

Mesa temática: Caracterización, dinámica y biodiversidad de los ecosistemas forestales

ESCLEROFILIZACION DEL PAISAJE MEDITERRÁNEO

Leyre Corcuera¹, Fermín Morales² y Eustaquio Gil-Pelegri¹

¹Centro de Investigación y Tecnología Agroalimentaria de Aragón-CITA
Departamento de Ciencia Tecnología y Universidad. Gobierno de Aragón
Carretera de Montañana 930, apartado de correos 727, 50080 Zaragoza
lcrcuera@aragob.es egilp@aragob.es

² Departamento de Nutrición Vegetal. Estación Experimental Aula Dei-EEAD
Consejo Superior de Investigaciones científicas-CSIC
Apdo. 202, 50080 Zaragoza
fmorales@ead.csic.es

Resumen

La encina es una especie con una amplitud bioclimática muy grande ya que aparece en los bioclimas semiáridos, subhúmedos, húmedos y perhúmedos (*sensu* Emmerg) de la Península Ibérica. En las variantes frías del bioclima húmedo y perhúmedo *Quercus ilex ballota* compite con los robles deciduos, *Quercus faginea* y *Quercus pyrenaica*, ocupando las crestas de las montañas donde las condiciones geopedológicas no son adecuadas para el establecimiento de los robles deciduos. En la región mediterránea el cambio climático global reciente se ha reflejado en un incremento de la aridez y calidez, que tiende a acentuarse en el futuro. A largo plazo, esto podría afectar al funcionamiento y la estructura de los ecosistemas mediterráneos, provocando la sustitución de especies menos resistentes a la sequía o afectando a las poblaciones en localidades subóptimas o en el límite biogeográfico de su distribución. Se estudió el efecto de los dos estreses climáticos propuestos por Mitrakos: el estrés hídrico estival y el estrés por frío invernal en el crecimiento de la esclerófila perennifolia *Quercus ilex ballota*. Para ello se analizó el efecto de la sequía en el crecimiento primario y secundario de las especies concurrentes *Quercus faginea* y *Quercus ilex ballota* y el efecto de las bajas temperaturas y alta insolación en el aparato fotosintético de *Quercus ilex ballota* en un clima mediterráneo continental.

Palabras clave: competencia interespecífica, cambio climático, cambios en el paisaje, carácter perennifolio/caducifolio, *Quercus* spp.

ROBLES MEDITERRÁNEOS Y NEMOROMEDITERRANEOS

El rebollo y el quejigo presentan unas características transicionales entre las de la vegetación atlántica y la mediterránea, con exigencias ecológicas intermedias entre los robles atlánticos y los esclerófilos. Sus masas suponen una transición entre las formaciones mediterráneas de las llanuras y las formaciones caducifolias o de coníferas de montaña, constituyendo bosques mixtos con especies atlánticas típicas como el haya, donde ocupan las zonas más secas y los peores suelos o con especies mediterráneas como las encinas, donde ocupan los suelos más profundos y las zonas más húmedas (JIMÉNEZ-SANCHO *et al.* 1998). Aunque necesitan precipitaciones relativamente abundantes (un mínimo de 400 mm anuales), soportan la sequía estival y las condiciones continentales de temperaturas contrastadas, ocupando los pisos meso y supramediterráneos de tendencia húmeda. Sin embargo, la desaparición y sustitución de quejigares y rebollares por especies como la encina se pone de manifiesto en el Mapa Fitoclimático de ALLUÉ ANDRADE (1990) donde se observa la presencia de encinares en fitoclimas nemoromediterráneos propios de robles marcescentes (VI(IV)₂ y VI(IV)₁). Gran cantidad de los actuales montes bajos de encina fueron antiguamente bosques mixtos donde el quejigo era la especie dominante. La capacidad de rebrote de raíz y la mayor resistencia a la insolación y sequía de la encina favorecen su establecimiento. Por otra parte, la especie ha sido favorecida por el hombre debido a la calidad de su bellota.

INFLUENCIA HUMANA

Los ecosistemas mediterráneos han sido altamente perturbados por la acción humana desde comienzos del Neolítico, lo que ha determinado la reducción de su área original (PONS & SUC 1980). En ausencia del hombre y al margen de cambios climáticos, los ecosistemas que deberían cubrir la Península Ibérica serían muy distintos a los actuales (BLONDEL & ARONSON 1995). Uno de los procesos más significativos ocurridos en la cuenca mediterránea desde el Neolítico ha sido la sustitución de bosques de robles

