

El Inventario Ecológico y Forestal de Cataluña: una herramienta para la ecología funcional

J. Vayreda¹, J. Martínez-Vilalta^{1,2}, A. Vilà-Cabrera³

(1) CREAL, Cerdanyola del Vallès 08193, Spain.

(2) Univ Autònoma Barcelona, Cerdanyola del Vallès 08193, Spain.

(3) Biological and Environmental Sciences, School of Natural Sciences, University of Stirling, FK9 4 LA Stirling, United Kingdom.

* Autor de correspondencia: J. Vayreda [j.vayreda@creaf.uab.cat].

> Recibido el 06 de abril de 2016 - Aceptado el 22 de septiembre de 2016

Vayreda, J., Martínez-Vilalta, J., Vilà-Cabrera, A.. 2016. El Inventario Ecológico y Forestal de Cataluña: una herramienta para la ecología funcional. *Ecosistemas* 25(3): 70-79. Doi.: 10.7818/ECOS.2016.25-3.08

En este artículo se describen las características particulares del IEFC que le convierten en una herramienta única para el avance del conocimiento ecológico de los bosques. El IEFC destacó en muestrear variables nada habituales como por ejemplo la biomasa y producción de ramas y hojas, curvas de crecimiento, contenido de nutrientes de la madera, corteza, ramas y hojas. Esta información adicional permitió realizar algunos trabajos de ecología funcional que en este artículo se revisan muy brevemente destacando los resultados más relevantes en relación a: i) la distribución geográfica de los rasgos funcionales entre niveles de organización y la variabilidad intra-específica e inter-específica a lo largo de gradientes ambientales; ii) la relación positiva entre la riqueza de especies y la producción de madera en bosques mediterráneos; iii) entender la tendencia a mayores crecimientos durante la mayor parte del siglo XX revertida a partir de los años 1970 por la menor disponibilidad hídrica y; iv) las relaciones estequiométricas de los nutrientes por especie y por grupos funcionales a lo largo de gradientes ambientales. Hoy resulta evidente que la inclusión de estas variables funcionales en un inventario forestal es primordial para entender mejor la respuesta de los bosques a cambios ambientales, así como para valorar la idoneidad de distintas estrategias de gestión.

Palabras clave: Biogeografía funcional; Dinámica forestal; Estequiometría ecológica; Gradientes ambientales; Rasgo funcional; Relación árbol-nutriente.

Vayreda, J., Martínez-Vilalta, J., Vilà-Cabrera, A.. 2016. The Ecological Forest Inventory of Catalonia: a tool for functional ecology. *Ecosistemas* 25(3): 70-79. Doi.: 10.7818/ECOS.2016.25-3.08

This paper describes the particular characteristics of IEFC that makes it singular unique tool for the advance of forest ecological understanding. The IEFC stressed by sampling uncommon variables such as biomass and production of branches and leaves, growth curves or nutrient content in wood, bark, branches and leaves. This additional information allowed to carry out some functional studies. In this paper we briefly review the most relevant results regarding: i) the geographical distribution of functional traits across levels of organization and intraspecific and interspecific variability along environmental gradients; ii) the positive relationship between species richness and timber production in Mediterranean forests; iii) the trend to higher growth during most of the twentieth century reversed from year 1970 by lower water availability and; iv) stoichiometric relationships of nutrients by species and functional groups along environmental gradients. Today it is clear that the inclusion of these functional variables in a forest inventory is essential to better understand forest responses to environmental changes and evaluate the suitability of different management strategies.

Key words: Ecological stoichiometry; Environmental gradients; Forest dynamics; Functional biogeography; Functional trait; Tree-nutrient relationships.

Introducción: la gestación del Inventario Ecológico y Forestal de Cataluña (IEFC)

Cuando a finales de los años 90 se propuso el proyecto de inventariar todos los bosques de Cataluña considerando variables nada habituales en los inventarios forestales, como la biomasa de ramas y hojas, el índice de área foliar, la cantidad de hojarasca y su tasa de descomposición, la densidad de la madera y de la corteza, la concentración de carbono nitrógeno y cinco elementos más en madera, corteza, ramas y hojas, éramos conscientes que mu-

chas de estas variables nunca se habían medido de manera extensiva en un inventario forestal de estas dimensiones. Sin embargo, teníamos muy claro que los estudios previos en parcelas experimentales habían demostrado ampliamente la importancia que tenían estas variables adicionales para entender el funcionamiento del bosque y su respuesta a los cambios ambientales (Whittaker y Woodwell 1969). En consecuencia nos vimos obligados a poner a punto métodos simplificados, que permitiesen medir estas variables con la eficacia exigida por un muestreo extensivo en más de 10 000 parcelas (o en una submuestra representativa de éstas) aunque,

en algunos casos, esto fuera en detrimento de la precisión de los resultados.

Hoy resulta evidente que la inclusión de estas variables en un inventario forestal es primordial para abordar aspectos que permiten entender el funcionamiento de los bosques y su gestión. Muy lejos quedan los comentarios de los que consideraron el proyecto del IEFC como un proyecto académico alejado de la realidad. En este sentido, cabe destacar que una parte de las variables que se muestrearon en este inventario fueron incluidas en Cataluña en el Tercer Inventario Forestal Nacional y los resultados fueron publicados para sus cuatro provincias bajo el título "Indicadores ecológicos en el marco del Tercer Inventario Forestal Nacional" (Ibañez et al. 2005).

Gracias a este inventario se han publicado artículos científicos en revistas internacionales con resultados muy relevantes como lo demuestran los resultados de los distintos trabajos que se resumen en este artículo. Pero más allá de la ciencia, gracias al muestreo de determinadas variables, se pudo responder con bastante precisión a cuestiones que hasta aquel momento no tenían respuesta con los inventarios forestales al uso. Es un buen ejemplo la cuantificación precisa del stock y la capacidad de sumidero de carbono de los bosques que permitió establecer por primera vez que cantidad de CO₂ capturan los bosques en relación a las emisiones antropogénicas. También lo es que como resultado de esta información adicional se pudo cuantificar con precisión la biomasa correspondiente a las copas de los árboles para un eventual aprovechamiento como bioenergía. Finalmente, destacar que el IEFC con sus datos contribuyó desde el principio y sigue contribuyendo en varios proyectos de investigación europeos y nacionales.

¿Por qué incluir los rasgos funcionales?

El IEFC incluye diversos aspectos novedosos respecto a los inventarios forestales típicos, orientados sobre todo a la obtención de estadísticas forestales que permitan estimar las existencias de madera en los bosques. Quizás el aspecto más relevante desde el punto de vista de la ecología es la inclusión de diversos rasgos funcionales. Éstos se pueden definir como cualquier carácter morfológico, fisiológico o fenológico medible a nivel del individuo y que afecta su eficacia biológica o adecuación al ambiente (*fitness*) a través de sus efectos sobre el crecimiento, la reproducción o la supervivencia (Violle et al. 2007). Aunque el concepto de rasgo funcional ha sido muy utilizado desde los años 1980 y actualmente se

considera un elemento central en ecología de comunidades (Westoby y Wright 2006; McGill et al. 2006), nuestro conocimiento sobre la relación entre los rasgos comúnmente medidos y la eficacia biológica es bastante limitado. En consecuencia, la elección de qué rasgos se miden en un estudio determinado a menudo depende más de consideraciones generales sobre la importancia biológica del atributo y de cuán fácil es medirlo que de las evidencias directas que lo ligan a la eficacia biológica (ver Shipley et al. 2016). A nivel de especie, la mayoría de estudios que relacionan rasgos funcionales con tasas demográficas se han realizado en bosques tropicales, aprovechando su gran diversidad de especies (e.g., Poorter et al. 2008).

Existe una literatura muy extensa sobre rasgos funcionales en plantas y cuáles son las mejores maneras de medir cada uno de ellos (Pérez-Harguindeguy et al. 2013). Algunos de los rasgos funcionales más estudiados en ecología forestal incluyen la altura máxima de los árboles; la densidad de la madera; atributos de las hojas como la longevidad, el tamaño, la masa por unidad de área foliar o la concentración de nutrientes; características de las semillas; y rasgos relacionados con la arquitectura hidráulica como la relación entre la superficie de hojas y la superficie de albura que las soporta o parámetros de eficiencia y seguridad del sistema de transporte de agua (xilema). Estos rasgos permiten definir estrategias ecológicas y situar las distintas especies a lo largo de los gradientes de variación observados. Se sabe, por ejemplo, que las especies tienden a situarse en un continuo dentro de lo que se ha denominado el espectro de variación en la economía foliar, entre aquellas que tienen una elevada capacidad para adquirir recursos y obtener retornos rápidos de sus inversiones en nutrientes y biomasa (e.g., concentraciones de nutrientes y tasas de intercambio de gases elevadas, baja longevidad, elevada área específica foliar) y las que tienden más a conservar éstos recursos, con características opuestas (Wright et al. 2004). La creciente disponibilidad de grandes bases de datos a escala global que integran la información disponible sobre rasgos funcionales en plantas (e.g., TRY; Kattge et al. 2011) ha permitido analizar estos espectros de variación de manera conjunta y determinar que buena parte de la variabilidad en la forma y función de las plantas se puede resumir en dos ejes: la variación en la economía foliar y la variación en el tamaño de las plantas y sus partes (Díaz et al. 2016).

