

## El papel de la ecofisiología en la restauración forestal de ecosistemas mediterráneos

A. Vilagrosa<sup>1\*</sup>, J. Cortina<sup>2</sup>, E. Rubio<sup>2</sup>, R. Trubat<sup>2</sup>, E. Chirino<sup>1</sup>, E. Gil-Pelegrín<sup>3</sup>  
y V. R. Vallejo<sup>1</sup>

<sup>1</sup> *Fundación CEAM. C/Ch. Darwin 14. Parque Tecnológico. Paterna 46980. Valencia*

<sup>2</sup> *Departamento de Ecología. Universidad de Alicante. Ap. Correos 99. 03080 Alicante*

<sup>3</sup> *Unidad de Recursos Forestales. CITA, DGA. Apartado de Correos 727. 50080 Zaragoza*

---

### Resumen

La repoblación forestal ha sido la práctica de restauración ecológica a gran escala más extendida en la mayoría de países mediterráneos. El establecimiento de las diferentes especies depende de diversos factores abióticos y bióticos, y entre estos últimos las características morfofuncionales propias de cada especie. Las especies implicadas y la calidad de la planta forestal son factores esenciales en el éxito de las reforestaciones. Hasta hace unos años, los resultados de las reforestaciones se analizaban en un contexto de respuesta en términos de supervivencia y crecimiento de las especies introducidas y su relación con sus características morfológicas. La aparición de equipos de ecofisiología, en mayor o menor medida portátiles, ha permitido incorporar información ecofisiológica en la evaluación de la calidad y el estado de las plantas. De esta forma se ha abierto un amplio abanico para la interpretación de los resultados que contempla desde aspectos puramente morfológicos hasta aspectos que incluyen el funcionamiento de las especies. La ecofisiología puede ser una herramienta muy útil para ayudar a explicar los procesos involucrados en la respuesta de las especies. Dentro de los aspectos ecofisiológicos, el análisis de las estrategias desarrolladas en relación con variables bióticas y abióticas ha sido el campo de investigación que en mayor medida ha aprovechado los avances técnicos y metodológicos en ecofisiología. Desde la comprensión de los diferentes factores que interactúan en una planta, se podrán adecuar las técnicas de vivero para poder manipular las características morfofuncionales de los plantones según los intereses y objetivos de la restauración forestal.

**Palabras clave:** Reforestación, ecofisiología, calidad planta forestal, estrategias funcionales.

### Abstract

#### The role of ecophysiology in reforestation

Afforestation and reforestation have been the more extended practices of forest restoration in most of Mediterranean countries. The establishment of the different species depends on both abiotic and biotic factors, the later including morphofunctional characteristics of each species. Target species and stock quality of seedlings are two of the main factors influencing reforestation success. Until recently, results of reforestations were analyzed in terms of survival and growth of the introduced species and the relationship of these variables with the morphological characteristics of seedlings. The new developments of ecophysiological instrumentation, with improved portability, have allowed to incorporate ecophysiological information in the assessment of the quality and the performance of seedlings. In this way, new perspectives on functional and morphological evaluation of seedlings have been opened. Ecophysiological techniques can be a very useful tool helping to explain the processes involved in the responses of the species. Within the ecophysiological aspects, the analysis of the strategies developed by species in relation to biotic and abiotic factors has been the more developed field of research. Starting from this point and from the understanding of the different factors that interact in a

---

\* Autor para la correspondencia: a.vilagrosa@ua.es

Recibido: 28-07-05; Aceptado: 29-08-05.

plant, a deeper knowledge on seedling ecophysiology will help to produce high performance seedlings and we will be able to adapt nursery techniques in order to manipulate morphofunctional characteristic of seedlings according to the interests and objectives of forest restoration.

**Key words:** Reforestation, ecophysiology, seedling stock quality, functional strategies.

---

## Introducción

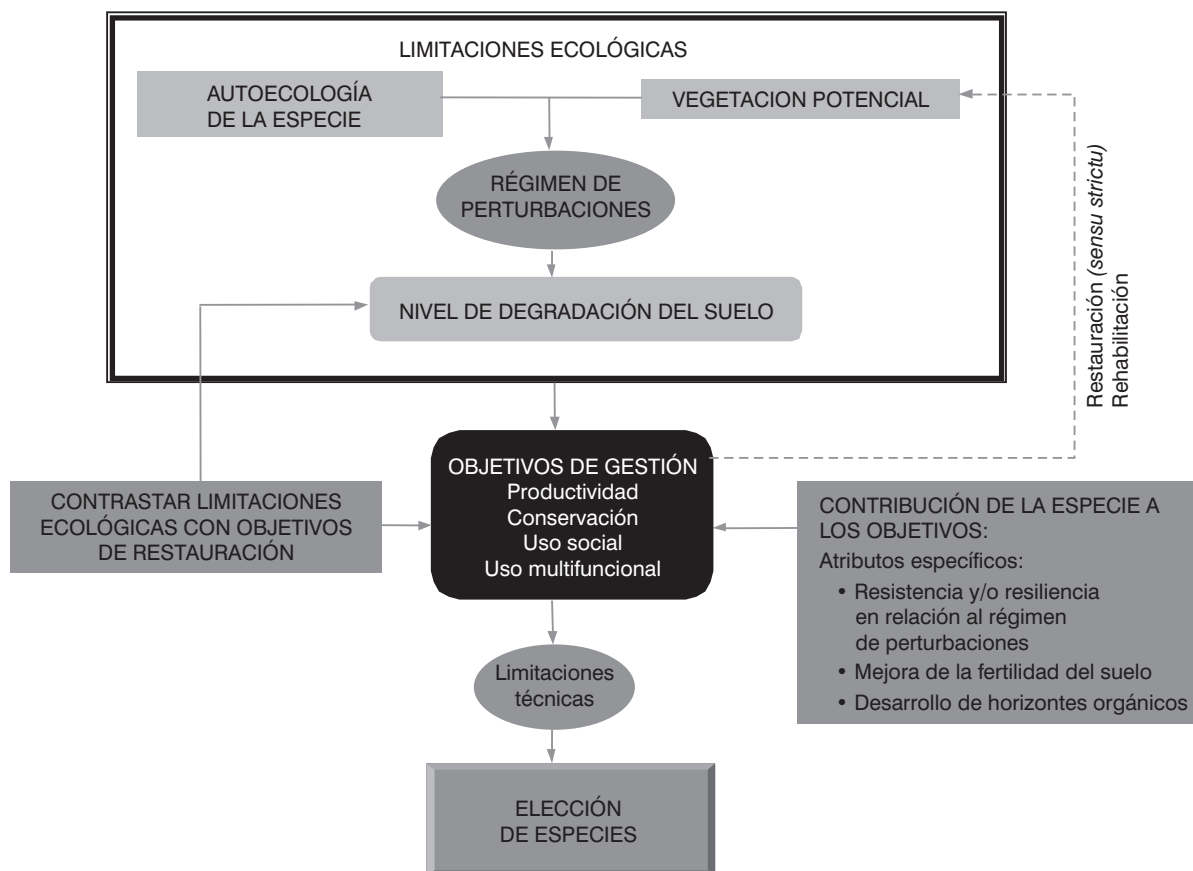
Los ecosistemas mediterráneos presentan una gran variabilidad litológica, edáfica, topográfica, climática y vegetal que ha permitido la diversificación de sus hábitats naturales. Sin embargo, estas características también les han conferido una gran fragilidad frente a las perturbaciones del medio. Actualmente, extensas zonas de la cuenca mediterránea muestran un nivel de degradación elevado. A ello han contribuido no sólo la actividad humana (Naveh, 1990; Le Houérou, 2000), sino también factores naturales relacionados con la litología, la topografía, el régimen climático, torrencialidad en las precipitaciones, etc. Estas características, junto con el grado actual de perturbaciones, han podido favorecer el desarrollo de procesos degradativos autosostenidos (Thornes y Brandt, 1994). Los estadios de degradación en muchos casos no son lineales, sino que se producen en sucesivos escalones o umbrales, a veces de manera independiente de los agentes de degradación (Thornes y Brandt, 1994). Estos umbrales son difícilmente reversibles de manera espontánea, por lo que la intervención resulta necesaria si se pretende recuperar el ecosistema existente antes de las perturbaciones. Ejemplos de estos umbrales serían la desaparición de arbustos rebrotadores en medio semiárido (Maestre y Cortina, 2005) o la supresión de especies arbóreas en medio seco subhúmedo (Trabaud y Campmant, 1999).

En los casos en los que la colonización espontánea no se produzca, o sea excesivamente lenta, se puede acudir a la restauración de la cubierta vegetal mediante la reintroducción artificial de especies de interés, por siembra, plantación o favoreciendo la actividad de agentes dispersadores. De esta forma, la introducción de especies clave para la recuperación del paisaje permitirá una aceleración de la sucesión que de forma natural se produciría en un periodo de tiempo mucho más dilatado.

La repoblación forestal ha sido la práctica de restauración a gran escala más extendida en la mayoría de países mediterráneos (Cortina y Vallejo, 1999). Con frecuencia, las especies introducidas son componentes

mayoritarios de los ecosistemas deseados (especies dominantes) o bien, especies clave, cuya importancia es proporcionalmente mayor que su abundancia (Maestre y Cortina, 2005). La selección de especies es un proceso complejo que tiene como principal objetivo contribuir a la optimización del potencial forestal del territorio. En general, se recomienda que las especies a utilizar estén adaptadas a las condiciones específicas del terreno. La utilización de especies presentes en las proximidades de la zona a repoblar o en hábitats comparables orientaría una adecuada elección, aunque no garantiza que el sitio concreto del repoblado tenga un hábitat adecuado a la especie, especialmente en terrenos degradados (Vallejo y Alloza, 2004). De esta forma se minimizarían los riesgos de inadaptación o, al contrario, el comportamiento invasor que podrían mostrar algunas especies alóctonas (Vallejo *et al.*, 2003). En la figura 1 se muestra una propuesta metodológica para la elección de las especies a utilizar para la restauración de ambientes mediterráneos.