caducifolios y marcescentes por bosques de especies esclerófilas como la encina. Los resultados de simulaciones fitoclimáticas demuestran que este proceso puede haber sido causado tanto por un cambio climático natural, debido al incremento de la temperatura (GONZÁLEZ REBOLLAR *et al.* 1995), como por la erosión del suelo inducida por las actividades humanas (GONZÁLEZ REBOLLAR 1996). Probablemente, ambas causas hayan actuado sinérgicamente en el pasado. En los últimos siglos, los bosques caducifolios y marcescentes de media montaña han sido paulatinamente sustituidos por encinares supramediterráneos basales y por bosques de coníferas (IBÁÑEZ *et al.* 1997). Como consecuencia de la influencia humana, una parte del bosque mediterráneo fue destruido para crear cultivos y pastos y el resto fue modificado para la producción intensiva de carbón y madera para combustible y para el ramoneo del ganado, debido a su gran aptitud para el rebrote de cepa y raíz. Por tanto, algunos de los bosques originales desaparecieron, mientras que otros fueron alterados en su estructura, composición específica, productividad y funcionalidad (régimen de tratamiento en monte bajo). Los montes bajos de robles puros o mezclados (especialmente *Q. ilex* subsp. *ballota* (Desf.) Samp., *Q. pyrenaica* Willd. y *Q. faginea* Lam.) son muy comunes en la península ibérica (SERRADA *et al.* 1992). Debido al tradicional reducido turno de corta se observa un paisaje de monte bajo con cepas agotadas y pies puntisecos y debilitados. A mediados del siglo XX, el empleo generalizado de combustibles fósiles y la despoblación de las áreas rurales condujo al abandono del manejo del monte bajo. La frecuencia de corte descendió a partir de 1940 (CAÑELLAS *et al.* 1996). En la actualidad, la mayoría de estas masas han sobrepasado su turno de corta y se ha creado un nuevo paisaje forestal como consecuencia del envejecimiento del bosque (BARBERÓ *et al.* 1990).

INFLUENCIA DEL CLIMA

En términos de precipitación total anual, el clima mediterráneo incluye desde zonas áridas y semiáridas (p.ej. pinares de pino carrasco en la costa levantina) hasta zonas subhúmedas y húmedas (p.ej. encinares de la costa vizcaína). Considerando la variación térmica del clima mediterráneo, existe la variante fría o clima mediterráneo continental que se caracteriza por un invierno frío de heladas frecuentes y un verano con altas temperaturas y el clima mediterráneo estricto, de inviernos templados. En los climas septentrionales de inviernos fríos pero sin aridez estival, predominan las especies caducifolias de invierno como *Q. robur* (evasión del daño por frío). En el clima mediterráneo de transición prevalecen los caducifolios de invierno como *Quercus pyrenaica* y *Q. faginea* (robles nemoro-mediterráneos). En el clima mediterráneo de veranos secos e inviernos suaves, predominan las perennifolias como *Q. ilex* L. ssp. *ilex*, que cierran estomas en verano pero sintetizan carbohidratos durante el invierno. Y en el clima mediterráneo de veranos secos e inviernos fríos predominan las perennifolias como *Q. ilex ballota*. Por tanto, la vegetación mediterránea del interior de la Península Ibérica experimenta los dos estreses climáticos separados en el tiempo propuestos por MITRAKOS (1980): la sequía estival y el frío invernal.

En la región mediterránea el cambio climático global reciente se ha reflejado en la disminución del 20% de la precipitación total y el incremento en la frecuencia de anticiclones entre 1951 y 1995 (PIERVITALI *et al.* 1997). En el este de la península ibérica esta tendencia estuvo más marcada en 1980-95, periodo caracterizado por intensas sequías y una gran variabilidad interanual en la precipitación (FONT TULLOT 1983). En el futuro se espera que el incremento de la aridez y calidez se acentúe y una mayor frecuencia de sequías intensas (PEÑUELAS 1996), lo que podría afectar al funcionamiento y la estructura de los ecosistemas mediterráneos. La menor disponibilidad de agua limitaría la producción primaria y el incremento de la temperatura favorecería la fotorrespiración y la respiración reduciendo aún más la productividad primaria neta (PEÑUELAS 2001). Los fenómenos de competencia entre especies esclerófilas perennifolias y especies caducifolias mesófilas son comunes ya que estas últimas evaden el frío invernal pero presentan una mayor sensibilidad al estrés hídrico del verano. Las especies más eficientes en el uso del agua, en la eliminación del exceso de radiación y en la conductividad hidráulica podrían desplazar a las especies concurrentes en un clima más cálido y seco (PEÑUELAS *et al.* 1998).

EL CASO DE CUBEL

Se estudió un monte bajo dominado por *Q. faginea* y *Q. ilex ballota* en la sierra de Santa Cruz, Cubel, Zaragoza, (1° 39' W, 41° 07' N, 1177 m s.n.m.; temperatura media anual: 11,3 °C; precipitación media anual: 449 mm con máximos en primavera y otoño). El fitoclima del área estudiada corresponde al de bosque transicional entre nemoral a nemoro-mediterráneo con tendencia a la esclerofilia y una clara influencia continental (VI (IV)₂, ALLUÉ-ANDRADE 1990). El paisaje estuvo dominado anteriormente por un monte bajo de *Q. faginea* pero *Q. ilex ballota* es actualmente la especie más abundante. Hasta hace 40-50 años se realizaba un tratamiento intensivo en forma de monte bajo para obtención de madera para combustible. El lugar de estudio se encuentra sobre suelos muy pobres desarrollados sobre afloraciones de caliza Terciaria.

