

Composición y diversidad funcional de plantas leñosas mediterráneas: desde la hoja a la comunidad

E. G. de la Riva^{1,*}

(1) Área de Ecología, Facultad de Ciencias, Universidad de Córdoba, 14071 Córdoba, España.

* Autor de correspondencia: E. García de la Riva [enga70@gmail.com]

> Recibido el 10 de mayo de 2016 - Aceptado el 29 de junio de 2016

de la Riva, E.G. 2016. Composición y diversidad funcional de plantas leñosas mediterráneas: desde la hoja a la comunidad. *Ecosistemas* 25(2): 101-105. Doi.: 10.7818/ECOS.2016.25-2.13.

Contexto de la tesis

Los estudios sobre ecología de comunidades en plantas generalmente se han abordado desde dos enfoques diferenciados. Por un lado, parte de ellos se han centrado en la diversidad de especies (May 1981). En cambio, otra corriente de la ecología ha destacado los aspectos funcionales y las características de las especies como indicadores de su ecología (Grime 1977). Los rasgos funcionales se pueden definir como las características de los organismos que permiten la adecuación de los mismos a un entorno dado. En este sentido, una de las principales ventajas que ofrece la aproximación funcional es la capacidad que tiene de abarcar tanto las interacciones existentes entre los individuos que componen una comunidad como la de éstos con su medio ambiente en un gran número de especies, permitiéndonos abordar cuestiones relacionadas con las estrategias funcionales que desarrollan las diferentes especies, los patrones de ensamblaje y distribución de especies a lo largo del paisaje o los procesos ecosistémicos que originan (Escudero y Valladares 2016).

Los diferentes capítulos de esta Tesis ilustran cómo el enfoque funcional puede ayudarnos a dilucidar la complejidad de los mecanismos ecológicos que operan en los ecosistemas, ayudándonos a su vez a comprender los servicios ecosistémicos subyacentes. En este sentido, un aumento del conocimiento basado en la aproximación funcional nos puede ayudar en la gestión de los servicios de los ecosistemas, por ejemplo en el contexto de la restauración ecológica o del cambio global, siendo aún un reto importante y que abre nuevas vías hacia enfoques más genéricos e integrados (Lavorel 2013). Esta tesis trata de generalizar y entender mejor las estrategias que desarrollan las diferentes especies para persistir en un ambiente determinado así como las reglas que gobiernan el proceso de ensamblaje de las comunidades de plantas leñosas mediterráneas en Andalucía (Fig. 1), desde el marco conceptual de la ecología funcional. Sin embargo, incluso dentro de un mismo grupo funcional, los patrones pueden variar en función de la escala de estudio (Funk y Cornwell 2013). Así pues, por un lado, se ha trabajado a lo largo de diferentes escalas que nos ayuden a comprender esos patrones generales (Fig. 2) y, por otro lado, se han cuantificado rasgos funcionales a nivel de toda la planta para tratar de abarcar

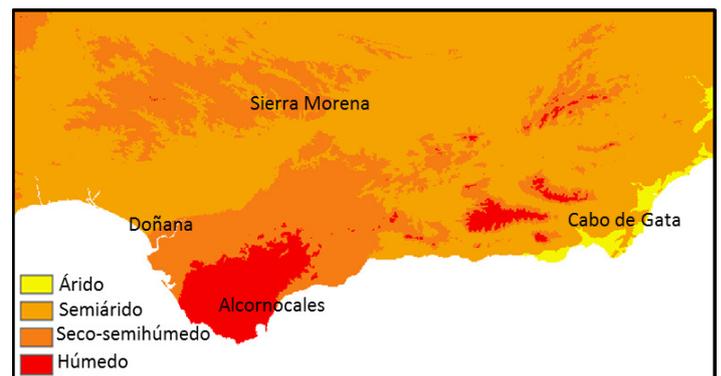


Figura 1. Localización de las cuatro zonas de estudio en la Región de Andalucía. El mapa de aridez ha sido generado con el software ArcGis 10.2 (Trabucco y Zomer 2009).

