

Rasgos funcionales en el género *Quercus*: estrategias adquisitivas frente a conservativas en el uso de recursos

E.G. de la Riva^{1,*}, I.M. Pérez-Ramos², C.M. Navarro-Fernández², M. Olmo¹, T. Marañón², R. Villar¹

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

(2) Instituto de Recursos Naturales y Agrobiología de Sevilla, IRNAS, CSIC, 41012 Sevilla, España

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

> Recibido el 20 de diciembre de 2013, aceptado el 22 de abril de 2014.

De la Riva, E.G., Pérez-Ramos, I.M., Navarro-Fernández, C.M., 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(2): 82-89. Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-2.11

Las especies del género *Quercus* constituyen uno de los grupos más abundantes e importantes de plantas leñosas de la Península Ibérica, estando su distribución determinada por la disponibilidad de agua, el tipo de suelo y la historia del manejo. El conocimiento de la variación de sus características morfo-funcionales puede ayudarnos a comprender el grado de diversificación de las especies del mismo género y los mecanismos que controlan sus patrones de distribución. Los objetivos principales de este estudio son: (i) analizar las relaciones existentes entre los diferentes rasgos funcionales dentro del género *Quercus* y testar cómo se ajustan a las estrategias de captación de recursos; y (ii) comprobar si existe coordinación entre los rasgos medidos a nivel de hoja, tallo y raíz. El muestreo se llevó a cabo en Sierra Morena (Córdoba) y la Sierra del Aljibe (Cádiz), cuantificándose rasgos funcionales claves a nivel de hoja, tallo, raíz, tamaño de planta y fisiología en cinco especies de *Quercus* (*Q. canariensis*, *Q. coccifera*, *Q. faginea*, *Q. ilex* y *Q. suber*). Los resultados muestran que las diferentes especies de *Quercus* presentan claros patrones en sus estrategias funcionales que están relacionados con su distribución, encontrando un gradiente desde especies más conservativas en el uso de recursos en condiciones de menor disponibilidad de agua a especies más adquisitivas en zonas más húmedas. A su vez, se aprecia una coordinación entre los patrones de rasgos funcionales encontrados a nivel de hoja, tallo y de raíz que apoya la existencia de un "espectro de economía" a nivel de la planta entera.

Palabras clave: área específica foliar; área específica radicular; espectro de economía; quercíneas; rasgos funcionales.

De la Riva, E.G., Pérez-Ramos, I.M., Navarro-Fernández, C.M., Olmo, M., Marañón, T., Villar, R. 2014. Functional traits in the *Quercus* genus: acquisitive versus conservative resource-use strategies. *Ecosistemas* 23(2): 82-89. Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-2.11

Quercus species constitute one of the most abundant and important group of woody plant species in the Iberian Peninsula, and its geographical distribution is largely determined by water availability, soil type and management history. Understanding the variation of their morpho-functional traits can help us to better understand the degree of diversification of species belonging to the same genus and the mechanisms that control their distribution patterns. The main objectives of this study are: (i) to analyze the relationships between different functional traits in the *Quercus* genus and test how these functional traits are related with species-specific resource-use strategies; and (ii) to explore the coordination between functional traits at the leaf, stem and root levels. The sampling was conducted in Sierra Morena (Córdoba) and Sierra del Aljibe (Cádiz). Several key functional traits were measured at the leaf, stem, root, plant-size and physiological level in five species of *Quercus* (*Q. canariensis*, *Q. coccifera*, *Q. faginea*, *Q. ilex* and *Q. suber*). The results of this study showed that the studied *Quercus* species exhibit clear different patterns in their functional strategies that are related to their distribution. This distribution shows a gradient from species associated to a conservative use of resources in water-limited conditions to more acquisitive species which are more dominant in wetter areas. In turn, we found a strong coordination between functional traits belonging to different plant organs (leaves, stem and roots), supporting the existence of an "economic spectrum" at the whole plant level.

Key words: economic spectrum; functional traits; oaks; specific leaf area; specific root area.

Introducción

En la península ibérica y especialmente en su área mediterránea, el género *Quercus* es uno de los grupos económicamente más importantes y abundantes de plantas leñosas (Urbietal 2008, Villar et al. 2014). En líneas generales, los bosques dominados por las especies del género *Quercus* se encuentran ampliamente distribuidos por todo el hemisferio norte (Pulido 2002). En la región mediterránea, la gran heterogeneidad ambiental determina una variedad de comunidades, desde bosques dominados por especies perennifolias de *Quercus* en las zonas semiáridas a bosques dominados por *Quercus* caducifolios en las zonas más húmedas (González 2010).

Los rasgos de hojas, tallos y raíces varían entre las diferentes especies modulando su crecimiento y supervivencia (Ackerly et al. 2000; Westoby et al. 2002). El estudio de los rasgos funcionales, es decir "las características morfo-fisio-fenológicas que influyen directa o indirectamente en la adecuación (*fitness*) de la planta al ambiente a través de sus efectos sobre el crecimiento, la reproducción y la supervivencia" (*sensu* Violle et al. 2007), puede aportarnos información relevante sobre la ecología y distribución de las diferentes especies y nos permiten comprender mejor cómo las plantas extraen los recursos del medio (Boyce 2005; Freschet et al. 2010). Parte de la variabilidad de estos rasgos está condicionada en gran medida por la historia filogenética de las distintas especies. Así, la caracte-

rización funcional de especies dentro de un mismo linaje evolutivo, nos permite conocer su grado de diversificación funcional y al mismo tiempo comprender las limitaciones morfológicas, fisiológicas o de desarrollo que restringen la variación y evolución de las mismas.

Las estrategias ecológicas de las plantas se pueden clasificar de acuerdo con el espectro de variación de sus características funcionales, según su posición a lo largo de ejes específicos de especialización (Díaz et al. 2004; Wright et al. 2004), como la velocidad de crecimiento o la resistencia a factores abióticos como la tolerancia al frío o a la sequía. Uno de los ejes más conocidos es el relacionado con la eficiencia en el uso de los recursos, basándose en el compromiso existente entre la inversión de recursos en los diferentes tejidos de la planta frente a su perdurabilidad y grado de resistencia a diferentes tipos de estrés ambiental (Freschet et al. 2010). Así, en un extremo encontramos especies de crecimiento lento con un uso más conservativo de los recursos, que les permiten ser más competitivas en ambientes pobres y secos (Hobbie 1992; Aerts 1995), y en el otro extremo se encuentran especies adquisitivas de crecimiento rápido y elevada tasa de renovación de recursos, que les permiten ser dominantes en zonas más húmedas y fértiles (Grime 1997; Reich et al. 1999; Ruíz Robledo; Villar 2005; Villar et al. 2008 y Domínguez et al. 2012).