La fuerza (y también el reto) de utilizar el concepto de rasgo funcional en ecología reside en su potencial para conectar distintas escalas de análisis (Fig. 1). Una manera de formalizar la utilidad

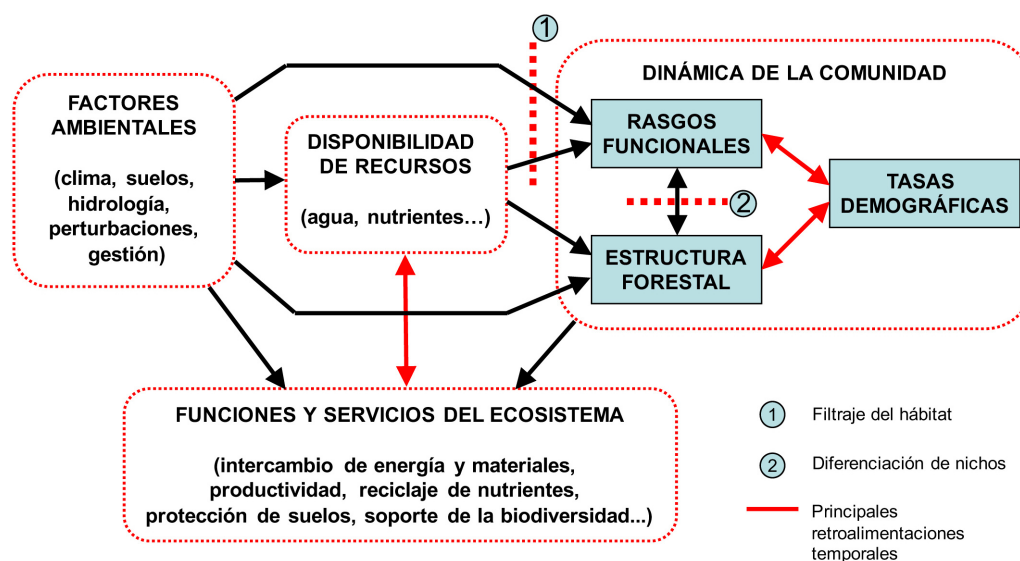


Figura 1. Representación esquemática para ilustrar cómo los rasgos funcionales responden a las condiciones ambientales y a la disponibilidad de recursos y cómo contribuyen al ensamblaje de las comunidades y cómo afectan a la dinámica forestal y las funciones del ecosistema. Las flechas indican relaciones direccionales, y las dobles flechas relaciones bidireccionales. Las flechas rojas destacan las principales retroalimentaciones temporales.

Figure 1. Schematic representation to illustrate how functional traits respond to environmental conditions and resource availability, how they contribute to the community assembly and how they affect the forest dynamics and ecosystem functions. Arrows indicate unidirectional relationships, and double arrows, bidirectional relationships. Red arrows highlight the main temporal feedbacks.

de dicho concepto en un contexto de cambios ambientales rápidos es distinguir entre lo que se ha denominado rasgos de respuesta y rasgos de efecto (Lavorel y Garnier 2002). Los primeros se refieren a la relación entre las características del ambiente y la distribución de rasgos que observamos en las comunidades vegetales (filtraje ambiental en un contexto de ensamblaje de comunidades); mientras que los segundos tendrían que ver con la relación entre la distribución de los atributos y el funcionamiento del ecosistema. En otras palabras, conocer los rasgos de respuesta nos debería ayudar a anticipar los cambios en la composición de las comunidades en respuesta a variaciones ambientales, mientras que conocer los rasgos de efecto nos permitiría predecir los impactos que dichos cambios en la composición tendrían en el funcionamiento de los ecosistemas. Un aspecto importante que ha recibido mucha atención en los últimos años es que a nivel de comunidad no sólo importa el valor promedio de los atributos relevantes (lo que se ha denominado la identidad funcional de la comunidad) si no también su variabilidad (entre especies), ya que ésta determina la diversidad funcional. Diversos estudios muestran la importancia de la diversidad funcional (complementariedad entre especies) en la productividad y capacidad de almacenamiento de carbono en los bosques (e.g., Ruiz-Benito et al. 2014).

Generalmente la aplicación del concepto de rasgo funcional en ecología de comunidades se hace utilizando valores promedio a nivel de especie. Sin embargo, es evidente que los rasgos funcionales varían dentro de las especies, tanto entre poblaciones como dentro de éstas (e.g., Messier et al. 2010). La relevancia de esta variabilidad es tanto mayor en un escenario de cambio global, ya que afecta a aspectos ecológicos y evolutivos tan importantes como el número e intensidad de las interacciones entre especies, el potencial evolutivo dentro de las poblaciones (Bolnick et al. 2011) o el balance entre adaptación local y plasticidad entre poblaciones (Valladares et al. 2014). En este sentido, la base de datos resultante del IEFEC ofrece una oportunidad única, ya que permite analizar por lo menos cuatro aspectos fundamentales: (1) ¿Cómo se distribuye la variabilidad de los rasgos funcionales entre distintos niveles de organización? (2) ¿Cómo varían los rasgos funcionales a nivel de población y comunidad a lo largo de gradientes ambientales? (3) ¿Hasta qué punto la coordinación entre rasgos funcionales (e.g., el espectro de variación en la economía foliar) se mantiene cuando la analizamos a distintos niveles de organización? (4) ¿Qué rasgos funcionales determinan las tasas demográficas de los bosques (crecimiento, mortalidad) y su productividad, y hasta qué punto la variabilidad de éstas se ve afectada por las diferencias intra-específicas en los rasgos funcionales?

Breve descripción del muestreo y las principales variables del Inventario Ecológico y Forestal de Cataluña

Muestreo de campo

El muestreo del IEFEC se llevó a cabo a lo largo de 10 años, desde 1989 hasta 1998 y supuso muestrear 10 644 parcelas dispuestas al azar sobre la superficie arbolada. Esta superficie estaba determinada por la primera versión del mapa de cubiertas del suelo de Cataluña del año 1993, que se hizo simultáneamente al IEFEC. En este inventario se consideró bosque cualquier superficie de terreno de al menos 500 m², con árboles de más de 5 cm de diámetro normal (dn), siempre que la fracción de cabida cubierta fuera como mínimo de un 5%.

El IEFEC fue más allá de los inventarios forestales clásicos como el Inventario Forestal Nacional español (<http://www.magrama.gob.es/es/biodiversidad/servicios/banco-datos-naturaleza/informacion-disponible/ifn3.a.spx>), el francés (<http://inventaire-forestier.ign.fr/spip/>) o el sueco (<https://www.slu.se/en/Collaborative-Centres-and-Projects/the-swedish-national-forest-inventory/>), que cuantifican los recursos existentes en número de pies, volumen con corteza e incremento del volumen con corteza como principales variables. El término ecológico de

este inventario implicó la medida de nuevas variables como la biomasa y producción de las cuatro fracciones aéreas de los árboles (madera del tronco, corteza del tronco, ramas y hojas); la concentración de carbono (C), nitrógeno (N), fósforo (P), azufre (S), calcio (Ca), magnesio (Mg) y potasio (K) para estas mismas fracciones; la edad de los árboles, la cantidad de hojarasca acumulada en el suelo, la masa por unidad de área foliar, la vida media de las hojas, etc.

Se distinguieron dos tipos de estaciones de muestreo: puntos (cuatro de cada cinco) donde se obtenía la información básica del bosque, y parcelas, (una de cada cinco) donde además se tomaban datos y se recogían muestras que se analizan para obtener estas variables ecológicas. En ambos tipos de estación de muestreo, habitualmente circulares y de radio fijo de 10 m, se anotaban las características topográficas, las coordenadas geográficas, signos de perturbaciones y de trabajos silvícolas recientes o antiguos, información del estado fitosanitario, datos de abundancia y composición del estrato arbustivo y de la regeneración. Se medían todos los pies de todos los árboles vivos de al menos cinco centímetros de diámetro normal (dn \geq 5 cm) y se anotaba la especie. Para algunos pies representativos de la o las especies dominantes, además se medía su altura y se tomaban testigos de madera o cores con barena de Pressler a 50 cm de la base del tronco. Las muestras se colocaban en una guía de madera para su posterior análisis en el laboratorio.