Figure 1. Location of the four study zones from Andalusia region. Aridity index map was generated in ArcGis software 10.2 (Trabucco y Zomer 2009).

todas las dimensiones posibles y permitirnos maximizar nuestra comprensión de dichos ecosistemas. Los objetivos principales de la tesis son: (i) analizar la variación de la estructura funcional y los mecanismos de ensamblaje de las comunidades de especies leñosas mediterráneas a diferentes escalas; (ii) analizar las estrategias funcionales, tanto a nivel de especie como de comunidad, a lo largo de gradientes ambientales. Específicamente, los objetivos de cada capítulo son:

1. La biomasa por unidad de área (LMA) es uno de los rasgos funcionales morfológicos más importantes, siendo un gran indicador del funcionamiento de las plantas. Sin embargo, existe cierta controversia sobre como el grosor o la densidad de la hoja determinan el LMA. En este capítulo se cuantifica dicha relación en especies leñosas mediterráneas, así como la relación entre estos rasgos funcionales y los tejidos anatómicos. Además se analiza cómo la disponibilidad de agua en el suelo condiciona la selección de especies con determinados rasgos foliares (tanto anatómicos como estructurales).

ECOLOGIA FUNCIONAL EN ESPECIES LEÑOSAS MEDITERRANEAS

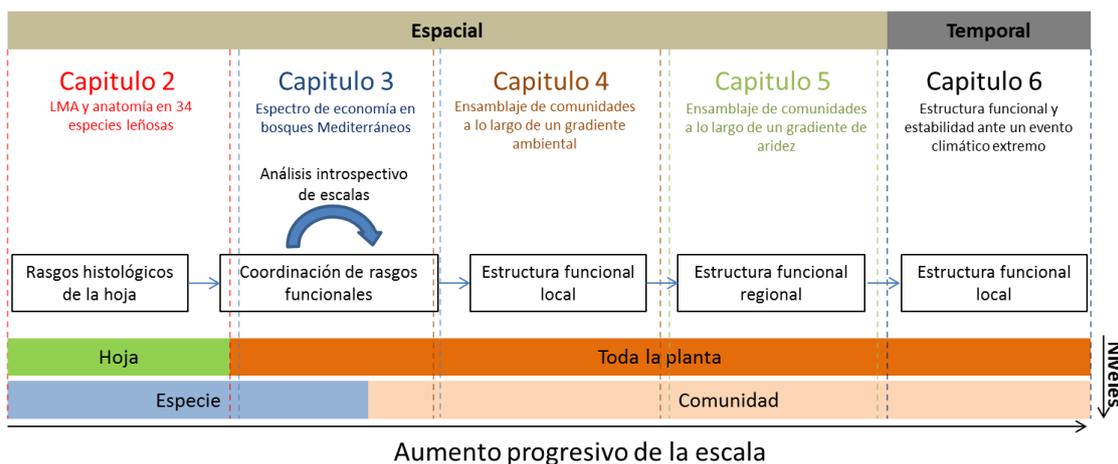


Figura 2. Esquema resumen del contenido de los seis capítulos que componen la presente tesis doctoral, indicando los diferentes niveles y escalas de trabajo a los que operan cada uno de ellos.

Figure 2. Summary of the content of the six chapters from the thesis. This scheme indicates the different levels and scales that operate on each chapter.

