

# Crecimiento de plántulas y árboles de seis especies de *Quercus*

R.Villar<sup>1\*</sup>, B. Lopez-Iglesias<sup>1</sup>, P. Ruiz-Benito<sup>2,3</sup>, E.G. de la Riva<sup>1</sup>, M.A. Zavala<sup>3</sup>

(1) Área de Ecología, Dpto. Botánica, Ecología y Fisiología Vegetal, Universidad de Córdoba, 14071 Córdoba, España.

(2) Biological and Environmental Sciences, School of Natural Sciences. University of Stirling. FK9 4LA, Stirling, Reino Unido.

(3) Grupo de Ecología y Restauración Forestal, Departamento de Ciencias de la Vida, Edificio de Ciencias, Universidad de Alcalá, Campus Universitario, 28871 Alcalá de Henares (Madrid), España.

\* Autor de correspondencia: R. Villar [[rafael.villar@uco.es](mailto:rafael.villar@uco.es)]

> Recibido el 17 de marzo de 2014, aceptado el 16 de julio de 2014.

**Villar, R., Lopez-Iglesias, B., Ruiz-Benito, P., de la Riva, E.G., 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**

Los objetivos principales de este trabajo son: a) describir algunas características importantes relativas a los rasgos funcionales en plántulas de las especies del género *Quercus*, b) determinar cómo varía la proporción de hoja, tallo y raíz en adultos, y c) estimar las tasas de crecimiento relativo (RGR) de estas especies para plántulas e individuos adultos. Para ello, usamos los datos de experimentos realizados en plántulas bajo condiciones controladas, del Inventario Forestal Nacional (IFN2 e IFN3) y de las ecuaciones alométricas desarrolladas por Montero et al. (2005). Las especies de *Quercus* se caracterizan por tener semillas grandes, y las plántulas presentan una baja RGR y área específica foliar (SLA) y una alta proporción de raíz (RMR). Uno de los factores más importantes que explican las diferencias en RGR entre las especies de *Quercus* (tanto en plántulas como en adultos) es la diferencia en SLA. Considerando los datos de biomasa de árboles, se observa que la proporción de hoja (LMR) y de raíz (RMR) disminuye con el tamaño, mientras que la proporción de tallo (SMR) aumenta con éste. Si consideramos un árbol medio de 20 cm de diámetro de tronco, los valores de LMR son de sólo 1-5 % y los de SMR van del 50 al 80 %. Considerando los datos del IFN, dentro de cada especie existe una gran variación en RGR. Aun así, cuando se comparan las RGR de las plántulas con los adultos se observa una relación significativa y positiva. Uno de los factores que afectó significativamente a RGR fue el tamaño del árbol, de forma que árboles de mayor tamaño crecían más lentamente.

**Palabras clave:** área específica foliar; crecimiento relativo; alcornoque; encina; quejigo; roble

**Villar, R., Lopez-Iglesias, B., Ruiz-Benito, P., de la Riva, E.G., Zavala, M.A. 2014. Seedling and tree growth of six *Quercus* species. *Ecosistemas* 23(2): 64-72. Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-2.09**

The main objectives of this work were: a) to describe some important features relative to the functional traits of seedlings of species belonging to the genus *Quercus*, b) to calculate biomass allocation patterns in leaf, stem and root in adults, and c) to calculate the relative growth rates (RGR) of these species for seedlings and adults. To do this, we used data of experiments with seedlings under controlled conditions, the National Forest Inventory (IFN2 and IFN3) and the allometric equations developed by Montero et al. (2005). *Quercus* species were characterized by large seeds, and the seedlings had a low RGR and specific leaf area (SLA) and a high proportion of root (RMR). One of the most important factors explaining differences in growth rates among seedlings and adults of *Quercus* species was the difference in SLA. Considering data of tree biomass, the proportion of biomass in leaves (LMR) and roots (RMR) decreases with tree size, while the proportion of biomass in stem (SMR) increases with tree size. Considering an average tree with trunk diameter of 20 cm, the values of LMR are only between 1-5 % and SMR range from 50 to 80 %. Considering the IFN data, within each species the RGR values were highly variable. Still, when the RGR of seedlings were compared with those of adults a significant and positive relationship was observed. One of the factors that significantly affected RGR was tree size, so that bigger trees grew more slowly.