Durante las últimas décadas se ha estudiado extensivamente la dinámica de las estrategias funcionales a nivel de la hoja (p. ej., Reich et al. 1992, 1997; Ackerly et al. 2002; Wright y Westoby 2002; Wright et al. 2004; Rozendaal et al. 2006; Fyllas et al. 2009) y se ha establecido un patrón general, a escala global, que se conoce como el “espectro de economía foliar” (Wright et al. 2004). Pero para entender bien el compromiso entre adquisición y conservación de recursos es necesario abarcar la planta completa, no sólo los rasgos de la hoja (Freschet et al. 2010). En este sentido, el “espectro de economía foliar” se ha ampliado a nivel de tallo (Chave et al. 2006; Baraloto et al. 2010) y de raíz (Ho et al. 2005; Kembell y Cahill 2011), pero son pocos los estudios que han considerado la planta completa (Reich et al. 1998; Freschet et al. 2010). Además, existen contradicciones en los resultados sobre la coordinación funcional de rasgos pertenecientes a diferentes órganos de la planta (Laughlin et al. 2010; Freschet et al. 2010). Así, mientras que algunos estudios confirman la coordinación positiva entre los rasgos funcionales de hoja y raíz (Freschet et al. 2010; Pérez-Ramos et al. 2012), otros no encuentran ningún patrón (Tjoelker et al. 2005; Fortunel et al. 2012), lo cual pone de manifiesto la necesidad de ampliar estos estudios a otras comunidades y ecosistemas.

En este estudio, hemos seleccionado cinco especies del género *Quercus* que se distribuyen por diferentes hábitats del sur de la península ibérica. Las áreas de estudio elegidas tienen un régimen de precipitación bien diferenciado: las Sierras del Aljibe (Cádiz) se encuentran clasificadas como sistemas subhúmedos-secos según el índice de aridez (UNEP 1997, basado en tasas de precipitación y evapotranspiración de la Junta de Andalucía de los últimos 13 años), mientras que Sierra Morena (Córdoba) se encuentra categorizada como zona semiárida. En las Sierras del Aljibe se ha seleccionado el quejigo moruno, *Q. canariensis*, una especie semi-caducifolia o marcescente, y el alcornoque, *Q. suber*, que es perennifolia. Por otro lado, en Sierra Morena se ha estudiado una especie marcescente, el quejigo (*Q. faginea*), y otras dos perennifolias, la encina (*Q. ilex* subsp. *ballota*; en adelante nos referimos a esta subespecie como *Q. ilex* para simplificar) y la coscoja (*Q. coccifera*). En cada especie se han seleccionado un mínimo de cuatro individuos adultos para medir rasgos a nivel de hoja (estructural y fisiológica), de tallo y de raíz, así como a nivel de la planta entera (altura y superficie de copa). Estos rasgos funcionales nos proporcionan información útil sobre el tipo de estrategia predominante de cada especie en el uso de los recursos. Específicamente, los objetivos de este estudio son: (1) analizar las relaciones entre rasgos y determinar si se ajustan a las estrategias adquisitivas o conservativas en el uso de los recursos, es decir cuál es la posición de cada especie en el “espectro de economía” y (2) comprobar si existe una concordancia entre los patrones de rasgos funcionales en los diferentes órganos de la planta (hoja, tallo y raíz).

Material y Métodos

El muestreo se llevó a cabo a final de primavera (junio) en los años 2012 y 2013 (correspondiendo con el periodo de máximo crecimiento vegetativo) en la Sierra del Aljibe (provincia de Cádiz) y Sierra Morena (provincia de Córdoba), ambas localizadas en el sur de España. Ambas zonas presentan un clima mediterráneo con inviernos fríos y veranos cálidos y secos, teniendo lugar la mayor parte de las precipitaciones (95 %) durante los meses de Octubre a Mayo. Las dos zonas de estudio mostraron marcadas diferencias en sus patrones climáticos, siendo Sierra Morena más cálida y seca (17.6° C y 536 mm) que la Sierra del Aljibe (15.5° C y 1470 mm) (datos medios anuales para el período comprendido entre 1971 y 2000; AEMET, Agencia Estatal de Meteorología). Las cinco especies de *Quercus* se distribuyen en bosques puros y mixtos, según la climatología, el suelo y la historia de manejo de cada una de ellas (Urbieta et al. 2011). La precipitación media anual para los sitios donde se ha inventariado cada especie se muestra en la **Tabla 1**. En Sierra Morena, se pueden encontrar tanto bosques mixtos de encina (*Q. ilex*) y coscoja (*Q. coccifera*) en las zonas más secas, como bosques mixtos de quejigo (*Quercus faginea*) y coscoja (*Quercus coccifera*) en las zonas más húmedas. En la Sierra de Aljibe, dominan las formaciones mixtas de quejigo moruno (*Q. canariensis*) y alcornoque (*Q. suber*) (**Tabla 1**).

En general, la recolección de material y las medidas de los rasgos funcionales de hoja, tallo y raíz se realizaron según el protocolo recomendado por Pérez-Harguindeguy et al. (2013). Para el análisis de rasgos funcionales a nivel de hoja y de tallo se seleccionaron seis individuos adultos de cada especie y se cortaron dos ramillos por individuo, seleccionándose las hojas (totalmente expandidas) y tallos del último año. Los rasgos de hoja medidos fueron: área foliar específica (SLA; área foliar por unidad de peso seco de hoja; m² kg⁻¹), contenido en materia seca (LDMC; peso seco por unidad de peso fresco saturado de agua; mg g⁻¹), densidad (LD, peso seco por volumen, g cm⁻³), grosor (LTh, mm), concentración de nitrógeno (LN; mg g⁻¹), contenido en clorofila (LChl; concentración de clorofila por unidad de peso fresco foliar; mg g⁻¹) y relación isotópica de carbono (δ¹³C; ‰; esta variable proporciona una medida de eficiencia del uso del agua; Farquhar et al. 1982. Los rasgos de tallo medidos fueron: contenido en materia seca (SDMC; peso seco por unidad de peso fresco saturado de agua; mg g⁻¹) y densidad del tallo (WD; peso seco por volumen; g cm⁻³). Se han utilizado las siglas en inglés de los rasgos medidos porque resultan más conocidas en la literatura (ver **Tabla 2**).

Para los rasgos funcionales a nivel de raíz, se seleccionaron las raíces menores de 2 mm (excavando a partir del tallo basal y cortando directamente aquéllas provenientes de las raíces principales) en cuatro individuos por especie. Los fragmentos radiculares se escanearon (con escáner Epson V700 Photo) y las imágenes se analizaron con el software WinRHIZO 2009 (Regent Instruments Inc., Quebec, Canadá). Los rasgos funcionales radiculares medidos fueron: contenido en materia seca (RDMC; peso seco por unidad de peso fresco saturado de agua, mg g⁻¹), área específica radicular (SRA; área radicular por unidad de peso seco de raíz; m² kg⁻¹), diámetro medio de raíz (RD_i) y densidad de raíz (RD; peso seco por volumen, g cm⁻³).

