



# 7º CONGRESO FORESTAL ESPAÑOL

**Gestión del monte: servicios  
ambientales y bioeconomía**

26 - 30 junio 2017 | Plasencia  
Cáceres, Extremadura

---

---

7CFE01-002

---

---

Edita: Sociedad Española de Ciencias Forestales  
**Plasencia. Cáceres, Extremadura. 26-30 junio 2017**  
**ISBN 978-84-941695-2-6**

© Sociedad Española de Ciencias Forestales

## El espacio funcional de las especies forestales varía con la riqueza de especies del dosel

BENAVIDES, R.<sup>1,2</sup>, VALLADARES, F.<sup>1</sup> y SCHERER-LORENZEN, M.<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Museo Nacional de Ciencias Naturales. Consejo Superior de Investigaciones Científicas. Madrid.

<sup>2</sup> Freiburg Universität, Freiburg, Alemania.

### Resumen

La diversidad funcional, cuantificada mediante rasgos funcionales, se simplifica frecuentemente promediando por especie. Sin embargo, estos rasgos raramente son fijos entre individuos de una especie, y la distribución de su variabilidad intraespecífica (ITV) puede considerarse una aproximación a su nicho (efectivo). Por este motivo, la ITV se considera una pieza clave para esclarecer los mecanismos que permiten la coexistencia de especies, el ensamblaje de comunidades y el funcionamiento de los ecosistemas. En este trabajo, analizamos si la ITV de especies forestales varía en función de la riqueza de especies del dosel, midiendo rasgos foliares y de arquitectura en 580 árboles adultos de cuatro especies forestales (*Abies alba*, *Acer pseudoplatanus*, *Fagus sylvatica* y *Picea abies*) en masas monoespecíficas y mixtas que cohabitan en los Cárpatos (Rumania). Con esos rasgos calculamos su hipervolumen, i.e. el espacio funcional n-dimensional ocupado por cada especie, y analizamos si este espacio varía en función de la riqueza de especies de los vecinos (nivel de coexistencia) utilizando modelos multivariantes. Este trabajo muestra como las especies responden a su entorno biótico y adaptan su espacio funcional según la riqueza del dosel, sugiriendo que la ITV puede desempeñar un papel clave para la coexistencia de especies forestales.

### Palabras clave

Rasgo funcional, variabilidad intraespecífica, coexistencia de especies, riqueza de especies, hipervolumen funcional.

### 1. Introducción

La pérdida de biodiversidad de las últimas décadas ha incrementado el esfuerzo por parte de la comunidad científica para cuantificar sus consecuencias sobre los ecosistemas. De hecho, numerosos trabajos ya han evidenciado el efecto positivo que la diversidad de las plantas ejerce sobre diferentes propiedades y servicios ecosistémicos (BALVANERA et al 2006; CARDINALE et al 2012), no solo en términos de productividad y un mejor uso de los recursos, sino también en términos de estabilidad y resiliencia frente a perturbaciones o ataques de plagas. Este efecto positivo parece ser el resultado de tres mecanismos: la complementariedad del nicho (especies con diferentes requerimientos podrán repartirse mejor los recursos disponibles), el efecto de selección (a mayor número de especies, mayor probabilidad de encontrar plantas con eficiencia o rendimiento elevado) y el seguro ecológico (a mayor número de especies, aumenta la probabilidad de encontrar especies tolerantes a diferentes perturbaciones) (YACHI & LOREAU 1999; LOREAU & HECTOR 2001).

En este campo de la Ecología, dos grandes avances han ayudado a mejorar la comprensión de las relaciones entre la biodiversidad y funciones ecosistémicas, es decir para entender cómo la actividad de los distintos organismos se traduce en los ecosistemas, y a su vez influyen en los servicios que éstos proporcionan a la sociedad. En primer lugar, la incorporación de la expresión funcional de la biodiversidad, es decir, a través del estudio de rasgos funcionales (i.e. cualquier característica medible que influya directamente o indirectamente en el éxito reproductivo y la eficiencia individual, VIOLLE et al 2012), ya que el efecto de la biodiversidad surge por las

diferencias funcionales de las especies (variación en los rasgos) (GARNIER et al 2016). Y en segundo lugar y más reciente, la consideración de la variabilidad entre individuos de una misma especie, la llamada variabilidad intraespecífica (ITV de sus siglas en inglés *Intraspecific Trait Variability*), cuya distribución puede considerarse una aproximación al nicho (efectivo) de una especie, y por tanto, puede ayudar a explicar estas relaciones entre la biodiversidad y las funciones ecosistémicas (CRUTSINGER et al 2006; LECERT & CHAUVET 2008), y a esclarecer los mecanismos que permiten la coexistencia de especies (VIOLLE et al 2012; DE BELLO et al 2013) y el ensamblaje de comunidades (JUNG et al 2010; BOLNICK et al 2011). Sin embargo, pese al importante papel que la ITV parece tener en estas cuestiones clave en Ecología, aún existen pocos trabajos basados en comunidades reales debido al gran esfuerzo que supone trabajar a nivel intraespecífico (AUGER & SHIPLEY 2013; LE BAGOUSSE-PINGUET et al 2014; KUMORDZI et al 2015; ROSCHER et al 2015), especialmente en ecosistemas forestales, donde el dosel no es fácil de alcanzar, y menos aún, considerando múltiples rasgos al mismo tiempo. Por este motivo, parece relevante profundizar en la cuantificación multivariante e integrada de la ITV y su respuesta a gradientes, incluidos los bióticos (CALLAWAY 2003). Esta información nos puede ayudar a entender cómo se forman las comunidades, y cuáles son sus respuestas potenciales frente a perturbaciones y cambios, y por tanto, es gran interés para diseñar gestiones en escenarios cambiantes.