En las parcelas además se escogían árboles tipo, en general un representante al azar de cada clase diamétrica de 5 en 5 cm para la o las especies dominantes. Para cada uno se medía además el diámetro de la copa, el grosor de la corteza (con un calibre de corteza), el coeficiente de forma (medido con relascopio de Bitterlich) y se extraía un core como mínimo hasta el centro del tronco. Se contaban todas las ramas principales según el diámetro a la base del tronco en clases de 2 en 2 cm. Para alguno de estos árboles se cortaban entre 3 y 4 ramas de distintos diámetros y se pesaban en campo con dinamómetro. Se tomaban muestras de hojas, ramas terminales, corteza y madera para analizar el contenido de nutrientes en el laboratorio. Finalmente, se recogían cuatro muestras de hojarasca con un recipiente sin fondo de 25x25 cm, a 6 m de distancia del centro de la parcela en las cuatro direcciones (N, S, E y O) principales.

Material y métodos de laboratorio

En laboratorio había que llevar a cabo una serie de tareas para completar la información de las parcelas de muestreo. Estas se pueden resumir en los siguientes protocolos:

Medida de los anillos de crecimiento: los cores se dejaban secar al aire durante unos días y se pulían con papel de lija de distinto grano hasta conseguir una muestra que permitía distinguir con claridad los distintos anillos de crecimiento. La lectura de cada anillo se efectuaba con el sistema llamado CATRAS que consistía en un ordenador acoplado a una plataforma móvil donde se colocaba el core. Cada muestra se leía de fuera para dentro hasta llegar al centro. De los cores extraídos de los puntos de muestreo se medía sólo el crecimiento de los últimos cinco años, a partir del cual se calculaba el crecimiento corriente anual, mientras que los cores provenientes de las parcelas se leían enteros (hasta el centro). No hay datos para las especies *Quercus ilex* y *Q. suber* dada la dificultad de distinguir entre anillos de crecimiento verdaderos y falsos (Cherubini et al. 2003).

Concentración de nutrientes: las muestras de madera, corteza, ramas y hojas se pulverizaban en seco hasta obtener una muestra homogénea. De una submuestra anhidra (secada en la estufa a 75°C) y de peso conocido se determinaba la concentración de nutrientes. El C y N por cromatografía de combustión de gases en un analizador elemental C.E. INSTRUMENTS (Wigan, UK). El P, S, Mg, Ca y K se determinaba por Plasma Acoplado Inductivamente (ICP), en un espectrofotómetro Jobin Yvon JI-38 (Edison, USA).

Biomasa de ramas y hojas: se separaban todas las hojas de las ramas correspondientes, se secaban a la estufa a 80°C y se pesaban.

Vida media de las hojas: a partir de la rama en fresco y, lógicamente solo para las especies perennifolias, se separaban las cohortes de hojas por años. Se secaban a la estufa a 80°C durante al menos 24 horas y se pesaban. La vida media (años) era la media ponderada por la proporción de hojas de cada año.

Masa por unidad de área foliar (LMA, leaf mass per area): de una submuestra de hojas en la que se hallaban representadas todas las cohortes proporcionalmente a su abundancia se media (en fresco) la superficie que ocupaban mediante distintos procedimientos dependiendo del tipo de hoja. La submuestra se secaba a la estufa y se pesaba. El LMA se calculaba como el ratio entre la masa y la superficie de las hojas (en mg/cm²).

Densidad de madera y corteza: el volumen de la muestra en fresco se obtenía midiendo el desplazamiento provocado por la muestra en relación a un volumen de arena fina en una probeta graduada. El peso anhidro se obtenía después de secar la muestra en la estufa a 75°C durante al menos 24 horas. Para la madera, la muestra solía ser un core de manera cuyo volumen se determinaba midiendo la longitud y el diámetro del core con pie de rey. La densidad se calculaba en todos los casos como el ratio entre el peso seco y el volumen fresco de la muestra.

Las unidades y los tamaños de muestra para los principales rasgos funcionales por especies y grupos funcionales que se muestrearon y analizaron en el IEFEC se muestran en la **Tabla 1**.

La distribución de los rasgos funcionales de los bosques en Cataluña

En general la densidad de madera es mayor en las frondosas que en las coníferas (**Fig. 2a**) y es especialmente alta en encina y alcornoque. Los valores medios para el haya, en cambio, son parecidos a los de los pinos. Por lo que respecta a la altura media (**Fig. 2b**), los valores más altos corresponden al haya y a los robles temperados. Los pinos, con valores muy parecidos entre sí, tienen valores intermedios y, finalmente la encina y el alcornoque son las

que muestran valores medios más bajos. La masa por unidad de área foliar más baja (**Fig. 2c**) corresponde a las especies caducifolias, especialmente la del haya, seguida por los robles y por el alcornoque. En un término medio se encuentran las hojas de encina y, finalmente, las acículas de los pinos, con valores excepcionalmente altos en pino rodeno.

El tipo de bosque (esclerófilo, caducifolio o dominado por coníferas) explica una parte de las variaciones en la concentración de nutrientes de las hojas. Así, las concentraciones de nutrientes en hojas más altas corresponden a las especies de hoja caduca y la menor a las coníferas (**Fig. 3**). Por otra parte, la asignación de P respecto a N en las hojas es más alta en las coníferas que en esclerófilas y caducifolias. Estos resultados son análogos a los obtenidos para los bosques de norte-América (**Swenson y Weiser 2010**), aunque establecer comparaciones directas es difícil debido a las diferencias en los contextos geográficos y en la clasificación de las comunidades forestales utilizada en cada caso.

El patrón geográfico de algunos de los rasgos funcionales se muestra en la **Figura 4**. En general la distribución geográfica de estos rasgos funcionales tiene relación con el tipo de bosque dominante, la disponibilidad de agua y el crecimiento. En el apartado correspondiente a la estequiometría ecológica, que estudia como el balance de los elementos químicos y la energía afectan y están afectados por los organismos y sus interacciones en los ecosistemas, se dan más detalles sobre estas relaciones y el patrón geográfico para la concentración en hojas de nitrógeno, fósforo y potasio.

Aplicaciones del IEFEC a la ecología funcional

Distribución de los rasgos funcional entre niveles de organización y a lo largo de gradientes ambientales

Entender como la variación de los rasgos funcionales se distribuye entre niveles de organización ecológica y a lo largo de gradientes ambientales es un tema central en ecología de comunidades. En este sentido, el IEFEC ofrece una oportunidad única para incorporar un aspecto biológico fundamental pero poco estudiado todavía a escalas biogeográficas grandes: la variabilidad

Tabla 1. Unidades y número de parcelas por especies y grupos funcionales del IEFEC para los principales rasgos funcionales.

Table 1. Units and number of plots by species and functional types of IEFEC for the main functional traits.

Especie	Densidad		Altura (m)	LMA (mg/cm ²)	Edad (años)	Crecimiento corriente (mm)	madera			hojas		
	madera (g/cm ³)	corteza (g/cm ³)					Contenido (g/100g) de:			Contenido (g/100g) de:		
							N	P	K	N	P	K
<i>Abies alba</i>	76	24	4421	20	152	608	-	-	-	-	-	-
<i>Castanea sativa</i>	31	23	2819	0	71	160	24	24	24	21	19	19
<i>Fagus sylvatica</i>	124	45	3077	14	274	1334	44	43	43	38	25	25
<i>Pinus halepensis</i>	1002	362	17 943	142	1895	7171	212	169	169	417	292	292
<i>Pinus nigra</i>	827	240	10 938	121	1180	4118	196	157	157	276	234	234
<i>Pinus pinaster</i>	49	34	1057	3	164	261	22	21	21	33	19	19
<i>Pinus pinea</i>	145	58	2567	19	270	830	39	38	38	63	46	46
<i>Pinus sylvestris</i>	1252	369	20 648	226	1930	7756	314	232	233	392	322	322
<i>Pinus uncinata</i>	339	89	5630	66	541	2125	41	24	25	95	48	48
<i>Quercus ilex</i>	711	361	19 895	194	63	2447	248	230	230	439	271	271
<i>Quercus suber</i>	138	95	4113	5	16	121	67	68	68	111	67	67
Robles mediterráneos	471	132	7754	28	505	2419	89	73	73	95	61	61
Robles temperados	58	24	1086	4	111	447	15	15	15	13	7	7
Caducifolios	899	328	43 136	67	1330	5588	216	194	194	224	136	136
Coníferas	3705	1183	161 538	603	6166	22 934	834	648	650	1306	969	969
Esclerófilas	879	476	61 704	210	108	2667	326	308	308	581	350	350
Total	5483	1987	266 378	880	7604	31 189	1376	1150	1152	2111	1455	1455

LMA: Masa por unidad de área foliar; Crecimiento corriente es el crecimiento de radial medio de la madera de los últimos 5 años.

