

Sección B

Procesos y mecanismos

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

CAPÍTULO 5

Fenología y características funcionales de las plantas leñosas mediterráneas

Gabriel Montserrat Martí, Sara Palacio Blasco y Rubén Milla Gutiérrez

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

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

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

Definiciones y abreviaturas

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

Fenología. Estudio de la estacionalidad de las fenofases.

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

Fenofase. Evento del ciclo vital de las plantas.

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

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

Dolicoblasto. Rama larga.

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

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

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

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

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

BVG: Idem para los braquiblastos.

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

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

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

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

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

LSB: Idem para los braquiblastos.

1. Introducción

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

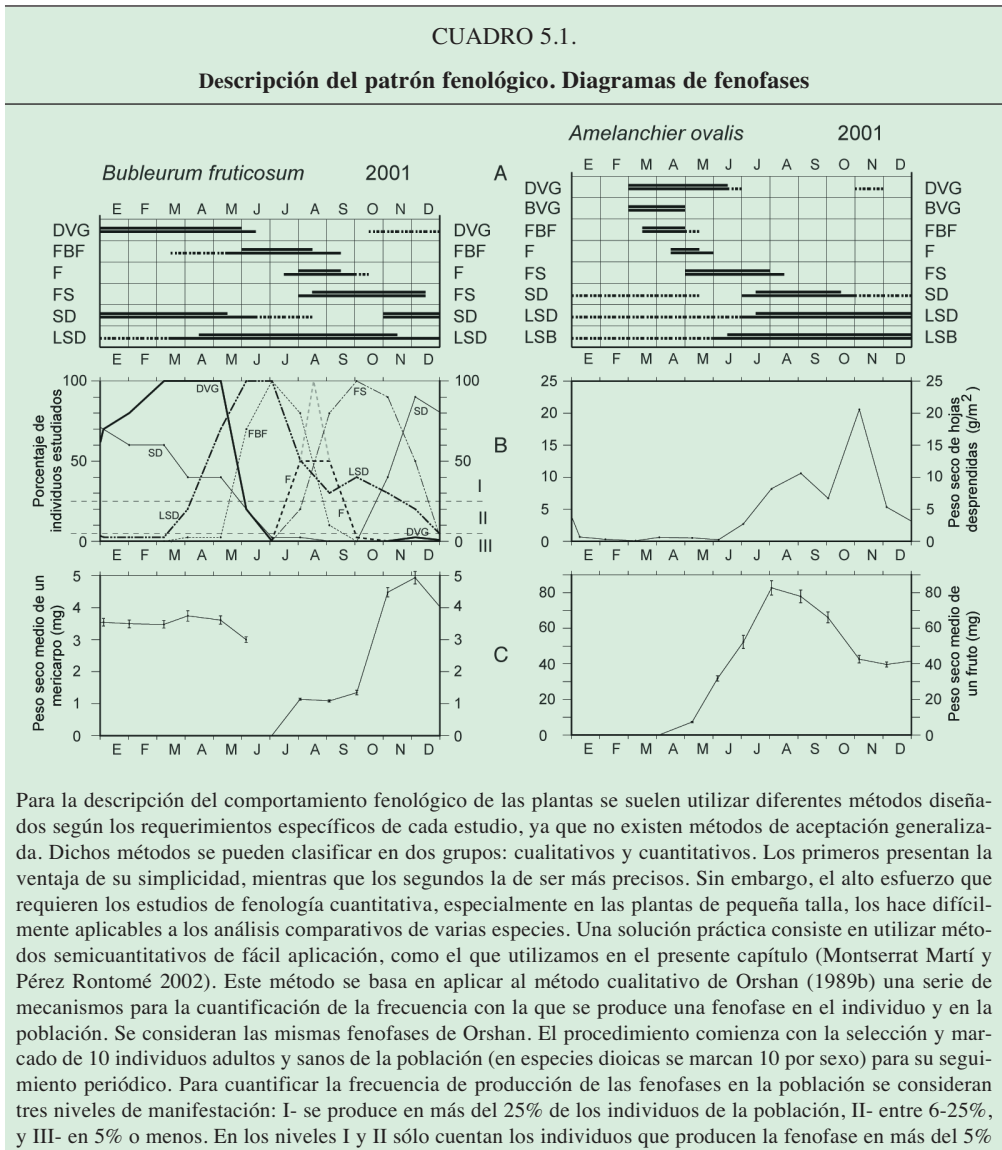
El ajuste fenológico a la estacionalidad del clima presenta una gran importancia adaptativa, muy especialmente en el caso de un clima tan difícil para el crecimiento vegetal como es el mediterráneo (Orshan, 1989, Castro-Díez y Montserrat-Martí 1998). Por ello no debe extrañar que muchos de los estudios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

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

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

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

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



de sus ramas. Se requiere una rápida comprobación visual posterior en un número importante de individuos de la población para verificar la exactitud de los porcentajes determinados en los 10 ejemplares seleccionados, muy especialmente los del nivel III. Los muestreos se realizan con periodicidad mensual, pudiendo ampliarnos a la periodicidad quincenal en los períodos en los que las fenofases se producen con mucha rapidez. La observación detenida del estado de las 10 plantas respecto a cada fenofase permite extrapolar con facilidad su evolución entre cada par de muestreos, pudiéndose ajustar los diagramas de fenofases a la escala de quincena.