## 2. Objetivos

En este estudio se evalúa el hipervolumen funcional (ITV n-dimensional evaluada con múltiples rasgos funcionales) de cuatro especies arbóreas dominantes de un bosque templado europeo, y se analiza si el espacio fenotípico de cada especie varía a lo largo de un gradiente biótico como es la riqueza de especies de los árboles vecinos (nivel de coexistencia), independientemente del origen de esta variabilidad (genético o plástico).

## 3. Metodología

El estudio se llevó a cabo en un bosque templado en Râșca (Cárpatos, Rumanía), donde se establecieron 28 parcelas a lo largo de un gradiente de diversidad de las 4 especies dominantes en la zona: *Abies alba* Mill., *Picea abies* [L.] Karst., *Fagus sylvatica* L. y *Acer pseudoplatanus* L. Las parcelas comprendían masas monoespecíficas adultas de todas ellas, y parcelas con distintas combinaciones de dos y tres, y con las cuatro especies en estudio. Las parcelas se localizaron maximizando la equitatividad de las especies (proporciones similares en área basimétrica de las especies presentes) y minimizando la variabilidad de las condiciones ambientales entre parcelas con diferentes niveles de riqueza. Más detalles sobre el diseño experimental y los criterios de selección de las parcelas están descritos en BAETEN et al (2013).

En cada parcela seleccionamos aleatoriamente 10 árboles adultos por especie para medir rasgos de arquitectura y foliares, haciendo un total de 580 árboles. Para los rasgos de arquitectura, se midió la altura (H, m), la proyección del área de copa (CA, m<sup>2</sup>) y el diámetro normal (dbh, cm), con el que se halló el coeficiente esbeltez ( $SS = H/dbh$ ) y el índice de espacio vital ocupado ( $CA_d = CA/dbh$ , ARIAS 2005). Además, recolectamos una rama lo más expuesta posible a la luz (de la parte superior de la copa y orientada al sur) de cada individuo para medir rasgos foliares. De cada rama seleccionamos 5 hojas que fueron escaneadas y pesadas en fresco y seco (a 60°C durante 72 horas), y con lo que calculamos el área foliar (LA, mm<sup>2</sup>) usando WinFOLIA y WinSEEDLE (Regent Instruments Inc., Canadá), el área foliar específico ( $SLA = LA / \text{peso seco}$ , (mm<sup>2</sup>mg<sup>-1</sup>)), en contenido de materia seca (LDMC= peso seco/peso fresco (mg g<sup>-1</sup>)), el contenido de N (%) y la relación C:N (%C / %N). La recolección, almacenaje, procesamiento de muestras y cálculo de rasgos se realizó siguiendo los protocolos marcados por PÉREZ-HARGUINDEGUY et al (2013). En total se midieron 2900 hojas, que se promediaron por individuo.

A continuación, calculamos el hipervolumen de cada especie, es decir el espacio funcional constituido por *n* rasgos funcionales ocupado por una especie y para los distintos niveles de riqueza

con el paquete de R “*hypervolume*” (BLONDER et al 2014; R CORE TEAM, versión 3.3.1, 2016). Estos algoritmos infieren la forma y el volumen de objetos multidimensionales con un procedimiento de estimación de funciones de densidad Kernel, y permiten comparar volúmenes, estimando el solapamiento entre ellos y la distancia entre sus centroides. Para realizar estas estimaciones, los componentes a constituir los ejes de los volúmenes, los rasgos funcionales, han de cumplir tres requisitos: 1) tener el mismo número entre volúmenes a comparar, 2) no estar correlacionados y 3) estar en unidades comparables. Por tanto, para reducir las dimensiones (con respecto a las observaciones) y evitar colinearidad, se realizó previamente un análisis de correlaciones con los nueve rasgos funcionales hallados (H, CA, CA<sub>d</sub>, SS, LA, SLA, LDMC, N, C:N), que llevó a la eliminación de CA y SS por estar muy correlacionado con H, y la eliminación de SLA, LA y N por estar muy correlacionados con el resto de rasgos foliares. A continuación, para que las unidades entre rasgos fueran comparables, las observaciones se estandarizaron usando unidades tipificadas (z-scores) para cada rasgo, de manera que los ejes de los hipervolumenes se expresan en unidades desviación estándar elevada al número de dimensiones.

Sin embargo, la comparación de volúmenes *per se* no proporciona información explícita de si el cambio encontrado entre los espacios fenotípico de una especie a lo largo del gradiente de diversidad, o los componentes que lo forman, son significativos. De manera que, a continuación, analizamos con un modelo de regresión multivariante el efecto que la riqueza ejerce sobre los rasgos de manera conjunta, siguiendo la siguiente fórmula:

$$(H, CA_d, LDMC, C:N) \sim Sp * Riq + Kraft$$

Siendo las variables respuesta los rasgos funcionales en estudio seleccionadas previamente, *Sp* las especies en estudio y *Riq* la riqueza de especies arbóreas en la parcela. Incorporamos también una covariable para controlar el efecto de la posición del individuo en el dosel (KRAFT 1884) siendo: 1: predominante; 2: dominante, 3: codominante; 4: dominado y 5: completamente suprimido. Para el análisis multivariante se utilizaron los paquetes “*stats*” y “*car*” de R (R CORE TEAM, versión 3.3.1, 2016).