A nivel de la planta se midió la altura máxima (Phg, m) y dos diámetros perpendiculares de la copa en un mínimo de 10 individuos por especie. La superficie ocupada por la copa (Pco, m²) se calculó considerando una elipse.

La selección de estos rasgos se basó en su reconocida relación con la eficiencia en el uso de los recursos (por ejemplo, Baraloto et al. 2010, Fortunel et al. 2012, Pérez-Ramos et al. 2012, Villar et al. 2014) con el fin último de establecer una visión integrada de las estrategias funcionales desarrolladas por las distintas especies. Así, especies con valores más altos de SLA, SRA o LN están asociadas a estrategias más adquisitivas, mientras que especies con mayor contenido en materia seca o densidad se suelen asociar a estrategias más conservativas en el uso de recursos.

Tabla 1. Lista de las especies de *Quercus* y el área de estudio. Nomenclatura según Amaral (1990). Se indica el valor medio y el rango (entre paréntesis) de precipitación anual en los sitios del Inventario Forestal Nacional en Andalucía, con presencia de la especie de *Quercus* (Urbieta et al. 2011).

Tabla 1. List of *Quercus* species and study area. Nomenclature according to Amaral (1990). The mean annual rainfall and range (in brackets) are indicated at the sites of the National Forest Inventory in Andalucía, with presence of *Quercus* species (Urbieta et al. 2011).

Especie	Abreviatura	Zona de estudio	Media y rango de precipitación para la especie en Andalucía
<i>Quercus canariensis</i> Willd.	QCa	S. Aljibe (Cádiz)	1073 (628 – 1338)
<i>Quercus suber</i> L.	QS	S. Aljibe (Cádiz)	838 (489 – 1366)
<i>Quercus coccifera</i> L.	QCo	S. Morena (Córdoba)	No disponible
<i>Quercus faginea</i> Lam.	QF	S. Morena (Córdoba)	800 (350 – 1315)
<i>Quercus ilex</i> subsp. <i>ballota</i> (Desf) Samp. in Bol.	QI	S. Morena (Córdoba)	667 (268 – 1366)

Tabla 2. Lista de rasgos funcionales analizados, abreviaturas, unidades utilizadas y los valores medios y desviación estándar de cada una de las especies (ver Tabla 1). El δC^{13} y el N no presentan desviación estándar puesto que se realizó un único análisis por especie (mezcla de seis individuos por especie).

Table 2. List of the functional traits considered in this study, the abbreviations, units and the mean values and standard deviation for each trait and species (see Table 1). The δC^{13} and N have no standard deviation because a single analysis per species was performed (mixture of six individuals per species).

Órgano	Rasgo funcional	Abreviatura	Unidad	QCa	QS	QCo	QF	QI
Hoja	Grosor (Leaf thickness)	LTh	mm	0.24 ± 0.04	0.26 ± 0.04	0.27 ± 0.05	0.21 ± 0.02	0.38 ± 0.04
	Contenido en materia seca (Leaf dry matter content)	LDMC	mg g ⁻¹	0.33 ± 0.16	0.40 ± 0.04	0.52 ± 0.04	0.46 ± 0.01	0.54 ± 0.03
	Área específica foliar (Specific leaf area)	SLA	m ² kg ⁻¹	14.93 ± 3.02	12.00 ± 2.24	6.99 ± 1.32	10.09 ± 0.98	4.45 ± 1.53
	Densidad (Leaf density)	LD	g cm ⁻³	0.27 ± 0.07	0.32 ± 0.03	0.54 ± 0.04	0.46 ± 0.02	0.60 ± 0.59
Tallo	Contenido en materia seca (Stem dry matter content)	SDMC	mg g ⁻¹	0.40 ± 0.03	0.43 ± 0.03	0.53 ± 0.04	0.48 ± 0.01	0.56 ± 0.11
	Densidad (Wood density)	WD	g cm ⁻³	0.45 ± 0.03	0.49 ± 0.06	0.66 ± 0.05	0.58 ± 0.03	0.67 ± 0.13
Raíz	Contenido en materia seca (Root dry matter content)	RDMC	mg g ⁻¹	0.35 ± 0.07	0.38 ± 0.03	0.41 ± 0.07	0.37 ± 0.02	0.43 ± 0.03
	Área específica foliar (Specific root area)	SRA	m ² kg ⁻¹	16.62 ± 2.62	18.39 ± 5.54	13.13 ± 4.13	12.69 ± 0.88	11.25 ± 2.88
	Diámetro (Root diameter)	Rdi	mm	0.62 ± 0.07	0.67 ± 0.08	0.71 ± 0.13	0.63 ± 0.10	0.70 ± 0.15
	Densidad (Root density)	RD	g cm ⁻³	0.41 ± 0.19	0.35 ± 0.07	0.47 ± 0.14	0.51 ± 0.09	0.55 ± 0.09
Tamaño	Altura (Height)	Phg	m	12.10 ± 1.60	11.25 ± 2.35	2.71 ± 0.69	5.96 ± 1.63	5.74 ± 1.99
	Superficie (Area)	Pco	m ²	65.10 ± 28.73	55.21 ± 41.59	8.00 ± 7.51	23.10 ± 11.31	38.30 ± 29.97
Fisiología	Contenido en clorofila (Leaf Chlorophyll)	LChl	µg g ⁻¹	3061.2 ± 831.5	2169.9 ± 396.7	1265.3 ± 902.9	1923.6 ± 369.6	1229.5 ± 523.3
	Relación isotópica de C ¹³ (Isotopic ratio of C ¹³)	δ ¹³ C	‰	-28.79	-29.87	-27.20	-27.29	-27.51
	Contenido en nitrógeno (Leaf Nitrogen Concentration)	LNC	%	2.62	2.43	1.40	2.16	1.94

Análisis de datos

En primer lugar, se calcularon los valores medios de los 15 rasgos analizados para cada una de las especies (Tabla 2). Para analizar la interrelación entre rasgos, se llevó a cabo un análisis de correlación simple (coeficiente de Pearson) por pares de rasgos. También se realizó un análisis conjunto de componentes principales (PCA global) de los 15 rasgos analizados para observar la ordenación de las cinco especies de estudio en relación a sus rasgos.

