanto en montañas mediterráneas (Castro *et al.* 2002a, 2004, 2006, Gómez-Aparicio *et al.* 2004), como en hábitats semiáridos (Maestre *et al.* 2001, 2003, Gasque y García-Fayos 2004, pero ver Maestre *et al.* 2005), e incluso en hábitats méxicos del norte de la Península Ibérica (García y Obeso 2003). Las interacciones positivas aparecen así como un fenómeno generalizable a gran variedad de combinaciones de especies arbustivas y juveniles de leñosas arbóreas, y a una amplia gama de condiciones ecológicas, de acuerdo con un modelo de sucesión por facilitación (Connell y Slatyer 1977).

Dada la gran extensión ocupada por matorrales en la Península Ibérica y la importancia potencial que tienen las especies arbustivas como facilitadoras, vamos a centrarnos sobre todo en ellas para el estudio de las consecuencias de las interacciones planta-planta en la sucesión vegetal. Por otra parte, dado que los ecosistemas mediterráneos han sufrido históricamente una presión de herbivoría crónica muy elevada, vamos a restringir el análisis de las interacciones planta-animal antagónicas al caso de los herbívoros ungulados como factor condicionante de la regeneración de especies leñosas y, por tanto, modulador de la sucesión ecológica.

El objetivo central es el análisis de los mecanismos y consecuencias ecológicas de las interacciones entre arbustos pioneros y plántulas de árboles, y entre éstas y los herbívoros ungulados que las consumen, desde una perspectiva de proceso sucesional en el que los matorrales representan una etapa de transición en la regeneración forestal.

2. Las interacciones planta-planta en el contexto mediterráneo

La proximidad espacial se ha considerado tradicionalmente como sinónimo de competencia entre plantas por los recursos limitantes, básicamente luz, agua y nutrientes. En el caso de especies arbustivas y plántulas de leñosas que crecen juntas, la competencia podría derivarse del solapamiento en el uso de los recursos edáficos, al situar ambas las raíces en el mismo volumen de suelo. La competencia puede darse asimismo a nivel de la copa, si el matorral disminuye la radiación fotosintéticamente activa de manera limitante para el crecimiento de las plántulas. Por otra parte, muchos depredadores, caso de los roedores, buscan en los arbustos su refugio y alimento, destruyendo grandes cantidades de las semillas y plántulas que allí se encuentran. Todos estos evidentes aspectos negativos derivados de la proximidad espacial deben contrarrestarse con otros positivos para conseguir un balance final que favorezca a las plántulas que crecen al amparo de los arbustos.

Muchos estudios han puesto de manifiesto que las interacciones interespecíficas de facilitación suelen ser comunes en ambientes extremos, como en zonas árticas, altas montañas, desiertos, y humedales salinos (Bertness & Callaway 1994, Callaway 1995, Brooker & Callaghan 1998, Bruno *et al.* 2003). Este efecto neto positivo es consecuencia de los mecanismos por los cuales muchas interacciones de facilitación operan, como por ejemplo, la mejora de las condiciones microclimáticas. El resultado es que el incremento de la severidad ambiental provoca un cambio en el balance de interacciones entre plantas, predominando un resultado neto de facilitación sobre la competencia. Esto no quiere decir que las interacciones de facilitación sean las únicas que se den en ambientes estresados, como los semiáridos (ver, por ejemplo, Maestre *et al.* 2005, 2006). De hecho, cuando las condiciones ambientales se vuelven extremadamente severas, el efecto positivo del benefactor puede desaparecer, y por tanto la diversidad reducirse (Belcher *et al.* 1995, Kitzberger *et al.* 2000, Bruno *et al.* 2003). Sin embargo, como señalan Michalet *et al.* 2006, incluso si la competencia incrementa con el grado de estrés a una escala de parche, el efecto neto de las plantas vecinas a una escala de comunidad es globalmente positivo, como lo demuestran los metaanálisis de Gómez Aparicio *et al.* 2004 y Lortie & Callaway 2006). Nuevas aproximaciones más integradoras a las interacciones planta-planta teniendo en cuenta la historia y las relaciones filogenéticas de las plantas apoyan ésta idea (Valiente-Banuet *et al.* 2006, Valiente-Banuet y Verdú 2007). El beneficio que reciben los propágulos de árboles por crecer junto a los arbustos pioneros puede surgir a lo largo del proceso de reclutamiento, desde la dispersión y germinación de las semillas, establecimiento y supervivencia de las plántulas, hasta la supervivencia y crecimiento de los juveniles (Cuadro 13.1, Fig. 13.1).

2.1. Efectos sobre la dispersión de las semillas

Los arbustos pueden actuar como focos donde se acumulan las semillas de forma desproporcionada tras la dispersión (Callaway 1995). En el caso de las especies dispersadas por el viento o arrastradas por el agua, los arbustos funcionan como “trampas” que interceptan las semillas en sus desplazamientos (Aguiar y Sala 1994, pero ver Gómez-Aparicio *et al.* 2007a). En el caso de las plantas cuyas semillas son dispersadas por aves, los árboles y arbustos de cierto porte actúan como posaderos de muchas especies de aves frugívoras, depositando allí sus excrementos con las semillas de los frutos que han ingerido (Debussche y Lepart 1992). Así, en las áreas menos frías de la Península Ibérica, plantas como el lentisco (*Pistacia lentiscus*), el torvisco (*Daphne gnidium*), el acebuche (*Olea europaea* var. *sylvestris*), los espárragos (*Asparagus* sp.pl.) y otras plantas con frutos carnosos muestran una fuerte agregación espacial con los olivos, algarrobos, vid y almendros de muchos campos abandonados, ya que las propias plantas cultivadas actúan como perchas para los pájaros dispersantes de semillas (Verdú y García-Fayos 1998). Lo mismo ocurre con otras plantas productoras de fruto carnoso en áreas más frías, como enebros (*Juniperus communis*), escaramujos (*Rosa* sp.pl.) o madreselvas (*Lonicera* sp.pl.). Por otra parte, buena parte de los organismos depredadores de semillas de especies leñosas, como los ratones, acumulan semillas bajo los árboles y arbustos para su posterior consumo. Buena parte de estas despensas no son localizadas o utilizadas posteriormente, por lo que las semillas que escapan a la depredación germinan, generándose así una asociación espacial con los arbustos (Díaz *et al.* 2003, Pulido y Díaz 2004).

Como resultado del comportamiento de los animales dispersantes, los patrones espaciales de sombra de semillas suelen mostrar una fuerte heterogeneidad espacial, recibiendo algunos microhábitats, como árboles aislados, matorrales o rocas, muchas semillas, y otros, como los lugares desprovistos de vegetación, muy pocas (Jordano y Schupp 2000). Un buen ejem-

CUADRO 13.1

BALANCE DE INTERACCIONES Y MODELO CONCEPTUAL

La facilitación es el fenómeno mediante el cual una especie mejora la supervivencia, crecimiento o estado general de otra (Callaway 1995). La facilitación juega un papel tan relevante como la competencia en la estructuración de las comunidades vegetales, de manera que combinaciones complejas de competencia y facilitación parecen ser lo común en la naturaleza (Bruno *et al.* 2003). La intensidad de ambas interacciones varía a lo largo de gradientes de recursos, de forma que la interacción entre especies ofrece resultados condicionales dependiendo de las condiciones abióticas y bióticas del contexto (Bertness y Callaway 1994) (Ver Figura 13.1).

En ambientes como los mediterráneos, donde las plantas suelen padecer situaciones de estrés, la modificación ambiental (microclima, suelo, protección frente a herbívoros) producida por una planta vecina, puede ofrecer un beneficio que supere los costos que toda proximidad espacial conlleva, lo que favorece el desarrollo de interacciones de facilitación (Pugnaire *et al.* 1996a y b, Gómez *et al.* 2001, Maestre *et al.* 2001; Castro *et al.* 2002a). Sin embargo, en ambientes más húmedos como los del centro y norte de Europa, en los que se dan la conjunción de luz, agua y temperaturas adecuadas para el crecimiento de la vegetación durante el verano, las plantas compiten por la adquisición de estos recursos esenciales, y la cercanía espacial de los vecinos tiene un resultado neto negativo. Por tanto, cuanto mayor sea el nivel de estrés, generado bien por agentes físicos (falta de agua, heladas, viento) o bien por agentes biológicos (herbivoría), el balance global de las interacciones se inclinará más hacia un resultado neto de facilitación (Pugnaire y Luque 2001, Gómez-Aparicio *et al.* 2004). Este balance de interacciones es muy dinámico, y puede cambiar no sólo a lo largo de gradientes ambientales, sino también a lo largo del tiempo.

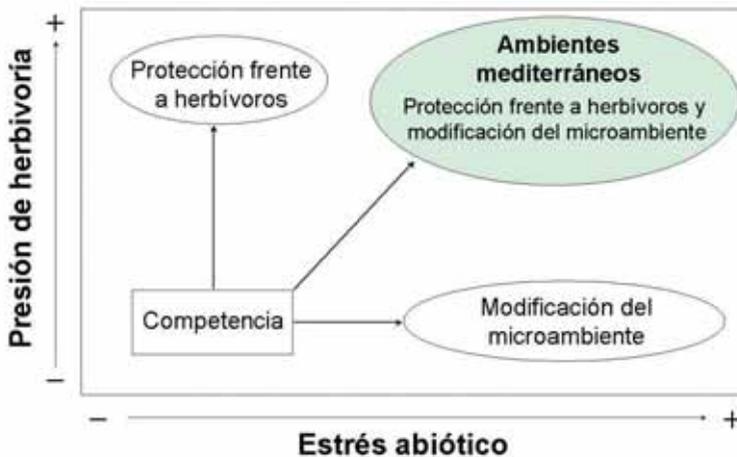


Figura 13.1. Modelo conceptual que muestra el balance de interacciones planta-planta dependiendo del nivel de estrés ambiental (basado en Bertness y Callaway 1994). La importancia de la facilitación en relación a la competencia incrementa al hacerlo el estrés abiótico o el estrés biótico del sistema. En situaciones de alto estrés abiótico (p. ej. sequía, heladas), las plantas se beneficiarían de la modificación del microambiente provocada por los vecinos (p. ej. disminución de la radiación, incremento de la humedad del suelo). Por otro lado, en situaciones de alto estrés biótico (p. ej. herbivoría), la facilitación vendría ejercida por mecanismos de protección. En los ambientes mediterráneos ambas fuentes de estrés confluyen, disparando los dos mecanismos de facilitación.

plo de dispersión dirigida hacia matorrales lo tenemos en el tejo (*Taxus baccata*) cuyas semillas y plántulas se acumulan bajo los matorrales productores de fruto carnoso, como enebros (*Juniperus* sp.pl.) y agracejos (*Berberis* sp.pl.), matorrales donde las aves frugívoras pasan parte de su tiempo comiendo frutos y dispersando semillas en sus excrementos. Por el contrario, estas aves apenas se posan sobre otras especies de matorral que coexisten con enebros y agracejos, pero que no producen frutos carnosos, como los piornos, bajo los cuales rara vez se encuentra una plántula de tejo (García *et al.* 2000). Otro tanto ocurre con la dispersión de frutos del enebro común (*Juniperus communis*) en los sabinares de sabina rastrera (*J. sabina*) del Sistema Ibérico. La sabina rastrera ofrece un buen ambiente para el establecimiento y supervivencia de las plantas de enebro en la alta montaña mediterránea. Además, ambas especies comparten las mismas aves dispersantes (*Turdus* sp.pl.). Pero dado que la sabina es dioica –sexos separados en plantas distintas–, resulta que los enebros presentan una mayor asociación espacial con las sabinas rastreras hembras que con cualquier otro microhábitat, incluyendo las sabinas macho (Verdú y García-Fayos 2003).