#### 4. Resultados

##### Calculo y comparación de hipervolumenes

Los hipervolumenes hallados para cada especie mostraron diferentes valores de tamaño (en unidades de desviación estándar, SD<sup>4</sup>), siendo la especie con menor volumen y, por tanto, con un fenotipo menos variable *A. pseudoplatanus* con 41.15 SD<sup>4</sup>, y *P. abies* fue la especie con mayor volumen (73.01 SD<sup>4</sup>) (Figura 1). Además, se observó que cada especie tiene su espacio funcional bastante delimitado, es decir, que presentaron baja similitud funcional, salvo las dos especies de coníferas cuyo espacio funcional se solapa en un 59%. Comparando los solapamientos entre los hipervolumenes de cada especie calculados para las parcelas monoespecíficas vs. parcelas con las cuatro especies, se apreció una disminución del solapamiento al cohabitar (a mayor riqueza de especies, sus volúmenes se solapan menos), salvo para las dos coníferas.

Los hipervolumenes hallados para cada especie a lo largo del gradiente de diversidad (riqueza de especies), mostraron que el espacio funcional ocupado por una especie aumenta con la riqueza de especies, sobre todo comparando parcelas monoespecíficas y parcelas con dos especies (Figura 2). La excepción es *A. pseudoplatanus*, cuyo volumen disminuyó con la riqueza de especies, (salvo en parcelas con 3 especies). Además de este cambio en el tamaño del volumen, se apreció cambios en la forma de los volúmenes, sugiriendo qué cambios específicos se dan en el fenotipo. En otras palabras, qué rasgos son los responsables de estos cambios. Así, pese a las diferencias por especie, los árboles de parcelas más diversas presentaron alturas más variables y menores, y hojas con menor contenido de materia seca.

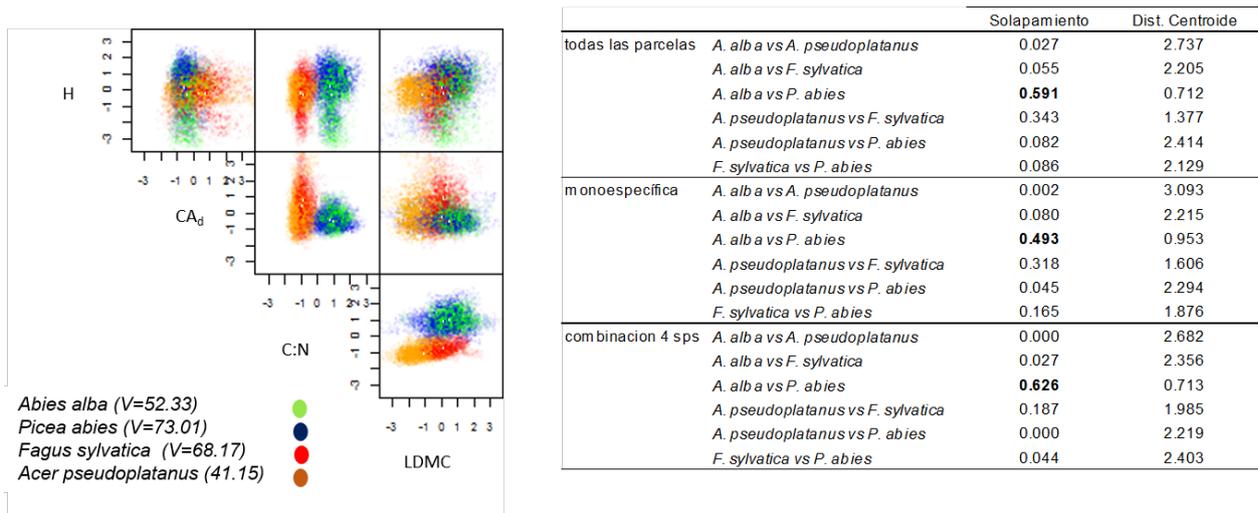


Figura1. Hipervolumenes (espacio funcional) ocupado por las cuatro especies, utilizando como ejes la altura (H), índice de espacio vital ocupado (CA<sub>d</sub>), la relación C:N y contenido de materia seca (LDMC) en las hojas. Las unidades de los hipervolumenes están expresadas en unidades de desviación estándar elevado al número de dimensiones (SD<sup>4</sup>). A la derecha, los valores de solapamiento y distancia entre centroides de los volúmenes de cada especie comparados dos a dos, considerando todas las parcelas, sólo las monoespecificas y las parcelas con las 4 especies juntas.