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

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

2. Clima, paisaje vegetal y tipos fenomorfológicos

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

3. Relaciones filogenéticas de los patrones fenológicos

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

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

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

4. Formas de crecimiento

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

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

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

4.1. Importancia de la talla máxima

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

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

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

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

Disponemos de muy poca información sobre los períodos de crecimiento primario de las ramas y raíces de las plantas leñosas mediterráneas de menor talla, es decir, de los caméfitos leñosos. Parece que ambos procesos de crecimiento se prolongan durante la mayor parte del

TABLA 5.1.

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

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

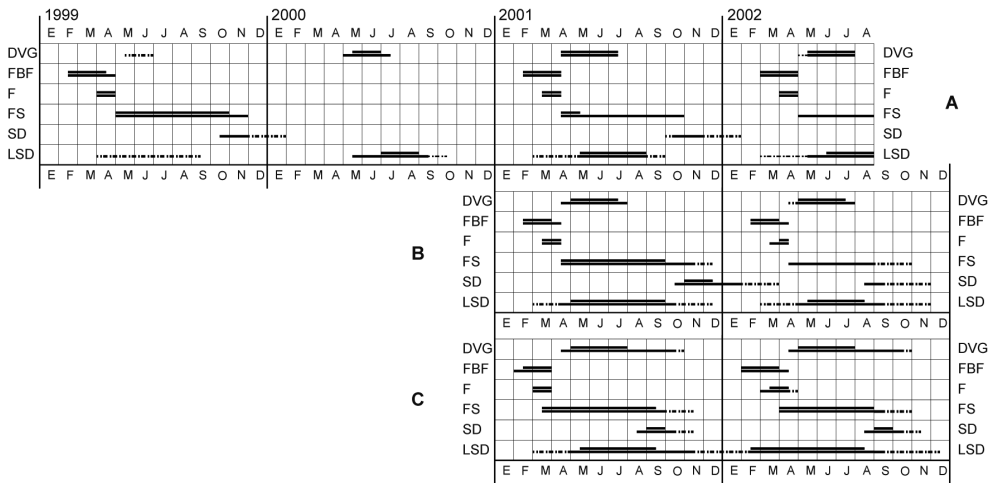


Figura 5.1. Diagramas de fenofases de tres poblaciones naturales de *Phillyrea angustifolia* situadas en un gradiente altitudinal en la provincia de Zaragoza: **A.** Orés, El Fragal a 760 m; **B.** Murillo de Gallego, río Gallego a 460 m; **C.** Zuera, ribera del río Gallego a 245 m. Entre estas localidades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

período favorable climáticamente. En *Linum suffruticosum*, *Salvia lavandulifolia* y *Lepidium subulatum* se produce cierto solapamiento entre el crecimiento de la parte aérea y el de la raíz, aunque el primero parece ser más importante en primavera y el de la raíz en otoño (Palacio Blasco y Montserrat Martí, datos no publicados).

4.2. Variación estacional de la forma de la planta

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

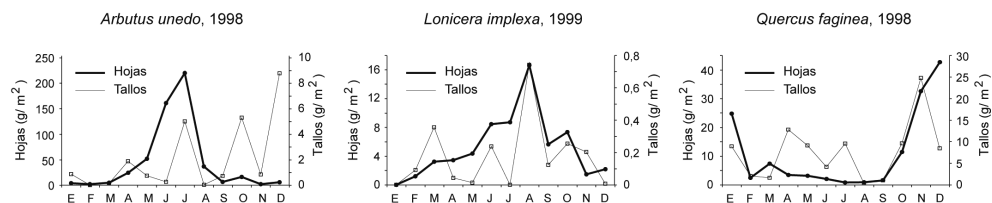


Figura 5.2. Gráficos de caída de tallos y hojas en poblaciones de *Arbutus unedo* (Huesca: Agüero a 740 m, 1998), *Lonicera implexa* (Zaragoza: Orés a 760 m, 1999) y *Quercus faginea* (Huesca: Agüero a 740 m, 1998). Los datos (gramos de materia seca por m²) se obtuvieron de las muestras recogidas mensualmente en 10 trampas de 19 cm de diámetro colocadas bajo cada individuo de estudio.

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

Los episodios de frío intenso y de fuerte sequía pueden producir la muerte y el secado de una parte de las ramas o de toda la copa de las especies leñosas (Milla *et al.* 2003). Si la pérdida alcanza una dimensión considerable, se produce un desajuste funcional entre la raíz y la parte aérea que seguramente interfiere en el ciclo de crecimiento de ambas partes de la planta (Borchert 1978). La solución de este problema pasa por evitar los períodos de estrés o tolerarlos sin sufrir daños (plantas tolerantes al estrés). La primera posibilidad requiere que las plantas concentren su actividad fenológica en los períodos libres de heladas y eviten la sequía estival ocupando ambientes húmedos, desarrollando raíces profundas o reduciendo la relación: biomasa aérea/biomasa subterránea. La segunda precisa que los órganos de la planta soporten el estrés ambiental sin perder su funcionalidad.