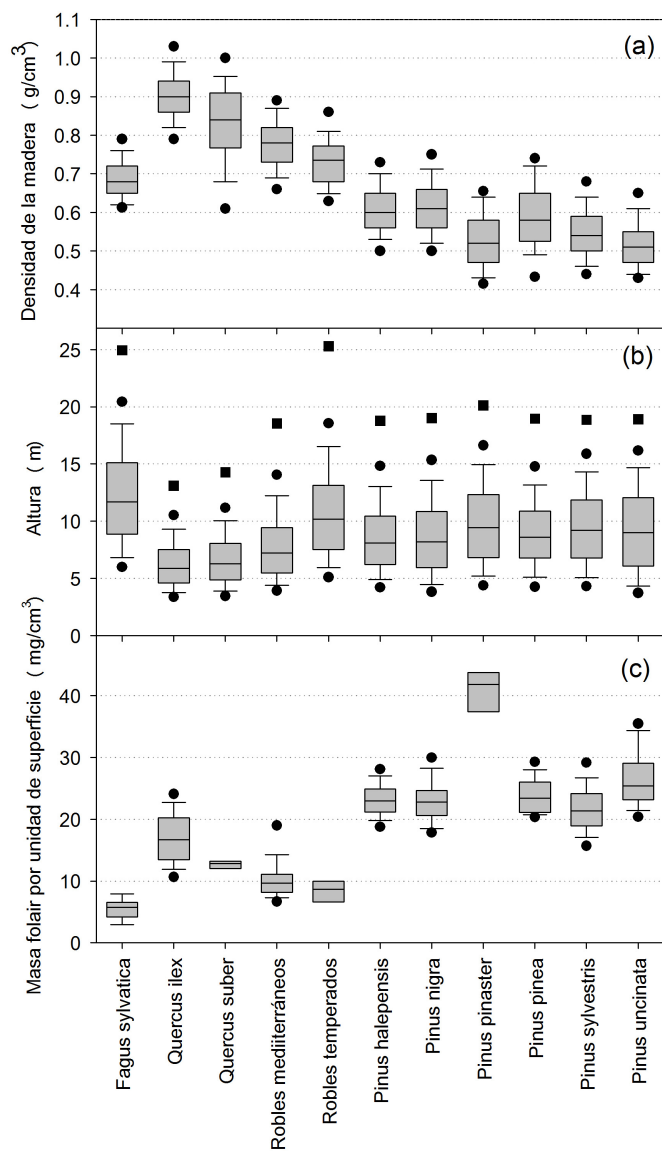


Figura 2. Gráfico de cajas y bigotes con: (a) densidad de la madera (g/cm^3), (b) altura (m) y (c) masa por unidad de superficie foliar (mg/cm^2) para las especies más abundantes en Cataluña. Para cada especie se indica la mediana, los cuartiles 25 y 75 y los percentiles 5 y 95. Para la altura se indica además con cuadrados el valor correspondiente al percentil 99 (i.e., altura máxima). Los robles mediterráneos incluyen a *Quercus faginea*, *Q. cerrioides* y *Q. humilis*, los robles temperados incluyen a *Q. petraea* y *Q. robur*. En la [tabla 1](#) se da el tamaño muestral para cada variable. Letras distintas indican diferencias significativas entre pares (Test posthoc de Tukey, $p=0.05$).

Figure 2. Boxplot with: (a) wood density (g/cm^3), (b) height (m) and (c) leaf mass area (mg/cm^2) for the most abundant species in Catalonia. For each species, the median, 25th and 75th quartile and the 5th and 95th percentiles are indicated. For height, square symbols indicate the 99th percentile (i.e., maximum height). Mediterranean oaks include *Quercus faginea*, *Q. cerrioides* and *Q. humilis*, temperate oaks include *Q. petraea* and *Q. robur*. The sample size is given in [table 1](#) for each variable. Different letters indicate significant differences between pairs (post hoc Tukey's test, $p=0.05$).

intra-específica en los rasgos funcionales. El trabajo de [Laforest-Lapointe et al. \(2014\)](#) con pino albar (*Pinus sylvestris*) es un claro ejemplo de la amplia variabilidad funcional que puede albergar una sola especie. En este trabajo los autores observan que los rasgos funcionales estudiados presentan coeficientes de variación de entre el 8 y el 24%, y que esta variabilidad es consistente a lo largo de gradientes climáticos y de estructura del bosque ([Laforest-Lapointe et al. 2014](#)).

[Vilà-Cabrera et al. \(2015\)](#) demuestran que la variabilidad intra-específica para las 13 especies más abundantes en los bosques

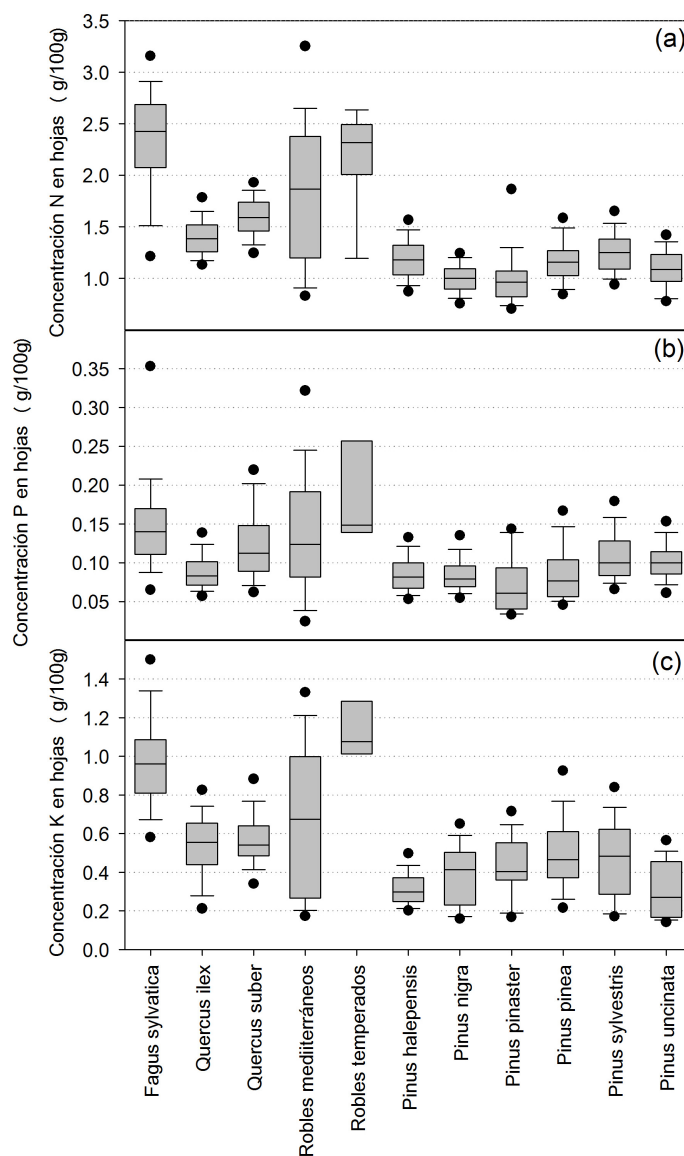


Figura 3. Gráfico de cajas y bigotes con el contenido ($g/100g$) en hojas de: (a) nitrógeno (N), (b) fósforo (P) y (c) potasio (K) para las especies más abundantes en Cataluña. Para cada especie se indica la mediana, los cuartiles 25 y 75 y los percentiles 5 y 95. Los robles mediterráneos incluyen a *Quercus faginea*, *Q. cerrioides* y *Q. humilis*, los robles temperados incluyen a *Q. petraea* y *Q. robur*. En la [tabla 1](#) se da el tamaño muestral para cada variable. Letras distintas indican diferencias significativas entre pares (Test posthoc de Tukey, $p=0.05$).