Para explorar los patrones morfológicos de los diferentes órganos, se llevaron a cabo por separado análisis de componentes principales para hoja, tallo y raíz. A continuación, debido a la elevada variabilidad explicada por los ejes principales del PCA de los diferentes órganos y basándonos en los análisis de Freschet et al. (2010), se han utilizado estos ejes para cuantificar y determinar el grado de sincronía de estas relaciones a partir de regresiones estandarizadas (Standard Major Regressions "SMA"; Falster et al. 2006). El SMA es una herramienta estadística muy recomendable para llevar a cabo estudios de alometría (Warton et al. 2006) cuando no hay una variable dependiente e independiente clara, permitiendo estimar la sincronía de las relaciones a partir de la significación de la pendiente entre los ejes X e Y.

Todos los análisis se llevaron a cabo con la plataforma estadística R 2.10.0 (R Development Core Equipo 2011), usando los módulos Vegan (Dixon 2003), FactoMiner (Husson 2010) y Smatr (Warton et al. 2012).

Resultados

Los resultados del análisis de correlación, muestran relaciones entre los rasgos funcionales morfológicos de hojas, tallo y raíz, especialmente significativo en el caso del contenido en materia seca, altamente correlacionado en los tres órganos (Tabla 3). Considerando la variabilidad en los rasgos a nivel de hoja se aprecia que las especies de *Quercus* con mayores valores de área específica poseen mayores concentraciones de clorofila y menor contenido en materia seca y densidad. Por otro lado, se observa que el contenido en materia seca del tallo está relacionado de forma negativa con el área específica foliar y radicular, así como con la altura de la especie. Observando más específicamente la relación de la densidad entre los tejidos de los diferentes órganos, se aprecia una alta coordinación entre las densidades de hoja y tallo ($r = 0.99$), pero no de forma significativa con la raíz (Tabla 3). En cuanto a los rasgos más relacionados con la fisiología, se encuentran relaciones negativas entre la concentración de clorofila y el contenido en materia seca de tallos ($r = -0.95$) y raíces ($r = -0.99$), así como de la relación isotópica de C^{13} en hojas y el área específica radicular ($r = -0.94$). Todo ello indica un alto grado de coordinación entre los rasgos funcionales de los tres órganos vegetales.

El análisis de componentes principales (Fig. 1) muestra un eje principal que explica la mayor parte de la variabilidad (79.3%), distribuyéndose los rasgos funcionales y las diferentes especies de *Quercus* a lo largo de este primer eje según un eje de especialización de estrategias adquisitivas y conservativas del uso de los recursos. Así, se distribuyen en el extremo negativo los rasgos asociados generalmente con estrategias conservativas en el uso de los recursos (elevados contenidos en materia seca, densidad, grosor y $\delta^{13}C$) mientras que en el lado opuesto se disponen los rasgos asociados con estrategias más adquisitivas (valores elevados para las áreas específicas de hojas y raíces, contenido en clorofila, nitrógeno foliar y un mayor tamaño del árbol). Analizando las especies a lo largo del eje, se aprecia que las especies de las zonas más húmedas (*Q. canariensis* y *Q. suber*) se encuentran en la región adquisitiva del eje, mientras que en el otro extremo encontramos las especies más esclerófilas, como son *Q. ilex* y *Q. coccifera*; en una posición más central se encuentra *Q. faginea* a pesar de su carácter marcescente.

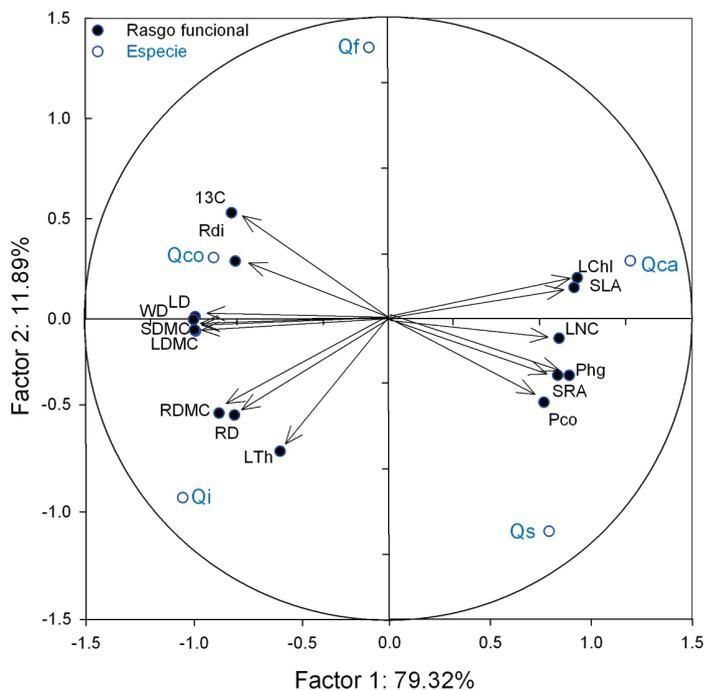


Figura 1. Análisis de componentes principales (PCA) para los 15 rasgos funcionales y las cinco especies de *Quercus* consideradas en este estudio (ver las abreviaturas en Tablas 1 y 2).

Figure 1. Principal Component Analysis (PCA) for the 15 functional traits and the five *Quercus* species considered on this study (see Table 1 and 2 for abbreviations)..

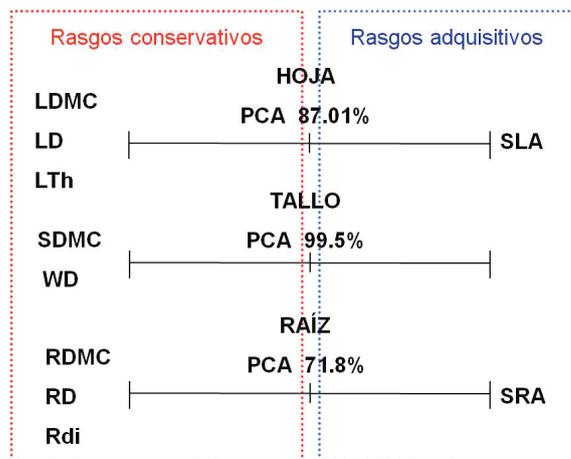


Figura 2. Distribución de los rasgos funcionales en los ejes principales de los diferentes PCAs realizados por separado a nivel de hoja, tallo y raíz. Sobre cada eje se muestra el valor de la varianza explicada por el primer eje del PCA. Para facilitar la interpretación, todos los rasgos adquisitivos o conservativos se han ordenado en la misma dirección (cambiando el signo de los resultados del PCA cuando fuese necesario). Se considera un rasgo conservativo aquél en el que un valor elevado conlleva a una estrategia más conservativa en el uso de los recursos (según bibliografía). De igual forma, se considera un rasgo adquisitivo aquél en el que un valor elevado conlleva una estrategia que favorece la adquisición de los recursos. Ver abreviaturas en la Tabla 2.