2.2. Efectos sobre la germinación de las semillas

Las semillas necesitan de un cierto período de tiempo con una combinación adecuada de temperatura, humedad y radiación para poder germinar. Esta combinación favorable de factores sólo aparece en el mediterráneo durante unos pocos meses al año, fundamentalmente en otoño y primavera. Pero hay años en los que las condiciones favorables para la germinación de algunas especies no se dan (García-Fayos y Verdú 1998). La duración de las condiciones necesarias para germinar, sobre todo las de humedad, son dependientes de la cuantía y duración del evento de lluvia y de las características del microhábitat en el que se encuentren las semillas. El suelo se seca rápidamente en los microhábitats desprovistos de vegetación, impidiendo la germinación de muchas especies leñosas. Por el contrario, los árboles y arbustos generan unas condiciones edáficas diferentes del suelo desprovisto de vegetación, permitiendo unas mejores condiciones de germinación. Así, bajo la copa de los algarrobos en campos de cultivo abandonados, las condiciones para la germinación y establecimiento del lentisco son más adecuadas, gracias a la mayor humedad y menor compactación del suelo, y duran más tiempo que en las áreas entre los árboles (Verdú y García-Fayos 1996). Lo mismo se puede decir de otras propiedades del suelo que influyen positivamente sobre el desarrollo de la plántula, como son la infiltración del agua, el contenido en materia orgánica y nutrientes, la radiación solar, etc. (Joffre y Rambal 1993, Pugnaire *et al.* 1996a y b, Moro *et al.* 1997, Verdú y García-Fayos 2003). Este fenómeno ha sido denominado nucleación y ha mostrado ser un mecanismo muy importante en la colonización de nuevos hábitats.

2.3. Supervivencia y crecimiento de plántulas

La escasez y variabilidad de las precipitaciones, tanto en su componente estacional como interanual, es el principal factor limitante para el establecimiento de las plántulas. Los períodos de sequía resultantes, de duración muy variable (desde unos meses hasta varios años seguidos), limitan seriamente el reclutamiento de las plantas leñosas, causando mortalidades masivas de plántulas durante su primer año de vida (Herrera *et al.* 1994, Rey y Alcántara 2000).

Los matorrales pueden amortiguar estas adversas condiciones mediante la modificación del microclima. Así, en verano la copa de los arbustos disminuye en más del 50% la radiación existente a pleno sol, minimizando el riesgo de fotoinhibición del aparato fotosintético de los juveniles (Valladares 2001). Como consecuencia, la temperatura media ambiental bajo los

arbustos disminuye también considerablemente (Gómez-Aparicio 2004), reduciendo asimismo el riesgo de sobrecalentamiento de las hojas, un importante factor de estrés en ambientes donde la sequía limita el enfriamiento por transpiración (Larcher 1995). La demanda evaporativa de la atmósfera bajo los matorrales es menor, contribuyendo a mejorar el estado hídrico de los juveniles, incluso en ausencia de diferencias entre microhábitats en el contenido hídrico del suelo (Holmgren *et al.* 1997).

Algunos arbustos y árboles con sistema radicular profundo toman los nutrientes desde el suelo mineral, donde los nutrientes son captados por las raíces. La posterior caída de hojarasca y lavado del follaje enriquece los horizontes superficiales del suelo accesibles a las plántulas que crecen bajo las copas. Además, también puede ocurrir que estas raíces capturen agua en profundidad, transportándola luego hacia la superficie, y provocando un aumento de la disponibilidad de agua en los niveles de suelo más superficiales, lo que favorece a las especies vecinas que tienen sistemas radiculares poco profundos. Este fenómeno se ha denominado ascensión hidráulica o *hydraulic lift* (Dawson 1993, Peñuelas y Filella, 2003).

También se puede producir un enriquecimiento de nutrientes en el suelo si la planta nodriza es fijadora de nitrógeno, caso de las leguminosas. Igualmente, las herbáceas que crecen muchas veces bajo la copa de una planta leñosa pueden favorecer la actividad biológica de los microorganismos descomponedores del suelo, lo que provoca un incremento en las tasas de mineralización (Moro *et al.* 1997).

Por otra parte, las copas de los arbustos y la acumulación de hojarasca protegen a las plántulas del impacto directo de la lluvia y de las tormentas de granizo que son especialmente comunes en las montañas mediterráneas. Además, protegen de las bajas temperaturas invernales, disminuyendo así el riesgo de que las plántulas sufran daños en los tejidos por heladas (Castro *et al.* 2002b), y evitan las fuertes contracciones y dilataciones del suelo al congelarse durante el invierno, fenómeno que para especies con una raíz relativamente frágil, como arces y pinos, constituye un importante factor de mortalidad al provocar su desenterramiento o fracturación (Gill y Marks 1991). Como consecuencia de estas mejoras microclimáticas y de las propiedades físico-químicas del suelo, los arbustos permiten que una fracción de las plántulas de las especies leñosas sobreviva el primer año, estableciéndose proporcionalmente más plántulas que en otros microhábitats desprovistos de vegetación protectora (Rey-Benayas, 1998, Rey-Benayas *et al.* 2002, Maestre *et al.* 2002, Castro *et al.* 2004, Gómez-Aparicio *et al.* 2004). (Cuadro 13.2, Fig. 13.2, en página anterior).

2.4. Un caso de estudio: reforestaciones experimentales en gradientes ambientales amplios

Las primeras investigaciones dirigidas a utilizar plantas nodrizas con objetivos de restauración se llevaron a cabo en el Sur de España al final de los años 90 (Castro *et al.* 2002, Gómez-Aparicio *et al.* 2004). Con objeto de desarrollar una técnica de repoblación forestal que reprodujese el patrón natural de regeneración, es decir, en el que se hiciera cumplir a los arbustos el papel de nodrizas de los plantones de las especies a introducir, en el período 1997-2001 se llevaron a cabo en Sierra Nevada una serie de experimentos de campo. En total se plantaron más de 18000 plantones de 16 especies arbóreas y arbustivas en 34 parcelas distribuidas a lo largo de un amplio gradiente altitudinal (400-2000 m), tanto en suelos calizos como silíceos, y en las vertientes norte, sur y este de Sierra Nevada. En cada parcela, los plantones se colocaron en dos microhábitats, bajo la copa de los arbustos (utilizando siempre las especies más abundantes en cada sitio) y en los espacios abiertos más próximos. Cada plantón se marcó individualmente y se realizó un seguimiento periódico de su supervivencia y crecimiento, así como una cuantificación de los daños causados por los herbívoros. Los resulta-

CUADRO 13.2
GRADIENTE DE RECURSOS OPUESTOS

En los sistemas mediterráneos, la ausencia de precipitaciones durante el período estival genera una situación de sequía que sólo es paliada en microhábitats con un suministro de agua adicional como las proximidades de ríos, fuentes de agua, etc. En este escenario de escasez de agua generalizada, la reducción de la radiación bajo la cobertura de un dosel arbóreo genera ambientes umbríos en los que las pérdidas por evapotranspiración son mucho más bajas que en cualquier otro microhábitat. El balance hídrico de plántulas y juveniles se ve pues beneficiado, aunque a costa de una fuerte disminución de la radiación, en muchos casos de forma limitante para el crecimiento. Además, la falta de luz puede inducir el desarrollo de la parte aérea de los individuos en detrimento del sistema radicular, limitando la capacidad de captación de agua y dando lugar al fenómeno denominado sombra seca (Valladares 2001). Por el contrario, en los espacios abiertos, la luz disponible puede no ser totalmente aprovechada por las plantas debido a la falta de agua, de manera que la radiación puede pasar de constituir un recurso a ser un factor de estrés capaz de provocar sobrecalentamiento y fotoinhibición en los tejidos fotosintéticos.

Por tanto, en los sistemas mediterráneos se genera un gradiente ambiental donde los recursos esenciales -agua y luz- no coinciden espacialmente en los extremos. Sin embargo, en este gradiente los matorrales aparecen como un punto intermedio donde el conflicto de requerimientos de luz y agua para el reclutamiento se vería minimizado. Así, las plántulas y juveniles establecidos bajo la copa de los matorrales verían favorecida su supervivencia y crecimiento gracias a una reducción parcial de la radiación que, sin llegar a ser limitante para el crecimiento, como la generada por un dosel arbóreo, evita los problemas derivados de la radiación en exceso (Retana *et al.* 1999, Gómez 2004). Y al mismo tiempo, la disminución de la temperatura bajo la copa, y consecuentemente de la demanda evaporativa de la atmósfera, implicaría una reducción de las pérdidas por evapotranspiración, resultando en una mejora del estado hídrico de los juveniles a pesar de la ausencia de agua en el suelo (Ver Figura 13.2).

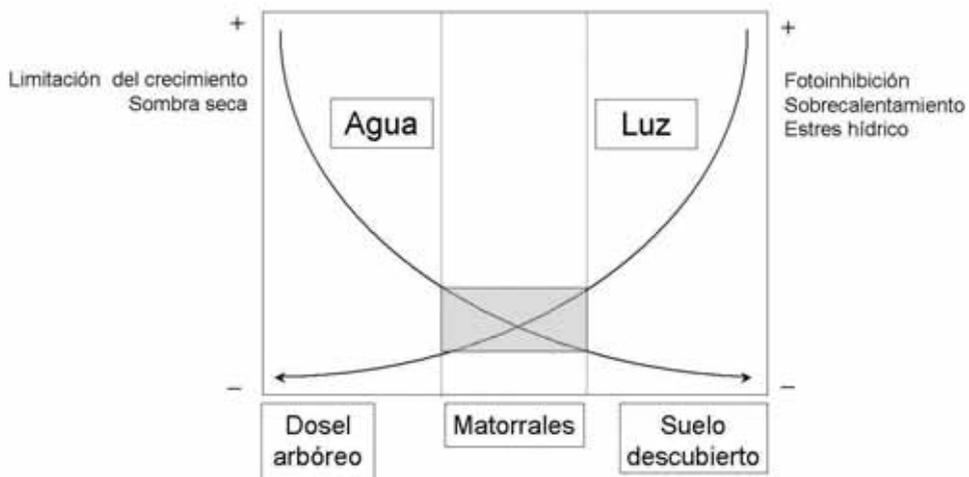


Figura 13.2. Gradiente de recursos opuestos. Agua y luz constituyen dos recursos esenciales para la vida vegetal que en los ambientes mediterráneos, caracterizados por una fuerte sequía estival, rara vez coinciden espacialmente. En un extremo, los ambientes umbríos generados por la cobertura arbórea, si bien son comparativamente más húmedos que las zonas descubiertas de vegetación, pueden limitar el crecimiento de las plantas debido a la escasez de luz o provocar fenómenos como la sombra seca. En el extremo opuesto, en los sitios descubiertos la ausencia de agua limita la utilización de la abundante radiación disponible, convirtiéndose la luz en un factor de estrés. Sin embargo, en este gradiente los matorrales aparecen como un punto intermedio donde el conflicto de requerimientos de luz y agua se ve minimizado. En ambientes mediterráneos, por tanto, los matorrales constituyen los mejores microhábitats para la supervivencia y el crecimiento de las plantas.

dos muestran la existencia de un importante efecto neto positivo de la presencia de los arbustos sobre los plántones (Gómez-Aparicio *et al.* 2004), pero también ponen de manifiesto que la magnitud del efecto facilitador varía a lo largo de gradientes espaciales y temporales, dependiendo del grado de estrés ambiental.