Quercus ilex ballota (Desf.) Samp. es una especie esclerófila perennifolia representativa de la vegetación mediterránea (KRÜSSMANN 1986), resistente a las bajas temperaturas (LARCHER 1992). Esto

explicaría su presencia en zonas frías montañosas mediterráneas y de transición entre el clima mediterráneo y el submediterráneo (TERRADAS & SAVÉ 1992). Es una especie con una amplitud bioclimática muy grande ya que aparece en los bioclimas semiáridos, subhúmedos, húmedos y perhúmedos (*sensu* Ememberg) de la Península Ibérica (BARBERO *et al.* 1992). En las variantes frías del bioclima húmedo compite fuertemente con los robles deciduos y en el bioclima perhúmedo la competencia favorece a los robles deciduos (*Quercus faginea* y *Quercus pyrenaica*) pero *Q. ilex* ocupa las crestas de las montañas donde las condiciones geopedológicas no son adecuadas para el establecimiento de los robles deciduos. En el monte objeto de estudio el frío invernal debería favorecer la dominancia de los robles deciduos que evaden las condiciones desfavorables del invierno. Sin embargo, el tipo de suelo, muy superficial sobre afloraciones de caliza y, por tanto, con poca capacidad de retención de agua, favorece a especies más tolerantes a la sequía como *Q. ilex*. La gran amplitud bioclimática de la encina está asociada a la gran adaptabilidad ecofisiológica al estrés hídrico y térmico. En concreto, una de las principales respuestas de *Q. ilex* a la sequía es una adaptación de su morfología y en particular, de su índice foliar, mediante una reducción de su área foliar. Por otra parte, su aparato fotosintético debe tolerar temperaturas extremas en invierno y verano en combinación con una alta irradiación solar en las zonas más continentales de la península. Por tanto, su expansión en el área mediterránea depende, no sólo de su tolerancia al estrés hídrico y al calor del verano, sino también a las bajas temperaturas invernales, ya que se encuentra expuesta a heladas frecuentes durante el otoño e invierno.

Efectos de la sequía

A pesar de la mayor resistencia a la sequía de las especies mediterráneas (*Q. ilex ballota*) respecto a las especies nemoromediterráneas (*Q. faginea*, *Q. pyrenaica*), en el monte objeto de estudio se observó un atabacamiento (amarilleamiento de las hojas), seguido de una defoliación intensa, que afectó a dichas especies en 1994 (AÏT-BACHIR 1998). 1994 fue un año fuera de lo común y un claro ejemplo de la fluctuación interanual de la precipitación en el área mediterránea, en el que una intensa sequía estival afectó a la mayor parte de los bosques mediterráneos de la mitad este de la Península Ibérica (LLORET Y SISCART 1995). La ausencia de patógenos sugirió que la sequía estival de 1994 y la sequía invernal previa de 1993 fueron las causas detonantes del decaimiento observado (TAINTER *et al.* 1990) manifestándose en el árbol a través de la embolia generalizada del xilema (TYREE & SPERRY 1989). Se planteó la hipótesis de que el decaimiento de los robles observado estuvo afectado por la bajísima precipitación de recarga registrada durante ese periodo (RP: meses en los que la precipitación mensual total es mayor que la evapotranspiración mensual -FACI GONZÁLEZ Y MARTÍNEZ COB 1991-, es decir, desde noviembre del año anterior al crecimiento hasta febrero del año de crecimiento; Fig. 1). Durante los años de baja precipitación *Q. faginea* y *Q. ilex ballota* experimentaron una reducción en el crecimiento radial (conductividad hidráulica) y longitudinal y una menor producción de hojas (dado que la longitud de entrenudo y el número de hojas estaban altamente correlacionados, Fig. 2). En respuesta a la intensa sequía de 1993-94, la mayoría de los árboles muestreados de *Q. faginea* no produjeron madera de verano lo que causó la formación de anillos estrechos constituidos casi exclusivamente por vasos de primavera (WOODCOCK 1989, CORCUERA *et al.* 2004a). El predominio de los vasos grandes de primavera podría haber propiciado la cavitación de la mayoría de estos vasos, causando una reducción de la conductividad hidráulica, y un menor crecimiento longitudinal acompañado por un menor desarrollo foliar. *Q. ilex ballota* redujo el diámetro medio de los vasos (CORCUERA *et al.* 2004b). Estos vasos ofrecían una conductividad hidráulica baja, pero a cambio de una mayor seguridad frente a la cavitación inducida por la sequía y/o congelación (COCHARD & TYREE 1990). Ambos, crecimiento longitudinal y radial, estuvieron correlacionados con la precipitación de recarga.

A pesar de la probada plasticidad del crecimiento primario (longitud de brote) y secundario (reducción de la anchura del anillo y de la conductividad hidráulica) en respuesta a la sequía de 1994, lo que podría considerarse como un primer ajuste (POOLE & MILLER 1975), se produjo la desecación del follaje, seguida de una intensa defoliación (segundo ajuste). La mayoría de los árboles de *Q. ilex* mostraron un carácter caducifolio facultativo ante la sequía del verano de 1994, probablemente debido a una embolia generalizada del xilema. A pesar de las profundas raíces que generalmente desarrolla *Q. ilex*, esta especie no fue capaz de utilizar las capas profundas de agua y redujo la evapotranspiración mediante un descenso de la relación superficie foliar/superficie conductora, a través de la menor producción de hojas (VILLAR-SALVADOR *et al.* 1997) y posterior defoliación. Estos ajustes permitieron a *Q. ilex* soportar los efectos negativos de la variabilidad interanual de la precipitación, típica de la región mediterránea (DI CASTRI 1981). Si las sequías intensas llegaran a ser más frecuentes y causaran un decaimiento y muerte generalizados en poblaciones marginales de *Q. faginea*, esta especie podría ser reemplazada por árboles más resistentes a la sequía como *Q. ilex ballota* (ALLUÉ ANDRADE 1990). Los individuos de *Q. ilex* estudiados sobrevivieron a la intensa sequía de 1994 porque no se superó cierto umbral de resistencia ecofisiológica. Si la frecuencia y la duración de las intensas sequías estivales aumenta, tal y como han sugerido algunas estimaciones y modelos (IPCC 2001), podría ocurrir una sustitución progresiva de *Q. ilex* por especies con una mayor resistencia a las sequías estival. Si el clima se vuelve más continental, la especie favorecida sería probablemente la especie

concurrente *Juniperus thurifera* L. Este proceso podría ocurrir si se superaran varios umbrales ecofisiológicos de resistencia de *Q. ilex* y si su tasa de mortalidad aumentara en gran medida. Sin embargo, dicho proceso es un proceso muy diferente al de la sustitución de especies caducifolias de *Quercus* por la perennifolia *Q. ilex* que se produjo durante el holoceno, ya que tendría lugar en un paisaje intensamente modificado por el hombre desde hace 8.000 años (REILLE & PONS 1992).