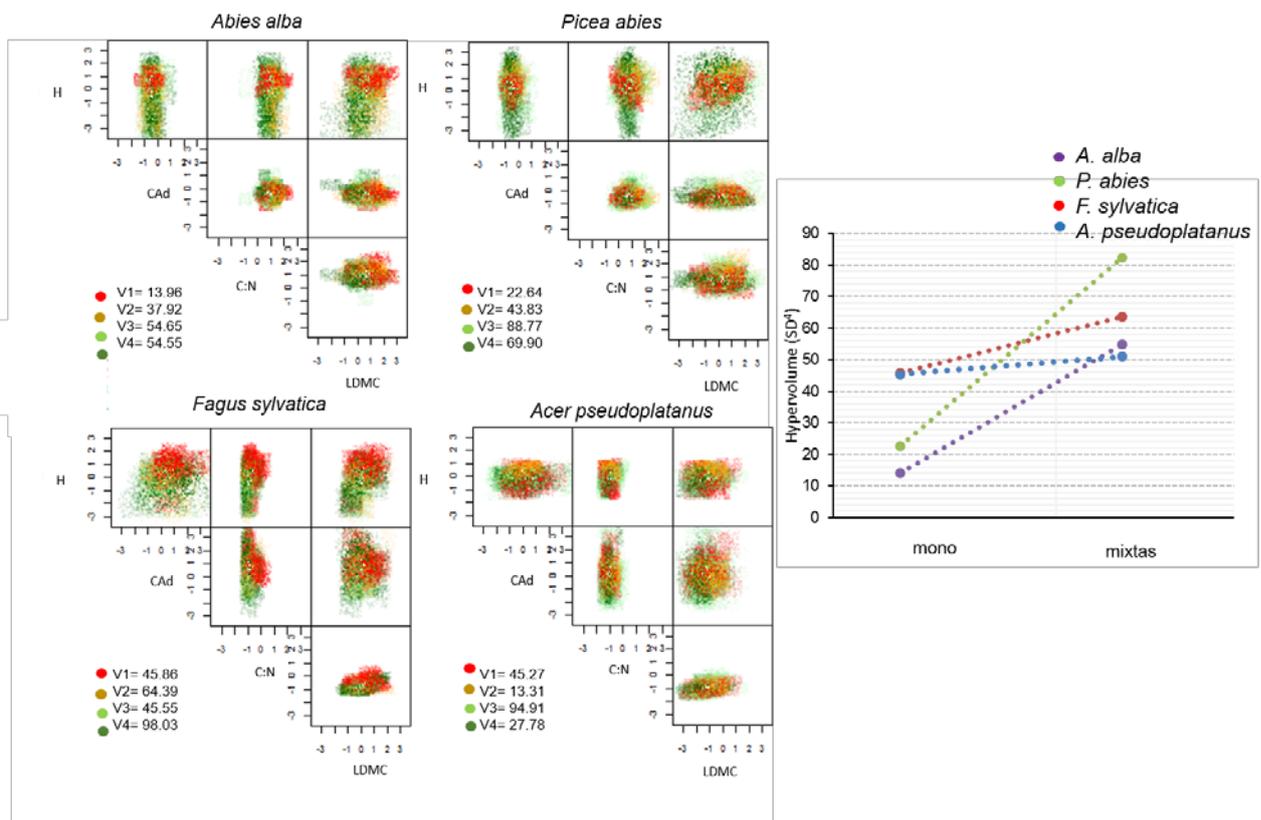


Figura2. Hipervolumenes (espacio funcional) ocupado por cada especie a lo largo de un gradiente de riqueza de especies, en parcelas con 1 (V1), 2 (V2), 3 (V3) y 4 especies (V4), utilizando la altura (H), índice de espacio vital ocupado (CA<sub>d</sub>), la relación C:N y contenido de materia seca (LDMC) de las hojas. Las unidades de los volúmenes están expresadas en unidades desviación estándar (SD<sup>4</sup>). A la derecha los valores de los volúmenes en parcelas monoespecificas comparadas con parcelas mixtas para cada especie.

### Modelo de regresión multivariante

Los resultados del modelo mostraron que el espacio funcional de las especies, como aproximación multivariante de rasgos funcionales, fue diferente entre especies, y varió con la riqueza de especies, siendo esta relación diferente según la especie como muestra la interacción significativa (Tabla 1).

Analizando el efecto para cada especie y rasgo (Figura 3), se observó que la riqueza de especies fue relevante para los rasgos relacionados con la ocupación vertical del espacio (la altura), con árboles más pequeños en las comunidades con más especies, salvo para *A. pseudoplatanus*. Para los rasgos de arquitectura, se observó además que la posición jerárquica del árbol (clasificación Kraft) fue siempre altamente significativa. En cuanto a los rasgos foliares, el contenido de materia seca y la relación C:N disminuyó con la riqueza de especies, variando la significación con cada especie.

Tabla 1. Test de Pillai para el modelo lineal multivariante.

	gl	test Pillai	aprox F	num gl	den gl	Pr(>F)
Intercept	1	0.9896	13540.9	4	569	< 2.20E-16***
Especie	3	0.4547	25.5	12	1713	< 2.20E-16***
Riqueza	1	0.0413	6.1	4	569	7.93E-09***
Kraft	1	0.6172	229.3	4	569	< 2.20E-16***
Especie * Riqueza	3	0.0456	2.2	12	1713	0.00978**