4.3. Yemas de renuevo

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

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

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

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

Según la escasa información de que disponemos sobre la morfología de las yemas de los árboles y arbustos de la región Mediterránea, los caducifolios suelen poseer yemas catafilarias y los perennifolios pueden presentar los tres tipos de yema, aunque las yemas desnudas parecen ser muy raras en los árboles y raras en los arbustos. Sin embargo, los caméfitos con frecuencia presentan yemas desnudas en el ápice de sus braquiblastos. Estos braquiblastos muestran una acusada heteroblastia con algunas hojas embrionarias distales que protegen el meristema apical (Palacio *et al.* 2004). Su crecimiento con formación de nuevas hojas se produce durante largo tiempo, pudiendo llegar a abarcar casi todo el año. Durante el otoño y en los períodos favorables del invierno (en clima invernal suave), forman numerosas hojas embrionarias que facilitan el rápido desarrollo de las ramas a final de invierno o principio de primavera. Las hojas que se producen en los períodos favorables para el crecimiento vegetal se desarrollan más y los entrenudos son más largos que los de las hojas que se desarrollan en los momentos menos propicios. En el caméfito *Linum sufruticosum*, las longitudes de las hojas y los entrenudos tienden a ser mayores en los dolicoblastos y menores en los braquiblastos (figura 5.3). Los primeros se desarrollan principalmente en primavera, mientras que los braquiblastos se desarrollan casi todo el año (Palacio y Montserrat, datos no publicados). La reducción progresiva de la longitud de los entrenudos hacia el ápice del tallo refleja la disminución de la tasa de alargamiento del brote (Borchert 1991). Este mecanismo es la base de la heterofilia que presentan muchos caméfitos leñosos (Orshan 1963). La heterofilia de los caméfitos leñosos mediterráneos asociada a las hojas de dolicoblastos y braquiblastos se ha descrito repetidas veces, así como su dependencia del fotoperiodo (Margaris 1981).

Desde una perspectiva fenológica, los braquiblastos con yemas desnudas y capacidad potencial de crecimiento continuo permiten la prolongación del desarrollo de las ramas a extensos períodos del año, mientras que la posesión de yemas catafilarias o hipsofilarias suele conllevar una importante restricción del desarrollo de las ramas a determinados períodos de clima favorable. Por ello cabe esperar que los braquiblastos con yemas desnudas predominen en las especies de lugares semiáridos, mientras que las yemas con órganos protectores (especializados o no) tiendan a predominar en las zonas más frías (Palacio Blasco *et al.* 2004).

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

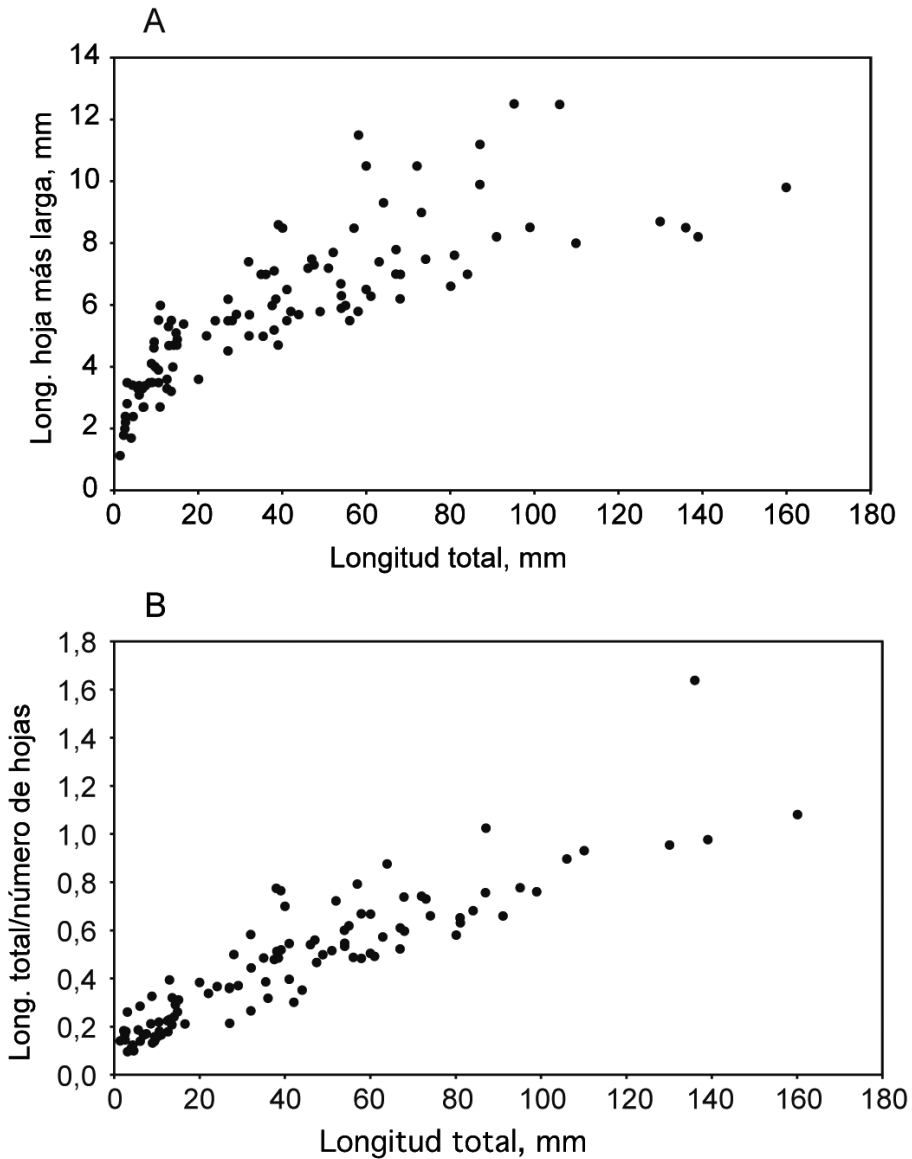


Figura 5.3. A. Relación entre la longitud total de las ramas y la longitud de su hoja más larga. B. Relación entre la longitud de la rama y la longitud media de sus entrenudos (long. total /número de hojas). Datos obtenidos de ramas de una población natural de *Linum suffruticosum* (Zaragoza: Villamayor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

5. Crecimiento primario en los períodos de estrés climático

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

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

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

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

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

Los caméfitos leñosos prosiguen el crecimiento de sus braquiblastos en otoño e incluso en determinados momentos del invierno, pero el crecimiento invernal parece estar muy limitado o ser totalmente inexistente en las zonas frías (Palacio Blasco *et al.* 2004).