**Key words:** cork oak; English oak; holm oak; Portuguese oak; relative growth rate; specific leaf area

## Introducción

El crecimiento de las plantas es un proceso complejo, que de forma simplificada se puede describir como el balance entre la captura y las pérdidas de carbono, nutrientes y agua (ver [Lambers et al. 1998](#)). Se define el crecimiento como el incremento de biomasa por unidad de tiempo. La importancia de estudiar el crecimiento de las plantas reside en que es la entrada de energía mayoritaria en los ecosistemas y por tanto de la que dependen los demás niveles tróficos. Dado que la energía luminosa asimilada por las plantas se almacena en moléculas de carbono, las plantas ejercen un papel importante en el ciclo de carbono, actuando a la vez como fuente y

sumidero (e.g. [Dixon et al. 1994](#)). La actividad humana está incrementando exponencialmente la concentración de CO<sub>2</sub> en la atmósfera y existe una gran preocupación por su papel como efecto invernadero y las consecuencias que puede tener en la modificación del clima. Por ello, es importante conocer las fuentes y sumideros de carbono, para limitar en lo posible el incremento de CO<sub>2</sub> atmosférico.

Las plantas leñosas que constituyen los bosques y matorrales tienen una gran importancia, ya que estos tipos de formaciones ocupan una gran superficie en la península ibérica (36 % de la superficie española, [Ruiz de la Torre 1990](#)) y a nivel mundial (31 % de la superficie total, [FAO 2012](#)). Los bosques de *Quercus* constituyen la mayor parte de la superficie forestal de la península ibérica

(30 % del área basimétrica total, Inventario Forestal Nacional, IFN3). En las últimas décadas se ha realizado un enorme esfuerzo para delimitar la estructura, densidad y composición de los bosques de España, gracias a los inventarios forestales (IFN). La base de datos del IFN permite obtener datos de crecimiento de árboles en condiciones de campo a escalas espaciales amplias. Existen muy pocos trabajos que hayan estimado las tasas de crecimiento (basadas en biomasa) en campo. Esto es debido principalmente a las dificultades de la estimación de biomasa (principalmente de la raíz) (Poorter et al. 2012). La mayoría de los trabajos estiman el crecimiento basado en incrementos en altura y/o en diámetro del tronco, considerándose que son buenas estimas del crecimiento en biomasa.

En cambio, se han realizado muchos estudios sobre crecimiento en plántulas de *Quercus*, y se ha demostrado cómo distintos factores (luz, agua, nutrientes) pueden afectar su crecimiento (e. g. Quero et al. 2006; Sánchez Gómez et al. 2006). Otros estudios (Antúnez et al. 2001; Ruíz-Robledo y Villar 2005; López-Iglesias et al. 2014) han estimado las tasas máximas de crecimiento relativo, y para ello se han realizado ensayos en condiciones controladas (en invernadero, usando niveles de agua y nutrientes óptimos para el crecimiento). Este tipo de metodología es necesaria cuando se realizan estudios comparativos, ya que todas las especies deben estar en las mismas condiciones, para que otros factores no influyan en las variables medidas. Sin embargo, también hay que reconocer que los valores obtenidos en condiciones controladas y en plántulas podrían diferir de aquellos medidos en condiciones de campo y en adultos. No existen trabajos que comparen las tasas de crecimiento de distintas especies de *Quercus* en condiciones controladas y en campo.

Cuando se habla de crecimiento se pueden dar estimas de crecimiento absoluto o relativo (Paine et al. 2012). El crecimiento absoluto es el incremento de biomasa por tiempo, y puede venir dado en  $\text{kg año}^{-1}$ . La tasa de crecimiento relativo (RGR, del inglés *relative growth rate*) es el incremento de biomasa por unidad de biomasa y tiempo, y puede expresarse en las unidades  $\text{mg g}^{-1} \text{año}^{-1}$ . En general, se acepta que para fines comparativos es más idóneo usar RGR ya que así se elimina el artefacto del tamaño de la planta. Una planta grande crece más rápido en valor absoluto ( $\text{g día}^{-1}$ ) que una planta pequeña, por el sólo hecho de ser más grande, aunque la eficiencia por unidad de biomasa (RGR) pueda ser menor (Poorter y Garnier 1999). Los valores de crecimiento absoluto, sin embargo, pueden ser particularmente interesantes desde el punto de vista del papel de las plantas en el ciclo del carbono.