Figure 3. Boxplot with the content ($g/100g$) in leaves of: (a) nitrogen (N), (b) phosphorus (P) and (c) potassium (K) for the most abundant species in Catalonia. For each species, the median, 25th and 75th quartile and the 5th and 95th percentiles are indicated. Mediterranean oaks include *Quercus faginea*, *Q. cerrioides* and *Q. humilis*, temperate oaks include *Q. petraea* and *Q. robur*. The sample size is given in [table 1](#) for each variable. Different letters indicate significant differences between pairs (post hoc Tukey's test, $p=0.05$).

de Cataluña contribuye de manera muy relevante sobre la variación total en la altura máxima de los árboles, la densidad de la madera, la masa por unidad de superficie foliar y el contenido de nitrógeno en las hojas. Cuando en los análisis se incluye la variación debida a las diferencias funcionales entre angiospermas y gimnospermas, se observa que, lógicamente, la mayor parte de variabilidad se explica por las diferencias entre estos dos grupos. Sin embargo, dentro de cada grupo la variabilidad intra-específica resulta ser mayor que la variabilidad entre especies. Por otra parte, actualmente se está llevando a cabo un estudio a nivel de comunidad. En este trabajo, se

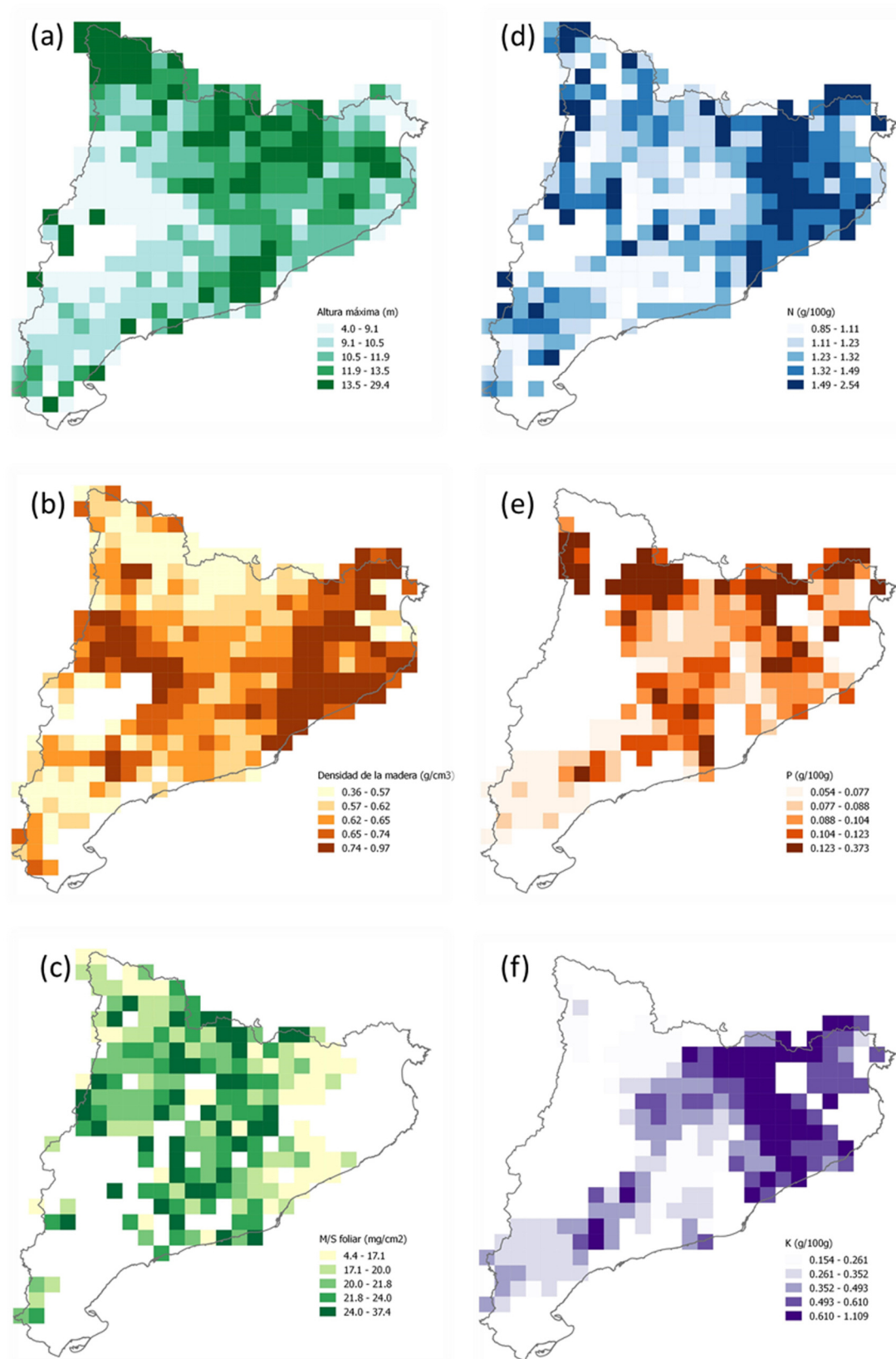


Figura 4. Mapas a 10x10 km de la distribución de: (a) la altura máxima (m); (b) la densidad de la madera (g/cm³); (c) la masa por unida de superficie foliar (mg/cm²) y de la concentración foliar (g/100 g) de: (d) Nitrógeno; (e) Fósforo y (f) Potasio.

Figure 4. Distribution maps at 10 km resolution of: (a) maximum height (m); (B) wood density (g/cm³); (C) leaf mass area (mg/cm²) and foliar concentration (g / 100 g) of: (d) nitrogen; (e) phosphorus and (f) potassium.

observa que el componente intra-específico contribuye de manera relevante sobre la variación de la identidad y diversidad funcionales de estos rasgos entre comunidades (Vilà-Cabrera et al. datos sin publicar). Estos resultados concuerdan con un meta-análisis reciente que concluye que, globalmente, la variabilidad intra-específica explica alrededor de un tercio (en promedio) de la variabilidad total de los rasgos funcionales entre comunidades (Siefert et al.

2015), y muestran que la variabilidad intra-específica no puede ser ignorada a la hora de entender los procesos de filtraje de las especies y el ensamblaje de las comunidades a lo largo de gradientes ambientales.

Los resultados anteriores muestran que las especies forestales contienen suficiente variación en sus rasgos funcionales para explotar un amplio abanico de condiciones ecológicas. En efecto, la

estructura forestal y en menor medida las condiciones climáticas explican parte de la variabilidad funcional del pino albar a lo largo de su distribución en Cataluña (Laforest-Lapointe et al. 2014). En este contexto, cambios en los valores de los rasgos a lo largo de gradientes ambientales sería consistente con un rol importante del filtraje ambiental (Fig. 1). Sin embargo, cuando se analizan las 13 especies más abundantes en Cataluña solo la altura máxima parece estar claramente bajo control de las condiciones climáticas y la estructura forestal, mientras que estos gradientes ambientales explican menos del 5% de la variabilidad total de los otros tres rasgos (Vilà-Cabrera et al. 2015). Consistentemente, a nivel de comunidad los cambios direccionales en los valores de los rasgos a lo largo de los gradientes de clima y estructura forestal parecen estar gobernados por cambios en la composición de las especies más que por la variabilidad intra-específica entre comunidades (Vilà-Cabrera et al. datos sin publicar). Claramente, estos resultados indican que otros procesos deben subyacer a la importante variabilidad intra-específica observada. Factores abióticos tales como las condiciones edáficas y micro-ambientales (Russo et al. 2008; Cornwell y Ackerly, 2009), factores bióticos como la competencia entre especies o entre individuos de la misma especie, así como la variabilidad genética y la adaptación local (Kremer et al. 2014) podrían ser procesos dominantes sobre la variabilidad de los rasgos entre y dentro de las poblaciones y, consecuentemente, entre las comunidades.

Incorporando la variabilidad intra-específica en la coordinación de los rasgos funcionales entre especies

Se han dedicado muchos esfuerzos al estudio de la coordinación y compensaciones (*tradeoffs*) entre rasgos funcionales a nivel inter-específico. Estos trabajos han permitido definir estrategias ecológicas generales en el uso de los recursos de las especies y en relación a las condiciones ambientales de sus hábitats (ver siguiente sección). Sin embargo, la validación de estos patrones entre poblaciones de una misma especie y el papel de la variabilidad intra-específica han sido obviados en muchos trabajos. El IEFC ha permitido incorporar el componente intra-específico en la descripción e interpretación de las relaciones entre los rasgos funcionales en el marco de las grandes estrategias ecológicas de los árboles.