El establecimiento de especies leñosas depende de una variada gama de factores bióticos y abióticos. Para atenuar estas dificultades, es necesario desarrollar diversas líneas de investigación. Una de ellas se centra en mejorar la calidad de la planta introducida (Vallejo *et al.*, 2003; Villar-Salvador, 2003). La identificación de las características morfo-funcionales óptimas, y de las técnicas para conseguirlas, son de suma importancia para mejorar los resultados de la restauración. Sin embargo, las propiedades que deben caracterizar una planta idónea para su introducción en medios secos y semiáridos aún no han sido claramente definidas, y probablemente su definición dependa en gran medida de la especie implicada y de su estrategia ecológica. El problema es particularmente complejo en el contexto de la restauración, ya que los objetivos de una determinada actuación pueden suponer la necesidad de promover atributos de la planta no necesariamente relacionados con elevadas tasas de crecimiento. Avanzar en esta línea requerirá desarrollar un mayor conocimiento de la ecología de muchas de las especies que componen la comunidad que se pretende restaurar.



**Figura 1.** Propuesta para la selección de especie en el ámbito de la restauración ecológica. Tomado de Vallejo *et al.* (2003).

Otra línea de actuación para facilitar el establecimiento de plántones en condiciones de campo, es la mejora de las condiciones microambientales y consiguiente reducción del *shock* post-transplante. Existe un gran abanico de técnicas ecotecnológicas aptas para este fin, incluyendo tubos protectores, mantas y empacados, geles hidrofílicos, enmiendas orgánicas e inorgánicas, inóculos de hongos micorrízicos, bacterias solubilizadoras de P, etc. La evaluación de estas técnicas representa una buena oportunidad para mejorar nuestro conocimiento sobre la ecofisiología de estas especies, y una plataforma idónea para el desarrollo y la innovación tecnológica.

Hasta hace unos pocos años, los resultados de las reforestaciones se analizaban básicamente en función de la supervivencia y, en menos casos, el crecimiento de los plántones. Esto, unido a la escasa tecnificación de la mayoría de viveros forestales, hace que las regulaciones existentes se basen en apreciaciones visuales y criterios morfológicos (ver, por ejemplo, Orden del 16 de

Mayo de 1996 de la Conselleria de Medio Ambiente, Comunidad Valenciana; o el Real Decreto 1356/1998 del 26 de Junio de 1998, BOE 153), aunque el Real Decreto 289/2003 ya hace referencia a la necesidad de considerar la calidad fisiológica de los plántones. En las últimas décadas, la aparición de equipos de fisiología, en mayor o menor medida portátiles, ha permitido incorporar información relativa a los aspectos funcionales en la evaluación de la calidad y estado de las plantas. Entre las variables ecofisiológicas más frecuentemente utilizadas se encuentra el intercambio gaseoso, potencial hídrico de suelo y planta, evaluación fotoquímica de la planta, arquitectura hidráulica y flujo de savia (Hawking y Binder, 1990; Vallejo *et al.*, 2003, Villar-Salvador, 2003). De esta forma, la evaluación ha ganado en complejidad y se ha abierto un amplio abanico para la interpretación de la respuesta de las plantas, tanto desde aspectos puramente morfológicos como aspectos que abordan el funcionamiento de las especies. La evaluación de los plántones desde la ecofisiología,

no obstante, se ha restringido al ámbito experimental y académico, siendo raramente utilizada en la gestión de viveros los forestales en España.

## Limitantes ambientales en la introducción de las plantas

El rasgo climático más característico de los ecosistemas mediterráneos es la estacionalidad, con la existencia de un periodo de altas temperaturas y baja disponibilidad hídrica, y otro de mayor disponibilidad hídrica y bajas temperaturas. Debido a que en amplias zonas las temperaturas invernales son relativamente suaves salvo en zonas con un marcado clima continental, se considera que la disponibilidad hídrica es el principal factor que regula la actividad de las plantas (Di Castri, 1973; Mooney *et al.*, 1975). No obstante, se debe tener en cuenta que las estrategias de las plantas para optimizar el uso de agua se desarrollan en un contexto de limitaciones por otros recursos (por ejemplo nutricionales) y por condiciones ambientales no siempre óptimas (temperaturas elevadas, alta radiación, compactación del suelo, etc.).

El acceso al agua y la regulación de las pérdidas por transpiración afecta a la supervivencia y al crecimiento de las especies principalmente en el estadio de plántula, ya que es entonces cuando las limitaciones ambientales producen un efecto más intenso (Kozłowski *et al.*, 1991; Larcher, 1995). Por este motivo, las estrategias funcionales desarrolladas por las diferentes especies para hacer frente a la baja disponibilidad hídrica, en el contexto de múltiples factores de estrés, han sido objeto de numerosos estudios (Levitt, 1980; Larcher, 1995; Nielsen y Orcutt, 1996).

Por otro lado, la fase de arraigo es otro de los cuellos de botella del establecimiento de especies leñosas que viene a sumarse a las estrategias funcionales de las especies (Burdett, 1990; Vilagrosa *et al.*, 1997a; Cortina *et al.*, 2004). Por ello, no es de extrañar que sea durante el primer año tras la plantación cuando la mortalidad de plántulas suele ser mayor (Vilagrosa *et al.*, 1997a; Vallejo y Alloza, 1998). Esta mortalidad se produce principalmente durante y después del verano, y está fuertemente influenciada por la intensidad y duración del periodo seco estival (Vallejo y Alloza, 1998). Así, estos autores han observado que periodos continuos superiores a 120 días sin lluvias significativas suelen suponer mortalidades cercanas al 100%, independientemente de la especie introducida.

## Principales estrategias de las plantas frente al déficit hídrico

Una de las principales limitaciones para el empleo de especies leñosas autóctonas, especialmente en el caso de las arbustivas, es el escaso conocimiento que se tiene de su autoecología en el estado de plántula, y de la relación que existe entre sus características morfofuncionales y el comportamiento posterior en el campo.

El análisis de las estrategias de respuesta al estrés mostradas por diferentes especies, clones o variedades ha sido objeto de numerosos trabajos en el ámbito mediterráneo. El objetivo es conocer cómo funcionan las plantas en ambientes naturales y cuáles son los patrones que determinan su distribución, supervivencia y crecimiento (Levitt, 1980; Kramer y Boyer, 1995; Larcher, 1995). El conocimiento de los mecanismos de resistencia al estrés permite comprender los procesos implicados en la adaptación y aclimatación de las plantas a un ambiente determinado. Además, estos conocimientos pueden ser aplicados para mejorar las características de las plantas durante la fase de cultivo en vivero o en la selección de especies que se adapten mejor a un ambiente o a unas condiciones abióticas determinadas (Kozłowski *et al.*, 1991; Nielsen y Orcutt, 1996). El análisis de las estrategias exhibidas por las especies mediterráneas indica que las plantas muestran una amplia variedad de mecanismos de resistencia al estrés (Poole y Miller, 1975; Davis y Mooney, 1985; Rhizopoulou y Mitrakos, 1990; Duhme y Hinckley, 1992; Rambal, 1994; Abril y Hanano, 1998).

Gran parte de los trabajos sobre ecofisiología de plantas leñosas mediterráneas han tenido como principal objetivo analizar el papel del déficit hídrico en la respuesta de las especies. Los vegetales desarrollan dos estrategias principales de resistencia al déficit hídrico: evitar la deshidratación (*drought avoidance*) y tolerar la deshidratación (*drought tolerance*) (Levitt, 1980; Turner, 1986; Kozłowski *et al.*, 1991; Jones, 1992; Larcher, 1995). Estas estrategias han sido denominadas de diferentes formas dependiendo de los autores (ver Vilagrosa, 2002 y Valladares *et al.*, 2004 para una revisión sobre esta cuestión), y se basan en la predominancia de unos determinados mecanismos de respuesta, que permiten a las plantas evitar el déficit hídrico o tolerarlo, manteniendo un estado vegetativo activo (Tabla 1).

Una tercera forma de resistencia consistiría en eludir o escapar del estrés (*drought escape*), aunque muchos autores no consideran esta estrategia como un verdade-

**Tabla 1.** Estrategias de resistencia al déficit hídrico y principales mecanismos involucrados (a partir de Vilagrosa, 2002 y Valladares *et al.*, 2004; según Levitt, 1980)

Estrategia		Principales mecanismos
Escapar « <i>drought escape</i> »	Eluden el estrés.	— Completan el ciclo vital antes de la llegada del estrés. — Entran en dormición vegetativa parcial.
Evitar « <i>drought avoidance</i> »	Evitan que les afecte el estrés.	— Mecanismos de economía hídrica — Mecanismos de derroche de agua.
Tolerar « <i>drought tolerance</i> »	Toleran el estrés en sus tejidos.	— Mantienen el crecimiento mediante ajuste osmótico y cambios en las propiedades de la membrana. — Evitan deformaciones plásticas como daños metabólicos (solutos compatibles, sistemas antioxidantes). — Toleran deformaciones plásticas, importancia de los sistemas reparadores.

ro mecanismo de resistencia, ya que se da en plantas que completan su ciclo vital antes de que el estrés las afecte. No obstante, dentro de este grupo también se debería incluir a especies que muestran dormición vegetativa parcial durante el periodo estival, como los caducifolios o semicaducifolios estivales o algunas gramíneas rizomatosas (por ejemplo *Stipa sp.*, *Lygeum sp.*, *Brachypodium sp.*) (Valladares *et al.*, 2004).