2. Uno de los ejes de especialización más conocidos relacionado con las estrategias ecológicas de las plantas, es el “espectro de economía” (Wright et al. 2004). Este eje (relacionado con la eficiencia en el uso de los recursos) ha sido ampliamente estudiado, especialmente a nivel de hoja. Sin embargo, la coordinación entre los rasgos funcionales de diferentes órganos (hoja, tallo y raíz) y la distribución de las especies a lo largo de dicho eje parece depender del bioma estudiado, existiendo gran discrepancia de resultados. En este capítulo se aborda la coordinación entre órganos a nivel de especie y de comunidad a lo largo de un gradiente ambiental local mediterráneo, así como su relación con otros rasgos funcionales asociados a otras estrategias ecológicas: competencia (altura de la planta) o establecimiento (peso de semilla). A su vez, comprobamos si los patrones obtenidos en el gradiente se mantienen en las especies que cohabitan en condiciones ambientales similares.

3. En este capítulo identificamos que factores ambientales del suelo (disponibilidad de agua y nutrientes) condicionan la distribución de especies y, por ende, la variación funcional de las comunidades a lo largo del gradiente ambiental local; además de cuantificar qué mecanismos (reemplazo de especies, cambios de dominancia o variación intraespecífica) determinan la variación de la estructura funcional de la comunidad a lo largo de dichos gradientes.

4. De acuerdo con uno de los enfoques principales de la tesis, aumentamos la escala tratando de entender en qué medida la estructura funcional de diferentes comunidades (a nivel de toda la planta) es sensible al gradiente de aridez regional. Además se analiza la variación del nicho funcional a lo largo del gradiente y se verifica si los patrones obtenidos a nivel de toda la planta se mantienen para los diferentes órganos por separado.

5. En este capítulo se evalúa la relación entre estructura funcional y los mecanismos de estabilidad (resistencia y resiliencia) de las comunidades de matorral en el Parque Nacional de Doñana, en respuesta a un evento climático extremo (sequía y frío) sucedido en el año 2005. Además de determinar la importancia de los patrones de regeneración en el mantenimiento de la estructura funcional tras la perturbación.

La estructura funcional en comunidades leñosas mediterráneas

En los diferentes capítulos que componen esta tesis, se ha constatado una amplia variación funcional a nivel de toda la planta a lo largo de los gradientes ambientales explorados, encontrándose una distribución no aleatoria de las especies en función de sus rasgos, como resultado de procesos evolutivos y de filtrado ambiental. Estos procesos determinan las estrategias funcionales predomi-

nantes en un ambiente dado y, por ende, la estructura funcional de las comunidades que conforman las distintas especies.

A lo largo de los diferentes niveles jerárquicos analizados, desde la anatomía foliar hasta el nivel de comunidad (Fig. 3), los resultados obtenidos son congruentes con lo que cabría esperar de acuerdo con el eje de variación conocido como “espectro de economía” (Wright et al. 2004). En un extremo predominan las especies caducifolias (p.ej. *Ulmus minor*) así como algunas perennifolias presentes en las zonas más húmedas (p.ej. *Nerium oleander*), con rasgos funcionales típicos de especies de crecimiento más rápido que invierten en tejidos poco densos, de vida más corta y con una elevada tasa de renovación de nutrientes (ver Fig. 4). Estas especies emplean la mayor parte de su estructura en tejidos fotosintéticos (Pyankov et al. 1999), permitiéndoles ser más competitivas cuando las condiciones ambientales son favorables. En el otro extremo del gradiente ambiental se encuentran especies de porte arbustivo (p.ej. *Cistus albidus*) o arbóreo-arbustivo (p.ej. *Arbutus unedo*) con características típicas de especies de crecimiento lento con menores tasas de inversión y renovación de nutrientes. Dichas especies, además de invertir gran parte de sus recursos en el mesófilo, también invierten en otras estructuras anatómicas (epidermis y tejidos esclerenquimáticos; de la Riva et al. 2016a) relacionadas con mecanismos de resistencia ante condiciones climáticas o bióticas adversas, que favorecen su longevidad (Chabot y Hicks 1982). A su vez, los rasgos funcionales de los diferentes órganos (raíz, tallo y hoja) muestran una fuerte coordinación entre ellos, respaldando la existencia de un “espectro de economía a nivel de toda la planta”. Este resultado concuerda con otros estudios realizado en gradientes ambientales más adversos (p.ej. en climas áridos; Liu et al. 2010), sugiriendo que la coordinación de los distintos órganos es consecuencia de una convergencia funcional de sus rasgos que les confiere una mayor tolerancia/resistencia a dichas limitaciones abióticas, predominando la necesidad de supervivencia frente a la de crecimiento (de la Riva et al. 2016b).