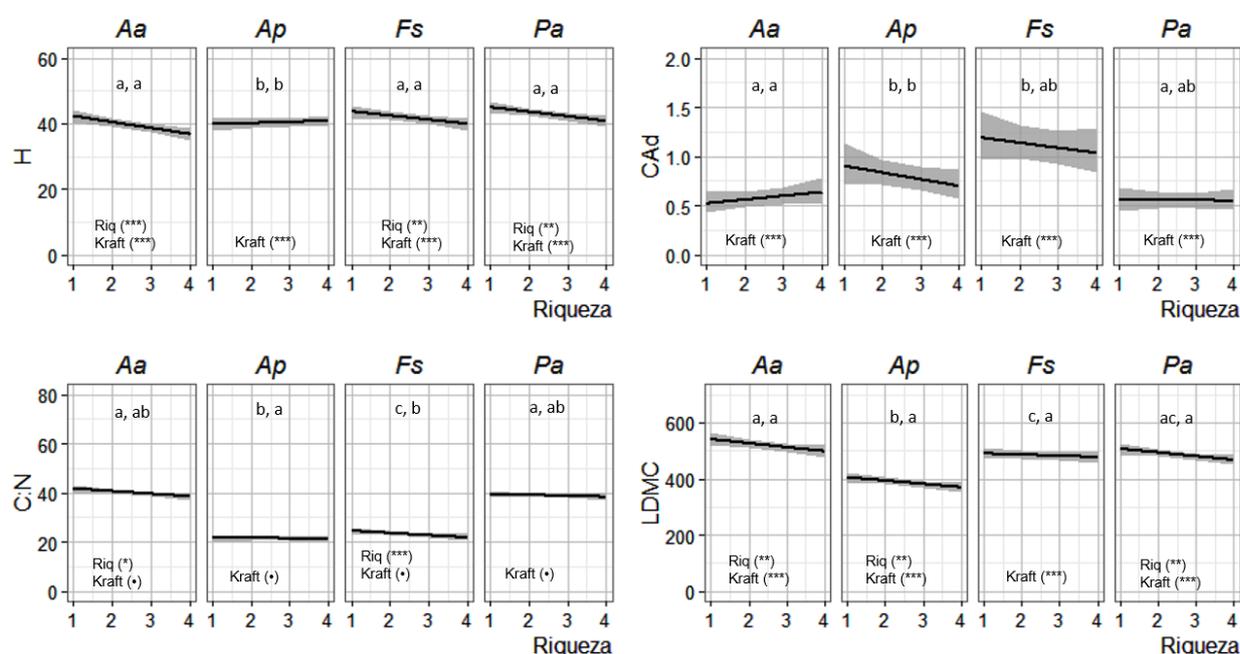


Figura 3. Estimaciones de los diferentes rasgos a lo largo del gradiente de riqueza de especies para cada especie calculado con un modelo de regresión lineal múltiple. En la parte inferior de cada caso se muestra cuando corresponde la significación de la riqueza y del efecto de la posición del individuo en el dosel (Kraft). En la parte superior, diferentes letras indican diferencias significativas entre especies (la primera) y en la interacción con la riqueza (la segunda). Aa: *Abies alba*,

Ap: *Acer pseudoplatanus*, Fs: *Fagus sylvatica*, Pa: *Picea abies*, H: altura, CA: índice de espacio vital, C:N: relación carbono-nitrógeno foliar, LDMC: contenido de materia seca foliar.

## 5. Discusión

En este trabajo hemos abordado la relación entre la riqueza de especies y la variabilidad intraespecífica de cuatro especies arbóreas desde un punto de vista multidimensional. Trabajos previos han analizado como se relacionan la ITV de rasgos de comunidades (en su mayoría con aproximaciones univariantes, es decir analizando rasgos de manera independiente) en función de la riqueza de especies, obteniéndose diferentes conclusiones. Algunos resultados han mostrado una disminución de la ITV a nivel de comunidad con la riqueza de especies (HULSHOF et al 2013, KUMORDZI et al.2015, SIEFERT et al 2015), en la línea de la teoría del nicho y de la coexistencia que asumen que, a mayor número de especies en una comunidad, las especies reducen su espacio funcional para evitar solapamiento de su nicho efectivo con otras especies (HUTCHINSON 1959; TILMAN 1982; WIEHER et al 1998). Sin embargo, otros trabajos no encontraron tal relación y sí un aumento en el solapamiento de las especies, es decir, una mayor similitud funcional de especies en comunidades más diversas (LE BAGOUSSE-PINGUET et al 2014, BASTIAS et al -en prensa-). En este trabajo, aunque bajo el mismo marco conceptual, nos centramos en estudiar la relación de la riqueza de especies con el espacio funcional de las especies forestales dominantes que cohabitan en un bosque europeo, y no a nivel de la comunidad como se ha hecho hasta ahora.

En primer lugar, los resultados muestran que las especies presentaron diferentes tamaños de volumen funcional en parcelas monoespecíficas y mixtas, aunque esta respuesta varió según la especie. Para tres de las especies estudiadas (*F. sylvatica* y las dos coníferas) el espacio funcional ocupado aumentó, es decir, los individuos presentaron un fenotipo más variable cuando aparecían con otras especies en escena. Este comportamiento apoya la línea propuesta por Clark (2010), que propone que la competencia por los recursos, y por tanto la partición del nicho, tiene lugar a nivel individual en vez de a nivel de especie. Esta línea permite explicar que para estas tres especies la competencia con individuos de la misma especie pueda ser más fuerte que entre especies (GUREVITCH et al 1992), y por tanto la población en masas monoespecífica puede mostrar un fenotipo menos variable entorno al fenotipo más competitivo para esas condiciones ambientales. Mientras que, en parcelas más diversas con mayor número de especies, podría por un lado haber mayor heterogeneidad del entorno proporcionando nuevas oportunidades a los árboles de esa comunidad. Por otro lado, dada la baja similitud funcional entre las especies en estudio (Figura 1), podría fomentarse la complementariedad disminuyendo la presión competitiva. Para el caso de *A. pseudoplatanus*, no existe un patrón claro. Parece que su volumen funcional disminuye con la riqueza, lo que iría en la línea de la teoría de la coexistencia (WIEHER et al 1998). Sin embargo, estos resultados están lejos de ser relevantes, con un volumen encontrado en parcelas con 3 especies más elevado que en los otros niveles, y con la falta de correlaciones con la riqueza en el modelo lineal.