### Características ecofisiológicas de las especies y su relación con el establecimiento de los brinzales en condiciones de campo

Si comparamos las características ecofisiológicas de diversas especies utilizadas en los programas de reforestación en ambientes mediterráneos, como son el pino carrasco (*Pinus halepensis*), la encina carrasca (*Quercus ilex ssp. ballota*), el lentisco (*Pistacia lentiscus*) y la coscoja (*Q. coccifera*) (Tabla 2), observamos una amplia variedad de características funcionales. El pino carrasco presenta, en conjunto, características propias de planta evitadora del estrés hídrico, mostrando una baja resistencia a condiciones de fuerte déficit hídrico, como se pone de manifiesto por la baja resistencia a la cavitación del xilema. En cuanto a las relaciones hídricas celulares, las acículas de pino carrasco pierden turgencia a potenciales relativamente altos (-2.2 MPa; que corresponden a contenidos hídricos celulares cercanos al 83%), mientras que las otras especies lo hacen a partir de -3.5 MPa. Por el contrario, la encina carrasca muestra principalmente mecanismos de

tolerancia a la deshidratación, aunque también dispone de mecanismos evitadores, como un enraizamiento profundo y conductancia estomática máxima moderada. Lentisco y coscoja presentarían estrategias predominantemente evitadoras, pero con un cierto componente de tolerancia al estrés. Sin embargo, mientras que la encina carrasca tiene una pared celular muy elástica ( $E_{max}$  bajo), lentisco y coscoja tienen una pared muy poco elástica ( $E_{max}$  entre -25 y -29 MPa), por lo que, en estas especies, se genera un elevado gradiente de potencial hídrico a partir de pequeñas reducciones del volumen celular. Como consecuencia, el contenido hídrico en el punto de pérdida de turgencia es alto en ambas especies, y similar al del pino (83, 80 y 77% para el pino, el lentisco y la coscoja, respectivamente). Por lo tanto, aunque lentisco y coscoja muestran tolerancia a bajos potenciales, en este caso desarrollarían mecanismos típicos de plantas evitadoras, en la medida que presentan un déficit hídrico foliar menor y regulan la pérdida de agua antes que la encina carrasca.

El sistema conductor del tallo presenta características de tolerancia en encina carrasca, lentisco y coscoja debido a la resistencia del xilema a cavitarse (potencial hídrico para un 50% de pérdida de conductividad,  $PLC_{50}$ , entre -4,5 y -7,0 MPa). Pero la encina carrasca muestra una baja capacidad de suministro de agua a las hojas (baja conductividad específica foliar, LSC) lo que está considerado como un mecanismo de tolerancia, mientras que el lentisco y la coscoja esta capacidad de transporte es muy superior (Levitt, 1980). El pino y la coscoja seguirían una estrategia de evitar el estrés mediante el ahorro de agua del suelo (cierre estomático a contenidos hídricos relativamente altos, valores de con-

**Tabla 2.** Comparación de estrategias frente al déficit hídrico en pino carrasco, encina carrasca, lentisco y coscoja

	<b>P. halepensis</b>	<b>Q. ilex ballota</b>	<b>P. lentiscus</b>	<b>Q. coccifera</b>
Relaciones hídricas celulares:				
— $\Psi_{tip}$ (–MPa)	2,2	3,9	3,3	3,5
— $\Pi_o$ (–MPa)	1,7	2,8	2,6	2,7
— $E_{max}$ (–MPa)	13	13	29	25
— $WSD_{tip}$ (%)	17	30	20	23
$G_{s_{max}}$ (mmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	270	250	490	150
Cierre estomas mediodía	fuerte	moderado	fuerte	moderado
Eficiencia fotoquímica PSII	Fotoinhibición baja	Fotoinhibición alta	Fotoinhibición alta	Fotoinhibición alta
SLW (mg cm <sup>-2</sup> )	18,5	21,0	15,9	26,7
Sistema conductor tallo				
— $D_{max}$ (μm)	13,6	16,7	55,0	46,0
— $PLC_{50}$	–3,0	–4,5	–4,8	–7,0
— $LSC$ (m <sup>2</sup> MPa <sup>-1</sup> s <sup>-1</sup> * 10 <sup>-8</sup> )	9,54	5,96	30,1	14,6
— $K_s$ (m <sup>2</sup> MPa <sup>-1</sup> s <sup>-1</sup> * 10 <sup>-4</sup> )	1,52	1,04	7,3	2,9
Sistema radicular				
— Profundidad enraizamiento	Intermedio/profundo	Profundo	Profundo	Profundo
— R/S	Bajo	Alto	Alto	Alto
— $Kh_{raiz}$ (kg s <sup>-1</sup> m <sup>-2</sup> MPa <sup>-1</sup> * 10 <sup>-5</sup> )	0,42	2,49	7,93	2,62

*Leyenda:*  $\Psi_{tip}$ , potencial hídrico en el punto de pérdida de turgencia o de plasmolisis celular;  $\Pi_o$ , potencial osmótico a turgencia máxima;  $E_{max}$ , módulo de elasticidad de la pared celular a máxima turgencia;  $WSD_{tip}$ , déficit hídrico de saturación en el punto de pérdida de turgencia;  $G_{s_{max}}$ , conductancia estomática máxima a plena turgencia; SLW, peso específico foliar;  $PLC_{50}$ , potencial hídrico en el cual se alcanza una pérdida del 50% de la conductividad hidráulica del sistema conductor;  $D_{max}$ , promedio del diámetro de los 25 vasos más grandes;  $LSC$ , conductividad específica foliar;  $K_s$ , conductividad específica; R/S, relación entre la biomasa subterránea y la aérea;  $Kh_{raiz}$ , conductancia hidráulica del sistema radicular completo. A partir de Vallejo *et al.*, 2003 con datos de Villar-Salvador *et al.*, 1999; Rubio (datos no pub.); Tognetti *et al.* (1997); Vilagrosa *et al.* (1997a); Martínez-Ferri *et al.* (2000); Valdecantos (2001); Borghetti *et al.* (1998); Castro-Diez *et al.* (1998); Corcuera y Gil (datos no pub.); Martínez-Vilalta (2001); Schiller (2000); Canadell *et al.* (1996); Zabala *et al.* (2000); Vilagrosa (2002); Vilagrosa *et al.* (2003a, 2003b); Vilagrosa (datos no pub.).

ductancia estomática bajos, capacidad de transporte de agua por la raíz — $Kh_{raiz}$ — moderada o baja). El lentisco seguiría una estrategia de evitar el estrés por derroche de agua, con altos valores de conductancia estomática y alta capacidad de transporte de agua por el xilema tanto en la raíz como en el tallo. Este comportamiento se basa en el hecho de suministrar suficiente cantidad de agua a las hojas, y suficientemente rápido, como para mantener las hojas en un estado de hidratación estable (estado de turgencia) y que no experimenten estrés. Además, esto exige tener un sistema conductor muy eficiente y un sistema radical que realice una intensa exploración del suelo tanto en profundidad como en extensión lateral. Cuando las condiciones de disponibilidad de agua en el suelo disminuyen, los derrochadores no pueden mantener esta estrategia, volviéndose ahorradores de los recursos hídricos (Levitt, 1980).

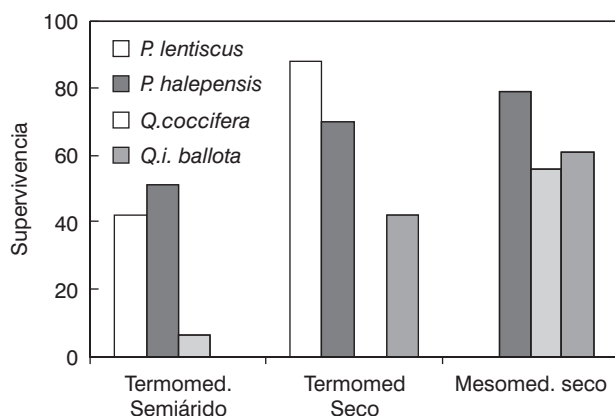
Se podría pensar que algunas estrategias pueden ser más efectivas en determinados ambientes que otras. Diversos trabajos realizados en plantas adultas señalan que todas las estrategias pueden coexistir en un mismo hábitat (Davis y Money, 1985; Lo Gullo y Salleo, 1988; Rambal, 1994), y que probablemente se complementen. Sin embargo, también es probable que estas diferencias en la estrategia frente al déficit hídrico puedan suponer ventajas relativas bajo determinadas combinaciones edafoclimáticas, y que se generen alteraciones en el patrón de coexistencia cuando las condiciones sean cambiantes (Ogaya *et al.*, 2003; Llorens *et al.*, 2004).

Basándonos en los aspectos analizados de la economía hídrica, podrían parecer ventajosas estrategias ahorradoras del agua en el suelo y que conllevan una elevada resistencia a la cavitación, como es el caso de la

seguida por la coscoja, o estrategias tolerantes al déficit hídrico y con moderadas tasas de consumo de agua, como la que caracteriza a la encina carrasca. Sin embargo, diversos estudios llevados a cabo en medio mediterráneo seco subhúmedo y semiárido no parecen avalar estas generalizaciones (Vilagrosa *et al.*, 1997a; Fonseca, 1999; Vilagrosa, 2002; Cortina *et al.*, 2004).

El pino, con una estrategia marcadamente evitadora del déficit hídrico basada en el ahorro del agua, pero con poca tolerancia a la deshidratación, es capaz de mantener elevadas tasas de supervivencia, soportando incluso episodios severos de sequía (Figura 2). Por el contrario, la coscoja, con una estrategia de ahorro de agua muy similar al pino, pero con una mayor tolerancia al déficit hídrico, lo que en principio le debería conferir una ventaja adicional frente a episodios de intensa sequía, suele mostrar graves problemas de supervivencia en el campo. Tampoco parece que la estrategia desarrollada por los plántones de encina carrasca les permita tasas elevadas de supervivencia. Finalmente, el lentisco, con una estrategia evitadora por derroche de agua suele mostrar tasas de supervivencia elevadas.

