Mediterránea Ser. Biol. (1990), n.º 12. Pág. 47-58

ORGANIZACIÓN VERTICAL EN UN MATORRAL DE *QUERCUS COCCIFERA* Y *PISTACIA LENTISCUS* TRAS EL FUEGO: ÍNDICE FOLIAR Y GRADIENTES MORFOLÓGICOS

por

ANNA SALA*, SANTIAGO SABATÉ* Y CARLOS A. GRACIA*

RESUMEN

Se estudia el proceso de estructuración vertical en matorrales de *Quercus coccifera* y *Pistacia lentiscus* en el macizo del Garraf en una serie de estaciones de edad creciente después del último fuego que las afectó las cuales constituyen una cronosecuencia. El estudio se centra en las dos especies arbustivas más características *(Q. coccifera* y *P. lenticus,* y se basa en el análisis de la distribución del índice foliar a lo largo del perfil vertical del dosel vegetal, relacionado con la extinción de la luz, así como con la diferenciación vertical de algunos rasgos morfológicos de las hojas directamente relacionados con el control de las pérdidas de agua.

Tras el fuego, ambas especies rebrotan activamente, obteniéndose al cabo de un año de crecimiento unos valores de índice foliar notablemente elevados. Las hojas emergidas durante este primer año presentan una superficie media y unos valores de densidad estomática elevados, lo que se puede interpretar como una respuesta al estímulo que ejerce el fuego. A lo largo del tiempo se observa una redistribución de la fitomasa foliar de forma que se tiende hacia una estructura heliófila en que un estrato superior de hojas típicamente escleromorfas interfiere gran parte de la rediación incidente.

SUMMARY

The vertical structuration of a *Quercus coccifera* garrigue located at the South of Barcelona along a fire induced age gradient is studied. The study is focussed on the two main shruby species of the community: *Quercus coccifera* and *Pistacia lentiscus.* It is based on the analysis of the leaf area distribution and the light extinction within the canopy as well as the vertical distribution of some morphological characteristics of the leaves closely related to the control of water loss.

Both species resprout vigorously after fire bringing a quite high LAI values at the end of the first year of growing. The mean leaf surface and the stomatal density of the leaves expanded du-

* Departament d'Ecologia. Facultat de Biologia. Universitat de Barcelona. Avda. Diagonal 645. 08028 Barcelona. Spain.

ring the first year are considerably high wich could be interpreted as a fire response. Along time there is a foliage redistribution towards an structure were only one upper layer of tipically sclerомorphic leaves intercepts most of the incoming solar radiation.

PALABRAS CLAVE: *Quercus coccifera, Pistacia lentiscus,* fuego, índice foliar, coeficiente de extinción de la luz, peso específico foliar, densidad estomática.

INTRODUCCIÓN

En las comunidades dominadas por especies con capacidad de rebrote, el sistema radical a partir del cual es posible el crecimiento de las estructuras aéreas y la recolonización del espacio, permanece tras el fuego. En general, el proceso de recolonización del espacio vacío generado por el fuego en las comunidades de rebrote es rápido y activo (Sabaté, 1986; Arianoutsou & Faraggitaki, 1984), si bien depende de muchos factores como, son la época del año en que se produce el fuego (Trabaud, 1984), los cambios de las propiedades químicas y estructurales que se producen en el suelo (Abril *et al.*, 1987; Trabaud, 1983), etcétera. Esta capacidad de reacción relativamente rápida se relaciona aparentemente con la tendencia que presentan las especies esclerófilas mediterráneas a restaurar rápidamente tras una perturbación el equilibrio funcional que se establece entre las estructuras aéreas y subterráneas (Tenhunen *et al.*, 1987).

Desde el inicio del rebrote en que un estrato bajo de vegetación empieza a recubrir el espacio, hasta que la comunidad está estructuralmente restablecida, se da un proceso muy dinámico de densificación y «cierre» de las copas, configurado por las condiciones ambientales y muy sujeto a las limitaciones de los recursos hídricos y minerales.

En las especies esclerófilas mediterráneas, el grado de tolerancia a la sombra de las hojas impone un límite a partir del cual un incremento del índice foliar no significa un incremento de la producción (Miller, 1983). Por esta razón, a lo largo del proceso de reestructuración tras el fuego, se observa generalmente una redistribución de la fitomasa foliar (Trabaud, 1984; Abril *et al.*, 1987; Sala, 1986; Sala *et al.*, 1987). Esta redistribución está lógicamente acompañada por cambios en el ambiente luminoso en el interior del dosel vegetal así como de las características morfológicas y funcionales de las hojas a lo largo del perfil vertical de las plantas, ya que los estratos foliares más internos van quedando progresivamente sombreados por los externos o superiores.

El objetivo de este trabajo es estudiar la evolución del proceso dinámico de estructuración vertical y relacionarlo con la extinción de la luz y con la segregación morfológica gradual entre las hojas más insoladas y las que van quedando más sombreadas.

Se trata de analizar de qué forma esta segregación morfológica y la estructuración vertical en general, pueden influir en el funcionamiento global de la planta y hasta qué punto todo ello se puede interpretar como un ajuste a nivel de toda la planta a las limitaciones que impone el entorno.