En un gradiente espacial de altitud y orientación, la magnitud de la facilitación se dispara a baja altitud y en exposiciones de solana. En estos escenarios, las bajas precipitaciones, unidas a altas temperaturas, provocan un largo e intenso período de sequía estival, de manera que la supervivencia de las plántulas y juveniles se ve fuertemente beneficiada de la reducción de estas condiciones extremas bajo la copa de los matorrales. Por el contrario, a mayores altitudes y en exposiciones norte, con temperaturas mas bajas durante el verano y sobre todo, mayor precipitación, la sequía estival resulta mucho menos acusada. En estos escenarios, la reducción del estrés abiótico permite a las plantas captar recursos y competir entre ellas, por lo que el efecto facilitador del matorral resulta mucho menos evidente. Con respecto a la variabilidad temporal de la facilitación asociada a la precipitación anual, encontramos que la fuerza de la facilitación es mucho menor en años lluviosos que en años secos. Por ejemplo, el verano de 1997 fue templado y húmedo en comparación con los veranos del 2000 y el 2001, y por tanto la disponibilidad de agua en el suelo en pleno verano fue significativamente mayor. Esta disponibilidad de agua en el suelo, aunque limitada, pudo haber disminuido el estrés en las plantas dicho año, permitiendo su supervivencia hasta la llegada de las lluvias de otoño. Consecuentemente, el beneficio de vivir en la sombra de los matorrales fue menos evidente en el año “húmedo” (1997) que en los años “secos” (2000 y 2001).

En conclusión, cuanto mayor sea la radiación y la temperatura en áreas abiertas, mayor será la importancia de los matorrales proporcionando a los plántulas un mejor balance hídrico (Figura 13.3). Por tanto, lugares y años "secos" en un contexto mediterráneo constituyen los mejores escenarios para que el efecto facilitador de los matorrales se magnifique, convir-

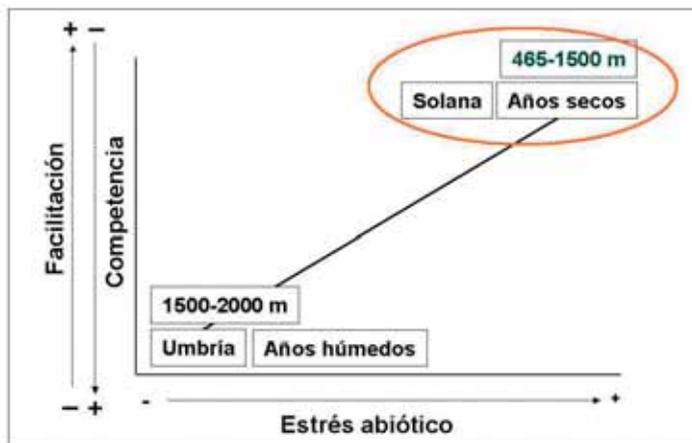


Figura 13.3. Reforestaciones experimentales en gradientes ambientales amplios. Los resultados de las repoblaciones experimentales muestran que la facilitación entre matorrales y juveniles de especies leñosas incrementa al hacerlo el estrés abiótico. Así, la facilitación fue mayor a baja (465-1500 m) que a alta altitud (1500-2000), en orientaciones de solana que de umbría, y en años con veranos secos (2000 y 2001) en comparación con años de veranos húmedos (1997). Por tanto, sitios y años con sequía estival especialmente estresante serán los mejores escenarios para aprovechar el efecto facilitador de las plantas nodrizas en la restauración de zonas degradadas.

tiéndose en los únicos nichos de regeneración efectivos para la recuperación de la vegetación degradada (Whisenant 1999, Gómez-Aparicio *et al.* 2004).

3. La interacción planta-herbívoro en el contexto mediterráneo

Los ecosistemas mediterráneos históricamente han sufrido una presión de herbivoría considerable como consecuencia de la actividad ganadera, unida al incremento de las poblaciones de ungulados silvestres fomentados para caza y favorecidos por la eliminación de depredadores. La elevada presión de herbivoría representa una limitación para la regeneración natural de muchas especies leñosas arbóreas y arbustivas, especialmente las más palatables y que no tienen capacidad de rebrotar (Charco, 2002). Este problema afecta especialmente a muchas plantas endémicas en el área mediterránea (A.M.A. 1994, Zamora *et al.* 1996, Blanca *et al.* 1998).

Los herbívoros pueden limitar la regeneración forestal, bien consumiendo directamente las semillas, o las plántulas y juveniles. El número de semillas que sucumben por el ataque de depredadores es muy grande en la mayoría de los bosques peninsulares, especialmente en los fragmentos forestales de menor tamaño. Al disminuir el tamaño del fragmento, o al aumentar la irregularidad de su forma, aumenta su permeabilidad frente a depredadores generalistas propios de la matriz alterada, como son los ratones, con lo cual las plantas leñosas sufren una mayor depredación (Tellería y Santos 2001).

Como consecuencia de la actividad de los depredadores, sólo una mínima parte de las semillas sobrevive para poder germinar. Por ejemplo, en los pinares de pino albar (*Pinus sylvestris*) de Sierra Nevada, los depredadores consumen más del 99% de la cosecha de semillas, entre ellos los piquituertos (*Loxia curvirostra*) y los ratones de campo (*Apodemus sylvaticus*) (Castro *et al.* 1999). De las pocas semillas que se salvan, alrededor del 40% emergen en condiciones naturales, pero menos del 2% de estas plántulas germinadas llegan a cumplir los dos años de edad, debido a la falta de agua durante los meses de verano y al frío del invierno. Otro buen ejemplo es el de las bellotas de roble melojo (*Quercus pyrenaica*), que son rápidamente consumidas por jabalís (*Sus scrofa*) y ratones. Ambos depredadores actúan preferentemente en diferente microhábitats: los jabalís prefieren los espacios abiertos, mientras que los ratones consumen selectivamente las bellotas situadas debajo de los arbustos (Gómez *et al.* 2003), por lo que no hay lugares seguros para el reclutamiento.

Los herbívoros pueden también tener efectos positivos sobre las plantas que les sirven de alimento si los tejidos vegetales que consumen incluyen órganos reproductores con semillas. En este caso, el efecto del herbivorismo a nivel poblacional puede incluso ser positivo (Malo y Suarez 1996), y se ha documentado para algunas especies leñosas en diversos hábitats mediterráneos, como dehesas (Malo y Suarez 1995), jarales (Malo y Suarez 1996) o estepas semiáridas (Cervan y Pardo 1997). Sin embargo, el consumo de plántulas, juveniles y rebrotes de las especies leñosas no puede llevar asociado este efecto positivo secundario de dispersión de semillas, ya que estas fases juveniles carecen, por definición, de estructuras reproductivas.

También puede ocurrir una dispersión accidental de semillas en aquellas especies cuyos frutos o semillas son almacenados por los animales para su posterior ingestión. En el caso de los encinares, su reclutamiento parece depender de la actividad de animales dispersantes (roedores como *Apodemus sylvaticus* y aves como el arrendajo *Garrulus glandarius*) que almacenan parte de las bellotas colectadas para su consumo posterior, así como de la presencia de

matorrales facilitadores que evitan la muerte por desecación de la plántulas durante su primer verano de vida (Pulido y Diaz 2003, Gómez 2004).

Una vez que las plántulas han conseguido lignificar sus tejidos aéreos, y pasar ese cuello de botella que representa el primer verano, la falta de agua empieza a ser un factor de mortalidad menos importante, a la vez que comienza a ser el factor determinante del lento crecimiento de los juveniles. Esta falta de agua provoca que las especies leñosas en el mediterráneo desarrollen preferentemente la raíz en detrimento de la parte aérea, con el fin de captar ese recurso tan limitante. La consecuencia es que la parte aérea crece muy lentamente, al menos durante los primeros años cuando el juvenil está invirtiendo en desarrollar un profundo sistema radicular, alcanzando cocientes de raíz/tallo con valores superiores a 2,5 (Broncano *et al.* 1998, Lloret *et al.* 1999).

Los daños por herbivoría en los juveniles empiezan a ser cada vez más patentes conforme el plantón crece. Durante el verano, cuando el pasto está seco y el único alimento para los herbívoros unguilados es la vegetación leñosa, se acrecientan los daños sobre los juveniles. Los herbívoros que más inciden sobre el crecimiento de brinzales y rebrotes son los unguilados, domésticos o silvestres, pero también afectan otros, como los lagomorfos, o los insectos defoliadores. Cuanto más seco sea el año, y por ende menos pasto haya disponible, mayores serán los daños en la vegetación leñosa arbustiva y arbórea (Hódar *et al.* 1998, Zamora *et al.* 1999). La herbivoría no suele causar una mortalidad importante en los juveniles, aunque depende de la magnitud del daño, el tipo de tejido dañado, y el estado de salud del plantón. La extracción del brote principal de crecimiento para muchas especies arbóreas mediterráneas puede suponer escasamente el 1% de la biomasa de la planta, pero provoca un fuerte retraso en el crecimiento y desarrollo individual, retardando la transición de juveniles a árboles adultos (e.g. Zamora *et al.* 2001). El consumo de los brotes nuevos año tras año provoca un retraso indefinido en el crecimiento de los juveniles, dando lugar a formas achaparradas que nunca llegan a la fase reproductora, colapsando la regeneración poblacional. El lento crecimiento de los juveniles en ambientes mediterráneos debido a la falta de agua acentúa el efecto negativo de la herbivoría, ya que origina que los juveniles permanezcan durante muchos años con una altura al alcance de los unguilados. Por ejemplo, en los bosques de montaña mediterránea, un individuo de pino albar tarda unos 22 años en alcanzar 1,5 m de altura si no ha sufrido daños por herbivoría. Caso de sufrirla, puede necesitar unos 40 años para alcanzar la misma altura (Zamora *et al.* 2001).

En hábitats con escasa cobertura vegetal y estresados por la sequía, como los mediterráneos, el consumo excesivo y crónico de los herbívoros puede considerarse como una perturbación con capacidad de modelar la composición y estructura de las comunidades de plantas leñosas (Gómez Sal *et al.* 1999, Zamora *et al.* 2001). Este proceso puede provocar una heterogeneidad muy fuerte en la distribución espacial de la vegetación, contribuyendo a favorecer las asociaciones espaciales entre plantas (Zamora *et al.* 2001).