Efectos del frío

Las bajas temperaturas del invierno reducen la actividad fotosintética de *Q. ilex* (GRATANI 1996) e incluso la anulan en las localidades más frías (TRETIACH *et al.* 1997, CORCUERA *et al.* 2005a,b), siendo más dañinas que las altas temperaturas para un mismo nivel de luz, ya que se emplea mucha menos energía luminosa en la fotosíntesis (ÖQUIST & HUNER 1993). La combinación de las temperaturas bajo cero con una alta irradiación solar pueden producir daños en el aparato fotosintético (GROOM *et al.* 1991). En el área mediterránea las hojas se encuentran expuestas en días claros a una elevada irradiación solar (más de 2000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, PAR). Cuando la absorción de la energía luminosa es superior a la necesitada para la fijación de carbono disminuye la eficiencia del fotosistema II (PSII) (DEMMING-ADAMS & ADAMS 1992) y las hojas pueden presentar una regulación a la baja de la fotosíntesis. En el monte estudiado las temperaturas bajo cero en otoño e invierno son frecuentes. En un estudio previo se observó que *Q. ilex ballota* es capaz de soportar un mes de heladas consecutivas, con temperaturas mínimas hasta -9°C (CORCUERA *et al.* 2005a). Posteriormente se investigó si las hojas de *Q. ilex ballota* eran capaces de mantener su actividad fotosintética después de un periodo de estrés térmico bajo una alta irradiación solar y en el caso de ocurrir un descenso en la capacidad fotosintética, si este era crónico o finalizaba en cuanto las condiciones volvían a ser favorables (CORCUERA *et al.* 2005b).

Durante el periodo más frío del año el balance de CO_2 fue negativo. Aunque se produjo una drástica disminución de la fotosíntesis neta (A) y de la eficiencia del PSII (F_v/F_m) (Fig. 3A, 3B), tuvo lugar un aumento de la concentración de carotenoides (luteína, neoxantina, β -caroteno; Fig. 3C) y la de-epoxidación de los carotenoides del ciclo de las xantofilas (Fig. 3D). El incremento en la actividad de los mecanismos de disipación térmica del exceso de energía permitió la fotoprotección del PSII y evitó daños permanentes en el aparato fotosintético, como se refleja en la recuperación de A y F_v/F_m en primavera. Por tanto, existe un efecto negativo de las bajas temperaturas y la alta intensidad luminosa sobre el aparato fotosintético de *Q. ilex*, pero no supone un daño permanente debido a la alta eficiencia en los procesos de fotoprotección. En general, las especies perennifolias muestran una gran tolerancia a las bajas temperaturas, protegen el aparato fotosintético durante el invierno para asegurar una capacidad fotosintética adecuada en la primavera, pero al mismo tiempo presentan una gran susceptibilidad que se refleja en el descenso de la capacidad y de la eficiencia fotosintética, es decir, presentan una estrategia a largo plazo de regulación a la baja del PS II (WESTIN *et al.* 1995). En climas de inviernos severos el balance de carbón es negativo y en verano las altas temperaturas y la sequía también limitan la fotosíntesis. Sin embargo, este tipo de hojas fotosintetizan durante un periodo más largo que puede compensar las bajas tasas de fotosíntesis y que les permite comenzar a fotosintetizar a principios de la primavera antes de que las condiciones sean adecuadas para el crecimiento de las hojas, o en las estaciones desfavorables cuando el tiempo es benigno. La gran plasticidad de *Q. ilex* en respuesta al clima (GRATANI 1996) le permite reducir los efectos negativos del invierno, verano y de la gran variabilidad en la precipitación del clima mediterráneo sobre la producción de biomasa. La eficiencia potencial máxima del PS II, asimilación neta de CO_2 y conductancia estomática en invierno antes del amanecer fueron incluso más bajas que las obtenidas al mediodía en verano a plena luz solar, indicando una mayor sensibilidad de la encina al estrés invernal que al estival en la estación estudiada. Los efectos más suaves del verano en el aparato fotosintético de la encina podrían atribuirse a la falta de contribución del estrés hídrico durante el año estudiado. El descenso en la tasa fotosintética y en la eficiencia fotoquímica en las hojas de *Q. ilex* durante los meses desfavorables del invierno y verano estuvo acompañado de procesos de disipación del exceso de energía luminosa que evitaron daños permanentes en el PS II y permitieron una capacidad fotosintética en hojas de un año tan alta como en las hojas jóvenes recién formadas. Su eficiencia fotosintética a lo largo del año no es alta pero sí estable ante los diversos estreses que sufre (inviernos fríos y veranos cálidos y secos, ambos con alta intensidad luminosa), probablemente a expensas de una mayor inversión en procesos fotodisipativos, es decir, es una especie que muestra una estrategia de tolerancia a la limitación en la asimilación de carbono (OLIVEIRA & PEÑUELAS 2000). El alto contenido en clorofila durante casi todo el año indica que su aparato fotosintético permanece intacto incluso durante los periodos de estrés con alta irradiación (GRATANI *et al.* 1998, CORCUERA *et al.* 2005b).