El mayor éxito del lentisco frente a la coscoja, o del pino carrasco frente a la encina carrasca se ha citado frecuentemente en la literatura (Baeza *et al.*, 1991; Orozco *et al.*, 1995; Vilagrosa *et al.*, 1997a; Fuentes *et*



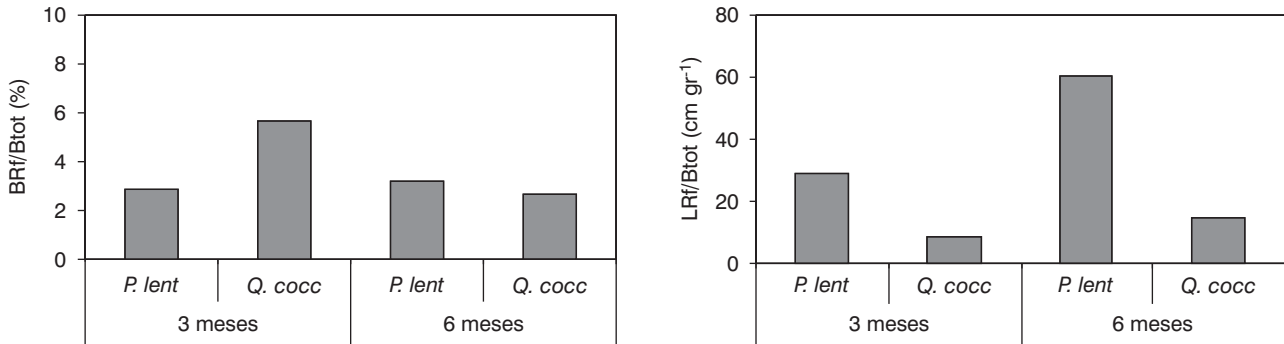
**Figura 2.** Tasas medias de supervivencia tras dos años en campo de plántones introducidos en parcelas experimentales en la Comunidad Valenciana sobre suelos degradados en suelo margoso, y en climas contrastados (a partir de Vilagrosa *et al.*, 1997a y Vilagrosa, 2002). Las plantaciones se realizaron en solana y pendientes moderadas, mediante ahoyado. No se incluyeron plantaciones de *Q. ilex ballota* en medio semiárido, *Q. coccifera* en termomediterráneo seco y *P. lentiscus* en mesomediterráneo seco.

*al.*, 2004; Trubat *et al.*, 2004). Por lo que deben existir otros aspectos complementarios a la estrategia de estas especies que resultan más importantes en cuanto a su capacidad para establecerse en condiciones de campo. A los aspectos discutidos anteriormente, hay que añadir dos factores fundamentales como son el desarrollo del sistema radical y la plasticidad de la especie para aclimatarse a diferentes condiciones ambientales.

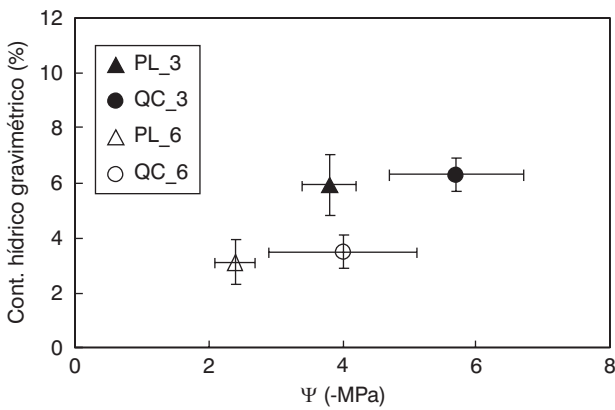
La capacidad de colonización del suelo por el sistema radical es uno de los mecanismos más importantes de la estrategia de los vegetales en la fase de establecimiento (Burdett, 1990; Margolis y Brand, 1990; Smith y van den Driessche, 1992). Pese a que la información disponible sobre la capacidad de las diferentes especies de colonizar rápidamente el suelo no es mucha, existen evidencias de que podría ser un factor importante para explicar diferencias en la fase de establecimiento. Por ejemplo, en un ensayo comparativo en ambiente semiárido (Fonseca, 1999), la capacidad de colonización del suelo por las raíces finas de lentisco fue análoga a la de coscoja cuando los datos fueron expresados en términos de biomasa de raíces finas por biomasa total de la planta (Figura 3). Sin embargo, el lentisco mostró resultados claramente superiores cuando se comparó la tasa de producción de nuevas raíces en términos de longitud de raíces finas respecto a la biomasa total. El lentisco tiende a desarrollar un sistema radical basado en raíces finas, con una mayor capacidad de exploración del suelo, mientras que la coscoja suele desarrollar un menor conjunto de raíces principales (generalmente una, si el sistema no se ha repicado), más gruesas y que tienden a profundizar, con menor capacidad de exploración global (D. Fonseca, A. Vilagrosa, obs. pers.).

La mayor capacidad de exploración de las raíces del lentisco pudo favorecer un mejor estado hídrico de los plántones de esta especie, bajo condiciones similares de humedad edáfica durante todo el periodo post-trasplante (Figura 4). Sin embargo, sería necesario llevar a cabo estudios específicos sobre este tipo de observaciones para poder establecer la importancia del sistema radical en el establecimiento de los plántones.

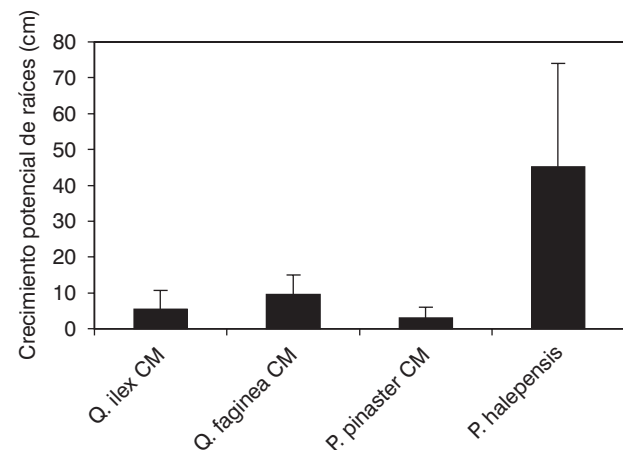
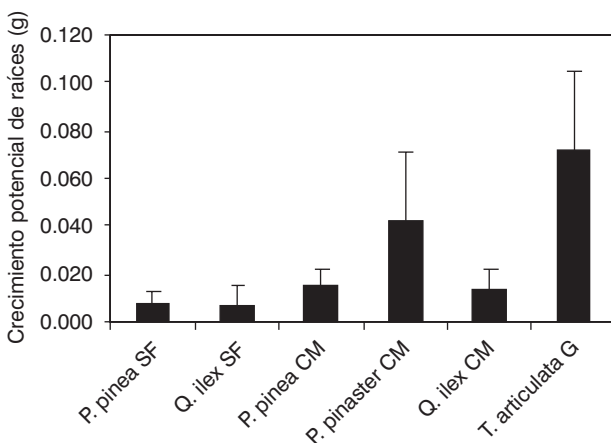
La evaluación de la tasa potencial de crecimiento de raíces, pese a llevarse a cabo bajo condiciones ambientales relativamente uniformes y constantes, suele mostrar sustanciales diferencias dependiendo de la especie, lo que da una idea de la contrastada estrategia que muestran éstas, y de la importancia que podría tener el crecimiento a corto plazo de raíces para explicar el establecimiento de



**Figura 3.** Capacidad de colonización del suelo de las raíces finas de lentisco y la coscoja expresados como porcentaje de biomasa raíces finas / biomasa total plantón (BRf/Btot) y como longitud de raíces finas / biomasa total plantón (LRf/Btot, cm gr<sup>-1</sup>). Los datos fueron tomados a los tres y seis meses tras la plantación. A partir de Fonseca (1999).



**Figura 4.** Relación entre el contenido hídrico del suelo y el potencial hídrico al alba ( $\Psi$ ) para coscoja (QC, círculos) y lentisco (PL, triángulos) a los tres (símbolos llenos) y seis meses (símbolos vacíos) tras la plantación. A partir de Fonseca (1999).



**Figura 5.** Crecimiento potencial de raíces de diferentes partidas de planta producida en los viveros de la Conselleria de Territorio y Vivienda de la Generalitat Valenciana (Servicios Territoriales de Alicante) en la temporada 1998-99 (gráfica superior, en gramos) y 2001-02 (gráfica inferior, en centímetros). Las abreviaturas corresponden a los viveros de Campo de Mirra (CM), Santa Faç (SF) y Guardamar (G). En cada caso se muestra la media y la desviación típica de N = 10 plantas (1998-99) y N = 15 plantas (2001-02). Nótese las diferentes unidades en ambas gráficas (J. Cortina, datos no publicados).

brinzales en campo (Figura 5). Estas evidencias provienen de experimentos en condiciones óptimas, sin embargo, es posible que la respuesta de las diferentes especies en términos de crecimiento radicular sea muy diferente en condiciones reales de campo, lo que contribuiría a explicar la ausencia de relación entre esta variable y el comportamiento de los plantones en campo (Trubat *et al.*, 2004).

Por otra parte, se ha sugerido que el repicado producido por la mayoría de los contenedores forestales podría tener un efecto deletéreo sobre la estrategia de algunas especies para desarrollar una raíz pivotante, con gran capacidad para alcanzar horizontes profundos del suelo. Esto sería particularmente relevante en el caso de las especies del género *Quercus*. Para resolver este problema, se ha propuesto la utilización de contenedores especialmente profundos o la plantación de semillas



pregerminadas (Vilagrosa *et al.*, 1997b). Ensayos preliminares en quercíneas con este tipo de contenedores han mostrado que se incrementa la mayor distribución de biomasa al sistema radical, tanto en vivero como en condiciones de campo, produciéndose una mayor colonización de hoyo en profundidad (Chirino *et al.*, 2003; Chirino, en prep.).

Otra línea de investigación relacionada con el cultivo de especies forestales y la respuesta a condiciones ambientales variables, es la centrada en el estudio de la plasticidad fenotípica. La plasticidad fenotípica se ha relacionado con la estrategia ecológica, el potencial de invasión, el carácter sucesional, la amplitud del nicho o el ambiente lumínico de una especie (Valladares *et al.*, 2000a; Balaguer *et al.*, 2001; Valladares *et al.*, 2002), aunque las implicaciones ecológicas y evolutivas de la plasticidad fenotípica están aún sujetas a debate (Pigliucci, 2001). En general, se ha observado que la plasticidad de las especies mediterráneas es baja cuando la comparamos con especies tropicales (Valladares *et al.*, 2000a). Sin embargo, las diferencias observadas entre especies mediterráneas pueden ayudar a explicar diferencias en supervivencia, balance de carbono y aclimatación al medio (Vilagrosa *et al.*, 2003a; Valladares *et al.*, 2005). A pesar de esto, hasta el momento pocos trabajos han relacionado plasticidad y comportamiento en el campo.