La gran variación en RGR entre las distintas especies de plantas ha llevado a preguntarse cuáles son las causas de esta gran variación. Esto ha llevado a descomponer RGR en dos factores principales: la razón de área foliar (LAR, *leaf area ratio*, relación del área de la planta con respecto a la biomasa) y la tasa de asimilación neta (NAR, *net assimilation rate*, ganancia de biomasa por unidad de área y tiempo) (Poorter y Remkes 1990). De esta forma,  $\text{RGR} = \text{LAR} \times \text{NAR}$ . A su vez, LAR se puede descomponer en el área específica foliar (SLA, *specific leaf area*, relación del área foliar con respecto a biomasa foliar) y la proporción de hoja (LMR, *leaf mass ratio*). Así,  $\text{LAR} = \text{SLA} \times \text{LMR}$ . Aunque hay estudios en los que el componente fisiológico (NAR) tiene más importancia en la variación de RGR, la mayoría de los estudios concluyen que el factor morfológico (LAR) es más importante. Además, muchos estudios han llegado a la conclusión de que una variable muy sencilla de medir, como es el área específica foliar (SLA) es un buen predictor de las tasas máximas de RGR (Poorter y Remkes 1990; Garnier 1992; Lambers y Poorter 1992; Antúnez et al. 2001).

También, otras características como la proporción de hojas (LMR) o la concentración de nitrógeno foliar (N), se han descrito como características que explican la variación en RGR (Huante et al. 1995; Cornelissen et al. 1996; Villar et al. 2006, 2008). Estas características morfológicas, fisiológicas y/o fenológicas de las especies que influyen directa o indirectamente sobre el crecimiento, la reproducción y la supervivencia se denominan en sentido amplio "rasgos funcionales" (*sensu* Violle et al. 2007).

Los objetivos de este trabajo son: (1) conocer qué diferencias existen en rasgos funcionales entre las especies de *Quercus* y otras especies mediterráneas, (2) conocer los patrones de inversión de la biomasa en hoja, tallo y raíz en las especies de *Quercus* en condiciones de campo; y (3) determinar las tasas de crecimiento en altura, diámetro y biomasa en especies de *Quercus* en adultos y en condiciones de campo. Para ello, se han usado datos obtenidos en condiciones controladas (en invernadero) y datos de los Inventarios Forestales Nacionales (IFN2 e IFN3) combinados con las ecuaciones alométricas desarrolladas por Montero et al. (2005). Con todos estos datos se han calculado las tasas de crecimiento relativo en seis especies de *Quercus*.

## Material y métodos

### Rasgos funcionales y crecimiento relativo en condiciones controladas

Los datos de rasgos funcionales y tasas de crecimiento relativo se obtuvieron de dos experimentos realizados en condiciones controladas, cuyos datos están parcialmente publicados (Antúnez et al. 2001; Ruíz-Robledo y Villar 2005; Villar et al. 2008). Los dos experimentos realizados en condiciones controladas (invernadero) tuvieron unas condiciones de cultivo y desarrollo similar. La lista de especies (siete especies de *Quercus* y 17 especies leñosas) se puede consultar en Villar et al. (2008). En el presente trabajo se han incluido los siguientes rasgos funcionales: peso fresco de semilla (g), área específica foliar (SLA,  $\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$ ), concentración de nitrógeno foliar (N), tasa de crecimiento relativo (RGR,  $\text{mg g}^{-1} \text{día}^{-1}$ ), razón de área foliar (LAR,  $\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$ ), tasa de asimilación neta (NAR,  $\text{g m}^{-2} \text{día}^{-1}$ ), proporción de raíces (RMR, *root mass ratio*, %) y hojas (LMR, *leaf mass ratio*, %). De forma resumida se describe a continuación la metodología. Previo a la siembra, se tomó el peso fresco de las semillas de una submuestra. Las semillas se pusieron a germinar en macetas de 3.5 L con un sustrato formado por arena y turba (3:1). Las macetas se abonaron con un abono de liberación lenta y se regaron periódicamente para asegurar un crecimiento óptimo. Se realizaron varias cosechas para determinar el peso seco de hojas, tallo y raíz. Con el peso total se calculó la tasa de crecimiento relativo como  $\text{RGR} = [\text{Ln}(\text{peso } t_2) - \text{Ln}(\text{peso } t_1)] / (t_2 - t_1)$ , siendo  $t_2$  y  $t_1$  los tiempos de la cosecha final e inicial, respectivamente. El área específica foliar se calculó como el área foliar respecto al peso seco foliar. Para más detalles se puede consultar Villar et al. (2008).