El estudio se centrará en las dos especies más características de los matorrales estudiados, *Quercus coccifera* y *Pistacia lentiscus* en una serie de estaciones de edad creciente después del fuego (estudio sincrónico, ver Sabaté *et*

al. en este mismo volumen). En las dos especies y en las distintas estaciones se ha estudiado la distribución del índice foliar por estratos, la extinción de la luz asociada en cada caso, así como la diferenciación vertical de algunos parámetros morfológicos de las hojas directamente relacionados con el control de las pérdidas de agua (superficie foliar media, peso específico y longitud total y densidad estomática).

ZONA DE ESTUDIO

Se seleccionaron 5 estaciones experimentales de 1, 3, 5, 7 y 13 años después del último fuego que las afectó. Para descripción de las estaciones, así como de la zona de estudio, ver Sabaté *et al.* en este mismo volumen. Posteriormente se consideró una estación de más de 30 años de edad colindante con las anteriores para la comprobación de algunos de los resultados.

MATERIAL Y MÉTODOS

El muestreo se realizó de una forma intensiva durante la primavera de 1985. Para la obtención de los datos de índice foliar, radiación incidente, superficie media y peso específico de las hojas por estratos se siguió el esquema siguiente: en las estaciones de 1, 3, 5, 7 y 13 años de edad se muestrearon dos individuos de cada especie *(Q. coccifera* y *P. lentiscus),* entendiendo como tales el conjunto de pies rebrotados a partir de un mismo tocón. Los individuos se seleccionaron en el centro de un manto uniforme de plantas. En cada uno de ellos se delimitó, con la ayuda de 4 plomadas, un prisma de 20 × 20 cm2 de base que se subdividió a su vez en cubos sucesivos de 20 × 20 × 20 cm3 desde el extremo superior de la planta hasta el suelo. De esta forma las plantas muestreadas quedaban delimitadas en distintos niveles según su altura.

El índice foliar (LAI o superficie total de hojas por unidad de superficie de suelo) se obtuvo a partir de la superficie total de hojas de cada nivel (medida con un medidor de superficies Li-Cor 1300) referida a la superficie de base del prisma. La suma del área foliar de cada nivel nos da el índice foliar total de cada individuo estudiado. A partir de la superficie y el número total de hojas de cada nivel se obtuvo la superficie media de éstas. En el caso de *P. lentiscus,* de hoja compuesta se consideró la superficie media de los foliolos. El peso específico de las hojas se da en mg/cm2 y en el caso del lentisco hace referencia a las hojas compuestas incluido el raquis.

Las medidas relativas de la luz incidente en cada nivel se tomaron con una célula de selenio de 6 cm. de diámetro, con un filtro seleccionador de la banda visible. Todas las medidas se efectuaron durante el mes de mayo, en días claros entre las 11 y las 12 horas solares, para eliminar las diferencias debidas a la altura y a la posición del sol. El coeficiente de extinción de la luz (μ) se calculó a partir de las medidas de radiación incidente y de LAI por niveles según la expresión (Monsi y Saeki, 1953):

$$I = Io\ e^{(-\mu\ LAI)}$$

donde Io es la intensidad de luz en el extremo superior del dosel vegetal, e I la intensidad que llega después de haber atravesado una área foliar determinada (LAI) hasta el punto donde se ha realizado la medida.

Los datos de densidad y longitud total de los estomas se tomaron en los estratos o niveles superior (más externo) e inferior de hojas de los mismos individuos seleccionados para obtener los datos por estratos que se acaban de detallar. En este caso se consideraron las estaciones de 1, 5 y 13 años de edad. El muestreo se extendió, según el mismo esquema, a la estación de más de 30 años de edad. Para la visualización de los estomas se aplicó el método de las réplicas epidérmicas (Slavik, 1974) utilizando como medio impregnante el esmalte de uñas (Pazourek, en Slavik, 1974; Lin *et al.*, 1984). Las dos especies estudiadas son glabras, hipoestomáticas y el esmalte resulta de fácil extracción. Las réplicas de los estomas se contaron al microscopio óptico a 40× en campos reticulados de superficie conocida. Con el fin de contrastar las diferencias de densidad estomática entre el nivel superior e inferior de hojas de cada especie y estación, se obtuvo una media por nivel resultado de 128 contajes (2 individuos por estación, 8 hojas por estrato y 8 campos reticulados por hoja). La longitud total de los estomas se midió a 100×. En este caso se contrastó un total de 50 medidas por estrato.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Para las dos especies estudiadas se presentan dos series de resultados de índice foliar, superficie media y peso específico de las hojas por estratos, correspondientes a los dos individuos muestreados por estación (Fig. 1 para *Q. coccifera* y Fig. 2 para *P. lentiscus).* Las series se han establecido según el criterio arbitrario de agrupar los individuos más altos para formar una serie y el resto para la otra.

El incremento notable de la superficie foliar total (índices foliares relativamente elevados) acumulado básicamente en los estratos bajos que se da al principio del proceso de regeneración (Figs. 1 y 2), denota la gran capacidad de rebrote y el vigor inicial de las plantas tras el fuego. En el primer año, a pesar de la fase «juvenil» en la que se encuentra la comunidad, se observan valores de LAI alrededor de 4 en *Q.coccifera* y de 4 y 9.03 en *P.lentiscus.* Esta actividad inicial puede estar favorecida por una mejora temporal de las relaciones hídricas (Wellington, 1985; Oechel y Hastings, 1983) y minerales (Trabaud, 1983; Rundel, 1983) generalmente observadas tras el fuego, así como por la actividad de un sistema radical que, aunque en algunos casos parece ser que no se mantiene funcional en toda su profundidad (Rambal, 1987), permite una explotación de los recursos hídricos y minerales del suelo.