En segundo lugar, los resultados muestran un desplazamiento del volumen funcional con la diversidad. Experimentos en herbáceas ya han evidenciado desplazamientos en valores medios de rasgos funcionales inducidos por la diversidad (GUBSCH et al 2011; ROSCHER et al 2015). En particular, aquí observamos que estos desplazamientos están provocados por variaciones diferenciales de las medias de los rasgos funcionales. Así, a excepción de *A. pseudoplatanus* donde no hubo relación significativa, las parcelas mixtas tuvieron árboles más pequeños que en parcelas monoespecíficas, sugiriendo menor competencia por la luz cuando diferentes especies cohabitan, y una mayor estratificación vertical del dosel (complementariedad de copas) en parcelas mixtas como otros autores ya han encontrado (PRETZSCH 2014; JUCKER et al 2015). En cuanto a los rasgos foliares, se observó una disminución en el contenido de materia seca y la relación C:N en parcelas mixtas, mostrando un tipo de hoja más propio de lugares ricos en recursos, que considerando las correlaciones previas entre rasgos, suponen hojas más grandes, finas y mayor proporción de N -relacionado con la actividad fotosintética (ver WRIGHT et al 2004)-, en comparación con las hojas de

individuos en parcelas monoespecíficas. Este cambio en los valores medios de rasgos foliares podría deberse a una menor cantidad de luz disponible, lo que apoyaría esa mayor estratificación y empacamiento del dosel sugerida por los rasgos de arquitectura, o un mayor contenido de nutrientes y agua disponible en el suelo. De hecho, mayor disponibilidad de agua o nutrientes en masas mixtas frente a monoespecíficas es frecuente, y se atribuye al efecto positivo de la diversidad sobre descomposición de la materia orgánica y los ciclos de nutrientes (ROTHE & BINKLEY 2001).

## 6. Conclusiones

Los resultados muestran como los fenotipos de los individuos de una especie son sensibles a variables bióticas como es la presencia de otras especies en el dosel, es decir, que los individuos adaptan sus rasgos y, por tanto, su nicho efectivo a la riqueza de sus vecinos. Esto implica que pueden responder de manera diferenciada a la competencia intraespecífica (con individuos de su misma especie) que cuando tienen que competir por los recursos con individuos de otras especies (CALLAWAY 2003). En particular, hemos detectado un aumento en la variabilidad del espacio fenotípico (incremento de volumen funcional) con la riqueza de especies para tres de las cuatro especies estudiadas, así como un desplazamiento del mismo provocado por cambios en las medias de los rasgos, que sugieren una mayor complementariedad y una disminución en el solapamiento entre especies. La continuidad de esta línea de investigación puede ayudar a comprender mejor como responden las especies bajo un escenario de cambio, ya que especies con fenotipo más variables, bien por tener una mayor variabilidad genética o mayor plasticidad, tendrán mayores oportunidades y mejores recursos para afrontar cambios y perturbaciones, además de tener un papel clave en la evolución de las comunidades bajo esas condiciones.

## 7. Agradecimientos

Los autores agradecen a todos los que participaron en el intenso trabajo de campo y laboratorio, en especial a S. Müller, R. Freire, A. Gockele, M. Böhrer, L. Smith y J. Mitchell. Este trabajo ha sido financiado con una beca Marie Curie IEF (FP7-PEOPLE-2011-IEF).

## 8. Bibliografía

ARIAS, D.; 2005. Morfometría del árbol en plantaciones forestales tropicales. *Kurú: Revista Forestal (Costa Rica)* 2 1-13.

AUGER, S.; SHIPLEY, B.; 2013. Inter-specific and intra-specific trait variation along short environmental gradients in an old-growth temperate forest. *J Veg Sci* 24 419-428.