Nuestros resultados, tanto a nivel local como regional, sugieren que la estructura funcional de la comunidad está condicionada principalmente por la disponibilidad de agua (de la Riva et al. 2016c), siendo resultado principalmente de un proceso de sustitución de especies (Fig. 5). En este sentido, la naturaleza dual de los filtros ambientales es particularmente evidente a lo largo del gradiente de estrés-productividad (como es nuestro caso de estudio), en el que por un lado el establecimiento de las especies está limitado fisiológicamente por la sequía en un extremo, y por la competencia por la luz y el espacio en el otro (Grime 1979). Así, en las condiciones más estresantes (con menor disponibilidad de agua) se restringe

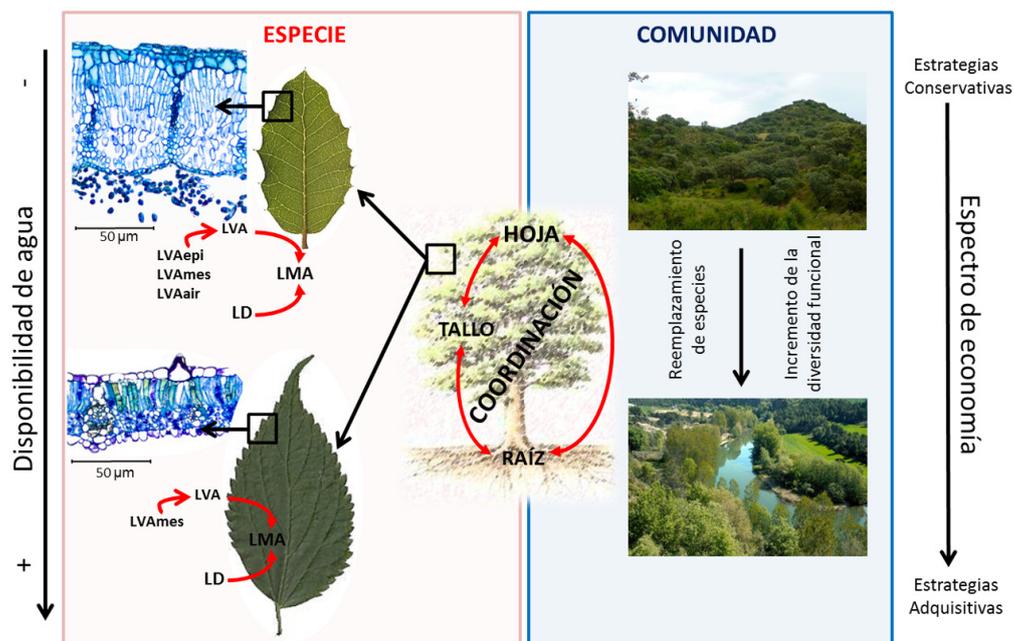


Figura 3. Esquema resumen de los patrones encontrados en los diferentes capítulos a lo largo de diferentes niveles jerárquicos. Abreviaturas: LMA. Peso específico foliar; LVA. Grosor de la hoja; LD. Densidad de la hoja; LVAepi. Grosor de la epidermis; LVAmes. Grosor del mesófilo; LVAair. Grosor de los espacios.

Figure 3. Summary of the patterns found throughout the different chapters and along the hierarchical levels. Abbreviations: LMA. Leaf mass area; LVA. Leaf thickness; LD. Leaf density; LVAepi. Epidermis thickness; LVAmes. Mesophyll thickness; LVAair. Air spaces thickness.