BIBLIOGRAFÍA

AÏT-BACHIR, S. 1998. Utilisation des images-satellite Landsat-TM pour l'étude diachronique du syndrome de déperissement des chênaies de la région de Cubel (Aragón). Master Thesis. International Centre

- for Advanced Mediterranean Agronomic Studies, Zaragoza, Spain.
- ALLUÉ ANDRADE, J.L. 1990. Atlas Fitoclimático de España: Taxonomías. MAPA-INIA, Madrid.
- BARBERÓ, M.; BONIN G.; LOISEL, R. & QUÉZEL, P. 1990. Changes and disturbances of forest ecosystems caused by human activities in the western part of the mediterranean basin. *Vegetatio* 87: 151–173.
- BARBERÓ, M.; LOISEL, R. & QUÉZEL, P. 1992. Biogeography, ecology and history of Mediterranean *Quercus ilex* ecosystems. *Vegetatio* 99-100: 19-34.
- BLONDEL, J & ARONSON, J. 1995. Biodiversity and ecosystems function in the Mediterranean basin: human and non-human determinants. En: *Mediterranean Type Ecosystems. The function of Biodiversity*. Ed. GW Davis y DM Richardson. Springer, Berlin. pp: 43-119.
- CANELLAS, I.; MONTERO, G. & JIMÉNEZ, M.D. 1996. Litterfall in a rebollo oak (*Quercus pyrenaica* Willd.) coppice thinned with various intensities. *Ann. Ist. Sper. Selv.* 27: 25–29.
- COCHARD, H. & TYREE, M.T. 1990. Xylem dysfunction in *Quercus*: vessel sizes, tyloses, cavitation and seasonal changes in embolism. *Tree Physiol.* 6: 393–407.
- CORCUERA, L.; CAMARERO, J. J. & GIL-PELEGRÍN, E. 2004a. Effects of a severe drought on growth and wood-anatomical properties of *Quercus faginea*. *IAWA J.* 25: 185-204.
- CORCUERA, L.; CAMARERO, J.J. & GIL-PELEGRÍN, E. 2004b. Effects of a severe drought on *Quercus ilex* radial growth and xylem anatomy. *Trees* 18: 83-92.
- CORCUERA, L.; MORALES, F.; ABADÍA, A. & GIL-PELEGRÍN, E. 2005a. The effect of low temperatures on the photosynthetic apparatus of *Quercus ilex* subsp. *ballota* at its lower and upper altitudinal limits in the Iberian peninsula and during a single freezing-thawing cycle. *Trees* 19: 99-108.
- CORCUERA, L.; MORALES, F.; ABADÍA, A. & GIL-PELEGRÍN, E. 2005b. Seasonal changes in photosynthesis and photoprotection in a *Quercus ilex* subsp. *ballota* woodland located in its upper altitudinal extreme in the Iberian Peninsula. *Tree Physiol.* 25: 599-608.
- DEMMING-ADAMS, B. & ADAMS, W.W. 1992. Photoprotection and other responses of plants to high light stress. *Annu. Rev. Plant Physiol., Plant Mol. Biol.* 43: 599-626.
- DI CASTRI, F. 1981. Mediterranean-type shrublands of the world. In: *Mediterranean-type shrublands*, Di Castri, F. et al. (Eds.), pp. 1–52. Elsevier, Amsterdam.
- FACI GONZÁLEZ, J.M. y MARTÍNEZ COB, A. 1991. Cálculo de la evapotranspiración de referencia en Aragón. Diputación General de Aragón, Zaragoza, Spain.
- FONT TULLOT, I. 1983. Historia del clima de España. Cambios climáticos y sus causas. I.N.M. Madrid.
- GONZÁLEZ REBOLLAR, J.L.; GARCÍA-ALVAREZ, A. & IBÁÑEZ, J.J. 1995. A mathematical model for predicting the impact of climate changes on mediterranean plant landscapes. En *Climate Change Research: Evaluation and Policy Implications*. Ed.: S Zewer, RSAR van Rompaey, MTJ Kok y MM Berk. Elsevier, Amsterdam. Pp: 757-762.
- GONZÁLEZ REBOLLAR, J.L. 1996. Sistemas agrarios sostenibles en áreas marginales. En: *Erosión y Recuperación de Tierras en Areas Marginales*. Ed.: T Lasanta y García Ruíz JM. Pp: 173-182. Instituto de Estudios Riojanos y Soc. Esp. Geomorfología, Logroño.
- GRATANI, L. 1996. Leaf and shoot growth dynamics of *Quercus ilex* L. *Acta Oecol.* 17: 17-27.
- GRATANI L.; PESOLI, P. & CRESCENTE, M.F. 1998. Relationship between photosynthetic activity and chlorophyll content in an isolated *Quercus ilex* L. tree during the year. *Photosynthetica* 35: 445-451.
- GROOM, Q.J.; BAKER, N.R. & LONG, S.P. 1991. Photoinhibition of holly (*Ilex aquifolium*) in the field during the winter. *Physiol. Plant.* 83: 585-590.
- IBÁÑEZ, J.J.; GONZÁLEZ REBOLLAR, J.L.; GARCÍA ALVAREZ, A. Y SALDAÑA, A. 1997. Los Geosistemas mediterráneos en el espacio y en el tiempo. En: *El paisaje mediterráneo a través del espacio y del tiempo. Implicaciones en la desertificación*. Ed. Geoforma. Pp: 27-130.
- IPCC 2001. *Climate Change 2001: The Scientific Basis*. Third Assessment Report of Working Group I (Eds. Houghton, J.T. and Yihui, D.). Cambridge University Press.
- JIMÉNEZ-SANCHO, M.P.; DÍAZ-FERNÁNDEZ, P.M.; MARTÍN-ALBERTOS, S. Y GIL-SÁNCHEZ, L. 1998. Regiones de procedencia de *Quercus pyrenaica* Willd., *Quercus faginea* Lam., *Quercus canariensis* Willd. Edita: Organismo Autónomo Parques Nacionales. Madrid.
- KRÜSMANN, G. 1986. *Manual of cultivated broad-leaved trees and shrubs*. Vol. III. Timber Press, Portland, Oregon.
- LARCHER, W. 1992. Effetti delle basse temperature invernali sulle piante sempreverdi mediterranee. *Ital. Forest. Mont.* 46: 1-14.
- LLORET, F. y SISCART, D. 1995. Los efectos demográficos de la sequía en poblaciones de encina. *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales* 2: 77–81.
- MITRAKOS, K. 1980. A theory for Mediterranean plant life. *Acta Oecol./Oecol. Plant.* 1 (15): 245-