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

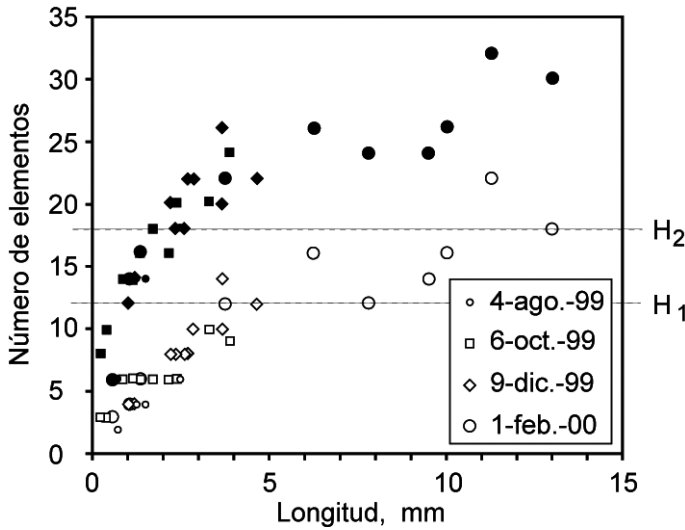


Figura 5.4. Relación entre el número de elementos y la longitud de las yemas de *Lonicera implexa* recolectadas bimensualmente entre agosto de 1999 y febrero de 2000 en una población natural (Zaragoza: Orés, El Fragal a 760 m). Los símbolos vacíos corresponden al número de elementos de la yema visibles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

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

6. El patrón fenológico. Desarrollo de las fenofases

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

6.1. Crecimiento vegetativo de las ramas

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

CUADRO 5.2.

Valoración de la actividad de las fenofases en individuos y poblaciones

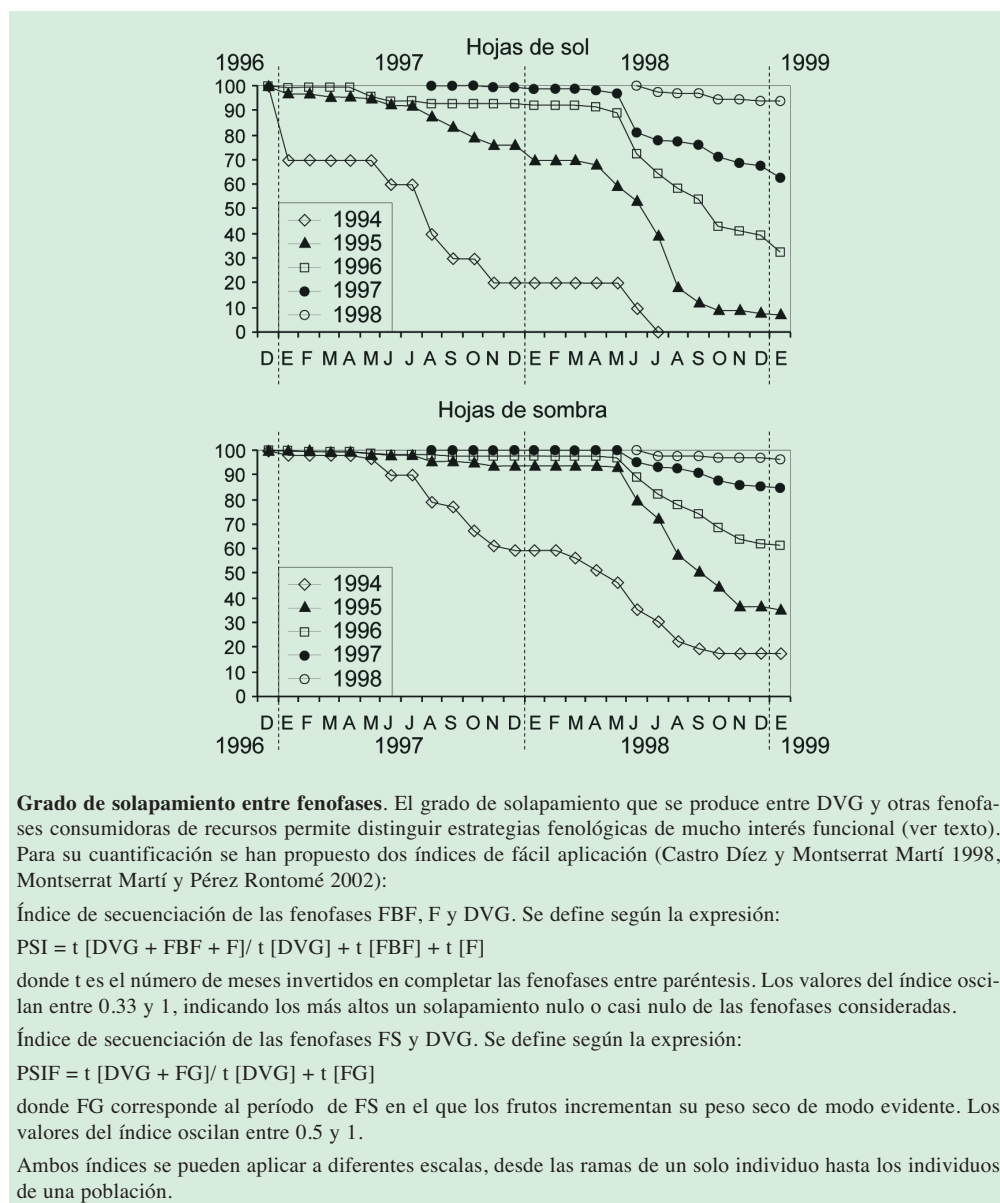
Algunos métodos y problemas que plantean. La estimación y cuantificación de algunas fenofases pueden ofrecer ciertas dificultades. Para ilustrarlas describimos algunos problemas que suelen aparecer al valorar las fenofases DVG, BVG, FS, LSD y LSB, así como las ventajas e inconvenientes de algunos métodos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