Aplicando los criterios lógicos de precaución cuando se comparan elementos heterogéneos, y teniendo en cuenta que estos resultados pueden variar en función de las variables consideradas, la plasticidad mostrada por diversas especies forestales en el cultivo en varios viveros y con técnicas contrastadas como envases y sustratos diferentes, se muestran en la Tabla 3. Los resultados señalan que especies como el lentisco y el pino carrasco mostraron valores altos de plasticidad, comparados con los de la encina carrasca o la coscoja. Las especies más plásticas fueron las que mostraron mayor supervivencia en reforestaciones experimentales realizadas en la Comunidad Valenciana (Vilagrosa *et al.*, 1997a; Fonseca, 1999; Cortina *et al.*, 2004).

En un estudio comparativo del crecimiento entre la coscoja y el lentisco en condiciones de campo, se observó que la coscoja, con unas elevadas tasas de mortalidad, fue poco plástica para aclimatarse a las diferentes condiciones ambientales de las parcelas experimentales y respondió muy poco en años con sequía extrema (Vilagrosa, 2002). Por el contrario, lentisco mostró mayor plasticidad para aclimatarse a las condiciones del me-

**Tabla 3.** Índice de plasticidad para las especies más frecuentes en las reforestaciones en la Comunidad Valenciana durante el período 1993-1995. El índice de plasticidad se ha calculado, tras el período de cultivo en vivero, en la fracción de biomasa aérea y biomasa subterránea, como la diferencia entre el valor máximo y mínimo de las medias dividido por el valor medio máximo, según Valladares *et al.* (2000b). Los tratamientos fueron el cultivo de las especies en diferentes viveros, con diferentes sustratos y envases de cultivo.

	Índice de plasticidad	
	Biomasa aérea	Biomasa subterránea
Pino carrasco	0,92	0,86
Lentisco	0,85	0,88
Encina carrasca	0,58	0,60
Coscoja	0,41	0,49

dio y a las diferentes disponibilidades hídricas impuestas por la precipitación anual. En este mismo sentido, la respuesta ecofisiológica de ambas especies al endurecimiento hídrico en vivero mostró que el lentisco fue la especie que respondió más activamente a períodos recurrentes de sequía en vivero, mientras que la coscoja apenas mostró modificaciones (Vilagrosa *et al.*, 2003b). Sin embargo, otros trabajos han mostrado mayor plasticidad en la coscoja respecto al lentisco, cuando han sido sometidos a diferentes condiciones ambientales de luz combinadas con disponibilidad hídrica (Valladares *et al.*, 2005). Estos resultados, no hacen más que resaltar la importancia de un gran número de interacciones que se establecen en el desarrollo de las plantas y que pueden condicionar su respuesta en las reforestaciones. Por lo tanto, el papel de la plasticidad y su interacción con la respuesta general de las especies a combinaciones diferentes de condiciones ambientales requiere un mayor desarrollo en trabajos futuros.

## El papel de la ecofisiología en la producción y evaluación de la planta forestal de calidad

La gran cantidad de iniciativas relacionadas con la evaluación de la calidad de la planta forestal en ambiente mediterráneo indica que los procedimientos para caracterizarla, y las técnicas para conseguir plantas con determinadas características, son aún objeto de discusión (ver por ejemplo Actas del Congreso Forestal,

Granada, 2001; reunión del grupo de Repoblaciones Forestales de la SECF, Murcia, 2003; grupo de trabajo sobre calidad de planta forestal en medio mediterráneo AEET-VIREPA-SECF; entre otras). Independientemente de la diversidad de objetivos que puede perseguir la restauración en el contexto de los ecosistemas mediterráneos (Cortina y Vallejo, 2004), los plantones deben ser capaces de soportar las condiciones desfavorables que se producen tras la plantación (*shock* de trasplante, período seco estival, sequías intensas recurrentes), y aprovechar los breves momentos de bonanza climática para desarrollarse. La calidad de los brinzales, en términos de morfología, estado nutricional, resistencia a condiciones de déficit hídrico, etc., está siendo mejorada (Villar-Salvador, 2003; Cortina *et al.*, 2004). La mayoría de estos trabajos se basan en la manipulación de las características morfofuncionales de los plantones en el vivero (endurecimiento hídrico, manipulaciones del régimen nutricional, optimización de contenedores y substratos, duración del período de crecimiento en vivero, etc.).

Las normativas actuales sobre calidad de planta se basan fundamentalmente en la evaluación visual y la caracterización morfológica de los plantones. Sin embargo, el aspecto morfológico no es suficiente garantía de la calidad de una partida, especialmente en ambientes con fuertes limitaciones hídricas (Puttonen, 1997; Seva *et al.*, 2000). En este sentido, la aplicación de nuevas técnicas dentro del campo de la ecofisiología podría complementar los resultados.

Actualmente, las técnicas ecofisiológicas están siendo aplicadas con particular intensidad en dos ámbitos diferentes de la producción de planta forestal de calidad. Por un lado, se está evaluando, desde diferentes perspectivas, la influencia del estado nutricional sobre las características morfofuncionales de los plantones, principalmente sobre el tamaño de la plántula y la eficiencia en el uso del agua. Por otro lado, en los últimos años han aparecido numerosos estudios sobre el endurecimiento hídrico y su relación con la tolerancia al déficit hídrico en campo.

Aunque, de una forma genérica, la ecofisiología se ha ido incorporando progresivamente en diferentes aspectos de la evaluación de la calidad de la planta, la incorporación de las técnicas de ecofisiología con frecuencia no ha dado los resultados esperados en cuanto a su contribución para discernir cuáles son los tratamientos más adecuados o simplemente las ventajas funcionales de un tratamiento sobre otro. Por ejemplo, la apli-

cación de técnicas de ecofisiología para evaluar el efecto del endurecimiento hídrico en plantones no ha permitido hasta el momento determinar un patrón claro de comportamiento en las diferentes especies (Vilagrosa, Villar-Salvador y Puértolas, datos inéditos red AEET-SECF-VIREPA). En el trabajo anterior, la eficacia de los tratamientos de endurecimiento hídrico sobre la calidad de la planta se ha intentado analizar en el mayor número de trabajos realizados con especies mediterráneas, lo que supone englobar un amplio rango de especies (*Pinus halepensis*, *P. nigra*, *P. pinaster*, *P. pinea*, *Cedrus atlantica*, *Quercus ilex ballota*, *Q. coccifera*, *Q. suber*, *Olea europaea*, *Pistacia lentiscus*, *Juniperus oxycedrus*). La respuesta de las diferentes especies ha sido muy heterogénea. Uno de los factores que podría haber influido en esta heterogeneidad de respuestas podría ser las diferentes estrategias desarrolladas por cada especie (Vilagrosa *et al.*, 2003b). Especies como el lentisco, que tiende a aclimatarse bien a diferentes niveles de disponibilidad hídrica, podrían ser más plásticas para desarrollar mecanismos de resistencia (asociados al endurecimiento) que especies que toleran niveles de estrés mayores o especies que basan su comportamiento en evitar que el déficit hídrico afecte a sus tejidos. En las especies de pino analizadas en esta síntesis, la mayoría de respuestas estuvieron relacionadas con mecanismos evitadores del déficit hídrico, mientras que los mecanismos de tolerancia, como el ajuste osmótico o la estabilidad de la membrana celular, estuvieron muy poco representados (únicamente en encina carrasca y acebuche).

En relación con la fertilización, la aplicación de técnicas de ecofisiología se ha orientado a establecer niveles óptimos de nutrientes y definir la relación entre estado nutricional y tasa fotosintética o la eficiencia en el uso del agua, intentando determinar qué niveles de los primeros maximizan los segundos y su influencia en el establecimiento de los plantones (Planelles *et al.*, 2001; Villar-Salvador *et al.*, 2001; Planelles, 2004). Sin embargo, se ha prestado poca atención a la posible interacción entre una elevada eficiencia nutricional y fotosintética, pero baja resistencia a condiciones de estrés (Tan y Hogan, 1997; Floistad y Kohmann, 2004). Así, con frecuencia, se observan trabajos en los que plantas de mayor tamaño y mejor fertilizadas responden mejor a determinadas condiciones de campo (Oliet *et al.*, 1997; Villar-Salvador, 2000; Puértolas *et al.*, 2003; Villar-Salvador, 2003; Luis *et al.*, 2004), mientras que otros trabajos en condiciones climáticas semiáridas ob-

servan patrones contrarios (Valdecantos, 2001; Trubat *et al.*, 2004). En general, una adecuada fertilización no debe ser negativa, siempre y cuando no se vea comprometida la resistencia del plantón ante situaciones de estrés. Por ejemplo, algunos trabajos han mostrado que tratamientos de fertilización en plantones del género *Populus* generaron mayores tasas fotosintéticas, pero al mismo tiempo se incrementó el riesgo de cavitación de los vasos del xilema en situaciones de sequía intensa (Harvey y Van den Driessche, 1997; Harvey y Van den Driessche, 1999). En este sentido, Trubat *et al.* (en revisión) han observado que la capacidad de transporte de agua por la raíces de plantones de lentisco sometidos a deficiencia nutricional se ve alterada respecto a plantones con una fertilización equilibrada.

### **Integración de las diferentes variables ecofisiológicas en un marco de evaluación global**

En general, los vegetales responden a situaciones de estrés con una gran diversidad de respuestas, que en muchos casos son específicas: cierre de estomas, disminución de la eficiencia fotoquímica, aumento de la disipación de calor, incremento de la síntesis de compuestos compatibles como prolina, etc. Estos mecanismos no tienen porqué actuar al mismo tiempo sino que lo suelen hacer de una forma secuencial en lo que se ha denominado «patrones de respuesta» («stress syndrome»; Lacher, 1995).