Figure 2. Distribution of functional traits in the first axis of the different PCAs performed separately at the level of leaf, stem and root. On the top of the axis the value of the variance explained (%) by the first axis is shown. In order to facilitate the interpretation, all the acquisitive or conservative traits were placed in the same direction of the axis (changing the sign of the PCA results when necessary). It is considered a conservative trait those in which a large value leads to a more conservative strategy in the use of resources (according to literature). Similarly, it is considered an acquisitive trait those in which a high value implies a strategy that favors the acquisition of the resources. See Table 2 for trait abbreviations.

Tabla 3. Coeficientes de correlación de Pearson entre los diferentes rasgos funcionales estudiados (abreviatura según [Tabla 2](#)). Resaltadas en negrita se muestran las correlaciones significativas (* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$).

Table 3. Pearson correlation coefficients between the different functional traits studied (see [Table 2](#) for abbreviations). The significant correlations (* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$) are shown in bold type.

		LDMC	SLA	LD	Lchl	$\delta^{13}C$	LN	SDMC	WD	Phg	Pco	RDMC	SRA	RD	Rdi
Hoja	LTh	0.56	-0.71	0.60	-0.55	0.16	-0.29	0.63	0.57	-0.24	0.02	0.80	-0.45	0.63	0.46
	LDMC		-0.98**	0.98**	-0.98**	0.74	-0.87	0.98**	0.99**	-0.91*	-0.80	0.90*	-0.83	0.82	0.75
	SLA			-0.98**	0.96**	-0.67	0.80	-0.98**	-0.97**	0.83	0.67	-0.95*	0.82	-0.83	-0.75
	LD				-0.94*	0.82	-0.83	0.99**	0.99**	-0.90*	-0.76	0.86	-0.91*	0.74	0.85
Fisiología	Lchl					-0.63	0.87	-0.95*	-0.95*	0.87	0.78	-0.99**	0.73	-0.88*	-0.63
	$\delta^{13}C$						-0.73	0.78	0.80	-0.88*	-0.82	0.42	-0.94*	0.34	0.90*
	LN							-0.85	-0.88*	0.95*	0.90*	-0.72	0.67	-0.83	-0.54
Tallo	SDMC								0.99**	-0.89*	-0.75	0.89*	-0.89*	0.79	0.82
	WD									-0.93*	-0.80	0.87	-0.88*	0.79	0.80
Tamaño	Phg										0.96**	-0.67	0.83	-0.69	-0.73
	Pco											-0.51	0.69	-0.58	-0.58
Raíz	RDMC												-0.61	0.92*	0.53
	SRA													-0.42	-0.98**
	RD														0.30

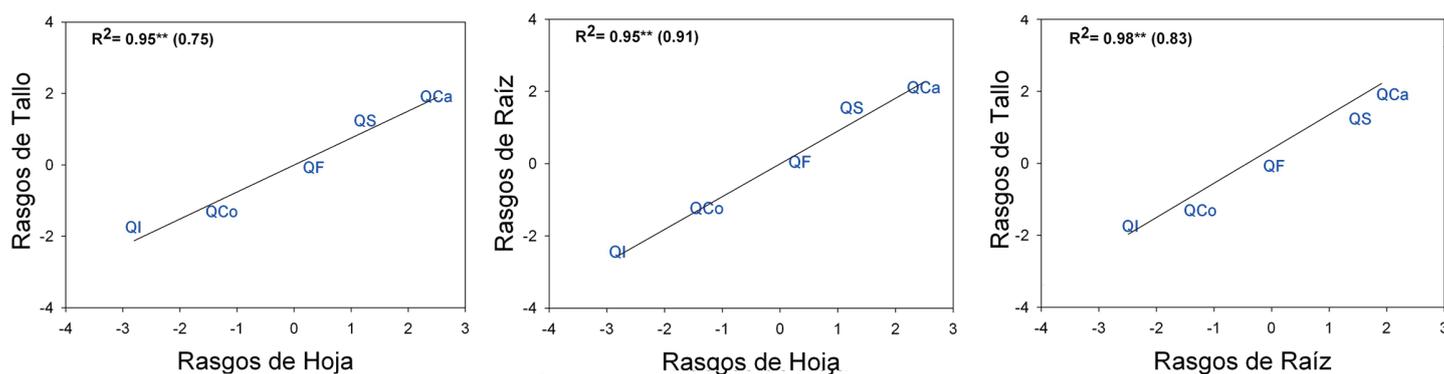


Figura 3. Regresiones estandarizadas (SMA) entre los ejes de los PCA de los rasgos morfológicos de hoja, tallo y raíz. El nivel de significación se expresa: * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$. La pendiente de la regresión (entre paréntesis) fue significativamente no diferente de 1 en todos los casos. Ver abreviaturas de las especies en la [Tabla 1](#).

Figure 3. Standardised Major Axis (SMA) regressions between the first PCA axes of the different morphological groups of traits for leaf, stem and root. The significant level has been expressed as follows: * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$. The slopes of the regressions (within brackets) were not different from 1 in all the cases. See [Table 1](#) for species abbreviation.

Resultados similares a los del PCA global fueron obtenidos para los rasgos morfológicos de los diferentes órganos ([Fig. 2](#)), manteniéndose la misma distribución de las especies que en el PCA general ([Fig. 1](#)). El primer eje del análisis explicó una elevada varianza para los rasgos de hojas (87.0 %), tallos (99.5 %) y raíces (71.8 %). Los tres órganos mostraron un patrón similar, con los rasgos asociados a estrategias adquisitivas (contenido en materia seca y densidad) en un extremo del primer eje mientras que los rasgos asociados a estrategias conservativas (área específica) estaban en el opuesto.

Los resultados obtenidos de las regresiones estandarizadas entre los ejes principales de los análisis de componentes principales basados en hoja, tallo y raíz por separado, muestran un elevado coeficiente de regresión (superior a 0.95 en todos los casos) siendo significativas las relaciones entre los tres órganos. A su vez, las pendientes de dicho análisis mostraron cierto grado de convergencia entre las relaciones, con pendientes superiores a 0.75 en todos los casos y significativamente no diferentes a 1 ([Fig. 3](#)).

Discusión

Relaciones entre rasgos y estrategias funcionales en el uso de los recursos

En este estudio hemos analizado 15 rasgos funcionales representativos de la estructura y fisiología de los diferentes órganos en cinco especies del género *Quercus*. En conjunto, nuestros resultados sugieren que la relación entre los rasgos de la hoja, del tallo y de la raíz, así como el tamaño del árbol y la fisiología están esencialmente relacionados entre sí.