A medida que pasan los años, se da una inversión de la distribución del LAI de forma que la comunidad tiende a una estructura claramente heliófila exponiendo una cantidad importante de superficie foliar a la insolación directa. Este tipo de estructura tiene, lógicamente, implicaciones importantes sobre el balance fotosintético anual y la eficiencia del uso del agua. En este sentido Caldwell et al (1986) encuentran en *Q.coccifera* que en el estrato superior de hojas es donde se observan tasas mayores de intercambio gaseoso y que, según simulaciones, el follaje sombreado (entre un 70 y un 90 %) contribuye muy

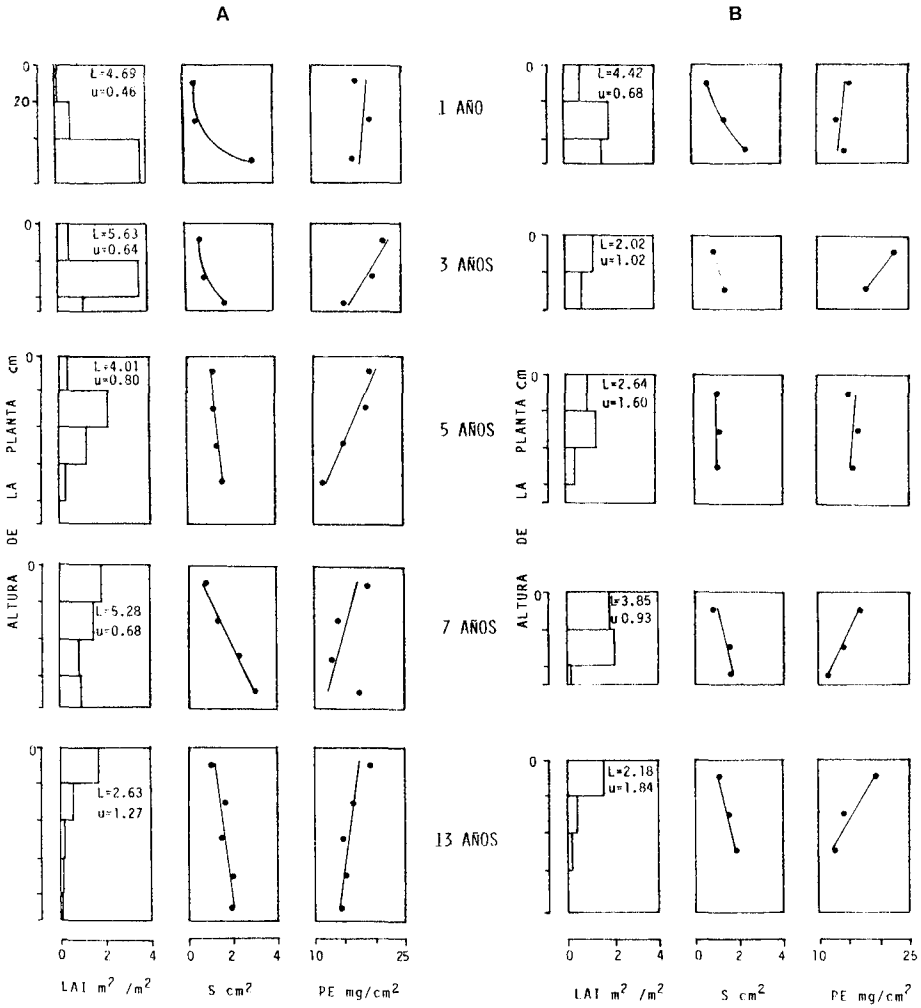

Figura 1.— Perfiles verticales del área foliar (LAI, en m2 de hojas/m2 de suelo), superficie media de las hojas (S, en cm2) y peso específico foliar (PE, en mg/cm2) desde el extremo superior de la planta (0 cm) hasta el suelo, cada 20 cm. Los resultados se presentan en dos series (A y B) de 5 individuos de *Q. coccifera* muestreados en las 5 estaciones de la cronosecuencia. Para cada individuo se especifica el índice foliar total (L) y el coeficiente de extinción de la luz (u). Las líneas que unen los puntos de superficie media foliar y peso específico de las hojas a lo largo del perfil vertical se han dibujado sólo para remarcar las tendencias teóricas.

poco al input total anual de carbono, especialmente en comparación con lo que se observa en otras especies. Igualmente Miller y Stoner (1979), a partir de simulaciones para estimar la fotosíntesis y el balance hídrico en distintos