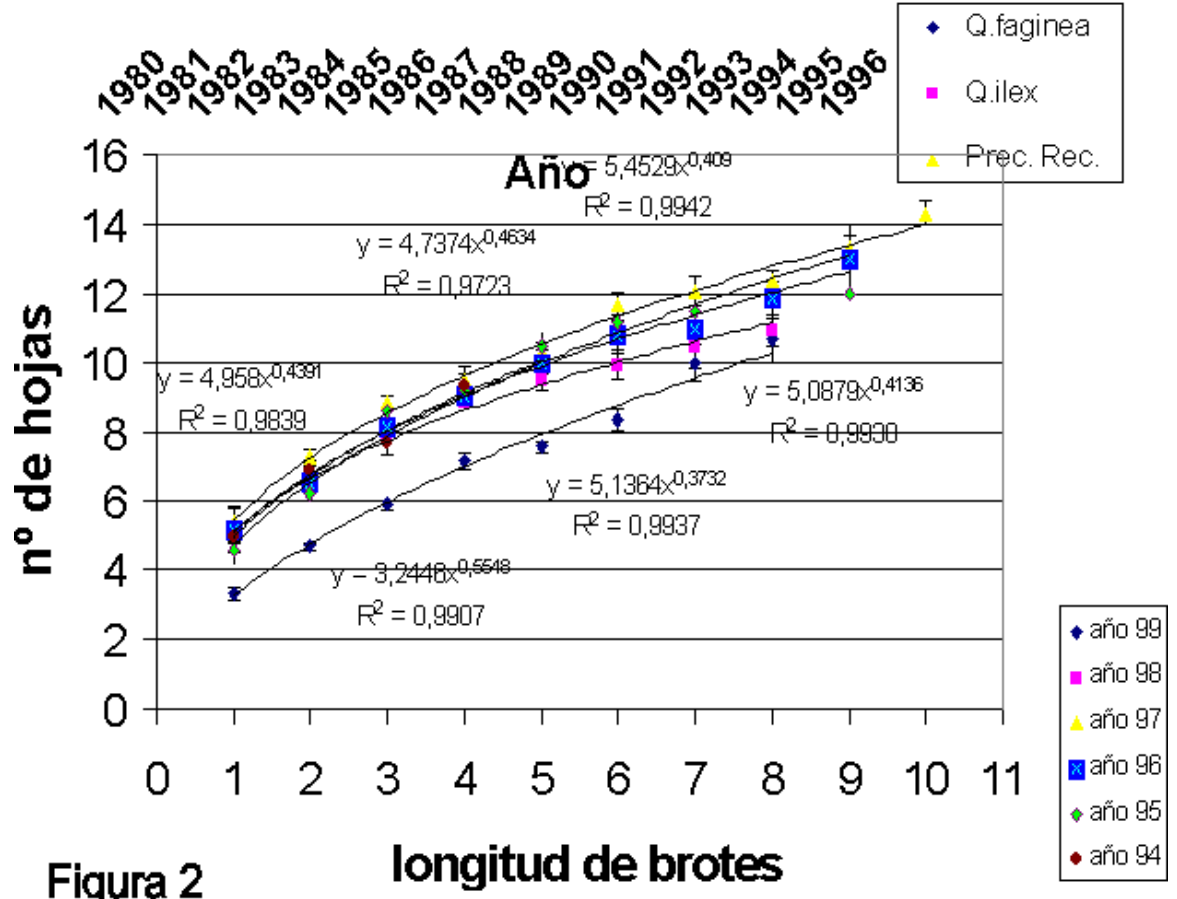
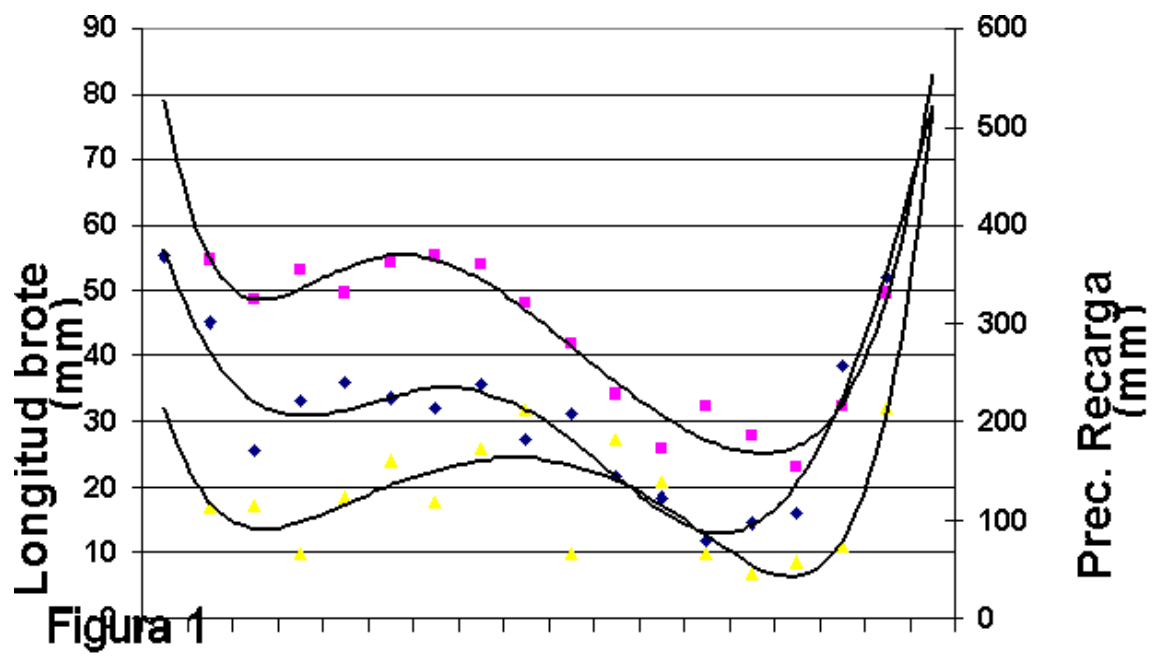
- OLIVEIRA, G. & PEÑUELAS, J. 2000. Comparative photochemical and phenomorphological responses to winter stress of an evergreen (*Quercus ilex* L.) and a semi-deciduous (*Cistus albidus* L.) Mediterranean woody species. *Acta Oecol.* 21: 97-107
- ÖQUIST, G. & HUNER, N.P.A. 1993. Frost-hardening induced resistance to photoinhibition of photosynthesis in winter rye depends on an increased capacity of photosynthesis. *Planta* 189: 150-156.
- PEÑUELAS, J. 1996. Overview on current and past global changes in the Mediterranean ecosystems. *Orsis* 11: 165-176.
- PEÑUELAS, J.; FILELLA, I.; LLUSIÀ, J.; SISCART, D. & PIÑOL, J. 1998. Comparative field study of spring and summer leaf gas exchange and photobiology of the Mediterranean trees *Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia*. *J. Exp. Bot.* 49: 229-239.
- PEÑUELAS, J. 2001. Cambios atmosféricos y climáticos y sus consecuencias sobre el funcionamiento y la estructura de los ecosistemas terrestres mediterráneos. *Ecosistemas Mediterráneos. Análisis funcional.* CSIC-AEET. pgs: 423-455.
- PIERVITALI, E.; COLACINO, M. & CONTE, M. 1997. Signals of climatic change in the Central-Western Mediterranean Basin. *Theor. Appl. Climatol.* 58: 211-219.
- POOLE, D. K. & MILLER, P.C. 1975. Water relations of selected species of chaparral and coastal sage communities. *Ecology* 56: 1118-1128.
- PONS, A & SUC, JP. 1980. Lés témoignages de structures de végétation Méditerranéennes dan le passé antérieur à l'action de l'home. *Natur. Monsp.*, HS: 69-78.