Atendiendo a las relaciones de los rasgos foliares, nuestros resultados muestran una alta concordancia con el eje de variación conocido como "espectro de economía foliar", que fue definido a nivel global para un total de 2548 especies de plantas ([Wright et al. 2004](#)). Así, en un extremo del eje se encuentra el quejigo moruno (*Q. canariensis*), una especie semi-caducifolia que mostró valores

más elevados de área específica foliar y un mayor contenido foliar en clorofila y nitrógeno, un síndrome típico de especies de crecimiento más rápido que invierten en hojas poco densas, de vida más corta y con alta tasa de renovación de nutrientes (Reich et al. 1992; Withington et al. 2006; Villar et al. 2006). En el otro extremo se encuentra la encina (*Q. ilex*), con hojas más densas y gruesas y valores elevados de materia seca y de la relación isotópica del C^{13} , características de especies de crecimiento lento y bajas tasas de inversión y renovación de nutrientes (Kembel y Cahill 2011; Baraloto et al. 2010). Sin embargo, llama la atención que el quejigo (*Q. faginea*) tiene una posición intermedia en el gradiente a pesar de ser una especie marcescente y de ecología próxima al quejigo moruno (*Q. canariensis*), presentando estrategias menos adquisitivas que una especie de hoja perenne como el alcornoque (*Q. suber*). Esta distribución a lo largo del eje de economía foliar sugiere que las especies con hojas más longevas no siempre presentan estrategias más conservativas (Reich et al. 1992), probablemente debido a la alta variabilidad intraespecífica de los rasgos funcionales que presentan estas especies en respuesta a las condiciones abióticas del ambiente en el que viven (Albert et al. 2010). En nuestro caso concreto, las condiciones más favorables de la Sierra del Aljibe favorecieron en general una estrategia funcional adquisitiva en las dos especies predominantes de *Quercus*, con independencia de su hábito foliar.

Especialmente interesante es la correlación que encontramos entre los contenidos en materia seca (DMC) de los diferentes órganos (hoja, tallo y raíz). Este rasgo, que puede ser indicativo de la densidad y grado de esclerofilia de los diferentes tejidos (Birouste et al. 2014), es representativo de la inversión que realiza la planta en sus tejidos y la longevidad de los mismos (Cornelissen et al. 1996; Wahl y Ryser 2000). El mismo resultado (contrastado filogenéticamente) fue obtenido por Freschet et al. (2010), poniendo de manifiesto una estrategia común en la inversión de los diferentes tejidos, independiente de la filogenia.

Otra relación de especial interés, debido a los resultados contradictorios que se han obtenido en diferentes estudios, es la existente entre el área específica foliar y la densidad del tallo. Mientras que Baraloto et al. (2010) no encontraron relación entre área específica foliar y densidad de madera en especies leñosas de bosques tropicales, los estudios llevados a cabo en ecosistemas similares por parte de Wright et al. (2007) y Fortunel et al. (2012) obtuvieron una relación negativa significativa. A pesar de que todavía no se conoce bien la causa de esta relación, podría explicarse por la necesidad que tienen las plantas que poseen una mayor área específica foliar (con mayores tasas de transpiración), de poseer tallos capaces de transportar más agua (es decir, con mayor conductividad hidráulica), lo cual está relacionado con una menor densidad de la madera (Wright et al. 2004, 2007).

La relación existente entre los rasgos foliares y la altura del árbol también ha generado cierta controversia. Los resultados obtenidos en bosques semiáridos por Laughlin et al. (2010) entre altura de la planta y la tasa de descomposición de la hoja (variable altamente relacionada con la concentración de nitrógeno en hoja y su área específica) mostraron correlaciones negativas, aunque la mayoría de especies incluidas en ese análisis eran herbáceas. Wright et al. (2007) también encontraron una relación negativa entre la altura de las plantas y el área específica de sus hojas en plantas leñosas tropicales. Sin embargo, nuestros resultados muestran una tendencia totalmente diferente, estando el tamaño del árbol correlacionado positivamente con el contenido en nitrógeno y negativamente con el contenido en materia seca y la relación isotópica de C^{13} , lo que indica que las especies de mayor altura (*Q. canariensis*) muestran una estrategia más adquisitiva mientras que las especies de menor tamaño, como *Q. coccifera*, están más asociadas a una estrategia conservativa. Resultados similares fueron obtenidos por Reich et al. (1992), encontrando que un aumento en la concentración de nitrógeno foliar se traducía en mayor masa fotosintética, dando lugar a un aumento de la copa de los árboles (tanto en superficie como en altura).

Evidencias de coordinación funcional entre diferentes órganos

La covariación de los rasgos funcionales a lo largo de ejes de especialización ha sido documentada a través de una amplia gama de ecosistemas, tanto a nivel de hoja (Wright et al. 2004) como de tallo (Chave et al. 2009). En este estudio hemos elegido uno de los géneros de árboles más relevantes a nivel global (con aproximadamente unas 500 especies) para comprobar si estos patrones de variación funcional se pueden extender a nivel de toda la planta en ecosistemas mediterráneos (ver resultados de Freschet et al. 2010 para vegetación subártica y de Pérez-Ramos et al. 2012 para especies herbáceas mediterráneas). Los resultados de este estudio efectivamente demuestran que los rasgos funcionales, tanto considerados de forma conjunta como diferenciando entre los distintos órganos, se distribuyen a lo largo del eje principal del análisis de componentes principales, que refleja un eje de especialización adquisitivo-conservativo en el uso de los recursos. Con estos resultados se apoya la existencia de un "espectro de economía" a nivel de la planta entera para el caso de las especies estudiadas de *Quercus*, que es coherente con los conocimientos actuales de diversidad funcional a escala global (Reich et al. 1992, 1998; Chapin et al. 1993; Díaz et al. 1998; Ackerly y Cornwell 2007; Ordoñez et al. 2009).

Los resultados para las cinco especies de *Quercus* muestran una estrecha coordinación en los patrones de variabilidad de rasgos funcionales entre los diferentes órganos analizados (Fig. 3). Las pendientes de las regresiones de las relaciones entre hoja, tallo y raíz, que no difieren de la unidad, indican que existe una estrategia común en la adquisición de recursos entre los diferentes órganos. Estos resultados apoyan estudios previos en lo que se constató una coordinación entre órganos de plantas en regiones subárticas (Freschet et al. 2010), pastizales mediterráneos (Pérez-Ramos et al. 2012) y a nivel global (Kerkhoff et al. 2006). Sin embargo, esta coordinación no fue apoyada por otros estudios con especies leñosas en bosques tropicales (Baraloto et al. 2010; Fortunel et al. 2012) o especies herbáceas (Tjoelker et al. 2005; Kembel y Cahill 2011; Tomlinson et al. 2012). Esta disparidad en los resultados de coordinación entre los diferentes órganos pone de manifiesto la ausencia de un marco global para el conocido equilibrio entre la adquisición y la conservación de los recursos (Chapin, et al. 1993; Grime 2001; Wright et al. 2004) a nivel de toda planta, estando determinada esta coordinación por las limitaciones intrínsecas de cada ecosistema (Kembel y Cahill 2011). En el caso concreto de los ecosistemas mediterráneos (Terradas 2001), la disponibilidad de agua promueve la existencia de un único eje de variación en el que las diferentes partes de la planta deben estar coordinadas debido a la optimización que debe existir entre inversión para captar y conservar agua y la supervivencia.