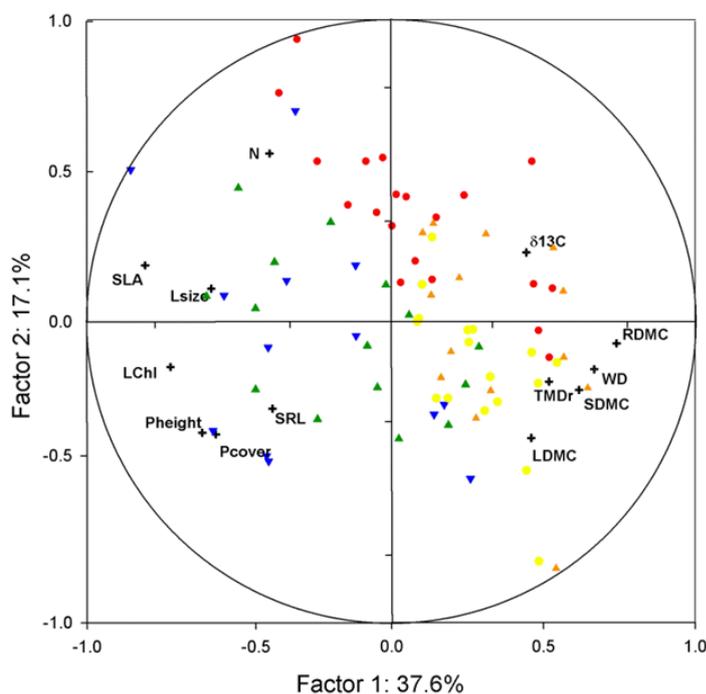


Figura 4. Análisis de componentes principales (PCA), donde se aprecia la distribución de los rasgos funcionales a lo largo del eje principal acorde con el espectro de economía. Se han representado 13 rasgos funcionales muestreados en un total de 91 especies (18 en P. N. Los Alcornocales -en verde-, 14 en el P.N. de Doñana -en naranja-, 23 en el P.N. de Cabo de Gata -en rojo-, 18 en Sierra Morena -en amarillo- y 18 en los afluentes del río Bejarano -en azul-). Abreviaturas: SLA. Área específica foliar; Lsize. Área foliar; LDMC. Contenido de materia seca en hoja; N. Concentración de nitrógeno en hoja; LChl. Contenido de clorofila en hoja; $\delta^{13}C$. Fracción isotópica de carbono; WD. Densidad de la madera; SDMC. Contenido de materia seca en tallo; SRL. Longitud específica radicular; RDMC. Contenido de materia seca en raíz; TMDr. Densidad de la raíz; Pheight. Altura de la planta; Pcover. Cobertura de la planta.

Figure 4. Principal components analysis (PCA) showing the plant economics spectrum, from conservative (right) to fast-growing or acquisitive (left) species. 13 functional traits have been sampled from 91 species. (18 from P. N. Los Alcornocales -green-, 14 from P.N. de Doñana -orange-, 23 from P.N. de Cabo de Gata -red-, 18 from Sierra Morena -yellow- and 18 from tributaries of Bejarano river -blue-). Abbreviations: SLA. Specific leaf area; Lsize. Leaf area; LDMC. Leaf dry matter content; N. Leaf nitrogen concentration; LChl. Leaf chlorophyll; $\delta^{13}C$. Leaf carbon isotope ratio; WD. Wood density; SDMC. Stem dry matter content; SRL. Specific root length; RDMC. Root dry matter content; TMDr. Root density; Pheight. Plant height; Pcover. Plant cover.