BAETEN, L.; VERHEYEN, K.; WIRTH, C.; BRUELHEIDE, H.; BUSSOTTI, F.; FINÉR, L.; JAROSZEWICZ, B.; SELVI, F.; VALLADARES, F.; ALLAN, E.; AMPOORTER, E.; AUJE, H.; AVACARIE, D.; BARBARO, L.; BARNOAIEA, I.; BASTIAS, C.C.; BAUHUS, J.; BEINHOFF, C.; BENAVIDES, R.; BENNETER, A.; BERGER, S.; BERTHOLD, F.; BOBERG, J.; BONAL, D.; BRÜGGEMANN, W.; CARNOL, M.; CASTAGNEYROL, B.; CHARBONNIER, Y.; CHECKO, E.; COOMES, D.; COPPI, A.; DALMARIS, E.; DANILAK, G.; DAWUD, S.M.; DE VRIES, W.; DE WANDELER, H.; DECONCHAT, M.; DOMISCH, T.; DUDUMAN, G.; FISCHER, M.; FOTELLI, M.; GESSLER, A.; GIMENO, T.E.; GRANIER, A.; GROSSIORD, C.; GUYOT, V.; HANTSCH, L.; HÄTTENSCHWILER, S.; HECTOR, A.; HERMY, M.; HOLLAND, V.; JACTEL, H.; JOLY, F.-X.; JUCKER, T.; KOLB, S.; KORICHEVA, J.; LEXER, M.J.; LIEBERGESELL, M.; MILLIGAN, H.; MÜLLER, S.; MUY, B.; NGUYEN, D.; NICHIFOREL, L.; POLLASTRINI, M.; PROULX, R.; RABASA, S.; RADOGLOUG, K.; RATCLIFFE, S.; RAULUND-RASMUSSEN, K.; SEIFERLING, I.; STENLID, J.; VESTERDAL, L.; VON WILPERT, K.; ZAVALA, M.A.; ZIELINSKI, D.; SCHERER-LORENZEN, M. 2013; A novel comparative research platform

designed to determine the functional significance of tree species diversity in European forests. *Persp Plant Ecol Evol Syst* 15 281–291.

BALVANERA, P., PFISTERER, A.B., BUCHMANN, N.; HE, J.S., NAKASHIZUKA, T.; RAFFAELLI, D., SCHMIDT, B.; 2006. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecol Letters* 9 1146–1156.

BASTIAS, C.C.; FORTUNEL, C.; VALLADARES, F.; BARALOTO, C.; BENAVIDES, R.; CORNWELL, W.; MARKESTEIJN, L.; OLIVEIRA, A.A.; SANSEVERO, J.B.B.; VAZ, M.; KRAFT, N.J.B.; Intraspecific leaf trait variability along a boreal-to-tropical community diversity gradient. *PLoS ONE* (in press).

BLONDER, B.; LAMANNA, C.; VIOLLE, C.; ENQUIST, B.J.; 2014. The n-dimensional hypervolume. *Global Ecol Biogeogr* 23 595–609

BOLNICK, D.I.; AMARASEKARE, P.; ARAÚJO, M.S.; BÜRGER, R.; LEVINE, J.M.; NOVAK, M.; RUDOLF, V.H.W.; SCHREIBER, S.J.; URBAN, M.C.; VASSEURM, D.A.; 2011. Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends Ecol Evol* 26 183–192.

CALLAWAY, R.; 2003. Phenotypic plasticity and interactions among plants. *Ecology* 84 1115–1128.

CARDINALE, B.J.; DUFFY, E.; GONZALEZ, D.; HOOPER, D.U.; PERRINGS, C.; VENAIL, P.; NARWANI, A.; MACE, G.M.; TILMAN, D.; WARDLE, D.A.; KINZIG, A.P.; DAILY, G.C.; LOREAU, M.; GRACE, J.B.; LARIGAUDERIE, A.; SRIVASTAVA, D.S.; NAEEM, S.; 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486 59–67.

CRUTSINGER, G.M.; COLLINS, M.D.; FORDYCE, J.A.; GOMPERT, Z.; NICE, C.C.; SANDERS, N.J.; 2006. Plant genotypic diversity predicts community structure and governs an ecosystem process. *Science* 313 966–968.

DE BELLO, F.; CARMONA, C.P.; MASON, N.W.H.; SEBASTIÀ, M.T. & LEPŠ, J.; 2013 Which trait dissimilarity for functional diversity: trait means or trait overlap? *J Veg Sci* 24 807–819.

GARNIER, E.; NAVAS, M.L.; GRIGULIS, K.; 2016. *Plant functional diversity: Organism traits, community structure and ecosystem properties*. Oxford University Press, UK.

GUBSCH, M.; BUCHMANN, N.; SCHMID, B.; SCHULZE, E-D.; LIPOWSKY, A.; ROSCHER, C.; 2011. Differential effects of plant diversity on functional trait variation of grass species. *Ann Bot-London* 107 157–169.

GUREVITCH, J.; MORROW, L.L.; WALLACE, A.; WALSH, J.S.; 1992. A Meta-Analysis of competition in field experiments. *Am Nat* 140: 539–572.

HULSHOF, CM.; VIOLLE, C.; SPASOJEVIC, MJ.; MCGILL, B.; DAMSCHEN, E.; HARRISON, S.; ENQUIST, BJ.; 2013. Intra-specific and inter-specific variation in specific leaf area reveal the importance of abiotic and biotic drivers of species diversity across elevation and latitude. *J Veg Sci* 24 921–931.

HUTCHINSON, G.E.; 1959. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals. *Am Nat* 63 145–159.

JUCKER, T.; BOURIAUD, O.; COOMES, D.A.; 2015. Crown plasticity enables trees to optimize canopy packing in mixed-species forests. *Funct Ecol* 29 1078–1086.

JUNG, V.; VIOLLE, C.; MONDY, C.; HOFFMANN, L.; MULLER, S.; 2010. Intraspecific variability and trait-based community assembly. *J Ecol* 98 1134-1140.

KRAFT, G.; 1884. *Beiträge zur Lehre von den Durchforstungen, Schlagstellungen und Lichtungshieben*. Klindworth's Verlag, Hannover.