El trabajo de Laforest-Lapointe et al. (2014) con el pino albar evidencia que las relaciones entre rasgos funcionales que se observan a nivel inter-específico no se conservan necesariamente a nivel intra-específico. Los autores atribuyen estas diferencias a diferencias de edad entre las distintas poblaciones de la especie y a la variabilidad en la disponibilidad de recursos a lo largo de gradientes ambientales (Laforest-Lapointe et al. 2014). Estas observaciones a nivel intra-específico son consistentes con los resultados de la Vilà-Cabrera et al. (2015) para las 13 especies forestales principales en Cataluña. En este trabajo, los autores incorporan la variabilidad intra-específica en el estudio de la coordinación de los rasgos funcionales entre especies. Cuando las relaciones entre rasgos se evalúan conjuntamente para todas las especies y poblaciones los resultados son consistentes con las relaciones generalmente observadas entre especies. Sin embargo, las dimensiones dominantes de variación funcional entre especies no se conservan necesariamente cuando son evaluadas a distintas escalas ecológicas (Funk y Cornwell 2013). Concretamente, dentro de los dos grandes grupos estudiados (angiospermas y gimnospermas) los ejes principales de variación son a nivel de toda la planta y distintos a los patrones normalmente observados entre especies (Vilà-Cabrera et al. 2015). En general, los resultados de estos trabajos resaltan la necesidad de incorporar la variabilidad intra-específica en estudios de coordinación entre rasgos funcionales, particularmente para integrar rasgos a nivel de hoja con rasgos a nivel de individuo en la definición de estrategias generales en el uso de los recursos (cf. Díaz et al. 2016).

Los rasgos funcionales como determinantes de la dinámica forestal y función del ecosistema

Uno de los grandes retos de la ecología del cambio global es revelar el potencial de los rasgos funcionales para conectar proce-

dos a distintas escalas ecológicas, desde el organismo al ecosistema o la biosfera en su conjunto. En este sentido, no solamente importa evaluar cómo los rasgos funcionales responden a las condiciones ambientales y contribuyen al ensamblaje de las comunidades (ver sección anterior), sino que también es clave estudiar su efecto sobre la dinámica forestal y las funciones del ecosistema (Fig. 1). Como ya se ha comentado en la sección anterior, la gran novedad del IEFC radica en su potencial para combinar información clásica de inventario forestal (demografía, producción, etc.) con información funcional de las especies y sus poblaciones. Así pues, el IEFC permite relacionar la variabilidad espacial en las condiciones ambientales y los rasgos funcionales con los patrones espaciales en la demografía y funcionamiento de los ecosistemas forestales.

Cada vez existen más datos sobre la relación entre rasgos funcionales y demografía de árboles a escalas geográficas amplias (Godoy et al. 2015), aunque muchos de estos estudios son recientes. Uno de los primeros trabajos para sistemas templados se realizó combinando datos del IEFC con datos del Inventario Forestal Nacional Español (Martínez-Vilalta et al. 2010). En este trabajo los autores estudian las relaciones inter-específicas entre rasgos funcionales, tasas demográficas y el nicho climático para las 44 especies más abundantes en España. Los resultados muestran que la altura máxima y la densidad de madera son los dos rasgos más relevantes para predecir los patrones de mortalidad y crecimiento de las especies, independientemente de las relaciones filogenéticas entre ellas y de su nicho climático (Martínez-Vilalta et al. 2010).

La incorporación de información sobre rasgos funcionales y su variabilidad intra-específica en el IEFC está permitiendo evaluar el efecto de los rasgos funcionales sobre el crecimiento de las especies a lo largo de su distribución, así como su contribución a la productividad a nivel de comunidad. Laforest-Lapointe et al. (2014) estudiaron en qué grado el crecimiento radial del pino albar está mediado por la respuesta de los rasgos funcionales a las condiciones climáticas y la estructura del bosque. Aunque la variabilidad en el clima, la estructura forestal y la edad del rodal son los principales determinantes del crecimiento del pino albar a nivel de parcela, los autores observan que alrededor del 10% de variabilidad explicada por el modelo es atribuible al efecto mediador de los rasgos funcionales (Laforest-Lapointe et al. 2014). Por otra parte, resultados preliminares sugieren que el efecto de la identidad y diversidad funcionales de las comunidades sobre la productividad del bosque depende notablemente de la variabilidad intra-específica entre comunidades. Como se ha comentado en la sección anterior, el proceso de ensamblaje de las comunidades parece actuar predominantemente a nivel de especie a través de filtros macro-ambientales (e.g. clima) mientras que otros filtros más locales pero aún poco conocidos parecen estar actuando a nivel intra-específico. Sin embargo, la variación de los rasgos funcionales dentro de las especies parece tener un papel importante como determinante de la productividad a nivel de comunidad (Vilà-Cabrera, datos sin publicar). Conjuntamente, los resultados de estos trabajos sugieren que desentrañar las causas y las consecuencias de la variación funcional dentro de las especies será fundamental para conectar procesos a distintas escalas ecológicas.

Dendrocronología para estudiar el crecimiento de especies forestales

La obtención de testigos de madera en una proporción sustancial de las parcelas de muestreo del IEFC permite estudios detallados de la variabilidad espacio-temporal del crecimiento forestal. Respecto a los inventarios forestales típicos, este muestreo presenta la ventaja que no requiere inventarios consecutivos (cf. apartado anterior) y, además, posibilita el estudio del crecimiento forestal con una resolución temporal anual. Un ejemplo de aplicación de estos datos son los estudios realizados por Vilà y colaboradores en los que se relaciona la riqueza de especies con la producción de madera en pinares (Vilà et al. 2003) y con la acumulación de hojarasca en los bosques catalanes (Vilà et al. 2004). La

existencia de una relación positiva entre la riqueza de especies y la producción de madera en bosques mediterráneos fue confirmada posteriormente utilizando los datos de muestreos consecutivos del Inventario Forestal Nacional (IFN 2 vs. IFN 3), también para Cataluña (Vilà et al. 2007).

En lo que respecta a estudios más puramente dendroecológicos, una limitación importante tiene que ver con las diferencias entre especies en la facilidad de identificar y analizar sus anillos de crecimiento. De las especies forestales principales muestreadas (Tabla 1) se dispone de series de crecimiento anual fiables y espacialmente representativas para todas las especies excepto la encina y el alcornoque. Otro aspecto importante a tener en cuenta es que el muestreo del IEFN no seleccionaba árboles aislados más o menos libres de competencia, como es habitual en dendrocronología, si no que se realizaba al azar entre árboles representativos de cada clase diametral de la (o las) especie dominante en cada parcela. Este hecho dificulta la separación de los efectos climáticos en el crecimiento de los relacionados con cambios en la estructura forestal, pero en contrapartida permite describir de una manera estadísticamente representativa y robusta los patrones de crecimiento de las especies muestreadas y su variación espacial (ver Gómez-Aparicio et al. 2011 para una aproximación similar basada en datos de inventario).

De momento los estudios dendroecológicos con los datos del IEFN se han centrado en una sola especie, el pino albar (*P. sylvestris*), dada su abundancia en Cataluña (se muestrearon cuatro o más cores en 393 parcelas) y la amplitud geográfica y climática de su distribución, lo cual aporta riqueza al análisis de los patrones espaciales. En un primer estudio se evidenció que el crecimiento radial del pino albar responde a la interacción de la temperatura con la disponibilidad de agua, y que esta interacción es distinta en función de la zona climática donde se hallan las poblaciones (Martínez-Vilalta et al. 2008). Mientras que en regiones húmedas la relación entre la temperatura y el crecimiento es positiva en años húmedos y negativa en años secos, en zonas más secas los años cálidos siempre resultan en una reducción del crecimiento, independientemente de la disponibilidad hídrica. Así mismo, este trabajo mostró que la tendencia a mayores crecimientos observada durante la mayor parte del siglo XX se revierte a partir de los años 1970, coincidiendo con una reducción progresiva en la disponibilidad hídrica. En un segundo trabajo se profundizó en los determinantes del crecimiento radial del pino albar a nivel de individuo y parcela, haciendo especial hincapié en la respuesta del crecimiento a la sequía ocurrida en 1985-1986 (Martínez-Vilalta et al. 2012). Los resultados mostraron que esta respuesta dependía más de las características individuales de los árboles, como de su edad y crecimiento previo, y en menor medida de características de las parcelas, que de las condiciones climáticas locales. La sequía indujo mayores reducciones en el crecimiento de los árboles más vigorosos, aunque éstos mantuvieron crecimientos mayores que el resto de árboles tanto durante como después de la sequía. Los árboles más viejos presentaron menor capacidad de volver a las tasas de crecimiento que tenían antes de la sequía (menor resiliencia). A nivel de parcela, los efectos de la sequía fueron mayores donde las áreas basales y las riquezas eran elevadas, enfatizando la importancia de la competencia por los recursos.