### Crecimiento relativo en condiciones de campo

Los datos observacionales de crecimiento para individuos adultos se obtuvieron del IFN de España. El IFN es una base de datos nacional de muestreos periódicos sistemáticamente distribuidos cada kilómetro a lo largo de toda el área forestal de España (Villalcausa y Díaz 1998; Villanueva 2004). Las parcelas del IFN tienen radio variable según el diámetro normal (dbh) de los árboles medidos y su localización en las parcelas. Las parcelas inventariadas durante el segundo IFN (IFN2, en los años 1986-96), fueron revisadas durante el tercer IFN (IFN3, 1997-2007), es decir, con un periodo medio entre ambos muestreos de 11 años. De cada individuo se registra la especie, y se toman medidas de su altura y diámetro normal. Al estar todos los árboles identificados individualmente, es posible calcular una tasa de crecimiento diametral y en altura a nivel de individuo. Dado que las parcelas cubren todo el territorio nacional, las condiciones ambientales de las parcelas son muy distintas en cuanto a temperatura, precipitación y tipo de suelo. Por ejemplo, la temperatura media anual para las parcelas con presencia de especies del género *Quercus* varía entre los 4 y 18 °C, y la precipitación anual va desde 200 mm (Almería) a 2500 mm (Galicia), aunque estas condiciones son también muy variables dependiendo de la orografía y la continentalidad.

Para este estudio se seleccionaron individuos de seis especies del género *Quercus* (*Q. canariensis*, *Q. faginea*, *Q. ilex*, *Q. pyrenaica*, *Q. robur* y *Q. suber*), que cumplieran los siguientes criterios:

(i) que fueran árboles vivos en parcelas permanentes comparables individuo a individuo; (ii) que su diámetro normal en el IFN2 fuera mayor de 200 mm y que sus cambios en dbh y altura entre inventarios consecutivos fueran mayores o iguales a 0; (iii) que fueran parcelas no manejadas, sin evidencias de corta o aclareo y sin evidencias de ser plantaciones; y (iv) que el área basal de la especie en cuestión fuera mayor del 50 % del área basal total en la parcela. Siguiendo estos criterios obtuvimos datos de 548 individuos distribuidos en 171 parcelas para *Q. canariensis*; 3016 individuos distribuidos en 1121 parcelas para *Q. faginea*; 20 084 individuos distribuidos en 6915 parcelas para *Q. ilex*; 7611 individuos distribuidos en 1709 parcelas para *Q. pyrenaica*; 5182 individuos distribuidos en 1115 parcelas para *Q. robur* y 9633 individuos distribuidos en 2288 parcelas para *Q. suber*. Las fuertes diferencias en el número de árboles y de parcelas por especie, especialmente de *Q. canariensis* con un bajo número de árboles, podría suponer un sesgo en los datos obtenidos para esta especie, como se comentará más adelante.

### Cálculo de variables y análisis estadísticos

La comparación de los rasgos funcionales de las especies de *Quercus* y otras especies leñosas obtenidos para plántulas en condiciones controladas se hizo con el test no paramétrico de Kruskal-Wallis.

Para conocer los valores medios de la proporción de la biomasa en hojas, tallo y raíz (LMR, SMR y RMR, respectivamente) de las especies de *Quercus*, se usaron los datos de Montero et al. (2005). Estos datos corresponden a la biomasa predicha para hojas, tallo y raíz usando ecuaciones alométricas en función de las clases diamétricas comprendidas entre 5 y 70 cm de dbh (clases diamétricas de 5 cm). En la **Tabla 2** (pág. 35) de Montero et al. (2005) se detallan las ecuaciones usadas para cada especie y fracción.