3.1. *Herbivoría contexto-dependiente*

Los herbívoros generalistas buscan alimento siguiendo un esquema jerárquico: moviéndose preferentemente por unos rodales más que por otros dentro de paisaje, visitando preferentemente determinadas manchas de vegetación dentro de rodales, y finalmente, comiendo determinadas plantas individuales dentro de las manchas seleccionadas (Senft *et al.* 1987). A este último nivel “de bocado”, el grado de palatabilidad de la planta es sin duda un rasgo muy importante. Pero también lo es la identidad y abundancia de otras plantas vecinas en su entorno. En los ecosistemas mediterráneos, donde la diversidad de plantas es considerable, este

efecto de vecindad es muy aparente, existiendo una alta probabilidad de que una especie de planta este rodeada por otras especies. Para un herbívoro generalista, como lo son los ungulados, esto representa una variada oferta potencial de especies en un mismo parche, por lo que la probabilidad de que una planta sea comida por un herbívoro no depende sólo de sus características intrínsecas, sino de la calidad nutritiva y/o abundancia de las plantas que crecen en su entorno (Vilá y Lloret 1996, Rousset y Lepart 1999, García *et al.* 2000, Baraza *et al.* 2006).

3.2. Los matorrales como protectores frente a la herbivoría

Los matorrales pueden favorecer la supervivencia y el crecimiento de los juveniles al protegerlos del pisoteo y consumo de los herbívoros. Una planta palatable puede sufrir menos daño si está rodeada de otras especies poco palatables, lo que disminuye la calidad alimenticia del parche para el herbívoro. En este caso, la presencia de plantas vecinas poco palatables provoca una disminución en el daño del juvenil (*defensa por asociación*, Huntly 1991). En otros casos, la protección es mecánica, ya que la planta protectora hace las veces de una barrera que impide el paso del herbívoro. Este efecto protector se manifiesta habitualmente con grandes herbívoros generalistas, que son los principales consumidores de juveniles y rebrotes de las plantas leñosas. La protección puede consistir simplemente en que la planta protectora dificulta la localización del plantón, por lo que pasa desapercibido para el herbívoro (Callaway *et al.* 2000). También puede ocurrir el caso contrario, cuando un juvenil de una especie leñosa poco palatable que crece cerca de otras plantas más palatables y atractivas puede ser accidentalmente dañada por herbívoros generalistas (*susceptibilidad por asociación*, Huntly 1991).

Buenos ejemplos de defensa por asociación ocurren en algunas especies de árboles como el tejo (*T. baccata*) y el arce (*Acer opalus subsp granatense*) en Sierra Nevada (García *et al.* 2000) o el roble pubescente (*Quercus humilis*) en el sur de Francia (Rousset y Lepart 1999). Estas especies ven reducido su nicho de regeneración a aquellos refugios que quedan fuera del alcance de los ungulados (Zamora *et al.* 1999, Gómez-Aparicio 2004). Los matorrales espinosos protegen también a las plántulas de especies arbóreas del consumo de grandes herbívoros (vacas, caballo, ovejas) en las llanuras europeas (Olf *et al.* 1999).

El papel protector del arbusto se manifiesta con más claridad cuando el tamaño de la planta nodriza es lo suficientemente grande como para rodear completamente al juvenil, dificultando el acceso del herbívoro al plantón. Por ejemplo, varias especies de matorral disminuyen el daño por ungulados sobre el pino albar, una especie poco palatable, en Sierra Nevada y Sierra de Baza sólo cuando los pinos crecen bien rodeados de ellas. Por el contrario, si los pinos crecen en el borde de matorrales pero sin llegar a estar cubiertos completamente, padecen más daño que si crecen en espacios abiertos, debido a que los ungulados se alimentan en verano sobre todo de matorrales, lo que incrementa la probabilidad de encontrarse con un pino que crezca junto a ellos. En este ejemplo, el paso de defensa por asociación a susceptibilidad por asociación depende sólo de la distribución espacial del plantón con respecto al matorral (Gómez *et al.* 2001, Baraza *et al.* 2006). Cuanto mayor sea el tamaño del matorral que hace de refugio o del parche de matorrales que crecen juntos, mayor será el efecto de protección frente a la herbivoría sobre las plántulas y juveniles de especies arbóreas. Además, los efectos del refugio sobre la estructuración espacial de la comunidad de plantas serán mayores cuanto mayor sea la presión de herbivoría, la productividad del hábitat, y la palatabilidad de las especies facilitadas (Milchunas y Noy-Meyr 2002, Rebollo *et al.* 2002, Baraza *et al.* 2006).

4. Las interacciones planta-planta y planta animal en el tiempo

4.1. Cambios en el balance entre facilitación y competencia a lo largo del ciclo vital

El balance entre efectos positivos y negativos puede cambiar temporalmente de unos años a otros y a lo largo del ciclo de vida de la planta nodriza y su especie facilitada (Sans *et al.* 1998, Rousset y Lepart 2000, Tielbörger y Kadmon 2000). Estos cambios han sido detectados muy pocas veces, porque la mayoría de los estudios sobre facilitación se han concentrado en el análisis de los efectos benefactores de la nodriza sobre las fases iniciales demográficas de la especie facilitada –germinación, emergencia y supervivencia de plántulas–, o sobre especies con períodos de vida muy cortos. Para especies arbóreas como el pino albar, pino laricio (*P. nigra*), encina, arce y roble melojo, los seguimientos realizados en repoblaciones experimentales durante varios años demuestran que la facilitación del matorral se mantiene, al menos, durante los primeros 5-8 años de vida del plantón y se manifiesta tanto en una mayor supervivencia bajo matorral, como en un mayor crecimiento vegetativo de la parte aérea (Castro *et al.* 2002, 2004, Gómez-Aparicio *et al.* 2007b). Para otras especies, como la sabina albar (*Juniperus thurifera*), el efecto facilitador que las sabinas hembras adultas ejercen sobre el reclutamiento y supervivencia se mantienen hasta estadios adultos (Montesinos *et al.* 2007).

Sin embargo, otros estudios que han evaluado el signo de la interacción hasta la fase adulta en plantas de vida larga han demostrado que, en muchas ocasiones, lo que era una interacción de facilitación entre nodriza y facilitada, se vuelve competencia cuando la especie facilitada va incrementando progresivamente su tamaño, capturando recursos en detrimento de la especie nodriza (Quero *et al.* 2007). Por ejemplo, individuos adultos de enebro común (*J. communis*) asociados espacialmente con sabinas rastreras (*J. sabina*) hembras muestran un menor crecimiento y éxito reproductivo que cuando crecen aislados. Dado que la sabina rastrera facilita el establecimiento de las plántulas de enebro, lo que en un principio fue un efecto de facilitación de la sabina rastrera para el establecimiento de las plántulas de enebro, posteriormente se vuelve un efecto negativo de la sabina rastrera sobre la especie facilitada (Verdú *et al.* 2004)

La facilitación se va a manifestar con más claridad cuando existe una asimetría fuerte en el tamaño, y por consiguiente, entre las necesidades ecológicas de facilitadora y facilitada (Figura 13.4). En esta situación, la nodriza puede no enterarse de que existe una plántula a su lado, por su pequeño tamaño y limitada capacidad de capturar recursos en comparación con la nodriza ya establecida. Por el contrario, la plántula sí se entera de que existe la nodriza, ya que ésta genera un microambiente físico y biológico distinto de la matriz abierta, y que puede ser mucho más favorable para su supervivencia. Al crecer el juvenil de la especie facilitada, el balance de la interacción con la nodriza puede pasar de facilitación a competencia, que puede ser progresivamente cada vez más asimétrica a favor del juvenil, conforme éste sobrepasa en altura y sombrea a la especie nodriza.

Si la longevidad de ambas especies es parecida, el resultado que se produce es condicional. Es decir, puede ir desde la facilitación del matorral a los juveniles, hasta la competencia en las fases adultas (Figura 13.4a), dependiendo de otras características ambientales ajenas a la interacción entre ambas especies. Por el contrario, cuanto mayor sean las diferencias en longevidad de las especies que crecen juntas, menos probable será que se produzca el cambio de signo, porque antes de que la facilitada se convierta en adulto, la planta nodriza ya se ha muerto (Figura 13.4b). Esta situación debe ser común en las interacciones entre plantas pioneras, que crecen y se reproducen muy rápido pero son muy poco longevas, con especies leñosas arbóreas de crecimiento lento, que necesitan muchos años para alcanzar el porte de un árbol.

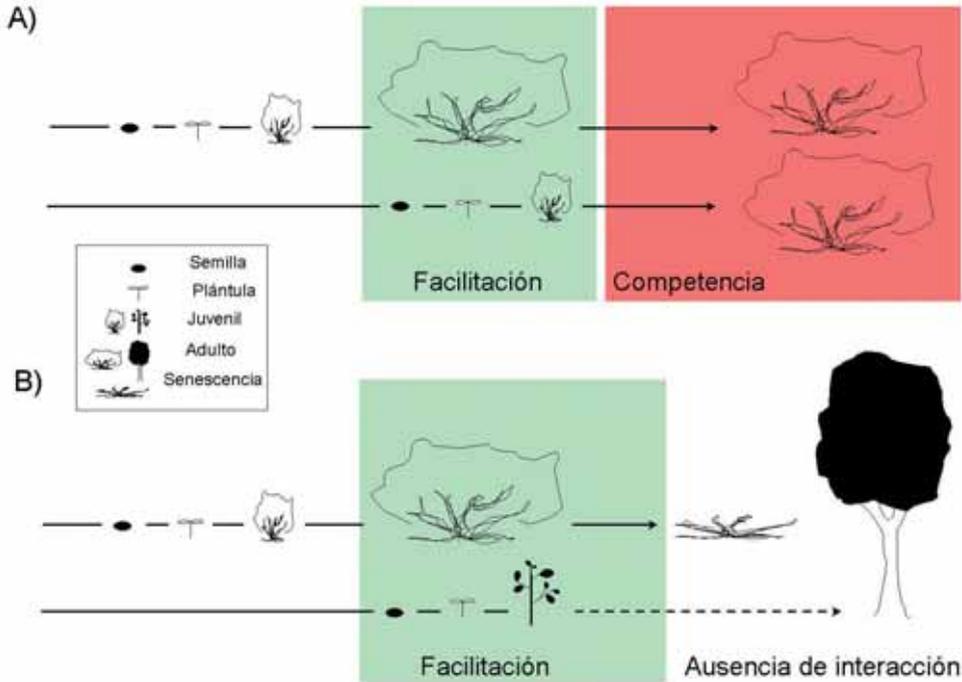


Figura 13.4. Cambios en el signo de la interacción entre plantas dependiendo de la fase del ciclo vital considerada. En el caso A), la interacción se produce entre dos especies de arbustos pioneros. Al crecer el juvenil de la especie facilitada, el balance de la interacción con la especie nodriza es condicional, pasando de facilitación nodriza-plántula, a competencia por los recursos entre dos plantas con características de tamaño similar. En el caso B), por el contrario, la especie facilitada es una leñosa de crecimiento lento, por lo que el arbusto nodriza puede morir antes de que la planta facilitada se convierta en adulto y acapare los recursos, no llegando entonces a producirse competencia.