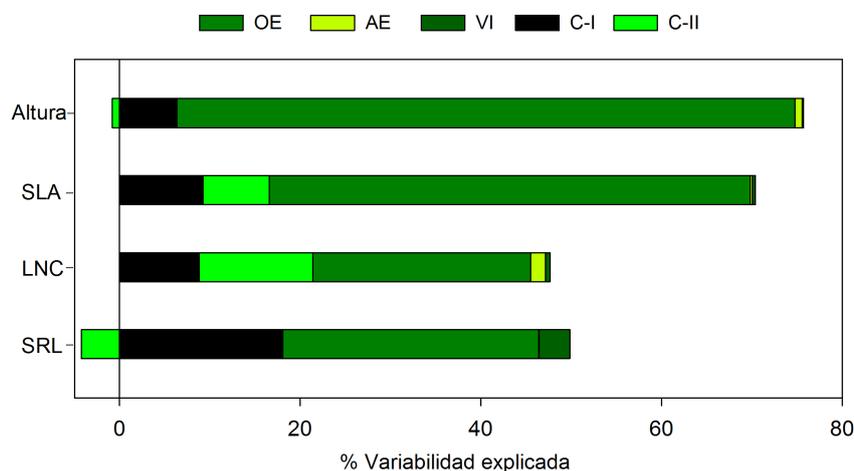


Figura 5. Modelo propuesto en el capítulo cuarto de la tesis (de la Riva et al. 2016c). Estimación de la partición de la variabilidad total en los rasgos funcionales a nivel de comunidad a lo largo de un gradiente de disponibilidad hídrica. Cuando la suma de la variabilidad explicada por el reemplazo de especies y la variabilidad intraespecífica (VI) es más baja que la explicada por la variabilidad total de la comunidad, la covariación (C-I) tiene valores negativos. Del mismo modo, los valores negativos de covariación II (C-II) aparecen cuando la suma de la ocurrencia de especies (OE) y los efectos de abundancia (AE) es menor que la de reemplazo de especies. Abreviaturas: SLA. Área específica foliar; LNC. Concentración de nitrógeno en hoja; SRL. Longitud específica foliar.

Figure 5. Model from chapter fourth of the thesis (de la Riva et al. 2016c). Partitioning of the total variability in the studied community functional traits along the soil water availability gradient. When the sum of the amount of variability explained by turnover and intraspecific variability (VI) effects is lower than that explained by the total variability of the community, covariation I (C-I) reaches negative values. Similarly, negative values of covariation II (C-II) appear when the sum of species occurrence (OE) and abundance effects (AE) is lower than that of species turnover. SLA. Specific leaf area; LNC. Leaf nitrogen concentration; SRL. Specific root length.

el conjunto de rasgos viables para esas condiciones ambientales, promoviendo una reducción del espacio funcional. Por el contrario, en las zonas húmedas, el proceso de exclusión competitiva provocado por la falta de luz no es tan drástico, permitiendo la coexistencia de algunas especies (minoritarias) con tendencias más conservativas (p.ej. *Cistus salvifolios*), que pueden aprovechar los huecos producidos por las perturbaciones.

Respuesta de la vegetación a eventos climáticos extremos

La frecuencia e intensidad de episodios climáticos extremos son esperables que se vean incrementados en el futuro de acuerdo con las predicciones de los modelos de cambio climático (IPCC 2013). Los resultados de la presente tesis doctoral sugieren que las comunidades de matorral mediterráneo son fuertemente resilientes ante eventos climáticos extremos, a pesar de los cambios iniciales observados en la estructura funcional de las mismas. Sin embargo, las comunidades con mayor divergencia funcional (mayor abundancia de especies con valores extremos de rasgos funcionales) presentaron mayor cambio en la composición de especies, pero no sufrieron variaciones importantes a lo largo del tiempo en lo que respecta a la divergencia funcional. Probablemente esto sucedió así porque las especies fueron reemplazadas por otras con atributos funcionales similares (de la Riva et al. 2016d). Los resultados de este estudio ponen de manifiesto la alta capacidad de recuperación funcional que poseen las comunidades de matorral mediterráneo frente a perturbaciones, algo que ha sido ampliamente descrito frente a incendios forestales (Lloret y Zedler 2009), y permiten ampliar su significado para otras fuentes de perturbación ambiental tales como aquellas derivadas de fenómenos climáticos extremos.