Para estimar la biomasa total (parte aérea y radical) de los árboles individuales de cada parcela aplicamos las ecuaciones alométricas de Montero et al. (2005), que relacionan la biomasa seca total del árbol y sus fracciones (i.e. hojas, tallo y raíz) en función del diámetro. A pesar de las limitaciones de estas ecuaciones, ya que no tienen en cuenta que la asignación de biomasa a los distintos órganos de la planta pueden estar afectados por la variabilidad ambiental, esta aproximación cumple, a nuestro juicio, con el objetivo principal de comparación entre las seis especies de *Quercus*. Por otro lado, no existen datos de estas especies sobre cómo se modifica la asignación a hojas, tallo y raíz en función de las variables ambientales.

Con los datos procedentes de los dos inventarios (IFN2 e IFN3) calculamos la tasa de crecimiento relativo (RGR) de cada individuo de tres maneras distintas: (i) como incremento en altura ( $RGR_{alt}$ ,  $m\ m^{-1}\ año^{-1}$ ); (ii) incremento de diámetro ( $RGR_{dbh}$ ,  $cm\ cm^{-1}\ año^{-1}$ ); e (iii) incremento de biomasa ( $RGR_{biomasa}$ ,  $mg\ g^{-1}\ año^{-1}$ ). La estima de RGR se realizó usando la siguiente fórmula:  $RGR = [Ln(X_2) - Ln(X_1)] / tiempo$ , siendo  $X$  la variable con la que se estima RGR (altura, diámetro o biomasa), los subíndices 2 y 1 se refieren a las medidas en los tiempos 2 y 1 y el tiempo los años entre 2 y 1 (en general 10 años). Los datos de SLA y N foliar de individuos en campo fueron tomados de Wright et al. (2004) y fuentes propias (De la Riva et al. 2014).

Los análisis estadísticos (promedios por especie y correlaciones entre variables) se llevaron a cabo con el programa Statistica 7.1 (StatSoft, Inc., USA). Las ecuaciones de regresión para estimar la relación entre RGR y tamaño del árbol se calcularon utilizando distintas funciones con el programa Statgraphics 5.1 (Statistical Graphics Corp., USA).

## Resultados

### Comparación de rasgos funcionales entre *Quercus* y otras especies leñosas en plántulas bajo condiciones controladas

Las especies de *Quercus* difieren significativamente ( $P < 0.01$ ) en una serie de rasgos funcionales con respecto a otras especies

leñosas de ecosistemas mediterráneos. Las especies de *Quercus* se caracterizan por tener semillas grandes, bajas tasas de crecimiento relativo (RGR) y área específica foliar (SLA) y una alta proporción de raíz (RMR) (**Fig. 1**). Además, cabe remarcar que para algunas variables, la variabilidad respecto a la media fue alta en el grupo de *Quercus* (ver **Fig. 1**), similar al grupo del resto de especies que comprenden varios géneros y familias distintas.

Uno de los factores más importantes que explicaban las diferencias en RGR entre las especies de *Quercus* fue el área específica foliar (SLA), presentando una relación cercana a la significación ( $R^2 = 0.55$ ,  $P = 0.06$ ; **Fig. 2 A**). La relación entre RGR y SLA sí fue significativa para las otras especies leñosas, aunque con un  $R^2$  muy similar (0.55). En relación a los componentes morfológicos (LAR) y fisiológicos (NAR) de RGR, se observó que RGR dependió más de NAR que de LAR para los *Quercus*, en cambio, para las otras especies fue al contrario (**Figs. 2 B y C**). Las proporciones de hojas (LMR) y de raíz (RMR) mostraron una fuerte relación negativa para los *Quercus* (**Fig. 2 D**).