En conclusión, la variación en el balance de las interacciones entre plantas dependerá básicamente del grado de similitud entre ambas especies en sus rasgos ecológicos. Cuanto más dispares sean en rasgos ecológicos importantes, con mayor facilidad se evitará la competencia y se crearán las condiciones para la facilitación o complementariedad ecológica entre especies, o incluso mutualismo cuando ambas partes reciban beneficio de la interacción. En este sentido, especies leñosas que tienen rasgos ecológicos muy diferentes, o bien complementarios, es muy probable que coexistan mucho mejor que otras especies que tienen rasgos ecológicos parecidos, y que pueden competir por la necesidad común de recursos limitantes.

4.2. Consecuencias demográficas

El efecto positivo de los arbustos sobre la regeneración de especies leñosas no tiene por qué estar restringido a una sola fase demográfica, ni ser generado por un sólo mecanismo, sino que puede manifestarse en varios estadios del ciclo de reclutamiento a través de múltiples vías. Un claro ejemplo de facilitación en múltiples fases lo constituye el tejo en Sierra Nevada, ya que: 1) los arbustos productores de fruto carnoso atraen a las aves dispersantes, actuando como nucleadores de la dispersión de semillas de tejo que son liberadas con los excrementos; 2) el sombreado de los matorrales genera un microclima que favorece la germinación de semillas y la supervivencia de las plántulas; y 3) los matorrales funcionan como un cerca-

do protector que defiende a los juveniles de los daños causados por los ungulados (García *et al.* 2000).

Sin embargo, en otras ocasiones un mismo microhábitat puede ser favorable tan sólo para una o algunas de las fases del ciclo de reclutamiento, produciéndose conflictos entre fases (Schupp 1995). La existencia de discordancias espaciales en el reclutamiento es un fenómeno bastante común en las dinámicas de reclutamiento de especies leñosas, así como de vital importancia, puesto que puede afectar a largo plazo a la persistencia de las especies a escala local y regional (Herrera *et al.* 1994, Rey y Alcántara 2000, García 2001, Gómez 2004). Un ejemplo de discordancia entre fases lo encontramos en algunos pinos mediterráneos (*P. nigra*, *P. halepensis*), cuyas semillas germinan bien en microhábitats sombreados, pero que requieren altos niveles de luz para crecer una vez que la plántula lignifica. Algo parecido les ocurre a las encinas, cuyas plántulas y juveniles pueden medrar bajo el dosel arbóreo durante sus primeros años de vida, pero que son incapaces de crecer y desarrollarse como reproductoras bajo la copa de los árboles (Espelta *et al.* 1999).

Los conflictos entre fases también pueden aparecer en las interacciones planta-herbívoro, ya que los microhábitats que sufren mas depredación de semillas pueden ser simultáneamente los mejores para proteger a las plántulas del ataque de los ungulados. Este es el caso del roble melojo en Sierra Nevada, cuyas bellotas son intensamente depredadas por el jabalí y el ratón de campo. La máxima tasa de depredación de bellotas tiene lugar bajo los arbustos, ya que constituyen el microhábitat más frecuentado por los roedores. Por el contrario, las plántulas, que son consumidas principalmente por vaca, cabra doméstica y jabalí, sobreviven mucho más bajo los arbustos, donde apenas son consumidas o pisadas (Gómez *et al.* 2003).

4.3. Consecuencias para la dinámica de la vegetación

4.3.1. Herbivoría y sucesión ecológica

Mediante un consumo selectivo a nivel de plántulas y juveniles, los herbívoros pueden alterar el curso de la sucesión ecológica y consecuentemente la composición en especies de la comunidad forestal (Huntly 1991, Crawley 1997). La herbivoría crónica condiciona la sucesión secundaria al eliminar selectivamente a las especies más palatables y favorecer la presencia de especies no palatables. De hecho, la fuerte presión ganadera sufrida por los sistemas forestales mediterráneos ha provocado el desplazamiento de especies caducas o semicaducas a favor de perennifolias, mucho menos palatables (Cuartas y García-González 1992).

En algunos bosques montanos de Sierra Nevada el componente arbóreo mayoritario es el pino albar, con pies aislados de arce. En contraste, la abundancia de plántulas y juveniles de arce es muy superior a la de pinos (Zamora *et al.* 2001). Esta incongruencia es debida a la dramática intensidad de consumo que sufren los juveniles de arce (Gómez-Aparicio *et al.* 2005). Aunque el banco de plántulas y juveniles de arce sea muy superior al de pinos, el mayor daño que padecen los brinzales de arce, en comparación con los de pino albar, permite que una mayor proporción de pinos juveniles pase a adulto. En este bosque, la herbivoría canaliza la trayectoria sucesional, provocando que el arce sea una especie arbórea rara en un bosque dominado mayoritariamente por pinos (Zamora *et al.* 2001).

Sin embargo, la asociación espacial con plantas espinosas o poco palatables permite a las especies leñosas más palatables establecerse incluso en hábitats donde existe una presión de herbivoría elevada y crónica. Por ejemplo, muchas especies de hoja caduca de las montañas mediterráneas, como los arces, serbales (*Sorbus* sp.pl.), guillomos (*Cotoneaster* sp.pl. y *Ame-lanchier ovalis*), roble, etc., sólo pueden establecerse donde existe una abundante cobertura de

matorrales espinosos o poco palatables, como salvias, agracejos (*Berberis* sp.pl.), enebros (*Juniperus* sp.pl.) o astrágalos (*Astragalus* sp.pl.), que proporcionan refugios para plántulas y juveniles frente a la herbivoría por ungulados. Una situación similar encuentran Callaway y colaboradores (2000) en prados de montaña del Cáucaso sometidos a una intensa presión de herbivoría, donde las comunidades de plantas herbáceas que crecen al amparo de plantas espinosas son mucho más diversas que las que aparecen en lugares abiertos, desprovistos de vegetación protectora. El 44% de las especies que son muy abundantes al amparo de los matorrales protectores apenas se ven en los prados abiertos, indicando un fuerte efecto de refugio de las plantas espinosas sobre el resto de la comunidad de herbáceas en prados de montaña muy pastoreados. Estos resultados parecen indicar que en ecosistemas productivos donde el factor principal de estrés es la herbivoría, el efecto de protección aumenta con la intensidad de pastoreo (Milchunas y Lauenroth 1993). En base a estas ideas, podemos plantear la hipótesis de que, en los hábitats más productivos del mediterráneo, el papel positivo de los arbustos será fundamentalmente como refugio frente a la herbivoría, mientras que en los ambientes más estresados por el ambiente físico –sequía, heladas, altas temperaturas, etc.–, los efectos beneficiosos de los arbustos se manifestarían sobre todo como amortiguadores de las condiciones ambientales extremas. Como las características estructurales del arbusto son determinantes del efecto facilitador (Bruno *et al.* 2003), una predicción derivada de esta hipótesis es que sólo los arbustos de mayor tamaño podrían impedir el acceso de los grandes herbívoros, mientras que los requisitos de tamaño del arbusto para generar un microambiente más adecuado bajo la copa para la supervivencia de las plántulas son mucho menos restrictivos, pudiendo actuar como nodriza arbustos de diferentes tamaños (Figura 13.5). Bajo un escenario de alta presión de herbivoría, el nicho potencial de reclutamiento de las especies leñosas más palatables quedaría restringido a manchas de arbustos especialmente grandes y densas.

4.3.2. Las interacciones planta-planta y planta-herbívoro como moduladoras de la dinámica de la vegetación

El resultado del balance entre efectos positivos y negativos planta-planta y planta-animal puede generar diferentes dinámicas sucesionales (Olf *et al.* 1999, Milchunas y Noy-Meyr, 2002). Ya que el bosque mediterráneo apenas puede regenerarse en áreas abiertas por falta de agua y/o por exceso de herbivoría, ni bajo la copa de los árboles ya establecidos por falta de

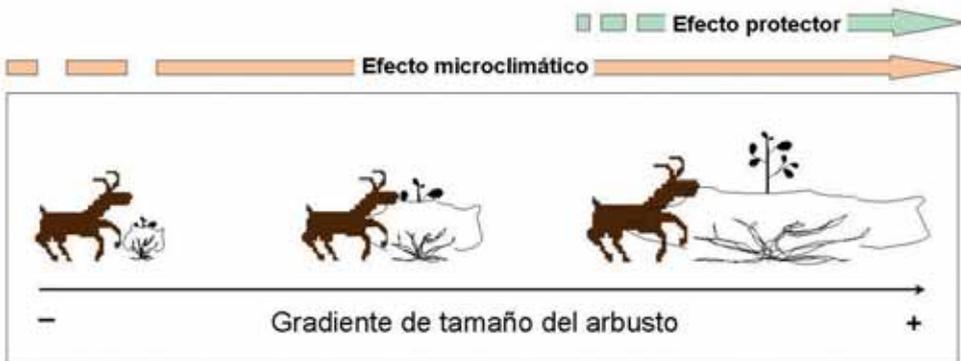


Figura 13.5. Efecto de protección de los arbustos frente al estrés abiótico y a la herbivoría, dependiendo del tamaño de la planta nodriza. Sólo los arbustos de mayor tamaño son capaces de proteger a los juveniles de los ungulados (efecto protector), mientras que arbustos con diferentes tamaños pueden generar un microambiente más favorable para la supervivencia del juvenil de la especie facilitada (efecto microclimático).

luz y/o exceso de depredadores de semillas o herbivoría, el nicho de regeneración principal para muchas especies arbóreas en una amplia gama de condiciones ecológicas son las plantas pioneras, especialmente arbustos, capaces de colonizar precisamente lugares con esas condiciones de estrés y herbivoría.