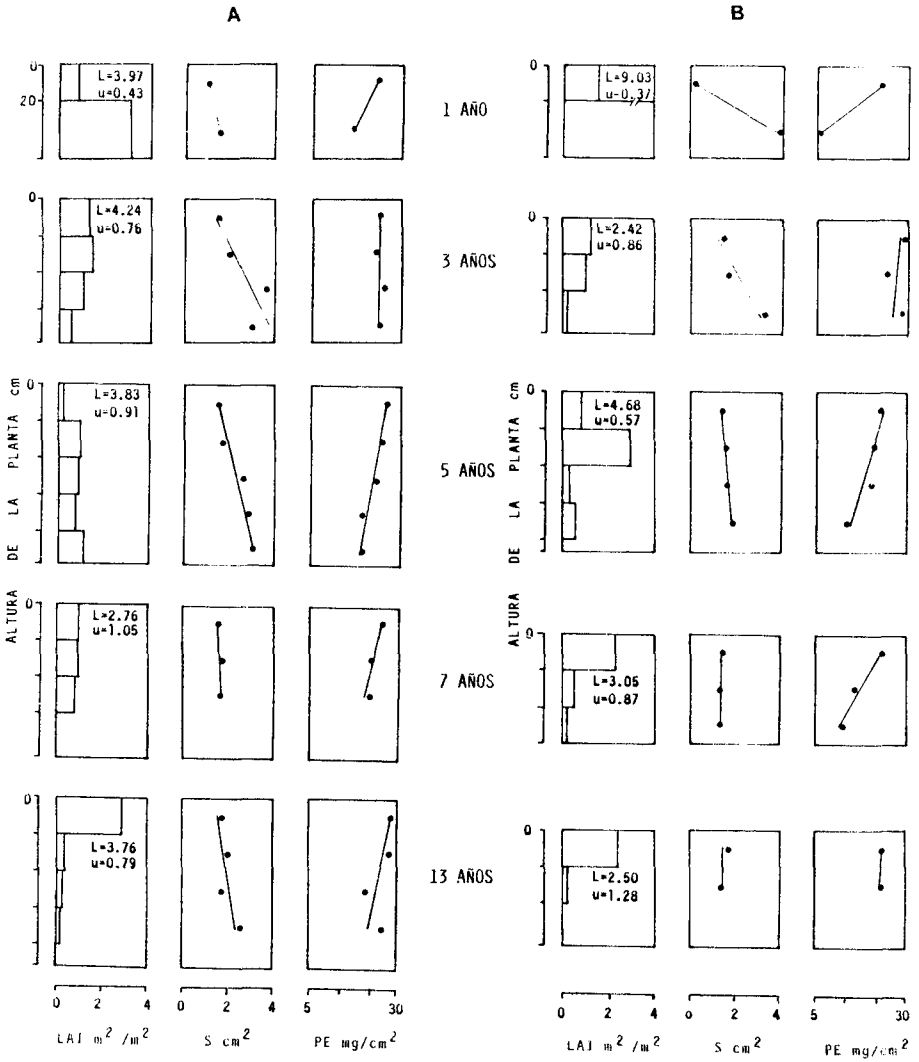

Figura 2.— Igual que la Fig. 1, para *P. lentiscus*.

arbustos esclerófilos de Chile y California en los que no se incluye una respuesta de aclimatación a las bajas intensidades luminosas, destacan que los valores de ambos parámetros son mayores a lo largo de todo el año en los estratos superiores del dosel vegetal que en los inferiores.

La tendencia a disponer una gran parte de la superficie foliar en un estrato superior de hojas que interfiere la radiación incidente, se traduce, en general, en un aumento del coeficiente de extinción de la luz a lo largo del proceso de estructuración de la comunidad (Fig. 1 y 2). En la figura 3 se observa que entre el coeficiente de extinción de la luz y la inversa del LAI se establece una

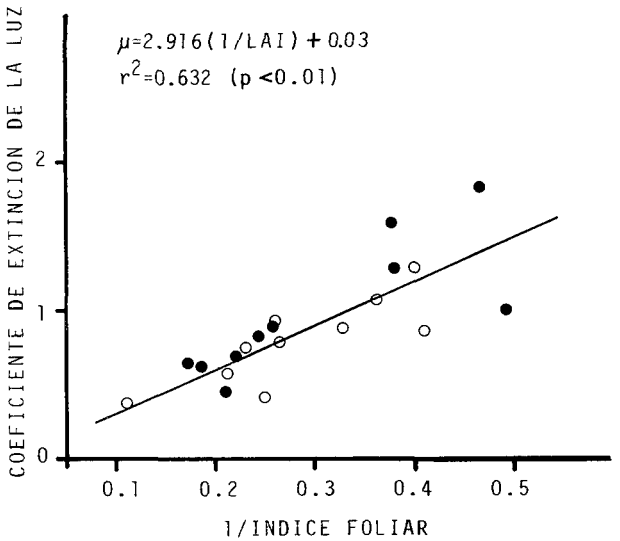

Figura 3.— Relación entre la inversa del índice foliar (LAI) y el coeficiente de extinción de la luz (μ). Los círculos negros corresponden a *Q. coccifera* y los blancos a *P. lentiscus*.

relación lineal en la que el término independiente se aproxima a cero (0.03). Si se prescinde de este valor, se puede decir que entre ambos parámetros existe una relación hiperbólica de forma que su producto es constante. Es decir, los aumentos del índice foliar están acompañados por una disminución del coeficiente de extinción de la luz (por una extinción más suave) lo que se traduce en una mayor penetración de luz en el interior de la copa. A grandes rasgos, ésta es una relación interesante en la que queda reflejado un fenómeno de compensación directamente relacionado con la asimilación anual del carbono. En último término la producción anual de la planta dependerá del grado de adaptación de las hojas a la luz disponible.