Conclusiones

El estudio de cinco especies mediterráneas de *Quercus* revela una alta diversidad funcional que permite explicar, en gran parte, su distribución diferencial a lo largo de un amplio rango de hábitats del sur de España. Se ha demostrado la existencia de un "espectro de economía" a nivel de toda la planta y la graduación de las especies del género *Quercus* a lo largo de un eje de especialización adquisitivo-conservativo en el uso de los recursos. Los resultados contradictorios encontrados en otros estudios sobre la coordinación (o ausencia de coordinación) entre los rasgos funcionales de hojas, tallos y raíces sugieren un escenario complejo en el que la naturaleza de estas relaciones puede estar fuertemente condicionada por el área geográfica de estudio, la escala espacial considerada, la naturaleza y amplitud del gradiente ambiental muestreado o incluso las relaciones filogenéticas.

Agradecimientos

Este trabajo ha sido posible gracias a los proyectos de investigación Diverbos (CGL2011-30285-C02-01 y C02-02) financiado por el MINECO, Anasique (PE2010-RNM-5782) financiado por la

Junta de Andalucía, Life + Biodehesa Project (11/BIO/ES/000726) y a los fondos europeos FEDER. Agradecemos a dos revisores anónimos las sugerencias para mejorar el artículo.

Referencias

- Albert, C.H. Thuiller, W., Yoccoz, N. G., Soudant, A., Boucher, F., Saccone, P., Lavorel, S. 2010. Intraspecific functional variability: extent, structure and sources of variation. *Journal of Ecology* 98: 604–613.
- Amaral, J. 1990. *Quercus*. En: Castroviejo, S. et al. (eds.). *Flora Iberica II*. Págs. 15-36. CSIC Madrid. España.
- Ackerly, D.D., Cornwell, W.K. 2007. A trait-based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within- and among-community components. *Ecology letters* 10(2): 135–45.
- Ackerly, D., Dudley, S., Sultan, S.E., Schmitt, J., Coleman, J., Linder, C., et al. 2000. The Evolution of Plant Ecophysiological Traits: Recent Advances and Future Directions. *BioScience* 50(11): 979-995.
- Ackerly D.D., Knight C.A., Weiss S.B., Barton, K.S. 2002. Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: contrasting patterns in species level and community level analyses. *Oecologia* 130: 449–457.
- Aerts, R. 1995. The advantages of being evergreen. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 402–407.
- Baraloto, C., Timothy Paine, C.E., Poorter, L., Beauchene, J., Bonal, D., Domenach, A. et al. 2010. Decoupled leaf and stem economics in rain forest trees. *Ecology letters* 13(11): 1338–47.
- Birouste, M., Zamora-Ledezma, E., Bossard, C., Pérez-Ramos, I.M., Roumet, C. 2014. Measurement of fine root tissue density: a comparison of three methods reveals the potential of root dry matter content. *Plant and Soil* 374(1-2), 299-313.
- Boyce, C.K. 2005. The Evolutionary History of Roots and Leaves. En: N.M. Holbrook, M.A. Zwieniecki (eds). *Vascular Transport in Plants*, pp. 479–500. Elsevier Academic Press, San Diego, CA, Estados Unidos.
- Chapin, F.S. III, Autumn K., Pugnaire F. 1993. Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *American Naturalist* 142: 78-92.
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S. L., Swenson, N.G., Zanne, A.E. 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology letters* 12(4): 351–66.
- Chave, J., Muller-Landau, H.C., Baker, T.R., Easdale, T., ter Steege, H., Webb, C.O. 2006. Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 Neotropical tree species. *Ecological applications*. 16(6): 2356–67.
- Cornelissen, J.H.C., Diez, P.C., Hunt, R. 1996. Seedling growth, allocation and leaf attributes in a wide range of woody plant species and types. *Journal of Ecology* 84: 755–765.
- Díaz, S., Cabido, M., Casanoves, F. 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science* 9: 113–122.
- Díaz, S., Hodgson, J.G., Thompson, K., Cabido, M., Cornelissen, J.H.C., et al. 2004. The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* 15(3): 295–304.
- Dixon, P. 2003. VEGAN, a package of R functions for community ecology. *Journal of Vegetation Science* 14(6): 927-930.
- Domínguez, M.T., Aponte, C., Pérez-Ramos, I.M., García, L.V., Villar, R., Marañón, T. 2012. Relationships between leaf morphological traits, nutrient concentrations and isotopic signatures for Mediterranean woody plant species and communities. *Plant and Soil* 357: 407–424.
- Falster, D.S., Warton, D.I., Wright, I.J. 2006. User's guide to SMATR: Standardised Major Axis Tests and Routines Version 2.0. URL: http://www.bio.mq.edu.au/ecology/SMATR/SMATR_users_guide.pdf.
- Farquhar, G.D., Leary, M.H.O., Berry, J.A. 1982. On the relationship between Carbon isotope discrimination and the intercellular Carbon Dioxide concentration in leaves. *Australian Journal Plant Physiology*, 9, 121–137.
- Fortunel, C., Fine, P.V., Baraloto, C. 2012. Leaf, stem and root tissue strategies across 758 Neotropical tree species. *Functional Ecology* 26(5): 1153-1161.
- Freschet, G.T., Cornelissen, J.H.C., van Logtestijn, R.S.P., Aerts, R. 2010. Evidence of the “plant economics spectrum” in a subarctic flora. *Journal of Ecology* 98(2): 362–373.
- Fyllas, N., Patiño, S., Barker, T.R., Nardoto, G.B., Martinelli, L.A., Quesada, C.A., et al. 2009. Basin-wide variations in foliar properties of Amazonian forest: phylogeny, soils and climate. *Biogeosciences*, 6: 2677–2708.
- González, V. 2010. *Establecimiento de cuatro especies de Quercus en el sur de la Península Ibérica. Factores limitantes*. Universidad de Córdoba. España.
- Grime, J.P. 2001. *Plant Strategies, Vegetation Processes and Ecosystem Properties*, 2nd edn. John Wiley and Sons Ltd, Chichester. Reino Unido.
- Grime, J.P., Thompson, K., Hunt, R., Hodgson, J.G., Cornelissen, J.H.C., Rorison, I.H., et al. 1997. Integrated screening validates primary axes of specialisation in plants. *Oikos* 259-281.
- Ho, M.D., Rosas, J.C., Brown, K.M., Lynch, J.P. 2005. Root architectural tradeoffs for water and phosphorus acquisition. *Functional Plant Biology* 32(8): 737.
- Hobbie, S.E. 1992. Effects of plant species on nutrient cycling. *Trends in Ecology and Evolution* 7(10): 336-339.
- Husson, J., Josse, S., Le, M. J. 2010. FactoMineR: Multivariate Exploratory Data Analysis and Data Mining with R, 2010. R package version 1.14.
- Kemmel, S.W., Cahill, J.F. 2011. Independent evolution of leaf and root traits within and among temperate grassland plant communities. *PLoS one* 6(6): e19992.
- Kerckhoff, A.J., Fagan, W.F., Elser, J.J., Enquist, B.J. 2006. Phylogenetic and growth form variation in the scaling of nitrogen and phosphorus in the seed plants. *The American naturalist* 168(4): 103–22.
- Laughlin, D.C., Leppert, J.J., Moore, M.M., Sieg, C.H. 2010. A multi-trait test of the leaf-height-seed plant strategy scheme with 133 species from a pine forest flora. *Functional Ecology* 24(3): 493–501.
- Ordoñez, J.C., van Bodegom, P.M., Witte, J.P.M., Wright, I.J., Reich, P.B., Aerts, R. 2009. A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. *Global Ecology and Biogeography* 18(2): 137–149.
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jau-reguiberry, et al. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 167–234.
- Pérez-Ramos, I.M., Roumet, C., Cruz, P., Blanchard, A., Autran, P., Garnier, E. 2012. Evidence for a “plant community economics spectrum” driven by nutrient and water limitations in a Mediterranean rangeland of Southern France. *Journal of Ecology*, 100, 1315-1327.
- Pulido, F. 2002. Biología reproductiva y conservación: el caso de la regeneración de bosques templados y subtropicales de robles (*Quercus* spp.). *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 5–15.
- Reich, P.B., Walters, M.B., Ellsworth, D.S. 1992. Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among Diverse. *Ecological Monographs* 62(3): 365–392.
- Reich, P.B., Walters, M.B., Ellsworth, D.S. 1997. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 94(25): 13730–4.
- Reich, P.B., Walters, M.B., Tjoelker, M.G., Vanderklein, D., Buschena, C. 1998. Photosynthesis and respiration rates depend on leaf and root morphology and nitrogen concentration in nine boreal tree species differing in relative growth rate. *Functional Ecology* 12(3): 395–405.
- Reich, P.B., Ellsworth, D.S., Walters, M.B., Vose, J. M., Gresham, C., Volin, J.C., Bowman, W. D. 1999. Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology* 80(6), 1955-1969.
- Rozendaal, D.M., Hurtado, V.H., Poorter, L. 2006. Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationships with light demand and adult stature. *Functional Ecology* 20(2): 207–216.
- Ruiz-Robledo, J., Villar, R. 2005. Relative growth rate and biomass allocation in ten woody species with different leaf longevity using phylogenetic independent contrasts (PICs). *Plant Biology* 7: 484-494
- Terradas, J. 2001. *Ecología de la Vegetación. De la Ecofisiología de las Plantas a la Dinámica de Comunidades y Paisajes*. - Omega, Barcelona. España.
- Tjoelker, M.G., Craine, J.M., Wedin, D., Reich, P.B., Tilman, D. 2005. Linking leaf and root trait syndromes among 39 grassland and savannah species. *The New Phytologist* 167(2): 493–508.
- Tomlinson, K.W., Sterck, F.J., Bongers, F., da Silva, D., Barbosa, E.R.M., Ward, D., et al. 2012. Biomass partitioning and root morphology of savanna trees across a water gradient. *Journal of Ecology* 100(5): 1113-1121.
- UNEP 1997. *World atlas of desertification (2ª ed)*. United Nations Environment Programme, London. Reino Unido.