Es importante conocer los patrones de respuesta para establecer pautas de análisis de la resistencia a condiciones de estrés. Por ejemplo, se puede aplicar para optimizar el análisis de tratamientos en especies forestales, como pueda ser el endurecimiento, la respuesta a tratamientos de fertilización, o para evaluar la resistencia global frente situaciones de estrés intenso.

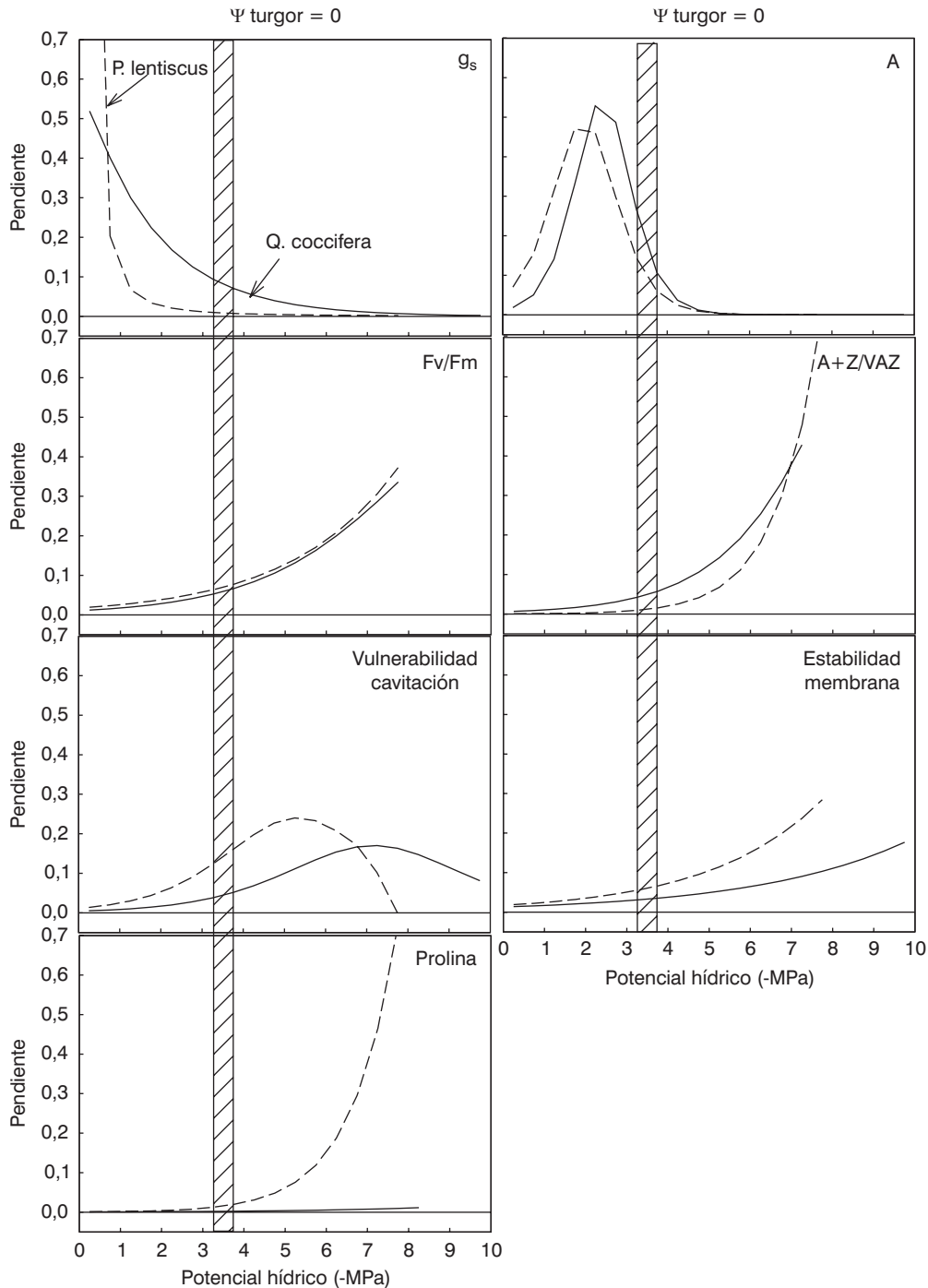
En el ejemplo que ilustra la Figura 6, la respuesta de las diferentes variables ecofisiológicas durante un período de sequía extrema se ha expresado como un índice de sensibilidad de cada variable. Así tenemos que una variable, como la conductancia estomática, mostró mayor sensibilidad a potenciales hídricos mayores (menos negativos), mientras que, justo antes del punto de pérdida de turgencia, la tasa fotosintética fue la que mostró mayor sensibilidad. El resto de variables, incluida la eficiencia potencial máxima del PSII ( $F_v/F_m$ ), no mostraron cambios sustanciales hasta que ambas es-

pecies sobrepasaron el punto de pérdida de turgencia, y los potenciales se hicieron muy negativos. Estos resultados ponen de relieve la importancia de la combinación de diversas técnicas de ecofisiología para obtener un retrato global de los procesos que se activan frente a situaciones de estrés y cómo responde la planta; y, por otro lado, qué técnicas son las más adecuadas en cada caso para establecer posibles diferencias entre especies o tratamientos.

### **Consideraciones finales**

La aplicación de la ecofisiología al campo forestal, concretamente en el marco de la evaluación de la calidad de la planta y la restauración ecológica, se está desarrollando activamente en la actualidad, como consecuencia del aumento de la accesibilidad y la manejabilidad de los sistemas de medición. Con frecuencia, este tipo de análisis está limitado por el reducido número de variables abordables, insuficiente para proporcionar una verdadera imagen de la potencialidad o de la respuesta de una planta al complejo entramado de interacciones que va a establecerse en el campo. Por otra parte, el poder indicador de la mayoría de estas variables no ha sido evaluado, lo que favorece un uso poco adecuado a los objetivos de la caracterización de la planta forestal y con unas expectativas, que en muchos casos, no se alcanzan. Por lo tanto, sería recomendable desarrollar estudios de síntesis y estudios integrados que permitan entender los fenómenos que se observan y sus relaciones en un entramado de interacciones entre los diferentes procesos y la respuesta de las plantas en las reforestaciones.

Probablemente, el campo más desarrollado hasta el momento, sea el análisis de las diferentes estrategias desarrolladas por las especies y su relación con variables bióticas y abióticas. A partir de este punto, las técnicas de vivero se deberán ir adecuando para poder manipular estos patrones de comportamiento según los objetivos de la restauración y del tipo de planta a emplear. Posiblemente será diferente el objetivo y los condicionantes de una restauración en ambiente semiárido con fuertes limitaciones hídricas, donde el objetivo fundamental es protector, que en un ambiente sub-húmedo con fines productivos, donde quizás el motor que prevalezca sea la competencia por la luz. Por otro lado, la aparición en el mercado de nuevos sistemas de ecofisiología que permitan mejorar estos objetivos y la apli-



**Figura 6.** Índice de sensibilidad de las diferentes variables ecofisiológicas durante un periodo de desecación extrema en lentisco (línea discontinua) y en coscoja (línea continua). El índice de sensibilidad fue calculado como el valor absoluto de la pendiente de la regresión lineal entre el potencial hídrico y cada variable, para intervalos de 0,5 MPa, a partir de la normalización de los datos según los valores máximos y mínimos alcanzados por cada variable durante el periodo de sequía. Por lo tanto, valores altos reflejan cambios importantes en el valor de la variable para un determinado rango de potenciales (mayor sensibilidad), mientras que valores bajos reflejan pocos cambios en los valores de la variable (baja sensibilidad).  $\Psi_{\text{turgor}} = 0$  indica el intervalo donde ambas especies perdieron turgencia.  $g_s$ : conductancia estomática,  $A$ : tasa fotosintética,  $F_v/F_m$ : eficiencia potencial máxima del PSII,  $A+Z/VAZ$ : grado de-epoxidación de las xantofilas, *vulnerabilidad cavitación*: vulnerabilidad a la cavitación del xilema, *estabilidad membrana*: estabilidad de la membrana celular y *prolina*: acumulación de prolina. (Vilagrosa, en prep.).

cación de nuevas técnicas en el campo de la genética, bioquímica o proteómica podrá facilitar la interpretación de los resultados obtenidos, lo que redundará en una mejor y más exacta aplicación de las técnicas de ecofisiología.

Un aspecto importante a tener en cuenta cuando se trabaja en la repuesta ecofisiológica de las plantas a condiciones ambientales, es la variabilidad climática que caracteriza los ecosistemas mediterráneos, y que posiblemente se incremente en el futuro si atendemos a los modelos de predicción climática. Un ejemplo, es la variabilidad de respuestas observada en condiciones de campo cuando se someten plantas a tratamientos de vivero (endurecimiento hídrico, fertilización, etc.).

Al problema de la variabilidad climática se une otro factor como es la no linealidad de la mayoría de las variables y que puede responder a umbrales (deformaciones plásticas) que las plantas sobrepasan en determinadas condiciones. Esto hace que las vías de respuesta a unas determinadas condiciones sean variadas, lo cual incrementa la heterogeneidad en los patrones de respuesta. Un ejemplo, lo tenemos en los trabajos recientes sobre la reversibilidad de la pérdida de conductividad hidráulica del xilema dependiendo de la especie implicada. Para comprender estos procesos y poder establecer extrapolaciones también es necesario un esfuerzo importante de acopio de información y experiencias, y de intercambio de conocimientos entre los diversos grupos de investigación. Actualmente ya hay una buena conciencia de esta limitación como lo prueba la actividad de los diferentes grupos de trabajo en el marco de la Sociedad Española de Ciencias Forestales (Grupo de Repoblaciones Forestales) y de la Asociación Española de Ecología Terrestre (Grupo de Restauración Ecológica), y otras iniciativas como las redes Globimed, Virepa o Redbome.