Los valores de LAI que se observan en la estación de 13 años de edad (de 2.6 y 2.1 en *Q. coccifera* y de 2.5 y 3.8 en *P. lentiscus)* se pueden considerar bajos, especialmente para *Q.coccifera,* si se comparan con los que se encuentran en lugares más mésicos (entre 4 y 5), donde es posible una menor inversión en raíces y una producción mayor de hojas (Tenhunen *et al.* 1984).

El vigor inicial durante las primeras fases de crecimiento queda también reflejado en una superficie foliar media de las primeras hojas expandidas muy elevada (Figs. 1 y 2, Arianoutsou & Margaris, 1981). Durante el primer año de crecimiento es cuando se observan las diferencias más grandes de superficie foliar media en el perfil vertical, sin que se observe una mayor diferenciación a lo largo del tiempo. El fuego, por lo tanto, provoca una respuesta mayor que la que se da como consecuencia de los cambos microclimáticos a lo largo del proceso de maduración de la comunidad. Estos cambios, debido a los valores relativamente bajos de índice foliar, son muy tenues. Meister *et al.* (1987) encuentran en *Q. coccifera* que la presencia de características de sombra por parte de las hojas de los estratos inferiores menos insolados se da en copas densas con valores de índice foliar superiores a 5.

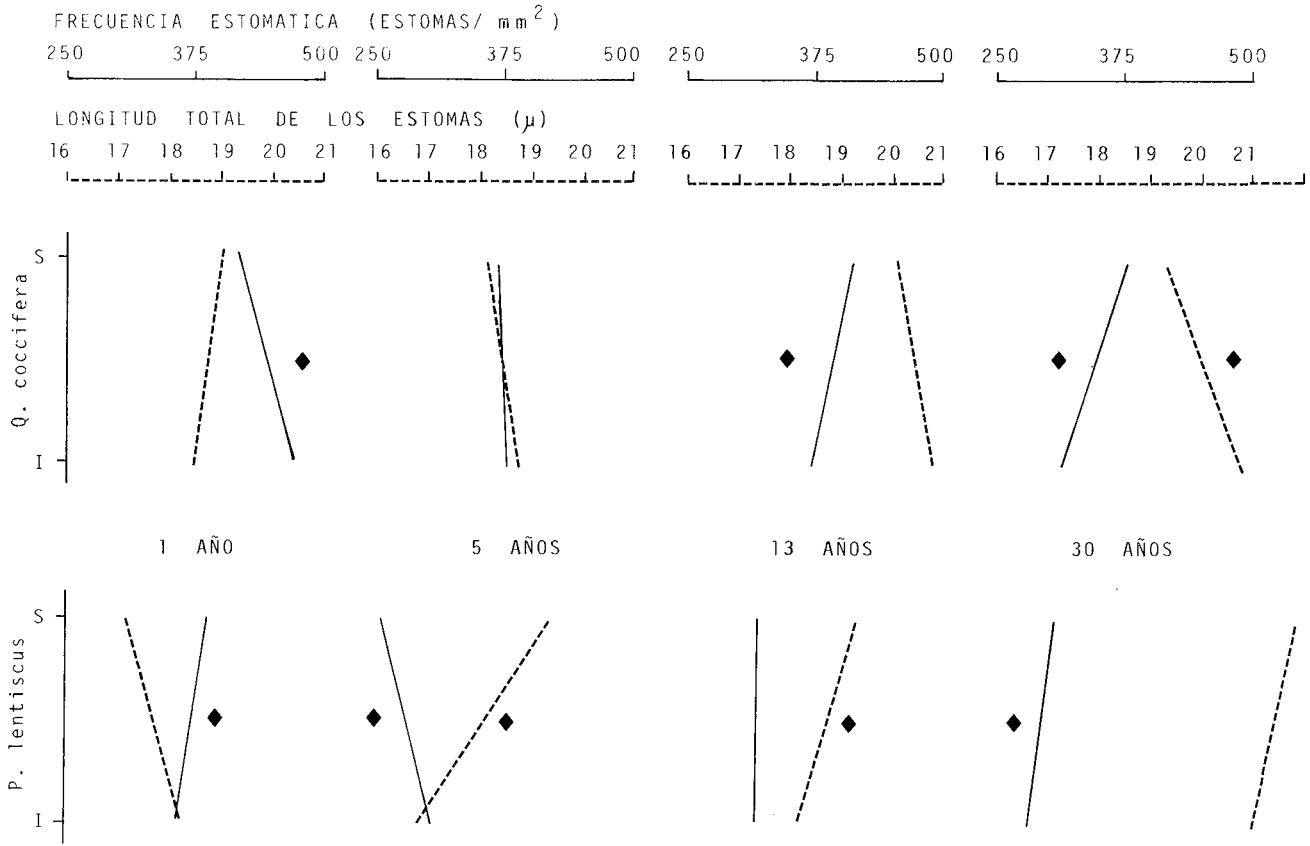

Figura 4.—Representación gráfica de los valores medios de la frecuencia estomática (en estomas/mm2) y la longitud total de los estomas (en θ) en el estrato superior o externo (S) e inferior (I) de *Q. coccifera y P. lentiscus* en las distintas estaciones de la cronosecuencia. El rombo negro indica que las diferencias son estadísticamente significativas.