Conforme avanza el desarrollo de la vegetación en el rodal, las especies arbóreas, establecidas gracias a la protección de los arbustos, podrían llegar a excluir competitivamente a las especies arbustivas más heliófilas bajo su copa (Figura 13.6a). Al desaparecer los arbustos pioneros por falta de luz, no quedarían refugios seguros para las plántulas frente a los herbívoros. En un escenario de alta presión de herbivoría, la regeneración forestal estaría ahora prácticamente colapsada en estos rodales de bosque una vez que las copas se han cerrado, excluyendo a los arbustos (ver Olff *et al.* 1999 para una situación similar en centroeuropa). El resultado sería un escenario donde, en unos rodales de vegetación predominarían las fases de facilitación arbusto-plántula de árbol, mientras que en otros, más desarrollados sucesionalmente, predominaría la exclusión competitiva de los arbustos nodriza por los árboles, lo que generaría entonces un mosaico de rodales en distinta fase de sucesión dentro de un mismo paisaje (Figura 13.6a). De hecho, las perturbaciones que afectan a la vegetación mediterránea,

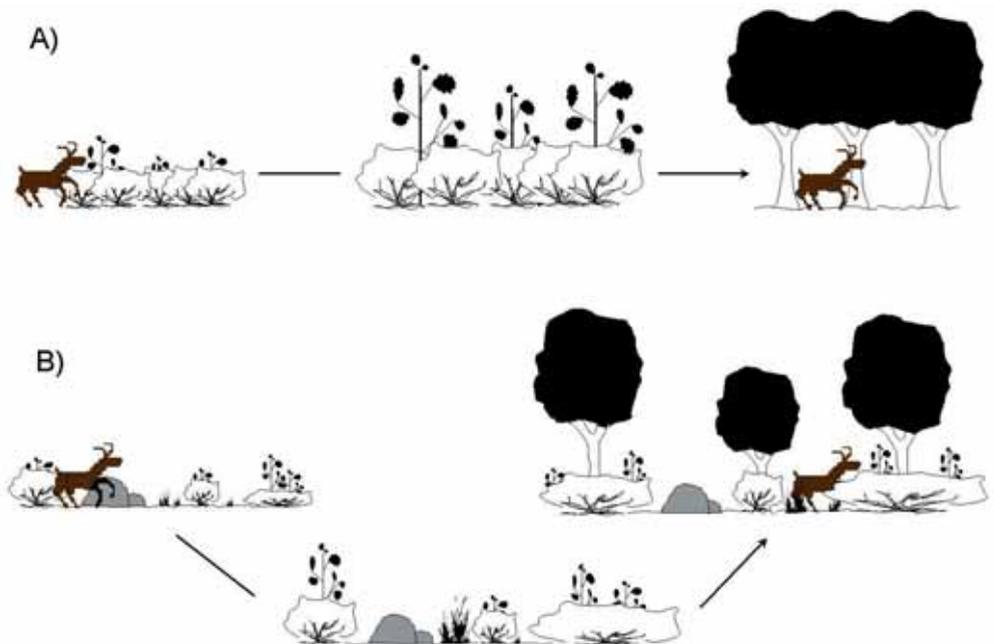


Figura 13.6. Dinámicas de regeneración del bosque considerando conjuntamente los 3 factores más limitantes del reclutamiento en ambientes mediterráneos: agua, luz y herbivoría. Gracias a la abundante cobertura de nodrizas, en el escenario A) se establece una densidad elevada de juveniles que, al desarrollarse, excluyen competitivamente a las especies arbustivas bajo su copa. Si la presión de herbivoría es elevada, la regeneración se colapsa, ya que no hay arbustos que protejan a las plántulas de los árboles. En esta trayectoria sucesional, se alternarían las fases de facilitación nodriza-juvenil de árbol, con la de exclusión competitiva de los arbustos por los árboles, apareciendo cada una de estas fases sucesionales en rodales distintos. En el escenario B), existe una considerable heterogeneidad espacial en la distribución de las nodrizas, lo que favorece un desarrollo del bosque en manchas de distinto tamaño entremezcladas con espacios abiertos. En el escenario final resultante pueden coexistir especies de distintas fases sucesionales dentro del mismo rodal, manteniéndose interacciones de facilitación entre los arbustos y los juveniles de especie arbóreas, y entre los árboles, que actúan como posaderos para las aves dispersantes, y los arbustos productores de fruto carnoso.

como el fuego o la acción de los rebaños de grandes herbívoros, pueden favorecer la coexistencia de rodales en diferente etapa sucesional, en los que dominan distintas especies de herbáceas, matorral o árboles (Jeltsch *et al.* 1996, Diaz *et al.* 2003).

Sin embargo, la exclusión competitiva no tiene porqué ocurrir si el dosel arbóreo se mantiene abierto y la luz no llega a ser el factor más limitante (Figura 13.6b). Esto puede ocurrir, bien porque la densidad de pies arbóreos que se ha regenerado al amparo de los arbustos sea relativamente baja, bien porque los rodales donde se está regenerando el bosque son de pequeño tamaño y existe una escasa agregación entre los pies. En esas circunstancias, podrían coexistir a la vez especies arbóreas con especies pioneras dentro del mismo rodal. El árbol que ha crecido al amparo de un arbusto se convierte ahora en el principal concentrador de propágulos, al actuar como percha para las aves dispersantes y caer las semillas al pie del árbol. Árboles y arbustos podrían coexistir si el dosel no se cierra, pero las especies de matorral que irían estableciéndose al pie de los árboles serían fundamentalmente plantas productoras de fruto carnoso dispersadas por aves, que podrían competir con las pioneras que ayudaron a establecerse al árbol. En este escenario sucesional, podrían coexistir dentro del mismo rodal las especies arbóreas facilitadas por los arbustos nodriza, entremezcladas con una diversa cohorte de especies leñosas de fases más maduras de sucesión cuyo establecimiento ha sido facilitado sobre todo por los árboles, generando una elevada diversidad dentro de rodal (Figura 13.6b). El resultado sería un escenario donde, dentro de rodal, se dan tanto la facilitación de árboles sobre el resto de especies leñosas acompañantes, como de los arbustos sobre las plántulas y juveniles de las especies arbóreas. Esta estructura abierta, con diferentes asociaciones de especies arbóreas y arbustivas dentro del mismo rodal, es la que se da de forma natural en muchos bosques de montaña poco alterados.

4.3.3. *La sucesión secundaria bajo el escenario de cambio global*

La regeneración forestal está condicionada por la magnitud y distribución espacio-temporal de los factores que limitan el reclutamiento, desde la producción de semillas y su éxito de dispersión, pasando por la depredación de semillas y herbivoría, intensidad de la sequía, disponibilidad de luz y nutrientes. Los efectos de estos factores que actúan a tiempo ecológico hay que enmarcarlos en un contexto histórico para poder entender, e incluso pronosticar, las tendencias más probables de la dinámica vegetal bajo un escenario de cambio global. En este sentido, hay que resaltar que durante los últimos miles de años, los ecosistemas mediterráneos del sur de la Península Ibérica evidencian una tendencia climática aridificante, cuyas consecuencias ecológicas para la vegetación se han visto magnificadas por el incremento de la frecuencia del fuego y la mayor presión de pastoreo asociados a la acción antrópica (Carrión 2003). Dado que los pronosticos climáticos vaticinan un incremento en la irregularidad de las precipitaciones, con períodos de sequía cada vez más frecuentes, y que la elevada densidad de herbívoros (salvajes y domésticos) se mantiene o incluso aumenta en nuestros montes, todo parece indicar que los cambios previstos simplemente van a espolear la tendencia regresiva marcada desde el Holoceno.

En los escenarios mediterráneos, estresados en el pasado y presente y previsiblemente mucho más en el futuro por la sequía y la herbivoría, para que se establezcan individuos de otras especies leñosas de crecimiento lento es necesario que existan antes plantas pioneras generando “islas” de condiciones favorables para el establecimiento. Cuanto más severo sea el estrés ambiental, con más fuerza se van a disparar los dos mecanismos que generan efectos positivos para la regeneración forestal. A mayor estrés hídrico y térmico, más evidente será la mejora microclimática y edáfica proporcionada por los arbustos, y a más herbivoría, más

importante serán los efectos protectores de los arbustos poco palatables y/o espinosos sobre los juveniles de las especies arbóreas.

La presencia de una especie modificadora del hábitat y protectora frente a herbívoros puede incrementar la diversidad de la comunidad al proporcionar refugios estructurales para una amplia gama de otras especies leñosas (Hacker y Gaines 1997, Stachowicz 2001). Además, debido a su efecto positivo sobre las fases demográficas más sensibles (germinación, establecimiento, crecimiento inicial), estas plantas pioneras modificadoras del ambiente pueden incrementar la distribución local y regional de otras plantas leñosas, permitiéndoles ampliar el rango de condiciones ecológicas en el que pueden estar presentes. Dada su capacidad para influir en la composición, abundancia, y distribución espacial de las especies leñosas a través de la modificación del ambiente, estos arbustos pioneros pueden considerarse *ingenieros del ecosistema* (Jones *et al.* 1994).

5. Implicaciones y perspectivas para la gestión

La regeneración forestal debe partir de un número mínimo de reproductores como fuente de propágulos para permitir tanto la regeneración dentro de rodal como la colonización de zonas adyacentes. Para el caso de las plantas leñosas cuyas semillas son dispersadas por animales, es necesario que éstos acudan a los parches productores de semillas para dispersar la mayor parte de la cosecha, lo que requiere un tamaño mínimo de parche para poder ejercer el necesario efecto de atracción (Tellería y Santos 2001). Sin embargo, el disponer de una buena cosecha de semillas y de los adecuados dispersantes no garantiza la regeneración. En los ecosistemas mediterráneos, caracterizados por la irregularidad en las precipitaciones y una alta presión de herbivoría, una buena cobertura de matorrales es también fundamental para asegurar que al menos una parte de los propágulos encuentre nichos de regeneración efectivos. Es fundamental el asegurar los efectos positivos tanto de las aves que dispersan las semillas, como de los matorrales que protegen a las plántulas y juveniles. Son muchas las especies de aves que pueden dispersar las semillas, y son también muchas las especies de matorral que pueden facilitar el establecimiento de plántulas de árboles. Por tanto, estas recomendaciones son generalizables a la mayoría de los hábitats mediterráneos, independientemente de las especies involucradas en las interacciones.

Como medidas de manejo se propone el mantenimiento de un mosaico de rodales adyacentes que alberguen especies correspondientes a diferentes etapas sucesionales. Dentro de los rodales de bosque, debe existir un nivel de aclareo suficiente que permita la coexistencia de árboles y arbustos, de manera que predominen las interacciones de facilitación del matorral a las plántulas y juveniles de árboles y de árboles como perchas a matorrales dispersados por aves. En este sentido, hay que reconvertir las repoblaciones de coníferas, aclarándolas lo suficiente para que, además de entrar la luz, entren los animales dispersantes y, con ellos, las semillas de árboles y arbustos de fases maduras de la sucesión.

La explosión demográfica de los ungulados silvestres, fomentados habitualmente con fines cinegéticos, unida al aumento de ganado doméstico como consecuencia de las ayudas de la Política Agraria Comunitaria, provoca en muchos lugares de la Península Ibérica una seria limitación a la regeneración natural de los bosques y matorrales autóctonos. Como medida de gestión, es absolutamente necesario hacer un control efectivo de las poblaciones de ungulados (salvajes y domésticos), muy especialmente de las especies exóticas, ajustando su densidad a la capacidad de carga y características ecológicas de cada hábitat. Muchos bosques y matorrales mediterráneos, como los incluidos dentro de los Espacios Protegidos, se beneficiarían

considerablemente si las poblaciones de ungulados se redujeran significativamente, lo que favorecería sin duda la regeneración natural. El control de las poblaciones de ungulados es en realidad una herramienta fundamental de gestión de la vegetación, con la que el gestor puede dirigir la sucesión ecológica hacia diferentes tipos de vegetación, dependiendo de la carga ganadera autorizada y de las especies de herbívoros implicadas (Rebollo y Gómez-Sal 2003).