Conclusión

La aproximación funcional se ha aplicado a las comunidades leñosas mediterráneas en una variedad de niveles de organización y escalas espaciales, mostrándose como una herramienta muy útil en el análisis de la ecología de estos ecosistemas. Así, a lo largo

de los diferentes capítulos que componen la presente tesis doctoral, observamos que el ensamblaje de dichas comunidades es el resultado de la combinación de procesos ecológicos y filogenéticos que actúan sobre la evolución y distribución de los rasgos funcionales, principalmente como consecuencia del filtrado ambiental y la exclusión competitiva. En definitiva, si bien es difícil hacer generalizaciones desde el punto de vista funcional sobre los patrones de variación y la dinámica de las comunidades vegetales por la propia idiosincrasia de cada sistema, la presente tesis ofrece una base de conocimiento consistente de los ecosistemas mediterráneos y de cómo sus componentes operan a lo largo de diferentes gradientes ambientales.

Referencias

- Chabot, B.F., Hicks, D.J. 1982. The ecology of leaf life spans. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 229–259.
- Escudero, A., Valladares, F. 2016. Trait-based plant ecology: moving towards a unifying species coexistence theory. *Oecologia* 180: 919–922.
- de la Riva, E.G., Olmo, M., Poorter, H., Ubera, J.L., Villar, R. 2016a. Leaf mass per area (LMA) and its relation with leaf structure and anatomy in 34 Mediterranean woody species along a water availability gradient. *PLoS one* 11(2), e0148788.
- de la Riva, E.G., Tosto, A., Pérez-Ramos, I.M., Navarro-Fernández, C., Olmo, M., Anten, P.R., Marañón, T., Villar, R. 2016b. A plant economics spectrum in Mediterranean forests along environmental gradients: is there coordination among leaf, stem and root traits? *Journal of Vegetation Science* 27:187–199.
- de la Riva, E.G., Pérez-Ramos, I.M., Navarro-Fernández, C., Olmo, M., Marañón, T., Villar, R., 2016c. Disentangling the relative importance of species occurrence, abundance and intraspecific variability in community assembly: a trait-based approach at the whole-plant level in Mediterranean forests. *Oikos* 125: 354–363.
- de la Riva, E.G., Lloret, F., Pérez-Ramos, I.M., Marañón, T., Saura-Mas, S., Díaz-Delgado, R., Villar, R., 2016d (en prensa). The importance of functional diversity in the stability of Mediterranean shrubland communities after the impact of extreme climatic events. *Journal of Plant Ecology* 10.1093/jpe/rtw027.
- Funk, J.L., Cornwell, W.K. 2013. Leaf traits within communities: context may affect the mapping of traits to function. *Ecology* 94: 1893–1897.