## Agradecimientos

La elaboración de esta revisión ha sido parcialmente financiada por la Generalitat Valenciana, BANCAIXA y los proyectos REDMED (Restoration of Degraded Ecosystems in Mediterranean Regions, ENV4-CT97-0682), CREOAK (Conservation and Restoration of European Cork Oak Woodlands: a Unique Ecosystem in the Balance, QLRT-2001-01594) de la CE y XilRefor (Grupos 155/03) de la Generalitat Valenciana.

## Referencias bibliográficas

- ABRIL M., HANANO R., 1998. Ecophysiological responses of three evergreen woody Mediterranean species to water stress. *Acta Oecol* 19, 377-387.
- BAEZA M.J., PASTOR A., MARTÍN J., IBÁÑEZ M., 1991. Mortalidad post-implantación en repoblaciones de *Pinus halepensis*, *Quercus ilex*, *Ceratonia siliqua* y *Tetraclinis articulata* en la provincia de Alicante. *Studia Oecologica* VIII, 139-146.
- BALAGUER L., MARTÍNEZ-FERRI E., VALLADARES F., PÉREZ-CORONA M., BAQUEDANO F.J., CASTILLO F.J. MANRIQUE E., 2001. Population divergence in the plasticity of the response of *Quercus coccifera* to the light environment. *Functional Ecology* 15, 124-135.
- BORGHETTI M., CINNIRELLA S., MAGANAI F., SARACINO A., 1998. Impact of long-term drought on xylem embolism and growth in *Pinus halepensis* Mill. *Trees* 12, 187-195.
- BURDETT A.N., 1990. Physiological processes in plantation establishment and the development of specifications for forest planting stock. *Can.J.For.Res.* 20, 415-427.
- CANADELL J., JACKSON R.B., EHLERINGER J.R., MOONEY H.A., SALA O.E., SCHULZE E.D., 1996. Maximum rooting depth of vegetation types at the global scale. *Oecologia* 108, 583-595.
- CASTRO-DÍEZ P., PUYRAVAUD J.P., CORNELISSEN J., VILLAR-SALVADOR P., 1998. Stem anatomy and relative growth rate in seedlings of a wide range of woody plant species and types. *Oecologia* 116, 57-66.
- CHIRINO E., VILAGROSA A., RUBIO E., 2003. Efectos de la reducción del riego y la fertilización en las características morfológicas de *Quercus suber*. Reunión del Grupo de Trabajo Repoblaciones Forestales de la SECF Repoblaciones Forestales: nuevas alternativas o viejas soluciones?. CEMACAM, Murcia, 17-19 Noviembre.
- COCHARD H., LEMOINE D., AMEGLIO T., GRANIER A., 2001. Mechanisms of xylem recovery from winter embolism in *Fagus sylvatica*. *Tree Physiology* 21, 27-33.
- CORTINA J., BELLOT J., VILAGROSA A., CATURLA R.N., MAESTRE F.M., RUBIO E., ORTÍZ DE URBINA J.M., BONET A., 2004. Restauración en semiárido. En: Avances en el estudio de la Gestión del monte Mediterráneo. (Vallejo V.R., Alloza J.A., Eds), pp. 345-406.
- CORTINA J., VALLEJO V.R., 1999. Restoration of Mediterranean Ecosystems. En: *Perspectives in Ecology*. (Farina A., Ed.), Backhuys Pub., Leiden, pp. 479-490.
- CORTINA J., VALLEJO V.R., 2004. *Restoration Ecology*. In *Ecology* (Bodini, A. y Klotz, S., Eds.), from *Encyclopaedia of Life Support Systems (EOLSS)*, developed under the auspices of the UNESCO, EOLSS Publishers, Oxford, U.K. (<http://www.eolss.net>) (consultada 9 Junio 2005).
- DAVIS S.D., EWERS F.W., WOOD J., REEVES J.J., KOLB K.J., 1999. Differential susceptibility to xylem cavitation among three pairs of *Ceanothus* species in the Transverse Mountain Ranges of southern California. *Ecoscience* 6(2), 180-186.

- DAVIS S.D., KOLB K.J., BARTON K.P., 1998. Ecophysiological processes and demographic patterns in the structuring of California chaparral. En: Landscape degradation and biodiversity in Mediterranean-Type Ecosystems. (Rundel *et al.*, eds.) Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, pp. 297-310.
- DAVIS S.D., MOONEY H.A., 1985. Comparative water relations of adjacent California shrub and grassland communities. *Oecologia* 66, 522-529.
- DI CASTRI F., 1973. Climatographical comparisons between Chile and the western coast of North America. En Mediterranean type-ecosystems. (Di Castri F., Mooney H.A., Eds). Springer-Verlag, Berlin, Germany, pp. 21-36.
- DUHME F., HINCKLEY T.M., 1992. Daily and seasonal variation in water relations of macchia shrubs and trees in France (Montpellier) and Turkey (Antalya). *Vegetatio*, 99-100, 185-198.
- FLOISTAD I.S., KOHMANN K., 2004. Influence of nutrient supply on spring frost hardiness and time of bud break in Norway Spruce (*Picea abies*) seedlings. *New Forest* 27, 1-11.
- FONSECA D., 1999. Manipulación de las características morfo-estructurales de plántulas de especies forestales mediterráneas producidas en vivero. Master-Tesis. CIHEAM-IAMZ, Zaragoza (Spain).
- FUENTES D., VALDECANTOS A., VALLEJO V.R., 2004. Plantación de *Pinus halepensis* Mill. y *Quercus ilex subsp. ballota* (desf.) Samp. en condiciones mediterráneas secas utilizando microcuencas. Cuadernos de la SECF 17, 157-161.
- HACKE U.G., SPERRY J.S., 2003. Limits of xylem refilling under negative pressure in *Laurus nobilis* and *Acer negundo*. *Plant, Cell and Environment* 26, 303-311.
- HARVEY H.P., VAN DEN DRIESSCHE R., 1997. Nutrition, xylem cavitation and drought resistance in hybrid poplar. *Tree Physiol* 17, 647-654.
- HARVEY H.P., VAN DEN DRIESSCHE R., 1999. Nitrogen and potassium effects on xylem cavitation and water-use efficiency in poplars. *Tree Physiol* 19, 943-950.
- HAWKING C.D.B., BINDER W.D., 1990. State of the art seedling stock quality tests based on seedling physiology. USDA For. Serv. RM-200. pp. 91-121.
- JONES H.G., 1992. *Plants and Microclimate*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK.
- KOZLOWSKI T.T., KRAMER P.J., PALLARDY S.G., 1991. The physiological ecology of woody plants. Academic Press, Toronto. 657 pp.
- KRAMER P.J., BOYER J.S., 1995. *Water relations of plants and soils*. Academic Press. San Diego, London. 495 pp.
- LARCHER W., 1995. *Physiological Plant Ecology*. Springer-Verlag. New York, Berlin, Heidelberg. 513 pp.
- LE HOUÉROU H.N., 2000. Restoration and rehabilitation of arid and semiarid Mediterranean ecosystems in North Africa and West Asia: A review. *Arid Soil Res. & Rehabilitation* 14: 3-14.
- LEVITT J., 1980. Responses of plants to environmental stresses. Vol II. Academic Press, New York. 607 pp.
- LOGULLO M.A., SALLEO S., 1988. Different strategies for drought resistance in three Mediterranean sclerophyllous trees growing in the same environmental conditions. *New Phytol.*, 108:267-276.
- LUIS V.C., PETERS J., GONZÁLEZ-JIMÉNEZ A.M., JIMÉNEZ M. S., MORALES D., 2004. Testing nursery quality of Canarian island pine seedlings grown under different cultivation methods. *Phyton* 44, 231-244.
- LLORENS L., PEÑUELAS J., ESTIARTE M., BRUNA P., 2004. Contrasting growth changes in Two dominant species of a mediterranean shrubland submitted to experimental drought and warming. *Ann Bot* 94, 843-853.
- MAESTRE F.T., CORTINA J., 2004. Insights on ecosystem composition and function in a sequence of degraded semiarid steppes. *Rest. Ecol* 12, 494-502.
- MAESTRE F.T., CORTINA J., 2005. Remnant shrubs in Mediterranean semiárid steppes: effects of shrub size, abiotic factors and species identity on understorey richness and occurrence. *Act. Oecol.* 27, 171-179.
- MARGOLIS H.A., BRAND D.G., 1990. An ecophysiological basis for understanding plantation establishment. *Can. J. For. Res* 20, 375-390.
- MARTÍNEZ-FERRI E., BALAGUER L., VALLADARES F., CHICO J.M., MANRIQUE E., 2000. Energy dissipation in drought-avoiding and drought-tolerant tree species at midday during the Mediterranean summer. *Tree Physiol* 20, 131-138.
- MARTÍNEZ-VILALTA J., 2001. Constraints on water transport posed by xylem embolism: implications for drought and frost resistance in woody plants. Tesis doctoral. Univ. Autónoma de Barcelona.
- MCCULLY M.E., 1998. Daily embolism and refilling of xylem vessels in the roots of field-grown maize. *New Phytol* 138, 327-342.
- MCCULLY M.E., 1999a. Root xylem embolisms and refilling. Relation to water potentials of soil, roots, and leaves, and osmotic potentials of root xylem sap. *Plant Physiol* 119, 1001-1008.
- MOONEY H.A., HARRISON A.T., MORROW P.A., 1975. Environmental limitations of photosynthesis on a California evergreen shrub. *Oecologia* 19, 293-301.
- NAVEH Z., 1990. Fire in the Mediterranean -A landscape ecological perspective. In: *Fire in Ecosystems Dynamics*. Goldammer, J.G. & Jenkins, M.J. (Eds.). SPB Acad. Publ. The Hague, pp. 1-20.
- NIELSEN E.T., ORCUTT D.M., 1996. *Physiology of plants under stress*. John Wiley & Sons, Inc., New York.
- OGAYA R., PEÑUELAS J., MARTINEZ-VILALTA J., MANGIRON M., 2003. Effect of drought on diameter increment of *Quercus ilex*, *Phillyrea latifolia*, and *Arbutus unedo* in a holm oak forest of NE Spain. *For. Ecol. Manag* 180, 175-184.
- OLIET J., PLANELLES R., LÓPEZ ARIAS M., ARTERO F., 1997. Efecto de la fertilización en vivero sobre la supervivencia en plantación de *Pinus halepensis*. *Actas de la Reunión de Madrid. Sociedad Española de Ciencias Forestales*, Madrid, pp. 69-79.