- Urbieta, I. 2008. *Estructura, dinámica y regeneración de los bosques mixtos de alcornoque (Quercus suber L) y quejigo moruno (Quercus canariensis Willd) del sur de la Península Ibérica: una aproximación multiescala*. Universidad de Alcalá. España.
- Urbieta, I.R., García, L.V., de Zavala, M.A., Marañón, T. 2011. Mediterranean pine and oak distribution in southern Spain: Is there a mismatch between regeneration and adult distribution? *Journal of Vegetation Science* 22: 18-31.
- Villar, R., Ruiz-Robledo, J., De Jong, Y., Poorter, H. 2006. Differences in construction costs and chemical composition between deciduous and evergreen woody species are small as compared to differences among families. *Plant, Cell and Environment* 29: 1629–1643
- Villar, R., J. Ruiz-Robledo, J. L. Quero, H. Poorter, F. Valladares y T. Marañón. 2008. Tasas de crecimiento en especies leñosas: aspectos funcionales e implicaciones ecológicas. En: F. Valladares, editor, *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante, 2ª edición revisada*. Capítulo 7: 193-230. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, España.
- Villar, R., Lopez-Iglesias, B., Ruiz-Benito, P., De la Riva, E.G., de Zavala, M.A. 2014. Crecimiento de plántulas y árboles de seis especies de Quercus. *Ecosistemas* 23(2): 64-72. Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-2.09
- 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(5): 882–892.
- Wahl, S., Ryser, P. 2000. Root tissue structure is linked to ecological strategies of grasses. *New Phytologist* 148: 459–471.
- Warton, D. I., Wright, I. J., Falster, D. S., Westoby, M. 2006. Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews*, 81(2), 259-291.
- Warton, D.I., Duursma, R.A., Falster, D.S., Taskinen, S. 2012. Smatr 3—an R package for estimation and inference about allometric lines. *Methods in Ecology and Evolution* 3(2): 257-259.
- Westoby, M., Falster, D.S., Moles, A.T., Vesk, P., Wright, I. J. 2002. Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33(1): 125–159.
- Withington, J.M., Reich, P.B., Oleksyn, J., Eissenstat, D.M. 2006. Comparisons of structure and life span in roots and leaves among temperate trees. *Ecological Monographs* 76(3): 381–397.
- Wright, I.J., Ackerly, D.D., Bongers, F., Harms, K.E., Ibarra-Manriquez, G., Martínez-Ramos, et al. 2007. Relationships among ecologically important dimensions of plant trait variation in seven neotropical forests. *Annals of Botany* 99(5):1003–15.
- Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., et al. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428(6985): 821–7.
- Wright, I.J., Westoby, M. 2002. Leaves at low versus high rainfall: coordination of structure, lifespan and physiology. *New Phytologist* 155(3): 403-416.