Particularmente hay que evitar la herbivoría crónica, impidiendo que todos los años esté el ganado en los mismos sitios, especialmente en años secos. Esto puede conseguirse rotando los lugares donde el ganado pasta, a determinados intervalos de tiempo. El intervalo de tiempo debe ser suficiente para permitir el crecimiento de los juveniles de las especies arbóreas por encima de la altura necesaria para escapar a la herbivoría (superior a 2 m). Ya que los daños de herbivoría en la vegetación leñosa dependen de la cantidad de precipitación anual, es necesario seguir un sistema de gestión flexible, ajustando la cabaña ganadera año tras año a la climatología (Nargisse 1998, Zamora *et al.* 2001).

Las especies de arbustos y de algunas herbáceas perennes son los nichos de regeneración de buena parte de las especies leñosas arbóreas y arbustivas en los ecosistemas mediterráneos, sobre todo en ambientes donde la sequía estival y la presión de herbivoría es considerable. Por tanto, deben eliminarse las prácticas tradicionales consistentes en su eliminación. Una buena cobertura de matorral, tanto de especies pioneras como de etapas intermedias de la sucesión, es el mejor seguro para evitar la erosión del suelo, conseguir la regeneración natural de los bosques, y mejorar el éxito de las reforestaciones, ya que dichas especies favorecen la progresión hacia comunidades más maduras.

Agradecimientos

Las investigaciones expuestas en este capítulo han sido financiadas a través de los proyectos: FEDER 1FD97-0743-CO3-02, REN2001-4552-E y HETEROMED (REN 2002 4041/GLO y DINAMED CGL 2005-05830-CO3-03/BOS) del MCYT a R.Z y LGA, y a través de los proyectos GV94-2311 y FEDER 1FD97-0551 y AGL2001-1061 a PG-F. Estas investigaciones no se hubieran podido llevar a cabo sin los permisos y facilidades para investigar en los espacios protegidos Parque Nacional de Sierra Nevada y Parque Natural de la Sierra de Baza, proporcionados por la Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía.

Bibliografía

- A.M.A. 1994. Plan de recuperación de especies vegetales amenazadas en el Parque Natural de Cazorla, Segura y Las Villas. Agencia de Medio Ambiente, Parque Natural de Cazorla, Segura y Las Villas, Jaén, España. Aguiar, M. R. y O. E. Sala. 1994. Competition, facilitation, seed distribution and the origin of patches in a Patagonian steppe. *Oikos* 70:26-34.
- Baraza, E., Zamora, R. y Hódar, J. A. 2006. Conditional outcomes in plant-herbivore interactions: neighbours matter. *Oikos* 113: 148-156.
- Blanca, G., M. Cueto, M. J. Martínez-Lirola y J. Molero-Mesa. 1998. Threatened vascular flora of Sierra Nevada (Southern Spain). *Biological Conservation* 85:269-285.
- Bertness, M. D. y R. M. Callaway. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution* 9:191-193.
- Broncano M. J., M. Riba y J. Retana. 1998. Seed germination and seedling performance of two Mediterranean tree species, holm oak (*Quercus ilex* L.) and Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.): a multifactor experimental approach. *Plant Ecology* 138:17-26.
- Bruno, J. F., J. J. Stachowicz y M. D. Bertness. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trend in Ecology and Evolution* 18:119-125.
- Callaway, R. M. 1995. Positive interactions among plants. *The Botanical Review* 61:306-349.

- Callaway, R. M., Z. Kikvidze y D. Kikodze. 2000. Facilitation by unpalatable weeds may conserve plant diversity in overgrazed meadows in the Caucasus Mountains. *Oikos* 89:275-282.
- Carrión, J. S. 2003. Sobresaltos en el bosque mediterráneo: incidencia de las perturbaciones observables en una escala paleoecológica. *Ecosistemas* XII nº3.
- Castro, J., J. M. Gómez, D. García, R. Zamora y J. A. Hódar. 1999. Seed predation and dispersal in relict Scots pine forests from south Spain. *Plant Ecology* 145:115-123.
- Castro, J., R. Zamora, J. A. Hódar y J. M. Gómez. 2002a. Use of shrubs as nurse plants: a new technique for reforestation in Mediterranean mountains. *Restoration Ecology* 10:297-305.
- Castro, J.; R. Zamora y J.A. Hódar 2002b. Mechanisms blocking Scots pine colonisation of meadows in a Mediterranean mountain. *Journal of Vegetation Science* 13: 725-731.
- Castro, J.; R. Zamora, J.A. Hódar, J.M. Gómez y L. Gómez-Aparicio. 2004. Benefits of using shrubs as nurse plants for reforestation in Mediterranean mountains: a 4-year study. *Restoration Ecology* 10: 297-305.
- Cervan, M. y F. Pardo. 1997. Dispersión de semillas de retama (*Retama sphaerocarpa* L.) por el conejo (*Oryctolagus cuniculus* L.) En el Centro de España. Doñana *Acta Vertebrata* 24: 143-154.
- Charco, J. 2002. Introducción al estudio de la velocidad de regeneración natural del bosque mediterráneo y de los factores antropozógenos que la condicionan. En: Jesús Charco, Editor: La regeneración natural del Bosque Mediterráneo en la Península Ibérica, Servicio de publicaciones del Ministerio de Medio Ambiente.
- Connell, J. H. y R. O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist* 111:1119-1144.
- Crawley, M. J. 1997. Plant-herbivore dynamics. Páginas: 401-474 en: M. J. Crawley (editor). *Plant Ecology*. Blackwell Scientific Publications. Londres. 2ª edición.
- Cuartas, P. y R. García-González. 1992. *Quercus ilex* browse utilization by Caprini in Sierra de Cazorla y Segura (Spain). *Vegetatio* 99-100:317-330.
- Dawson, T. E. 1993. Hydraulic lift and water use by plants: implications for water balance, performance and plant-plant interactions. *Oecologia* 95:565-574.
- De las Heras, J., J. J. Martínez-Sánchez, A. I. González-Ochoa, P. Ferrandis y J. M. Herranz. 2002. Establishment of *Pinus halepensis* Mill. saplings following fire: effects on competition with shrub species. *Acta Oecologica* 23:91-97.
- Debussche, M. y J. Lepart. 1992. Establishment of woody plants in Mediterranean old fields: opportunity in space and time. *Landscape Ecology* 6:133-145.
- Díaz, M. F. J. Pulido y T. Marañón. 2003. Diversidad biológica y sostenibilidad ecológica y económica de los sistemas adhesionados. *Ecosistemas* XII, nº 3.
- García, D. 2001. Effects of seed dispersal on *Juniperus communis* recruitment on a Mediterranean mountain. *Journal of Vegetation Science* 12:839-848.
- García D., R. Zamora, J. A. Hódar, J. M. Gómez y J. Castro. 2000. Yew (*Taxus baccata* L.) Regeneration is facilitated by fleshy-fruited shrubs in Mediterranean environments. *Biological Conservation* 95:31-38.
- García, D. y J. R. Obeso. 2003. Facilitation by herbivore-mediated nurse plants in a threatened tree, *Taxus baccata*: local effects and landscape level consistency. *Ecography* 26:739-750.
- García-Fayos, P. y M. Verdú. 1998. Soil seed bank, factors controlling germination and establishment of a Mediterranean shrub: *Pistacia lentiscus* L. *Acta Oecologica* 19:357-366.
- García-Fayos, P. y M. Gasque. 2002. Consequences of a severe drought on spatial patterns of woody plants in a two-phase mosaic steppe of *Stipa tenacissima* L. *Journal of Arid Environments* 52:199-208.
- Gasque, M. y P. García-Fayos. 2004. Interaction between *Stipa tenacissima* and *Pinus halepensis*: consequences for reforestation and the dynamics of grass steppes in semi-arid Mediterranean areas. *Forest Ecology and Management* 189:251-261.
- Gill, D. S. y P. L. Marks. 1991. Tree and shrub seedling colonization in old fields in central New York. *Ecological Monographs* 61:183-205.
- Gómez, J. M., J. A. Hódar, R. Zamora, J. Castro y D. García. 2001. Ungulate damage on Scots pines in Mediterranean environments: effects of association with shrubs. *Canadian Journal of Botany* 79:1-8.
- Gómez, J. M., D. García y R. Zamora. 2003. Impact of vertebrate acorn- and seedling-predators on a Mediterranean *Quercus pyrenaica* forest. *Forest Ecology and Management* 180: 125-134.
- Gómez, J. M. 2004. Importance of burial and microhabitat in *Quercus ilex* early recruitment: non-additive effects on multiple demographic processes. *Plant Ecology* 172: 287-297.
- Gómez-Aparicio, L. 2004. Papel de la heterogeneidad en la regeneración del *Acer opalus* subsp. *granatense*: implicaciones para la conservación y restauración de sus poblaciones en la montaña mediterránea. Tesis Doctoral, Universidad de Granada.
- Gómez-Aparicio, L., R. Zamora, J. M. Gomez, J. A. Hódar, J. Castro y E. Baraza. 2004. Applying plant facilitation to forest restoration in Mediterranean ecosystems: a meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications* 14:1128-1138.
- Gómez-Aparicio, L., R. Zamora, J. M. Gomez. 2005a. The regeneration status of the endangered *Acer opalus* subsp. *granatense* throughout its geographical distribution in the Iberian Peninsula. *Biological Conservation* 121: 195-206.