- OROZCO E., DEL POZO E., SELVA M., 1995. Restauraciones forestales con matorrales en la sierra del Segura (Albacete). *Montes* 40, 17-20.
- PIGLIUCCI M., 2001. Phenotypic plasticity: beyond nature and nurture. Baltimore: John Hopkins University Press.
- PLANELLES R., 2004. Efectos de la fertilización N-P-K- en vivero sobre la calidad funcional de planta de *Ceratonia siliqua* L. Tesis doctoral. Univ. Politécnica de Madrid.
- PLANELLES R., OLIET J., ARTERO F., LÓPEZ-ARIAS M., 2001. Efecto de distintas dosis de N-P-K sobre la calidad funcional de *Ceratonia siliqua*. Respuesta en plantación. Actas III Congreso Forestal Español. Mesa 3, 599-605.
- POOLE D.K., MILLER P.C., 1975. Water relations of selected species of chaparral and coastal sage communities. *Ecology* 56, 1118-1128.
- PUÉRTOLAS J., GIL L., PARDOS J.A., 2003. Effects of nutritional status and seedling size on field performance of *pinus halepensis* planted on former arable land in the Mediterranean basin. *Forestry* 76, 159-168.
- PUTTONEN P., 1997. Looking for the «silver bullet» - Can one test do it all? *New Forests* 13, 9-27.
- RAMBAL S., 1994. Water balance and pattern of root water uptake by *Quercus coccifera* L. evergreen scrub. *Oecologia* 62:18-25.
- RHIZOPOULOU S., MITRAKOS K., 1990. Water relations of evergreen sclerophylls. I. Seasonal changes in the water relations of eleven species from the same environment. *Ann. Bot.* 65, 171-178.
- SEVA J.P., VALCECANTOS A., VILAGROSA A., CORTINA J., BELLOT J., VALLEJO V.R., 2000. Seedling morphology and survival in some Mediterranean tree and shrub species. In: *Mediterranean Desertification. Research results and policy implications*. Vol. 2. EC Report EUR 19303. (Balabanis P., Peter D., Ghazi A., Tsogas M., Eds.). Brussels. ISBN 92-828-8128-8. pp. 397-406.
- SCHILLER G., 2000. Ecophysiology of *Pinus halepensis* Mill. and *Pinus brutia* Ten. En: *Ecology, biogeography and management of Pinus halepensis and Pinus brutia forest ecosystems in the Mediterranean basin*. (Ne'eman G., Trabaud L., Eds.) Backhuys Pub, Leiden, Holland, pp. 51-65.
- SMITH J., VAN DEN DRIESSCHE R., 1992. Root growth and water use efficiency of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) and lodgepole pine (*Pinus contorta* Dougl.) seedlings. *Tree Physiology* 11, 401-410.
- TAN W., HOGAN G.D., 1997. Physiological and morphological responses to nitrogen limitation in jack pine seedlings: potential implications for drought tolerance. *New Forest* 14, 19-31.
- THORNES J.B., BRANDT J., 1994. Erosion-vegetation competition in a stochastic environment undergoing climatic change. In: *Environmental Change in Drylands: Biogeographical and Geomorphological Perspectives*. (Millington A.C., Pye K. Eds.). Cap. 16. J. Wiley & Sons. London, pp. 205-220.
- TOGNETTI R., MICHELOZZI M., GIOVANELLI A., 1997. Geographic variation in water relations, hydraulic architecture and terpene composition of Aleppo pine seedlings from Italian provenances. *Tree Physiol* 17, 241-250.
- TRABAUD L., CAMPMANT C., 1999. Difficulté de recolonisation naturelle du pin de Salzmann *Pinus nigra* var. *salzmannii* (Dunal) Franco après incendie. *Biol. Cons.* 58, 329-343.
- TRUBAT R., CORTINA J., VILAGROSA A., 2003. Estado nutricional y establecimiento de especies leñosas en ambiente semiárido. Cuadernos de la SECF 17, 245-251.
- TURNER N.C., 1986. Adaptation to water deficits: a changing perspective. *Aust. J. Plant Physiol.* 13: 175-190.
- TYREE M.T., SPERRY J.S., 1988. Do woody plants operate near the point of catastrophic xylem dysfunction caused by dynamic water stress ? answers from a model. *Plant Physiol.* 88, 574-580.
- TYREE M.T., SPERRY J.S., 1989. Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Ann. Rev. Plant.Phys.& Mol.Bio* 40, 19-38.
- VALDECANTOS A., 2001. Aplicación de fertilizantes orgánicos e inorgánicos en la repoblación de zonas forestales degradadas de la Comunidad Valenciana. Tesis doctoral. Universidad de Alicante.
- VALLADARES F., BALAGUER L., MARTÍNEZ-FERRI E., PEREZ-CORONA E., MANRIQUE E., 2002. Plasticity, instability and canalization: is the phenotypic variation in seedlings of sclerophyll oaks consistent with the environmental unpredictability of Mediterranean ecosystems? *New Phytologist* 156, 457-467.
- VALLADARES F., DOBARRO I., SÁNCHEZ-GÓMEZ D., PEARCY R.W., 2005. Photoinhibition and drought in Mediterranean woody saplings: scaling effects and interactions in sun and shade phenotypes. *J. Exp. Bot.* 56, 483-494.
- VALLADARES F., MARTÍNEZ-FERRI E., BALAGUER L., PÉREZ-CORONA M.L., MANRIQUE E., 2000a. Low leaf-level response to light and nutrients in Mediterranean evergreen oaks: a conservative resource-use strategy? *New Phytol* 148, 79-91.
- VALLADARES F., WRIGHT S.J., LASSO E., KITAJIMA K., PEARCY R.W., 2000b. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from Panamanian rainforest. *Ecology* 81, 1925-1936.
- VALLADARES, F., VILAGROSA A., PEÑUELAS J., OGAYA R., CAMARERO J.J., CORCUERA L., SISÓ S., GIL-PELEGRÍN E., 2004. Estrés hídrico: ecofisiología y escalas de sequía. En: *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. (Valladares F., Ed.), Ministerio Medio Ambiente, pp. 163-190.
- VALLEJO V.R., ALLOZA J.A., 1998. The restoration of burned lands: the case of eastern Spain. En: *Large Forest Fires*. (Moreno J.M., Ed).. Backhuys publ., Lieden, pp. 91-108.
- VALLEJO V.R., ALLOZA J.A., 2004. La selección de la especie en restauración forestal. En: *Avances en el estudio de la Gestión del monte Mediterráneo*. (Vallejo V.R., Alloza J.A., Eds.) pp. 195-214.

- VALLEJO V.R., CORTINA J., VILAGROSA A., SEVA J.P., ALLOZA J.A., 2003. Problemas y perspectivas de la utilización de leñosas autóctonas en la restauración forestal. En: Restauración de Ecosistemas Mediterráneos. (Rey-Benallas J.M., Espigares T., Nicolau J.M., Eds.). pp. 11-42.
- VILAGROSA A., 2002. Estrategias de resistencia al déficit hídrico en *Pistacia lentiscus* y *Quercus coccifera*. Implicaciones en la repoblación forestal. Tesis Doctoral. Universidad de Alicante.
- VILAGROSA A., BELLOT J., VALLEJO V.R. GIL-PELEGRÍN, E., 2003a. Cavitation, stomatal conductance, and leaf dieback in seedlings of two co-occurring Mediterranean shrubs during an intense drought. *J. Exp. Bot.* 54, 2015-2024.
- VILAGROSA A., CORTINA J., GIL-PELEGRÍN E. BELLOT J., 2003b. Suitability of drought preconditioning techniques in Mediterranean land restoration. *Rest. Ecol.* 11, 208-216.
- VILAGROSA A., SEVA J.P., VALDECANTOS A., CORTINA J., ALLOZA J.A., SERRASOLSAS I., DIEGO V., ABRIL M., FERRAN A., BELLOT J., VALLEJO V. R., 1997a. Plantaciones para la restauración forestal en la Comunidad Valenciana. En: La restauración de la cubierta vegetal en la Comunidad Valenciana. (Vallejo V.R., Ed.), Valencia, pp. 435-548.
- VILAGROSA A., SEVA J.P., VALDECANTOS A., HERNÁNDEZ N., CORTINA J., BELLOT J., VALLEJO V.R., 1997b. Una nueva técnica viverística para la introducción de plantones de *Quercus* sp. en clima seco y semiárido. En: Montes del futuro: respuestas ante un mundo en cambio. (Vega G., Almeida M.H., Eds.). SECF. Pamplona, pp. 667-672.
- VILLAR-SALVADOR P., 2003. Importancia de la calidad de planta en los proyectos de revegetación. En: Restauración de Ecosistemas Mediterráneos. (Rey-Benallas J.M., Espigares T., Nicolau JM., Eds.). pp. 65-86.
- VILLAR-SALVADOR P., PLANELLES R., ENRÍQUEZ E., PEÑUELAS J.L., ZAZO J., 2001. Influencia de la fertilización y sombreado en el vivero sobre la calidad de la planta de *Quercus ilex* L. y su desarrollo en campo. Actas III Congreso Forestal Español. Mesa 3, pp. 770-776.
- VILLAR-SALVADOR P., OCAÑA L., PEÑUELAS J., CARRASCO I., 1999. Effect of water stress conditioning on the water relations, root growth capacity, and the nitrogen and non-structural carbohydrate concentration of *Pinus halepensis* Mill. (Aleppo pine) seedlings. *Ann. For. Sci.* 65, 459-465.
- ZABALA M.A., ESPELTA J.M., RETANA J., 2000. Constraints and trade-offs in Mediterranean plant communities: the case of Holm oak-Aleppo pine forest. *The Botanical Review* 66, 119-149.