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

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

Los gráficos representan las curvas de supervivencia de las cohortes anuales de hojas de 5 ramas de sol y 5 de sombra de los 10 árboles de estudio de una población de *Quercus ilex* subsp. *ballota* (Huesca: Agüero a 740 m). El estudio se inició en diciembre de 1996 en ramas de tres años y siguió con muestreos mensuales hasta enero de 1999. Al comienzo del estudio se realizó un esquema de cada rama con todos sus órganos en el que se registraron los cambios producidos mensualmente.

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



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

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

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

6.2. Prefloración, floración y fructificación

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

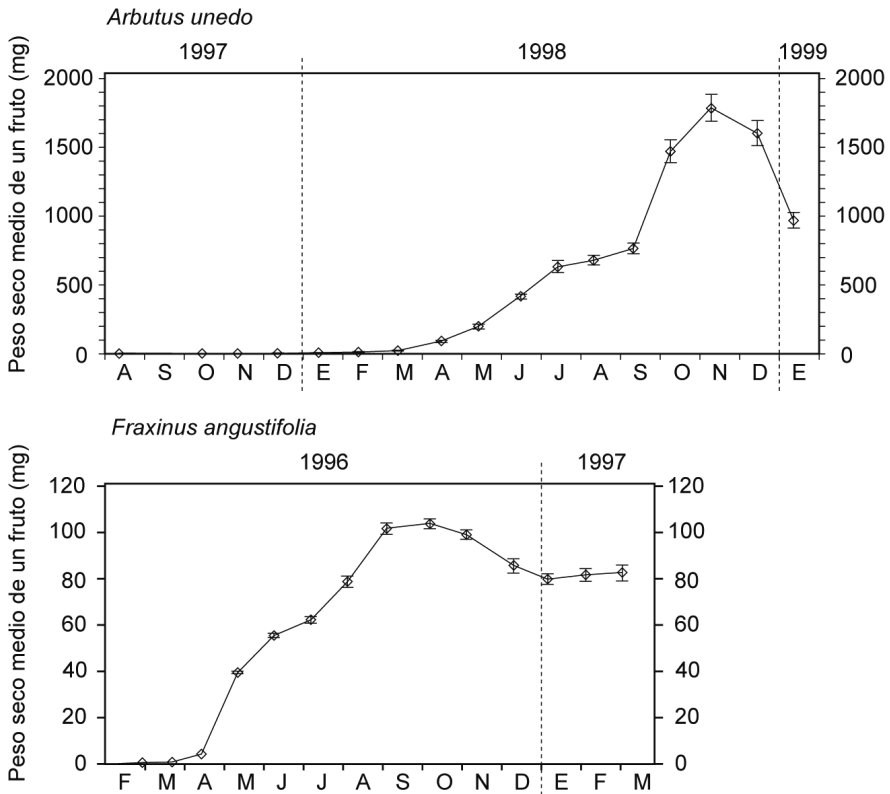


Figura 5.5. Variación mensual del peso seco medio de un fruto de una población de *Arbutus unedo* (Huesca: Agüero a 740 m) (A) y una población de *Fraxinus angustifolia* (Huesca: Huesca a 485 m) (B). Los puntos corresponden al peso seco medio de 50 frutos y las barras representan el error estándar. Los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

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

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

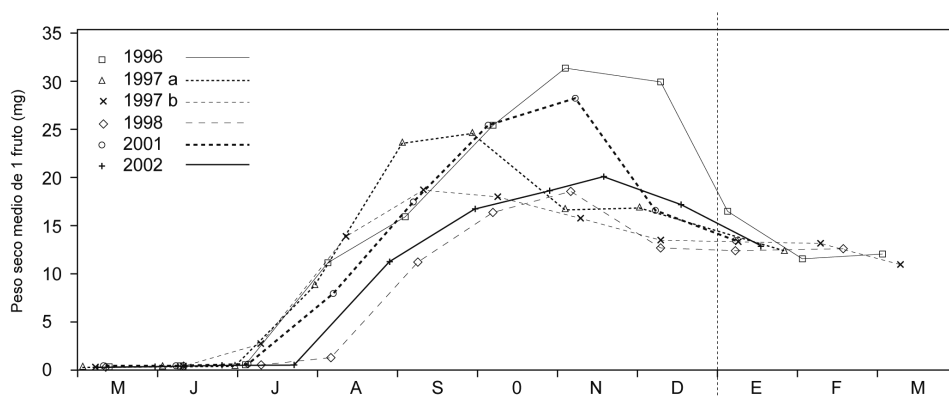


Figura 5.6. Variación mensual del peso seco medio de un fruto durante los ciclos de desarrollo de los frutos de los años 1996-98 y 2001-02 en una población de *Pistacia lentiscus* (Zaragoza: Murillo de Gállego a 460 m). En 1997 se muestrearon dos subpoblaciones situadas en posición topográfica ligeramente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