- REILLE, M. & PONS, A. 1992. The ecological significance of sclerophyllous oak forest in the western part of the Mediterranean basin: A note on pollen analytical data. *Vegetatio* 99-100: 13-17.
- SERRADA, R.; ALLUÉ, M. & SAN MIGUEL, A. 1992. The coppice system in Spain. Current situation, state of art and major areas to be investigated. *Ann. Ist. Sper. Selv.* 23: 266-275.
- TAINTER, F.H.; RETZLAFF, W.A.; STARKEY, D.A. & OAK, S.W. 1990. Decline of radial growth in red oaks is associated with short-term changes in climate. *Eur. J. For. Pathol.*, 20: 95-105.
- TERRADAS, J. & SAVÉ, R. 1992. The influence of summer and winter stress and water relationships on the distribution of *Quercus ilex* L. *Vegetatio* 99-100: 137-145.
- TRETIACH, M.; BOLOGNII, G. & RONDI, A. 1997. Photosynthetic activity of *Quercus ilex* at the extremes of a transect between mediterranean and submediterranean vegetation (Trieste, NE Italy). *Flora* 192: 369-378.
- TYREE, M.T. & SPERRY, J.S. 1989. Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 40: 19-38.
- VILLAR-SALVADOR, P.; CASTRO DÍEZ, P.; PÉREZ RONTOMÉ, C. & MONTSERRAT MARTÍ, G. 1997. Stem xylem features in three *Quercus* (*Fagaceae*) species along a climatic gradient in NE Spain. *Trees* 12: 90-96.
- WESTIN, J.; SUNDBLAD, L.G. & HÄLLGREN, J.E. 1995. Seasonal variation in photochemical activity and hardiness in clones of Norway spruce (*Picea abies*). *Tree Physiol.* 15: 685-689.
- WOODCOCK, D. 1989a. Climate sensitivity of wood-anatomical features in a ring-porous oak (*Quercus macrocarpa*). *Can. J. For. Res.* 19: 639-644.