- Grime, J.P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist* 111: 1169-1194.
- Grime, J.P. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. Wiley, Chichester, Reino Unido.
- IPCC 2013. *Climate Change 2013: The Physical Science Basis*, Stocker, T.F. et al. (eds.). Working Group I Contribution to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Lavorel, S. 2013. Plant functional effects on ecosystem services. *Journal of Ecology* 101: 4-8.
- Liu, G., Freschet, G.T., Pan, X., Cornelissen, J.H.C., Li, Y., Dong, M. 2010. Coordinated variation in leaf and root traits across multiple spatial scales in Chinese semi-arid and arid ecosystems. *New Phytologist* 188: 543-553.
- Lloret, F., Zedler, P.H. 2009. The effect of forest fire on vegetation. En: *Fire effects on soils and restoration strategies*, pp. 257-295. Science Publishers, Enfield, Reino Unido.
- May, R.M. 1981. Patterns in multi-species communities. En: May, R.M. (ed.). *Theoretical Ecology: Principles and Applications*, pp. 197-227, Blackwell Scientific. Oxford y Boston, Reino Unido y Estados Unidos.
- Pyankow, V.I., Kondratchuk, A.V., Shipley, B. 1999. Leaf structure and specific leaf mass: The alpine desert plants of the Eastern Pamirs, Tadjikistan. *New Phytologist* 143: 131-142.
- Trabucco A., Zomer, R.J. 2009. Global Aridity Index (Global-Aridity) and Global Potential Evapo-Transpiration (Global-PET) Geospatial Database. CGIAR Consortium for Spatial Information. Published online, available from the CGIAR-CSI GeoPortal at: <http://www.csi.cgiar.org>
- Wright, I.J., Reich P.B., Westoby, M., et al. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428: 821-827.

ENRIQUE GARCÍA DE LA RIVA

Composición y diversidad funcional de plantas leñosas mediterráneas: desde la hoja a la comunidad

Tesis Doctoral presentada por compendio de artículos.

Programa de Doctorado Recursos Naturales y Gestión Sostenible. Universidad de Córdoba.

Abril 2016

Directores: Rafael Villar, Ignacio Manuel Pérez-Ramos y Teodoro Marañón

Publicaciones correspondientes a los capítulos de tesis

- de la Riva, E.G., Olmo, M., Poorter, H., Uberta, J.L., Villar, R. 2016a. Leaf mass per area (LMA) and its relation with leaf structure and anatomy in 34 Mediterranean woody species along a water availability gradient. *PloS one* 11(2), e0148788. (Capítulo 2).
- de la Riva, E.G., Tosto, A., Pérez-Ramos, I.M., Navarro-Fernández, C., Olmo, M., Anten, P.R., Marañón, T., Villar, R. 2016b. A plant economics spectrum in Mediterranean forests along environmental gradients: is there coordination among leaf, stem and root traits? *Journal of Vegetation Science* 27:187-199. (Capítulo 3).
- de la Riva, E.G., Pérez-Ramos, I.M., Navarro-Fernández, C., Olmo, M., Marañón, T., Villar, R., 2016c. Disentangling the relative importance of species occurrence, abundance and intraspecific variability in community assembly: a trait-based approach at the whole-plant level in Mediterranean forests. *Oikos* 125: 354-363. (Capítulo 4).
- de la Riva, E.G., Lloret, F., Pérez-Ramos, I.M., Marañón, T., Saura-Mas, S., Díaz-Delgado, R., Villar, R., 2016d (en prensa). The importance of functional diversity in the stability of Mediterranean shrubland communities after the impact of extreme climatic events. *Journal of Plant Ecology* 10.1093/jpe/rtw027 (Capítulo 6).

Otras publicaciones derivadas de esta tesis

- de la Riva, E.G., Pérez-Ramos, I.M., Navarro-Fernández, C., Olmo, M., Marañón, T., Villar, R. 2013. Respuestas funcionales de comunidades leñosas mediterráneas bajo diferentes escenarios hídricos. *6º Congreso Forestal Español* ISBN: 978-84- 937964-9-5.
- de la Riva, E.G., Pérez-Ramos, I.M., Navarro-Fernández, C., Olmo, M., Marañón, T., Villar, R. 2014. Rasgos funcionales en el género *Quercus*: estrategias adquisitivas frente a conservativas en el uso de recursos. *Ecosistemas* 23: 82-89.
- Lloret, F., de la Riva, E.G., Pérez-Ramos, I.M., Marañón, T., Saura-Mas, S., Díaz-Delgado, R. Villar R. 2016. Climatic events inducing die-off in Mediterranean shrublands: Are species responses related to their functional traits? *Oecologia* 180: 961-973.