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

6.3. Abscisión foliar

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

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

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

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

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

Las bajas temperaturas también pueden desencadenar abscisión foliar (Addicott 1982). El episodio muy frío que se produjo entre los días 15 y 23 de diciembre de 2001 en el NE de la Península Ibérica, determinó que durante la primavera de 2002 se adelantara la abscisión foliar masiva en las plantas de *Pistacia lentiscus* y *Phillyrea angustifolia* que habían terminado tarde su ciclo fenológico de 2001 (Milla *et al.* 2003, figura 5.1).

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

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

En algunos caméfitos leñosos mediterráneos es común que las hojas secas queden sobre la planta durante algún tiempo y, posiblemente, tiendan a caer en los siguientes períodos de activo crecimiento secundario. En muchos casos las hojas secas, o parte de ellas, protegen los dolíoblastos embrionarios o los braquiblastos durante su primera etapa de desarrollo (Palacio *et al.* 2004).

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

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

7. Relaciones funcionales entre fenofases

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

7.1. Antagonismo entre el crecimiento vegetativo y la reproducción

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

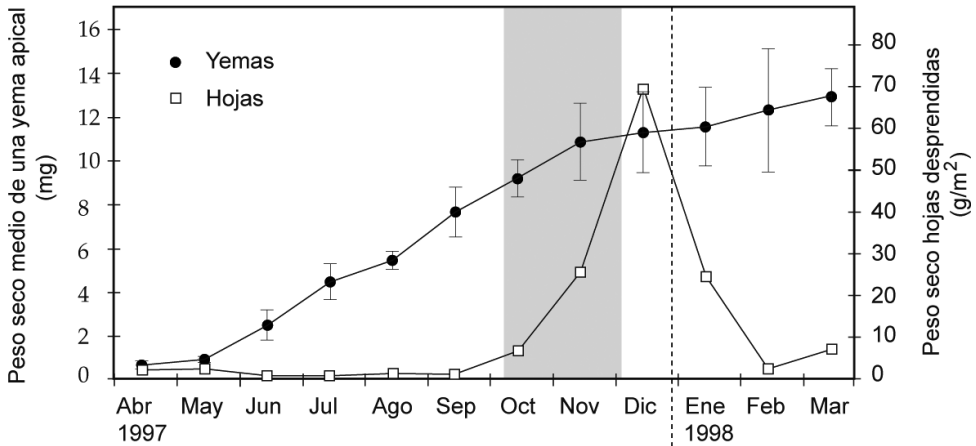


Figura 5.7. Variación mensual de la caída de hojas y del desarrollo de yemas apicales de *Quercus faginea*. Los datos de caída de hojas corresponden al peso seco de las hojas recogidas en 10 trampas de 19 cm de diámetro situadas bajo los 10 individuos de estudio. Los datos de desarrollo de las yemas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

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

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

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

to de las células de los meristemas activos (Boyer 1988). Sin embargo, el crecimiento permanece inhibido en tallos de alto potencial hídrico por la presencia de hojas senescentes de bajo potencial hídrico. Por lo tanto, para que el crecimiento ocurra se debe mantener un elevado potencial hídrico en las hojas viejas (Borchert 1994b).

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

La alta hidratación a saturación que presentan tallos y hojas a principio de junio puede deberse a los azúcares solubles que se producen en este momento de máxima actividad fotosintética, pero también a los osmolitos (azúcares solubles, iones y compuestos orgánicos) que exportan las hojas senescentes a las zonas de la rama en crecimiento. Dichos osmolitos aumentan la hidratación y turgencia de los tejidos embrionarios con lo que facilitan la extensión del tallo y el crecimiento del brote. Al mismo tiempo, las hojas senescentes mantienen una alta hidratación ya que la senescencia produce un dismantelamiento progresivo de la maquinaria bioquímica de la hoja, con fragmentación de las moléculas complejas y el consecuente aumento de solutos (Buchanan-Wollaston 1997).