La debilidad de los gradientes microclimáticos queda también reflejada en los perfiles verticales del peso específico foliar (Figs. 1 y 2). Si bien en general los valores son mayores en los estratos superiores donde la insolación y el peligro de sobrecalentamiento y desecación foliar en mayor, los perfiles son muy poco marcados y, en algunos casos, irregulares. Estas irregularidades pueden ser debidas a distintos factores como por ejemplo en los individuos jóvenes a una proporción de hojas recién expandidas y de un año de edad, no uniforme a lo largo del perfil vertical. Igualmente, en algunos individuos de más edad se observan valores muy elevados de peso específico en los estratos de hojas inferiores que pueden ser debidos a un estado de senescencia de un estrato de hojas poco insolado y de baja productividad que tiende a desaparecer.

La densidad estomática es un parámetro evidentemente relacionado con el control de las pérdidas de agua y, a su vez, muy sensible a las condiciones de luz y de disponibilidad hídrica durante el desarrollo foliar. Aumenta a mayores intensidades luminosas (cf. Boardman, 1977) y a menor disponibilidad hídrica (Yamamoto et al, 1985). Aunque estos aumentos, en general, están acompañados por una disminución del tamaño de los estomas (Gindel, 1969; Ticha, 1985; McConathy, 1983; Fig. 4) el incremento de densidad es proporcionalmente mayor que la disminución del tamaño. Por ello, en general y dentro de una misma especie, el área total de poro estomático respecto a la superficie de la hoja aumenta al aumentar la densidad estomática. Este aumento está lógicamente acompañado por un aumento de la conductancia máxima de gases.

En el primer año de crecimiento después del fuego la densidad estomática media en las dos especies estudiadas es considerablemente superior (significación a $p < 0.001$) a las que se observan durante los años siguientes (Fig. 5).

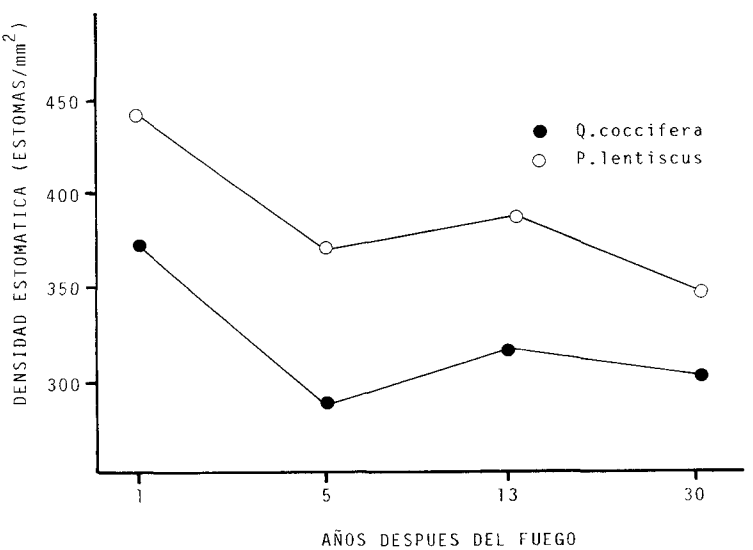

Figura 5.— Valores medios de la densidad estomática (en estomas /mm2) en las cuatro estaciones estudiadas de edad creciente después del fuego.

Hasta qué punto éste es un fenómeno que se da como efecto de estación o bien como respuesta al fuego, es un hecho que queda por aclarar. De todas formas no hay razones aparentes por las que atribuir un carácter más xérico que favorezca las densidades estomáticas elevadas en la estación de un año de edad. Por otra parte, los valores elevados de densidad estomática podrían estar asociados a un aumento del intercambio de gases, lo cual es un fenómeno frecuente en las primeras fases de crecimiento después del fuego en algunas comunidades arbustivas mediterráneas (Oechel & Reid, 1984). La pregunta que se plantea es mediante qué mecanismos se puede dar este incremento de densidad estomática en el primer año. A modo de hipótesis es posible pensar que en aquellas áreas donde los recursos hídricos en verano son claramente limitantes, existe una relación entre la superficie total acumulada de hojas y la densidad estomática en el sentido que a mayores superficies totales (aumento de las pérdidas de agua por transpiración) mayores densidades. Según esto, el incremento considerable de la superficie foliar total en el primer año estarían, tal y como se observa en la realidad, acompañado por densidades elevadas.

Mientras que en *Q. coccifera* la relación directa entre el LAI acumulado en un estrato y la densidad estomática se mantiene a lo largo de todo el proceso de maduración (Figs. 1 y 4) en *P. lentiscus* no se observa el mismo paralelismo. Otra pregunta que se plantea es qué implicaciones puede tener esta relación en el control y regulación de las pérdidas de agua. Aparte del aumento del intercambio de gases, los incrementos de densidad estomática están relacionados con la sensibilidad a los cambios de humedad ambiental (El-Sharkawy *et al.*, 1984) de forma que un número mayor de estomas por unidad de superficie de hoja confiere mayor rapidez de respuesta al déficit hídrico ambiental. Es decir, los aumentos de densidad estomática en los estratos donde se acumula una mayor cantidad de superficie foliar (mayor cantidad de maquinaria fotosintética y también mayor riesgo de evaporación) permiten optimizar el uso del agua en condiciones de disponibilidad y, a la vez, un control más efectivo de las pérdidas en condiciones de estrés.