LEYENDAS DE LAS FIGURAS

Figura 1. Evolución de la longitud de los brotes de *Quercus ilex ballota* y *Quercus faginea* y la precipitación de recarga en el periodo 1980-1996.

Figura 2. Número de hojas en brotes de *Quercus ilex ballota* en función de la longitud del brote del año durante los años 1994-1999. La longitud del brote se expresa en clases (1: 1-10 mm, 2: 11-20 mm;... hasta 10: 91-100 mm).

Figura 3. Evolución estacional de (A) la fotosíntesis neta (A) y (B) la eficiencia potencial máxima del PSII antes del amanecer (▲), 10 horas solares (●) y 12 horas solares (○). Evolución estacional de (C) los carotenoides luteína (○), neoxantina (●) y β-caroteno (□) y (D) violaxantina + anteraxantina + zeoxantina (○) a las 12 horas solares. Todos los pigmentos están expresados en mmol de pigmento por mol de clorofila total. Las barras verticales indican los errores estándar.



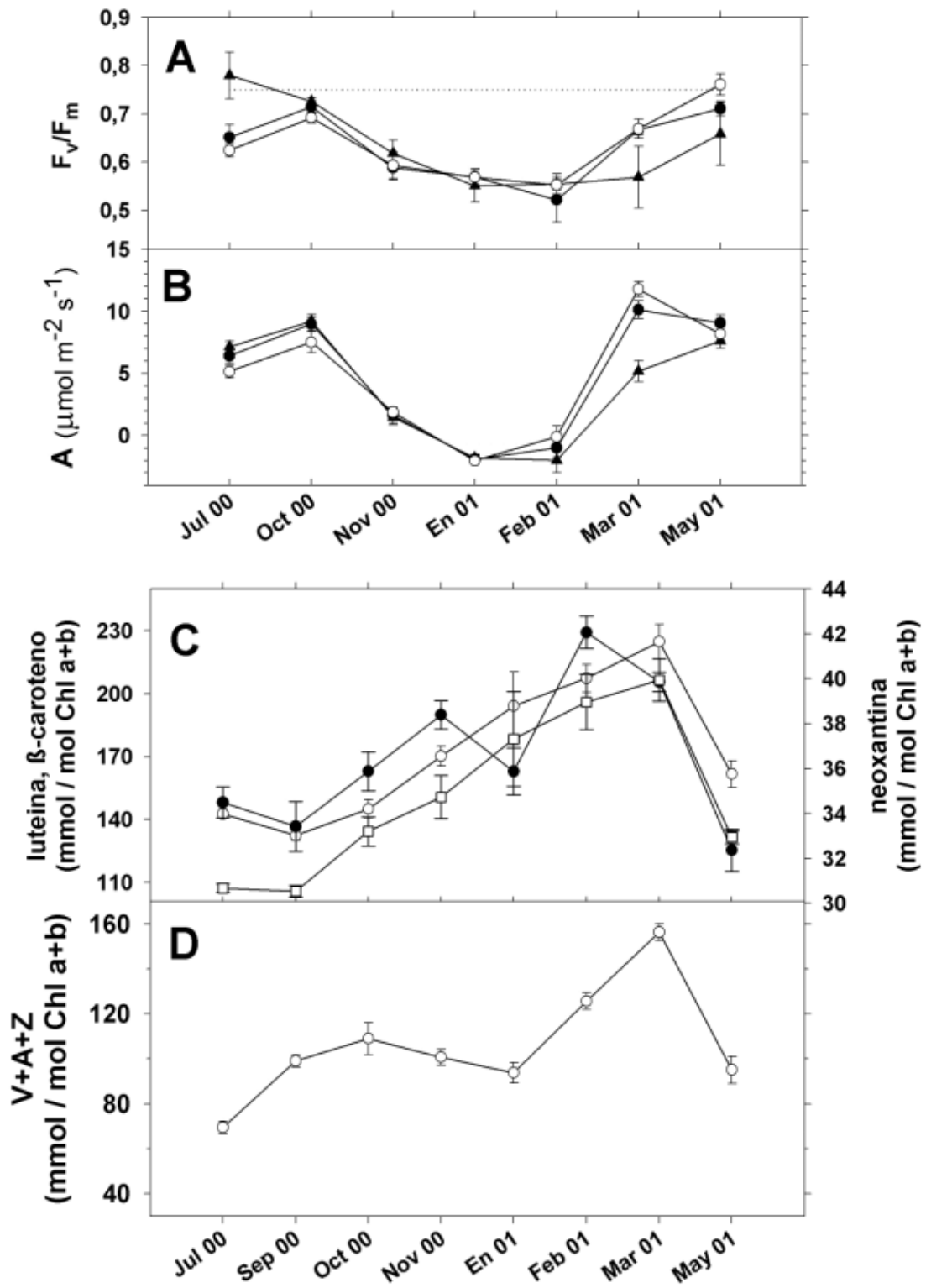


Figura 3