Relaciones estequiométricas en el contenido de nutrientes en hojas a lo largo de gradientes ambientales

El análisis de los principales nutrientes en las cuatro fracciones aéreas de los árboles para una de cada cinco estaciones de muestreo ha permitido estudiar las relaciones estequiométricas de los nutrientes por especie y por grupos funcionales y relacionarla con el clima y la estructura y función de los ecosistemas. En concreto, en los bosques de Cataluña, se ha visto que la concentración foliar de nutrientes aumenta y la relación C:nutrientes disminuye de sur a norte. Este gradiente va en paralelo a un aumento de la precipitación anual y una disminución de la temperatura media anual, como se espera en un clima mediterráneo, donde la disponibilidad

de agua es el factor más limitante para la absorción de nutrientes (Sardans et al. 2011). Estos resultados son consistentes con la hipótesis según la cual una mayor disponibilidad de agua, que influye en la productividad, se relaciona con una baja relación N:P. Los resultados obtenidos también están en consonancia con la hipótesis según la cual los suelos más antiguos son suelos más pobres en fósforo que los suelos formados más recientemente (Walker y Syers 1976), como los de los Pirineos situados al norte. Pero otros factores tales como las propiedades químicas del suelo y la roca madre, la filogenia y diferentes orígenes históricos de los bosques también tienen sus efectos. Por último, factores antropogénicos como la contaminación pueden llegar a ser más importantes que los anteriormente mencionados (Nikula et al. 2010), especialmente en los bosques cercanos a zonas industriales.

En Sardans et al. (2012) se estudiaron las relaciones estequiométricas del K, ya que es un elemento clave para el ajuste osmótico de las células de la planta, el control estomático y la eficiencia en el uso del agua (Egilla et al. 2005). Los resultados muestran que la estequiometría del K está fuertemente correlacionada con la disponibilidad de agua, puesto que la absorción de K está más determinada por la disponibilidad de agua que la absorción de N y P. Diferencias estequiométricas que implican al K están relacionadas con la respuesta de la planta a la sequía y con el crecimiento. Por lo tanto el K juega un papel clave, junto con N y P, en la respuesta de las plantas a gradientes climáticos y mejora el crecimiento y la adaptación al estrés hídrico a lo largo de gradientes espaciales y temporales (estaciones).

Finalmente, en Sardans y Peñuelas (2015) se mostró que con el paso del tiempo en los bosques catalanes se acumula más P que N en la biomasa aérea. Esto es principalmente debido a la mayor capacidad de la madera para almacenar P, una diferencia que se acentúa al aumentar la biomasa aérea. Por otra parte, se mostró que las especies de crecimiento lento tienen una mayor capacidad para almacenar P en la biomasa aérea que las especies pioneras y de crecimiento rápido. Estos resultados sugieren que en los ecosistemas donde el P es el elemento más limitante, los árboles tienden a almacenar más P que otros elementos al aumentar de tamaño y que este proceso es más evidente en las especies más longevas, de crecimiento lento y de estadios avanzados de la sucesión. El P se almacena principalmente en la madera, minimizando al máximo las pérdidas y reduciendo así su disponibilidad para los competidores.

Hacia una biogeografía funcional: potencialidades y retos

La disponibilidad creciente de grandes bases de datos de rasgos funcionales permite pensar en una biogeografía funcional que incorpore la diversidad de rasgos funcionales y su variación a lo largo de gradientes ambientales a la biogeografía clásica, basada en el concepto de especie (Swenson y Weiser 2010; Violle et al. 2014). Esta nueva disciplina debería mejorar nuestra capacidad para describir y mapear las variaciones espaciales en la diversidad funcional de las comunidades bióticas, comprender los procesos que determinan y mantienen dicha diversidad, y predecir las respuestas de los ecosistemas a cambios ambientales (e.g., Hawkins et al. 2014). Evidentemente no se trata de abandonar el concepto de especie en este tipo de estudios, si no de enriquecerlo en por lo menos dos aspectos importantes. En primer lugar, el hecho obvio de que no todas las especies son funcionalmente equivalentes ni contribuyen igualmente a la diversidad funcional. En segundo lugar, que tampoco los individuos ni las poblaciones de una especie son funcionalmente equivalentes ni contribuyen de igual modo a la diversidad funcional. La estructura de la variabilidad espacial de los rasgos funcionales es compleja y jerárquica, y la contribución de la variabilidad intra-específica no puede ignorarse, por lo menos a escalas espaciales relativamente pequeñas (Albert et al. 2011). En este segundo aspecto, la contribución de bases de datos espacialmente distribuidas, como la del IEFN, es especialmente prometedora. Sin embargo, una

limitación importante del IEFC en este sentido es que no incluye información edáfica, a diferencia de otros grandes inventarios forestales (e.g., el FIA en Estados Unidos, <http://www.fia.fs.fed.us/> o el INFyS en Méjico, <http://www.cnf.gob.mx:8090/snif/portal/infys>).

Un reto importante a la hora de utilizar las grandes bases de datos de rasgos funcionales existentes es que éstas son necesariamente incompletas y con datos muy dispersos (no se midieron la mayor parte de combinaciones de rasgos y casos). En estas situaciones, la aplicación de los métodos clásicos para tratar con datos faltantes (e.g., la eliminación de los casos incompletos) resulta en enormes pérdidas de información. Por ejemplo, en el caso del IEFC y si tomamos en consideración los cuatro rasgos más utilizados (altura máxima de los árboles, densidad de la madera, masa por unidad de superficie foliar, y concentración de N en las hojas), el número de parcelas donde fueron medidos todos ellos es de 690, apenas un 13% del total de parcelas para las que se dispone de medidas de por lo menos dos de los rasgos anteriores (R. Poyatos, datos no publicados). ¿Cuál es la mejor manera de 'rellenar' la base de datos del IEFC aprovechando al máximo la información disponible? Estadísticamente, se trata de un problema de imputación de datos faltantes. Existe un interés creciente en estas metodologías en el ámbito de la ecología funcional, aunque hasta ahora el énfasis se ha puesto en la imputación de valores a nivel de especie aprovechando la información filogenética (Swenson 2014; Schrod et al. 2015), más que en el componente geográfico (nivel de parcela). Actualmente se está trabajando en la imputación de datos faltantes de la base de datos del IEFC utilizando metodologías tipo MICE (Penone et al. 2014), las cuales permiten mantener la estructura de covarianzas de los datos originales (es decir, las relaciones entre rasgos funcionales). El objetivo final es disponer de una base de datos 'completa' y verosímil que se pueda utilizar para mapear la variabilidad espacial de los rasgos funcionales y para parametrizar modelos dinámicos que permitan proyectar el funcionamiento de los bosques bajo distintos escenarios climáticos.

Agradecimientos

A todos las personas que hicieron posible el IEFC. Muchos de los aspectos discutidos en este artículo se han desarrollado en el marco del proyecto 'Una aproximación a la dinámica y funcionamiento de los bosques basada en los atributos funcionales: implicaciones para los servicios ecosistémicos' (CGL2013-46808-R).