A modo de conclusión, los resultados indican que tanto *Q. coccifera* como *P. lentiscus* muestran una gran capacidad de recuperación estructural tras el fuego. Durante el inicio del proceso de regeneración algunos fenómenos como los valores relativamente elevados de LAI alcanzados durante el primer año de crecimiento, las elevadas superficies foliares medias y también las altas densidades estomáticas se pueden interpretar como una respuesta inmediata a la perturbación ocasionada por el fuego.

A lo largo de los años, en un período de tiempo relativamente corto entre 10 y 15 años, ambas especies tienden hacia una estructura heliófila en que un estrato superior de hojas típicamente escleromorfas interfiere gran parte de la radiación incidente. Este estrato es tanto cuantitativa como funcionalmente el más importante.

La progresiva desaparición de los estratos más sombreados puede ser debida a las limitaciones hídricas del entorno (las limitaciones minerales tienen poca importancia en los suelos de la zona estudiada, Abril *et al.*, 1987) así como a la escasa capacidad de adaptación de las hojas a las bajas intensidades luminosas.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo ha sido subvencionado por «la Caixa de Barcelona» con una Ayuda a la Investigación de la convocatoria del 1984. Los autores agradecen la colaboración de M. Abril y I. Serrasolsas en los trabajos de campo así como sus comentarios durante la elaboración de los resultados.

BIBLIOGRAFÍA

ABRIL, M.; GRACIA, C.A.; SABATÉ, S.; SALA, A.; SERRASOLSAS, I. (1987). Evolució de l'estructura vertical en plantes mediterrànies després d'un incendi. En TERRADAS, J. (Coord.) *Ecosistemaes terrestres. La resposta als incendis i a altres pertorbacions.* Quaderns d'Ecologia Aplicada: 10. Diputació de Barcelona. Barcelona.

ABRIL, M.; FERRÁN, A.; SABATÉ, S.; SALA, A.; SERRASOLSAS, I. (1987). Efectes dels incendis forestals en el bosc mediterrani: recuperació del sòl i de la vegetació. Informe de trabajo, Caixa de Barcelona.

ARIANOUTSOU-FARAGGITAKI, M. (1984). Post-fire successional recovery of a phryganic (East-Mediterranean) ecosystem. Oecol. Plant. 5:(4):387-394.

ARIANOUTSOU, M. & MARGARIS, N. S. (1981). Producers and the fire cile in a phrygamic ecosystem. En: *Components of the mediterranean-climate regions. Basic and applied aspects.* Margaris, N. S. & Mooney, H. A. eds. Dr. Junk Publishers. The Hague pp. 181-190.

BOARDMAN, N. K. (1977). Comparative photosynthesis of sun and shade plants. Ann. Rev. Plant Physiol., 28:355-377.

CALDWELL, M. M.; MEISTER, H. P.; TENHUNEN, J. D.; LANGE, O. L. (1986). Canopy structure, light microclimate and leaf gas exchange of *Quercus coccifera* L. in a portuguese macchia: measurements in different canopy layers and simulations with a canopy model. Trees, 1:25-41.

DE BANO, L. F. & CONRAD, C. E. (1978). The effect of fire on nutrients in a chaparral ecosystem. Ecology, 59:489-497.

EL-SHARKAWY, M. A.; COCK. J. H.; HELD, A. A. (1984). Water use efficency of Cassava. II. Differing sensitivity of stomata to air humidity in Cassava and other warm climate species. Crop Sci., 24:503-507.

GINDEL, I. (1969). Stomatal number and size as related to soil moisture in tree xerophytes in Israel. Ecology, 50:(2):263-266.

GRACIA, C. A.; ABRIL, M.; SABATÉ, S.; SALA, A.; SERRASOLSAS, I. (1984). Relationships between r-k strategies and the vertical structure of species in a mediterranean shurb community near Barcelona (NE Spain). En DELL, B. (ed). Proc. 4th. Int. Conf. on Mediterranean Ecosystems (MEDECOS). Perth. Australia.

LIN, T. S.; CRANE, J. C.; RYUGO, K.; POLITO, V. S.; De JONG, T. M. (1984). Comparative study of leaf morphology, photosynthesis, and leaf conductance in selected *Pistacia* species. J. Amer. Soc. Hort. Sci., 109:(3):325-330.

Mc. CONATHY, R. K. (1983). Tulip-poplar leaf diffusion resistance calculated from stomatal dimensions and varying enviromental parameters. Forest. Sci., 29:(1):139-148.

MEISTER, H. P.; CALDWELL, M. M.; TENHUNEN, J. D.; LANGE, O. L. (1987). Ecological implications of sun/shade leaf differentiation in sclerophyllous canopies: Assesment by canopy modelling. En: TENHUNEN, J. D.; CATARINO, F. M.; LANGE, O. L.; OECHEL, W. C. (eds). *Plant response to stress. Functional Analysis in Mediterranean Ecosystems.* NATO Advanced Science Institute Series. Springer-Verlag. Berlín. (En prensa).