KUMORDZI, B.B.; DE BELLO, F.; FRESCHET, G.T.; LE BAGOUSSE-PINGUET, Y.; LEPS, J.; WARDLE, D.A.; 2014. Linkage of plant trait space to successional age and species richness in boreal forest understorey vegetation. *J Ecol* 103 1610-1620.

LE BAGOUSSE-PINGUET, Y.; DE BELLO, F.; VANDEWALLE, M.; LEPS, J.; SYKES, M.T.; 2014. Species richness of limestone grasslands increases with trait overlap: evidence from within- and between-species functional diversity partitioning. *J Ecol* 102 466-474.

LECERF, A.; CHAUVET, E.; 2008. Intraspecific variability in leaf traits strongly affects alder leaf decomposition in a stream. *Basic Appl Ecol* 9 598-605.

LOREAU, M.; HECTOR, A.; 2001. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature* 412 72-76.

PÉREZ-HARGUINDEGUY, N.; DÍAZ, S.; GARNIER, E.; LAVOREL, S.; POORTER, H.; JAUREGUIBERRY, P.; BRET-HARTE, M.S.; CORNWELL, W.K.; CRAINE, J.M.; GURVICH, D.E.; URCELAY, C.; VENEKLAAS, E.J.; REICH, P.B.; POORTER, L.; WRIGHT, I.J.; RAY, P.; ENRICO L.L., PAUSAS, J.G., DE VOS, A.C.; BUCHMANN, N.; FUNES, G.; QUÉTIER, F.; HODGSON, J.G.; THOMPSON, K.; MORGAN, H.D., TER STEEGE, H.; VAN DER HEIJDEN, M.G.A.; SACK, L.; BLONDER, B.; POSCHLOD, P.; VAIERETTI, M.V.; CONTI, G., STAYER, A.C.; AQUINO, S. CORNELISSEN, J.H.C.; 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Austral J Bot* 61 167-234.

PRETZSCH, H.; 2014. Canopy space filling and tree crown morphology in mixed-species stands compared with monocultures. *Forest Ecol Manag* 327 251-264.

R DEVELOPMENT CORE TEAM; 2013. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.

ROSCHER, C.; SCHUMACHER, J.; SCHMID, B.; SCHULZE, E.D.; 2015. Contrasting effects of intraspecific trait variation on trait-based niches and performance of legumes in plant mixtures. *PLoS ONE* 10(3) e0119786.

ROTHER, A.; BINKLEY, D.; 2001. Nutritional interactions in mixed species forests: a synthesis. *Can J Forest Res* 31 1855-1870.

SIEFERT, A.; VIOLLE, C.; CHALMANDRIER, L.; ALBERT, C.H.; TAUDIERE, A.; FAJARDO, A.; AARSSSEN, L.W.; BARALOTO, C.; CARLUCCI, M.B.; CIANCIARUSO, M.V.; DANTAS, V.L.; DE BELLO, F.; DUARTE, L.D.S.; FONSECA, C.R.; FRESCHET, G.T.; GAUCHERAND, S.; GROSS, N.; HIKOSAKA, K.; JACKSON, B.; JUNG, V.; KAMIYAMA, C.; KATABUCHI, M.; KEMBEL, S.W.; EMILIE KICHENIN, E.; KRAFT, N.J.B.; LAGERSTRÖM, A.; LE BAGOUSSE-PINGUET, Y.; LI, Y.; MASON, N.; MESSIER, J.; NAKASHIZUKA, T.; OVERTON, J. MCC.; PELTZER, D.A.; PÉREZ-RAMOS, I.M.; PILLAR, V.D.; PRENTICE, H.C.; RICHARDSON, S.; SASAKI, T.; SCHAMP, B.S.; SCHÖB, C.; SHIPLEY, B.; SUNDQVIST, M.; SYKES, M.T.; VANDEWALLE, M.; WARDLE, D.A.; 2015. A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecol Lett* 18, 1406-1419.

TILMAN, D.; 1982. *Resource competition and community structure*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.

VIOLLE, C.; ENQUIST, B.J.; MCGILL, B.J.; JIANG, L.; ALBERT, C.H.; HULSHOF, C.; JUNG, V.; MESSIER, J.; 2012. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends Ecol Evol* 27, 244–252.

WEIHER, E.; CLARKE, G.D.P.; KEDDY, P.A.; 1998. Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. *Oikos* 81 309-322.

WRIGHT, I.J., REICH, P.B., WESTOBY, M., ACKERLY, D.D., BARUCH, Z., BONGERS, F.; CAVENDER-BARES, J.; CHAPIN, T.; CORNELISSEN, J.H.C.; DIEMER, M.; FLEXAS, J.; GARNIER, E.; GROOM, P.K.; GULIAS, J.; HIKOSAKA, K.; LAMONT, B.B.; LEE, T.; LEE, W.; LUSK, C.; MIDGLEY, J.J.; NAVAS, M.L.; NIINEMETS, Ü.; OLEKSYN, J.; OSADA, N.; POORTER, H.; POOT, P.; PRIOR, L.; PYANKOV, V.I.; ROUMET, C.; THOMAS, S.C.; TJOELKER, M.G.; VENEKLAAS, E.J.; VILLAR, R.; 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428 821-827.

YACHI, S.; LOREAU, M. 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis. *PNAS* 96 57-64.