Referencias

- Albert, C.H., Grassein, F., Schurr, F.M., Vieilledent, G., Violle, C. 2011. When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 13: 217–225.
- Bolnick, D.I., Amarasekare, P., Araújo, M.S., Bürger, R., Levine, J.M., Novak, M., Rudolf, V.H.W., Schreiber, S.J., Urban, M.C., Vasseur, D.A. 2011. Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends in ecology and evolution* 26: 183–192.
- Cherubini, P., Gartner, B.L., Tognetti, R. et al. 2003. Identification, measurement and interpretation of tree rings in woody species from mediterranean climates. *Biological Reviews* 78, pp. 119–148.
- Cornwell, W.K., Ackerly, D.D. 2009. Community assembly and shifts in the distribution of functional trait values across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs* 79: 109–126.
- Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J.H.C., Wright, I.J., Lavorel, S., Dray, S., Reu, B., Kleyer, M., Wirth, C., Prentice, I.C., et al. 2016. The global spectrum of plant form and function. *Nature* 529: 167–171.
- Egilla, J.N., Davies, F.T., Boutton, T.W., 2005. Drought stress influences leaf water content, photosynthesis, and water-use-efficiency of *Hibiscus rosa-sinensis* at three potassium concentrations. *Photosynthetica* 43, 135–140.
- Funk, J.L., Cornwell, W.K. 2013. Leaf traits within communities: Context may affect the mapping of traits to function. *Ecology* 94: 1893–1897.
- Godoy, O., Rueda, M., Hawkins, B.A. 2015. Functional determinants of forest recruitment over broad scales. *Global Ecology and Biogeography* 24: 192–202.
- Gómez-Aparicio, L., García-Valdés, R., Ruiz-Benito, P., Zavala, M.A. 2011. Disentangling the relative importance of climate, size and competition on tree growth in Iberian forests: implications for forest management under global change. *Global Change Biology* 17: 2400–2414.
- Hawkins, B.A., Rueda, M., Rangel, T.F., Field, R., DinizFilho, J.A.F. 2014. Community phylogenetics at the biogeographical scale: cold tolerance, niche conservatism and the structure of North American forests. *Journal of Biogeography* 41: 23–38.
- Ibáñez, J.J., Vayreda, J., Mata, T., Gracia, C. 2005. *Indicadores ecológicos en el marco del tercer inventario forestal nacional*. Tarragona. Dirección general para la Biodiversidad. 107 pp.
- Kattge, J., Díaz, S., Lavorel, S., Prentice, I.C., Leadley, P., Bönsch, G., Garnier, E., Westoby, M., Reich, P.B., Wright, I.J., et al. 2011. TRY – a global database of plant traits. *Global Change Biology* 17: 2905–2935.
- Kremer, A., Potts, B.M., Delzon, S. 2014. Genetic divergence in forest trees: understanding the consequences of climate change. *Functional Ecology* 28: 22–36.
- Laforest-Lapointe, I., Martínez-Vilalta, J., Retana, J. 2014. Intraspecific variability in functional traits matters: case study of Scots pine. *Oecologia* 175: 1337–1348.
- Lavorel, S., Garnier, E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16: 545–556.
- Martínez-Vilalta, J., López, B.C., Adell, N., Badiella, L., Ninyerola, M. 2008. Twentieth century increase of Scots pine radial growth in NE Spain shows strong climate interactions. *Global Change Biology* 14: 2868–2881.
- Martínez-Vilalta, J., Mencuccini, M., Vayreda, J., Retana, J. 2010. Interspecific variation in functional traits, not climatic differences among species ranges, determines demographic rates across 44 temperate and Mediterranean tree species. *Journal of Ecology* 98: 1462–1475.
- Martínez-Vilalta, J., López, B.C., Loepfe, L., Lloret, F. 2012. Stand- and tree-level determinants of the drought response of Scots pine radial growth. *Oecologia* 168: 877–888.
- McGill, B., Enquist, B., Weiher, E., Westoby, M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 178–185.
- Messier, J., McGill, B.J., Lechowicz, M.J. 2010. How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology. *Ecology Letters* 13: 838–848.
- Nikula, S., Vapaavuori, E., Manninen, S. 2010. Urbanization-related changes in European aspen (*Populus tremula* L.): leaf traits and litter decomposition. *Environmental Pollution* 158: 2132–2142.
- Penone, C., Davidson, A.D., Shoemaker, K.T., Di Marco, M., Rondinini, C., Brooks, T.M., Young, B.E., Graham, C.H., Costa, G.C. 2014. Imputation of missing data in life-history trait datasets: which approach performs the best? *Methods in Ecology and Evolution* 5: 961–970.
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jau-reguiberry, P., Bret-Harte, M.S., Cornwell, W.K., Craine, J.M., Gurvich, D.E., et al. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61: 167–234.
- Poorter, L., Wright, S.J., Paz, H., Ackerly, D.D., Condit, R., Ibarra-Manríquez, G., Harms, K.E., Licona, J.C., Martínez-Ramos, M., Mazer, S.J., Muller-Landau, H.C., Peña-Claros, M., Webb, C.O., Wright, I.J. 2008. Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests. *Ecology* 89: 1908–1920.
- Ruiz-Benito, P., Gómez-Aparicio, L., Paquette, A., Messier, C., Kattge, J., Zavala, M.A. 2014. Diversity increases carbon storage and tree productivity in Spanish forests. *Global Ecology and Biogeography* 23: 311–322.
- Russo, S. E., Brown, P., Tan, S., Davies, S.J. 2008. Interspecific demographic trade-offs and soil-related habitat associations of tree species along resource gradients. *Journal of Ecology* 96: 192–203.
- Sardans, J., Rivas-Ubach, A., Peñuelas, J. 2011. Factors affecting nutrient concentration and stoichiometry of forest trees in Catalonia (NE Spain). *Forest Ecology and Management* 262, 2024–2034.
- Sardans, J., Peñuelas, J., Coll, M., Vayreda, J., Rivas-Ubach, A. 2012. Stoichiometry of potassium is largely determined by water availability and growth in Catalanian forests. *Functional Ecology* 6, 1077–1089.
- Sardans, J., Peñuelas, J. 2015. Trees increase their P:N ratio with size. *Global Ecology and Biogeography* 24, 147–156.
- Schrod, F., Kattge, J., Shan, H., Fazayeli, F., Joswig, J., Banerjee, A., Reichstein, M., Bönsch, G., Díaz, S., Dickie, J., et al. 2015. BHPMF – a hierarchical Bayesian approach to gap-filling and trait prediction for

- macroecology and functional biogeography. *Global Ecology and Biogeography*: n/a–n/a.
- ShIPLEY, B., De Bello, F., Cornelissen, J.H.C. et al. 2016. Reinforcing loose foundation stones in trait-based plant ecology. *Oecologia* 180: 923.
- Siefert, A., Violle, C., Chalmandrier, L., Albert, C.H., Taudiere, A., Fajardo, A., Aarssen, L.W., Baraloto, C., Carlucci, M.B., Cianciaruso, M.V., de L. Dantas, V., de Bello, F., Duarte, L.D.S., Fonseca, C.R., Freschet, G.T., Gaucherand, S., Gross, N., Hikosaka, K., Jackson, B., Jung, V., Kamiyama, C., Katabuchi, M., Kembel, S.W., Kichenin, E., Kraft, N.J.B., Lagerström, A., Bagousse-Pinguet, Y.L., Li, Y., Mason, N., Messier, J., Nakashizuka, T., Overton, J. McC., Peltzer, D.A., Pérez-Ramos, I.M., Pillar, V.D., Prentice, H.C., Richardson, S., Sasaki, T., Schamp, B.S., Schöb, C., Shipley, B., Sundqvist, M., Sykes, M.T., Vandewalle, M., Wardle, D.A. 2015. A global meta-analysis of the relative extent of in-traspecific trait variation in plant communities. *Ecology Letters* 18: 1406–1419.
- Swenson, N.G. 2014. Phylogenetic imputation of plant functional trait databases. *Ecography* 37: 105–110.
- Swenson, N.G., Weiser, M.D. 2010. Plant geography upon the basis of functional traits: an example from eastern North American trees. *Ecology* 91: 2234–2241.
- Valladares, F., Matesanz, S., Guilhaumon, F., Araújo, M.B., Balaguer, L., Benito-Garzon, M., Cornwell, W., Gianoli, E., van Kleunen, M., Naya, D.E., et al. 2014. The effects of phenotypic plasticity and local adaptation on forecasts of species range shifts under climate change. *Ecology Letters*: n/a–n/a.
- Vilà, M., Vayreda, J., Comas, L., Ibáñez, J.J., Mata, T., Obón, B. 2007. Species richness and wood production: a positive association in Mediterranean forests. *Ecology Letters* 10: 241–250.
- Vilà, M., Vayreda, J., Gracia, C., Ibáñez, J.J. 2003. Does tree diversity increase wood production in pine forests? *Oecologia* 135: 299–303.
- Vilà, M., Vayreda, J., Gracia, C., Ibáñez, J. 2004. Biodiversity correlates with regional patterns of forest litter pools. *Oecologia* 139: 641–646.
- Vilà-Cabrera, A., Martínez-Vilalta, J., Retana, J. 2015. Functional trait variation along environmental gradients in Temperate and Mediterranean trees. *Global Ecology and Biogeography* 24: 1377–1389.
- Violle, C., Navas, M.L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116: 882–892.
- Violle, C., Reich, P.B., Pacala, S.W., Enquist, B.J., Kattge, J. 2014. The emergence and promise of functional biogeography. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111: 13690–13696.
- Walker, T.W., Syers, J.K., 1976. The fate of phosphorus during pedogenesis. *Geoderma* 15, 1–19.
- Westoby, M., Wright, I.J. 2006. Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 261–268.
- Whittaker, R.H., Woodwell, G.M. 1969. Structure, production and diversity of the oak-pineforest of Brookhaven, New York. *Journal of Ecology* 57: 157–174.
- Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J.H.C., Diemer, M. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428: 821–827.