MILLER, P. C. (1983). Canopy structure of mediterranean-type shrubs in relation to heat and moisture. En: KRUGER, F. J.; MITCHELL, D. I.; JARVIS, J.U.M. *Mediterranean Type Ecosystems. The role of nutrients.* Ecological Studies: 43. Springer. 134-166.

MILLER, P. C. & STONER, W. A. (1979). Canopy structure and environmental interactions. En *Plant Population Biology.* SOLBRIG, S.; JAIN, S.; JOHNSON, G. B. & RAVEN, P. H. eds. Columbia University Press. New York. pp. 163-173.

MONSI, M. & SAEKY, T. (1953). Uber den lichtfaktor in den pflanzensellschaften und seine bedentug for die producktion. Japan. J. Bot., 14:22-52.

OECHEL, W. C. & REID, C. D. (1984). Photosynthesis and biomass of chaparral shrubs along fire-induced age gradient in Southern California. Bull. Soc. Bot. Fr., 131, Actual. Bot., (2/3/4):399-409.

OECHEL, W. C. & HASTINGS, S. J. (1983). The effects of fire on photosynthesis in chaparral resprouts. En: Ecol. Stud. 43. *Mediterranean Type Ecosystems. The role of nutrients.* KRUGER, F. J.; MITCHELL, D. T. & JARVIS, J.U.M. eds. Springer-Verlag. Berlín. pp. 274-285.

RAMBAL, S. (1987). A simulation model for predicting water balance and canopy watrer potencial of a *Quercus coccifera* garrigue. En QUEZEL, P. (ed). *Influence of fire on the stability of mediterranean ecosystems.* Proceedings of an EEC symposium at Giens, France. En prensa.

RUNDEL, P. W. (1983). Impact of fire on nutrient cycles in mediterranean-type ecosystems with reference to chaparral. En: KRUGER, F. J.; MITCHELL, D. I.; JARVIS, J.U.M. (eds). *Mediterranean-Type Ecosystems. The role of nutrients.* Ecological Studies, 43. Springer-Verlag. Berlín. 192-203.

SABATÉ, S. (1986). Evolució de l'estructura horizontal i ocupació de l'espai de la garriga després del foc. Tesis de licenciatura. Universitat de Barcelona. Barcelona.

SALA, A. (1986). Evolució de l'estructura vertical de la garriga després del foc: índex foliar i gradients morfològics. Tesis de licenciatura. Universidad de Barcelona.

SALA, A.; SABATÉ, S.; GRACIA, C. A. (1987). Structure and evolution of a *Quercus coccifera* garrigue after fire. En: QUEZEL, P. (ed). *Influence of fire on the stability of mediterranean ecosystems.* Proceedings of an EEC symposium at Giens, France. En prensa.

SLAVIK, B. (1974). *Methods of studying plant and water relations.* Ecol. Stud., 9. Springer-Verlag. Berlín. 450 p.

TENHUNEN, J. D.; MEISTER, H. P.; CALDWELL, M. M.; LANGE, O. L. (1984). Environmental constraints on productivity of the mediterranean sclerophyll shrub *Quercus coccifera.* En: Inst. Agronómico Mediterráneo de Zaragoza (IAMZ-1984), Workshop Agroecology. 33-53.

TENHUNEN, J. D.; REYNOLDS, J. F.; RAMBAL, S.; DOUGHERTY, R.; LANGE, O. L.; CALDWELL, M. M.; KUMMEROW, J.; MORENO, J. (1987). Experimentation and simulation-based study of whole plant function: Integration of events occurring on differing time scales during summer drought in *Quercus* spp. En: Proc. V Int. Conf. on Mediterranean Climate Ecosystems. *Time Scales of Water Stress Response of Mediterranean Biota. CEPE/CNRS, Montpellier. France. En prensa.*

TICHA, I. (1985). Ontogeny of leaf morphology and anatomy. En: SESTAK, Z. (ed). *Photosynthesis during leaf development.* Dr. Junk Publ. Dordrecht. 16-74.

TRABAUD, L. (1983). The effects of different fire regimes on soil nutrient levels in *Quercus coccifera* garrigue. En KRUGER, F. J,: MITCHELL, D. I.; JARVIS, J.U.M. *Mediterranean Type Ecosystems. The role of nutrients.* Ecological Studies, 43. Springer-Verlag. New York, Berlín. 233-243.

TRABAUD, L. (1984). Changements structuraux apparaissant dans une garrigue de chêne kermès soumise a diffèrents régimes de feux contrôlés. Oecol. Applic., 5:(2):127-143.

WELLINGTON, A. B. (1985). Leaf water potentials, fire and the regeneration of mallee eucalyptus in semi-arid, South-Eastern Australia. Oecol. (Berlín), 64:360-362.

YAMAMOTO, H.; TAKEDA, G.; NAKAJIMA, T. (1985). Studies on the variability of stomatal density in soybean cultivars. II. Influence of restriction of soil moisture and light intensity on stomatal density. Japan. J. Crop. Sci., 54:(2):127-133.