- Gómez-Aparicio, L., J. M. Gómez, R. Zamora y J. Boettinger. 2005b. Canopy vs soil effects of shrubs facilitating tree seedlings in Mediterranean montane ecosystems. *Journal of Vegetation Science* 16:191-198.
- Gómez-Aparicio, L., J. M. Gómez y R. Zamora. 2005c. Microhabitats shift rank in suitability for seedling establishment depending on habitat type and climate. *Journal of Ecology* 93:1194-1202.
- Gómez-Aparicio, L., J. M. Gómez y R. Zamora. 2007a. Spatiotemporal patterns of seed dispersal in a wind-dispersed Mediterranean tree (*Acer opalus subsp granatense*): implications for regeneration. *Ecography* 30:13-22.
- Gómez-Aparicio, L., R. Zamora, J. Castro y J. A Hódar. 2008. Facilitation of tree saplings by nurse plants: microhabitat amelioration or protection against herbivores. *Journal of Vegetation Science* 19: 161-172
- Gómez-Sal, A., J. M. Rey-Benayas, A. López-Pintor y S. Rebollo. 1999. Role of disturbance in maintaining a savanna-like pattern in Mediterranean *Retama sphaerocarpa* shrubland. *Journal of Vegetation Science* 10:365-370.
- Grove, A. T. y O. Rackham. 2001. The nature of Mediterranean Europe: an ecological history. Yale University Press, New Haven. UK.
- Hacker, S. y S. D. Gaines. 1997. Some implications of direct positive interactions for community species diversity. *Ecology* 78:1990-2003.
- Herrera C. M., P. Jordano, L. López-Soria y J. A. Amat. 1994. Recruitment of a mast-fruiting, bird-dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecological Monographs* 64:315-344.
- Hódar, J. A., J. Castro, J. M. Gómez, D. García y R. Zamora. 1998. Effects of herbivory on growth and survival of seedlings and saplings of *Pinus sylvestris* subsp *nevadensis* in SE Spain. Páginas: 264-267 en: V. P. Papanastasis y D. Peter (editores). Ecological basis of livestock grazing in Mediterranean ecosystems. Official Publications of the European Communities, Luxemburgo.
- Holmgren M., M. Scheffer y M. A. Huston. 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* 78:1966-1975.
- Huntly, N. 1991. Herbivores and the dynamics of communities and ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22:477-503.
- Jeltsch, F. S. J. Milton, W. R. J. Dean y N. Van Rooyen 1996. Tree spacing and coexistence in semiarid savannas. *Journal of Ecology* 84: 583-595.
- Joffre, R. y S. Rambal. 1993. How tree cover influences the water balance of Mediterranean rangelands. *Ecology* 74:570-582.
- Jones, C. G., J. H. Lawton y M. Shacha. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69:373-386.
- Jordano, P. y E. W. Schupp. 2000. Seed disperser effectiveness: the quantity component and patterns of seed rain for *Prunus mahaleb*. *Ecological Monographs* 70:591-615.
- Larcher, W. 1995. *Physiological Plant Ecology. Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Groups*. Springer-Verlag, Berlin.
- Lloret, F., C. Casanovas y J. Peñuelas. 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.
- Lortie, C.J. y Callaway, R.M. 2006. Re-analysis of meta-analysis: support for the stress-gradient hypothesis. *Journal of Ecology* 94: 7-16.
- Maestre F. T., S. Bautista, J. Cortina y J. Bellot. 2001. Potential for using facilitation by grasses to establish shrubs on a semiarid degraded steppe. *Ecological Applications* 11:1641-1655.
- 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., S. Bautista, J. Cortina, G. Díaz, M. Honrubia y R. Vallejo. 2002. Microsite and mycorrhizal inoculum effects on the establishment of *Quercus coccifera* in a semi-arid degraded steppe. *Ecological Engineering* 19:289-295.
- 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 Serie B*, 271: S331-S333.
- Maestre, F.T., Valladares, F. y Reynolds, J.F. 2005. Is the change of plant-plant interactions with abiotic stress predictable? A meta-analysis of field results in arid environments. *Journal of Ecology* 93: 748-757.
- Maestre, F.T., Valladares, F. y Reynolds, J.F. 2006. The stress-gradient hypothesis does not fit all relationships between plant-plant interactions and abiotic stress: further insights from arid environments. *Journal of Ecology* 94: 17-22.
- Malo, J. E. y F. Suarez. 1995. Herbivorous mammals as seed dispersers in a Mediterranean dehesa. *Oecologia* 104: 246-255.
- Malo, J. E. y F. Suarez 1996. *Cistus ladanifer* recruitment- not only fire, but also deer. *Acta Oecologica* 17: 55-60.
- Michalet, R., Brooker, R.W., Cavieres, L.A., Kikvidze, Z., Lortie, C.J., Pugnaire, F.I., Valiente-Banuet, A. y Callaway, R.M. (2006). Do biotic interactions shape both sides of the humped-back model of species richness in plant communities? *Ecology Letters*, 9, 767-773.
- Milchunas, D. G. y W. K. Lauenroth. 1993. A quantitative assessment of the effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. *Ecological Monographs* 63:327-366.

- Milchunas, D. G. y I. Noy-Meir. 2002. Grazing refuges, external avoidance of herbivory and plant diversity. *Oikos* 99:113-130.
- Montesinos, D., Verdú, M. y García-Fayos, P. 2007. Moms are better nurses than dads: gender biased self-facilitation in a dioecious *Juniperus* tree. *Journal of Vegetation Science* 18: 271-280.
- Moro, M. J., F. I. Pugnaire, P. Haase y J. Puigdefàbregas. 1997. Mechanism of interaction between a leguminous shrub and its understorey in a semi-arid environment. *Ecography* 20:175-184.
- Nargisse, H. 1998. Ecological health of Mediterranean rangelands: is grazing livestock the prominent driving force? Páginas: 287-297 en: V.P. Papanastasis y D. Peter, (editores). *Ecological basis of livestock grazing in Mediterranean ecosystems*. Official Publications of the European Communities, Luxemburgo.
- Olf, H., F. W. M. Vera, J. Bokdam, E. S. Bakker, J. M. Gleichman, K. de Maeyer y R. Smit. 1999. Shifting mosaics in grazed woodlands driven by the alternation of plant facilitation and competition. *Plant Biology* 1:127-137.
- Peñuelas, J. y I. Fillela. 2003. Deuterium labelling of roots provides evidence of deep water access and hydraulic lift by *Pinus nigra* in a mediterranean forest of NE Spain. *Environmental and Experimental Botany* 49:201-208.
- Pulido, F.J. y M. Diaz. 2004. Recruitment of holm oaks: disparate determinants of regeneration in Mediterranean forests and dehesas (in press).
- Pugnaire, F. I., P. Haase, J. Puigdefàbregas, M. Cueto, S. C. Clark y L. D. Incoll. 1996a. Facilitation and succession under the canopy of a leguminous shrub, *Retama sphaerocarpa*, in a semi-arid environment in south-east Spain. *Oikos* 76:455-464.
- Pugnaire, F. I., P. Haase y J. Puigdefàbregas. 1996b. Facilitation between higher plant species in a semiarid environment. *Ecology* 77:1420-1426.
- Pugnaire, F. I. y M. T. Luque. 2001. Changes in plant interaction along a gradient of environmental stress. *Oikos* 93:42-49.
- Quero, J.L., L. Gómez-Aparicio, R. Zamora F.T. & Maestre 2007. Shifts in the regeneration niche of an endangered tree (*Acer opalus ssp. granatense*) during ontogeny. *Basic and Applied Ecology* (in press).
- Rebollo, S., D. G. Milchunas. I. Noy-Meir y P. L. Chapman 2002. The role of a spiny plant refuge in structuring grazed shorgrass steppe plant communities. *Oikos* 98:53-64.
- Rebollo, S. y A. Gómez-Sal. 2003. Aprovechamiento sostenible de los pastizales. *Ecosistemas*, XII, nº 3.
- Retana, J., J. M. Espelta, M. Gracia y M. Riba. 1999. Seedling recruitment. Páginas: 89-103 en: F. Rodà, J. Retana, C. A. Gracia y J. Bellot (editores). *Ecology of Mediterranean Evergreen Oak Forest*. Springer Verlag. Berlín.
- Rey, P. y J. M. Alcántara. (2000). Recruitment dynamics of a fleshy-fruited plant (*Olea europea*): connecting patterns of seed dispersal to seedling establishment. *Journal of Ecology*: 88:622-633.
- Rey-Benayas, J. M. 1998. Drought and survival in *Quercus ilex* L. seedlings after irrigation and artificial shading on Mediterranean set-aside agricultural land. *Annales des Sciences Forestières* 55:801-807.
- Rousset, O. y J. Lepart. 1999. Shrub facilitation of *Quercus humilis* regeneration in succession on calcareous grasslands. *Journal of Vegetation Science* 10:493-502.
- Rousset, O. y Lépart, J. 2000. Positive and negative interactions at different life stages of a colonizing species (*Quercus humilis*). *Journal of Ecology* 88:401-412.
- Sans F. X., J. Escarré, V. Gorse y J. Lepart. 1998. Persistence of *Picris hieracioides* populations in old fields: an example of facilitation. *Oikos* 83:283-292.
- Schupp, E. W. 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany* 82: 399-409.
- Senft, R. L., M. B. Coughenour y D. W. Bailey. 1987. Large herbivore foraging and ecological hierarchies. *BioScience* 37:789-799.
- Stachowicz, J. J. 2001. Mutualism, facilitation, and the structure of ecological communities. *BioScience* 51:235-246.
- Tellería, J. L. y T. Santos. 2001. Fragmentación de hábitats forestales y sus consecuencias. Páginas: 293-317 en: R. Zamora y F.I. Pugnaire (editores). *Ecosistemas mediterráneos, análisis funcional*. CSIC. Madrid.
- Terradas, J. 2001. *Ecología de la vegetación*. Editorial Omega.
- Tielbörger K. y R. Kadmon. 2000. Temporal environmental variation tips the balance between facilitation and interference in desert plants. *Ecology* 81:1544-1553.
- Valiente-Banuet, A., Rumebe, A.V., Verdú, M. y Callaway R.M. 2006. Modern quaternary plant lineages promote diversity through facilitation of ancient tertiary lineages. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103: 16812-16817.
- Valiente-Banuet, A., y Verdú, M. 2007. Facilitation can increase the phylogenetic diversity of plant communities. *Ecology Letters* 10: 1029-1036.
- Valladares, F. 2001. Características mediterráneas de la conversión fotosintética de la luz en biomasa: de órgano a organismo. Páginas: 67-94 en: R. Zamora y F.I. Pugnaire (editores). *Ecosistemas mediterráneos, análisis funcional*. CSIC. Madrid.
- Valladares, F. 2003. Light heterogeneity and plants: from ecophysiology to species coexistence and biodiversity. *Progress in Botany* 64:439-471.

- Verdú, M. y P. García-Fayos. 1996. Nucleation processes in a Mediterranean bird-dispersed plant. *Functional Ecology*: 10:275-280.
- Verdú, M. y P. García-Fayos. 1998. Old-field colonization by *Daphne gnidium*: seedling distribution and spatial dependence at different scales. *Journal of Vegetation Science* 9:713-718.
- Verdú, M. y P. García-Fayos. 2003. Frugivorous birds mediate sex-biased facilitation in a deciduous nurse plant. *Journal of Vegetation Science* 14: 35-42.
- Verdú, M., P. Villar-Salvador y P. García-Fayos. 2004. Gender effects on the post-facilitation performance of two dioecious *Juniperus* species. *Functional Ecology* (en prensa).
- Vila, M y F. Lloret. 1996. Herbivory and neighbour effects on the sprout demography of the mediterranean shrub *Erica multiflora* (Ericaceae). *Acta Oecologica* 17: 127-138.
- Vilá, M. y J. Sardans. 1999. Plant competition in mediterranean-type ecosystem. *Journal of Vegetation Science* 10:281-294.
- Whisenant, S. G. 1999. *Repairing Damaged Wildlands*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Zamora, R., A. Gómez-Sal, R. Soriguer, J. Fernández-Haeger, D. Jordano y P. Jordano. 1996. Herbivoría en espacios protegidos. *Ecosistemas* 18:70-71.
- Zamora, R., J. A. Hódar y J. M. Gómez. 1999. Plant-herbivore interactions: beyond a binary vision. Páginas: 677-718 en: F. I. Pugnaire y F. Valladares (editores). *Handbook of functional plant ecology*. Marcel Dekker, New York.
- Zamora, R., J. M. Gómez, J. A. Hódar, J. Castro, y D. García. 2001. The effect of browsing by ungulates on Scots pine growth in a Mediterranean environment: consequences for forest regeneration. *Forest Ecology and Management* 144: 33-42.
- Zavala, M. A. 2003. Dinámica y sucesión en bosques mediterráneos: modelos teóricos e implicaciones para la silvicultura. Páginas: 43- 63 en: J. M. Rey-Benayas, T. Espigares y J. M. Nicolau (editores). *Restauración de Ecosistemas Mediterráneos*. Universidad de Alcalá de Henares. Alcalá de Henares.