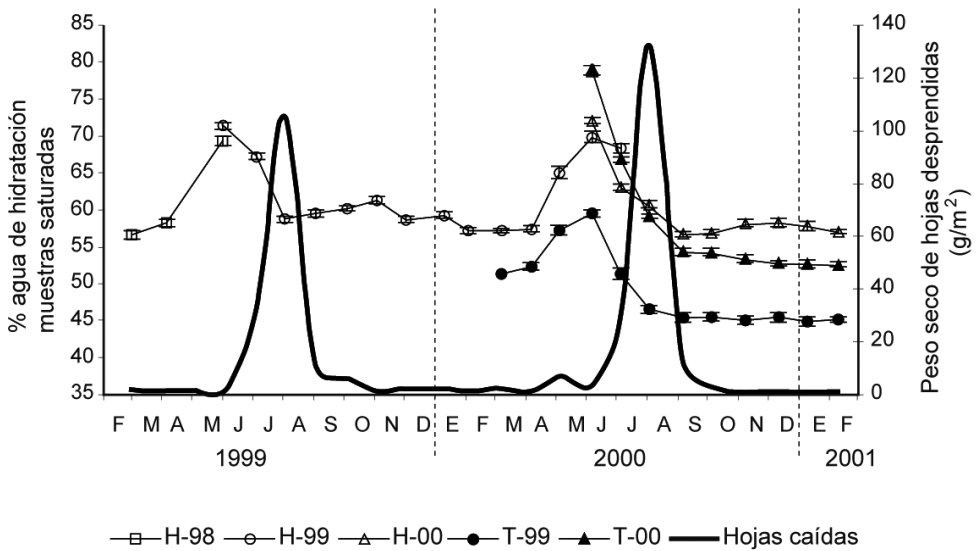


Figura 5.8. Contenido hídrico en hojas y tallos de *Cistus laurifolius* en estado de máxima hidratación y patrón de caída de las hojas. Los datos proceden de muestreos mensuales realizados sobre 10 individuos de una población natural (Zaragoza: Luesia a 780 m). Los datos de caída de hojas corresponden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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

9. Implicaciones y perspectivas para la gestión

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

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

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

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

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

Agradecimientos

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

Bibliografía

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

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

- Margaris, N. S. 1981. Adaptive strategies in plants dominating mediterranean-type ecosystems. Páginas: 309-315 en: F. Di Castri, D. W. Goodall y R. L. Specht (editores). Mediterranean-type shrublands. Elsevier, Amsterdam.
- McDonald, P. M. 1992. Estimating seed crops of conifer and hardwood species. Canadian Journal of Forest Research 22: 832-838.
- Menzel, A. 2000. Trends in phenological phases in Europe between 1951 and 1996. International Journal of Biometeorology 44: 76-81.
- Merkle, S. A., P. P. Feret, J. G. Croxdale y T. L. Sharik. 1980. Development of floral primordia in white oak. Forest Science 26: 238-250.
- Milla, R., S. Palacio Blasco y G. Montserrat Martí. 2003. Respuesta diferencial de individuos femeninos y masculinos de *Pistacia lentiscus* L. a un evento de frío extremo en diciembre de 2001. Implicaciones funcionales de la estrategia fenológica. Páginas: 45-57. VII Congreso Nacional de la Asociación Española de Ecología Terrestre, Barcelona, 2-4 de julio de 2003.
- Milla Gutiérrez, R., S. Palacio Blasco, P. Castro Díez, C. Pérez Rontomé, M. Maestro Martínez y G. Montserrat Martí. 2002. La caída de la hoja en el bosque mediterráneo. Quercus 196: 26-30.
- Mitrakos, K. A. 1980. A theory for Mediterranean plant life. Acta Oecologica 1: 245-252.
- Montenegro, G. 1987. Quantification of mediterranean plant phenology and growth. Páginas: 469-488 en: J. D. Tenhunen, F. M. Catarino, O. L. Lange y W. C. Oechel. Plant response to stress. Functional analysis in Mediterranean ecosystems. Springer-Verlag, Berlín.
- Montserrat Martí, G. y C. Pérez Rontomé. 2002. Fruit Growth dynamics and their effects on the phenological pattern of native *Pistacia* populations in NE Spain. Flora 197: 161-174.
- Mooney, H. A. 1983. Carbon-gaining capacity and allocation patterns of Mediterranean climate plants. Páginas: 103-119 en: F. J. Kruger, D. T. Mitchell y J. U. M. Jarvis (editores). Mediterranean-type ecosystems. The role of nutrients. Springer-Verlag, Berlín.
- Mooney, H. A. y E. L. Dunn. 1970. Convergent evolution of Mediterranean-climate evergreen sclerophyll shrubs. Evolution 24: 292-303.
- Mooney, H. A. y J. Kummerow. 1981. Phenological development of plants in Mediterranean-climate regions. Páginas: 303-307 en: F. Di Castri, D. W. Goodall y R. L. Specht (editores). Mediterranean-type shrublands. Elsevier, Amsterdam.
- Mooney, H. A., J. Kummerow, W. Johnson, D. J. Parsons, S. Keeley, A. Hoffmann, R. I. Hays, J. Giliberto, y C. Chu. 1977. The producers-their resources and adaptive responses. Páginas: 85-143 en: H. A. Mooney (editor). Convergent evolution in Chile and California. Mediterranean climate ecosystems. Dowden, Hutchinson & Ross, Stroudsburg.
- Nautiyal, M. C., B. P. Nautiyal y V. Prakash. 2001. Phenology and growth form distribution in an alpine pasture at Tungnath, Garhwal, Himalaya. Mountain Research and Development 21: 168-174.
- Navarro, T. y B. Cabezudo. 1998. Estrategias fenomorfológicas de especies de un matorral mediterráneo (Andalucía, España). Acta Botanica Malacitana 23: 133-148.
- Navarro, T., J. M. Nieto-Caldera, A. V. Pérez-La Torre y B. Cabezudo. 1993. Estudios fenomorfológicos en la vegetación del sur de España. III. Comportamiento estacional de una comunidad de badlands (Tabernas, Almería, España). Acta Botanica Malacitana 18: 189-198.
- Nilsen, E. T. 1986. Quantitative phenology and leaf survivorship of *Rhododendron maximum* in contrasting irradiance environments of the southern Appalachian mountains. American Journal of Botany 73: 822-831.
- Nitta, I. y M. Ohsawa. 1997. Leaf dynamics and shoot phenology of eleven warm-temperate evergreen broad-leaved trees near their northern limit in central Japan. Plant Ecology 130: 71-88.
- Nitta, I. y M. Ohsawa. 1998. Bud structure and shoot architecture of canopy and understorey evergreen broad-leaved trees at their northern limit in East Asia. Annals of Botany 81: 115-129.
- Oechel, W. C. y W. Lawrence. 1981. Carbon allocation and utilization. Páginas: 185-235 en: P. C. Miller (editor). Resource use by chaparral and matorral. A comparison of vegetation function in two Mediterranean type ecosystems. Springer-Verlag, Nueva York.
- Ohsawa, M. y I. Nitta. 1997. Patterning of subtropical/warm-temperate evergreen broad-leaved forests in East Asian mountains with special reference to shoot phenology. Tropics 6: 317-334.
- Olivares, E. 1997. Prolonged leaf senescence in *Clusia multiflora* H. B. K. Trees 11: 370-377.
- Oliveira, G., O. Correia, M. A. Martins-Louçao y F. M. Catarino. 1994. Phenological and growth patterns of the Mediterranean oak *Quercus suber* L. Trees 9: 41-46.
- Orshan, G. (editor) 1963. Seasonal dimorphism of desert and Mediterranean chamephytes and its significance as a factor in their water economy. Páginas: 207-222 en: A. J. Rutter y F. H. Whitehead (editores). The water relations of plants. Blackwell, Londres.
- Orshan, G. 1989a. Plant pheno-morphological studies in Mediterranean type ecosystems. Kluwer Acad. Pub., Dordrecht.
- Orshan, G. 1989b. Introduction. Páginas: 1-4 en: G. Orshan (editor). Plant pheno-morphological studies in Mediterranean type ecosystems. Kluwer Acad. Pub., Dordrecht.

- Orshan, G., C. Floret, E. Le Floc'h, A. Le Roux, G. Montenegro y F. Romane. 1989. General Synthesis. Páginas: 389-399 en: G. Orshan (editor). Plant pheno-morphological studies in Mediterranean type ecosystems. Kluwer Acad. Pub., Dordrecht.
- Palacio Blasco, S., Milla Gutiérrez, R. y G. Montserrat Martí. 2004. Renewal structures and shoot growth of three species of woody mediterranean dwarf shrubs growing along an altitudinal gradient. Proceedings of the 10th International Conference on Mediterranean Climate Ecosystems. Grecia, abril 2004.
- Pannell, J. R. y F. Ojeda. 2000. Patterns of flowering and sex-ratio variation in the Mediterranean shrub *Phillyrea angustifolia* (*Oleaceae*): implications for the maintenance of males with hermaphrodites. Ecology Letters 3: 495-502.
- Peñuelas, J., I. Filella y P. Comas. 2002. Changed plant and animal life cycles from 1952 to 2000 in the Mediterranean region. Global Change Biology 8: 531-544.
- Primack, R. B. 1985. Patterns of flowering phenology in communities, populations, individuals, and single flowers. Páginas: 571-593 en J. White (editor). The Population Structure of Vegetation. Kluwer Acad. Publ., Dordrecht.
- Rathcke, B. J. y E. P. Lacey. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. Annual Review of Ecology and Systematics 16: 179-214.
- Reich, P. B. y R. Borchert. 1982. Phenology and ecophysiology of the tropical tree, *Tabebuia neochrysantha* (*Bignoniaceae*). Ecology 63: 294-299.
- Reich, P. B., R. O. Teskey, P. S. Johnson y T. M. Hinckley. 1980. Periodic root and shoot growth in oak. Forest Science 26: 590-598.
- Romerger, J. A. 1963. Meristems, growth, and development in woody plants. Technical Bulletin. U.S. Dept. of Agriculture 1293: 1-214.
- Shmida, A. y L. Burgess. 1988. Plant growth-form strategies and vegetation types in arid environments. Páginas: 211-241 en: M. J. A. Werger, P. J. M. v. d. Aart, H. J. During y J. T. A. Verhoeven (editores). Plant form and vegetation structure. SPB Academic Pub., La Haya.
- Stephenson, A. G. 1980. Fruit set, herbivory, fruit reduction, and the fruiting strategy of *Catalpa speciosa* (*Bignoniaceae*). Ecology 6: 57-64.
- Stiles, F. G. 1978. Temporal organization of flowering among the hummingbird flowers of a tropical wet forest. Biotropica 10: 194-210.
- Tilman, D. 1988. Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Van Schaik, C. P., J.W. Terborgh y S. J. Wright. 1993. The phenology of tropical forests: Adaptive significance and consequences for primary consumers. Annual Review of Ecology and Systematics 24: 353-377.
- Villar Salvador, P. 2000. Estrategias ecológicas y funcionales del xilema en plantas leñosas mediterráneas. Tesis Doctoral. Universidad de Valencia.
- Wang, J., N. E. Ives y M. J. Lechowicz. 1992. The relation of foliar phenology to xylem embolism in trees. Functional Ecology 6: 469-475.
- Wright, S. J. y F. H. Cornejo. 1990. Seasonal drought and leaf fall in a tropical forest. Ecology 71: 1165-1175