### Distribución de biomasa y tasas de crecimiento de *Quercus* en condiciones de campo

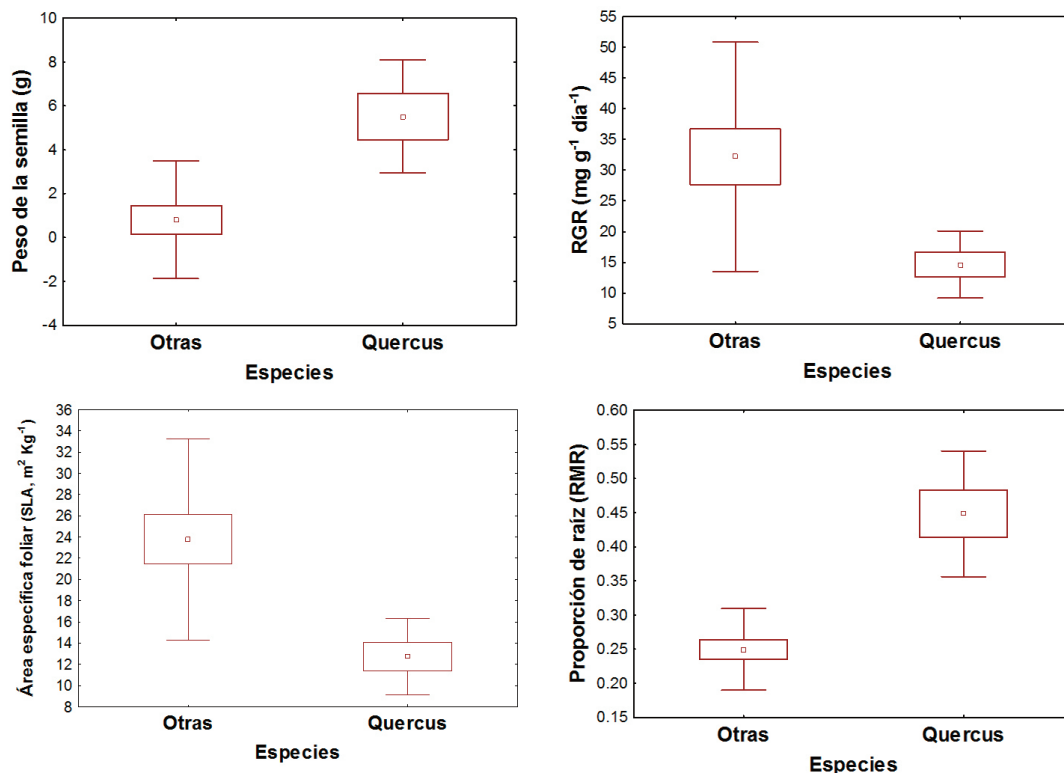
En relación a la proporción de hoja, tallo y raíz se observa, en general, que la proporción de hoja (LMR) y de raíz (RMR) disminuye con el tamaño del árbol, mientras que la proporción de tallo (SMR) aumenta con el tamaño del árbol (**Fig. 3**). Aun así, es de destacar que la dinámica de algunas especies es distinta. Por ejemplo, en relación a la proporción de hoja, hay un descenso de LMR con el tamaño de árbol muy acusado para *Q. faginea*, mientras que éste es menor para *Q. canariensis*. En cuanto a la proporción de tallo, también se observan diferencias entre especies. Todas aumentan el SMR con el tamaño del árbol, salvo *Q. canariensis*, que lo reduce. En relación a la proporción de raíz, de forma similar, *Q. canariensis* presenta un comportamiento un tanto atípico, ya que aumenta el valor de RMR con el tamaño del árbol. Si consideramos un árbol medio de 20 cm de diámetro, los valores de LMR están comprendidos entre el 1-5 %, los de SMR entre el 50-80 % y los de RMR entre el 20-40 % (**Fig. 3**).

Las tasas de crecimiento pueden venir expresadas en términos de altura, diámetro o biomasa. A pesar de haber una relación significativa ( $P < 0.0001$ ) entre  $RGR_{dbh}$  y  $RGR_{alt}$  para todas las especies, salvo *Q. canariensis* ( $P = 0.08$ ), el porcentaje de variación de  $RGR_{dbh}$ , explicado por  $RGR_{alt}$  fue muy bajo (entre el 1.2 y el 2 %) (**Fig. 4**,  $R^2 = 0.014$ , para *Q. pyrenaica*). Dado que los datos en términos de biomasa se calculan en base al diámetro, la correspondencia de los datos de  $RGR_{dbh}$  y  $RGR_{biomasa}$  es exactamente la misma.

Las tasas de crecimiento en campo son muy variables dentro de una misma especie. Usando un diagrama de frecuencias se ha representado el porcentaje de individuos de cada especie con unos intervalos determinados de RGR (**Fig. 5**). Uno de los factores que afectó significativamente ( $P < 0.001$ ) al RGR en todas las especies fue el tamaño del árbol, de forma que árboles de mayor diámetro crecían más lentamente (**Fig. 6**).

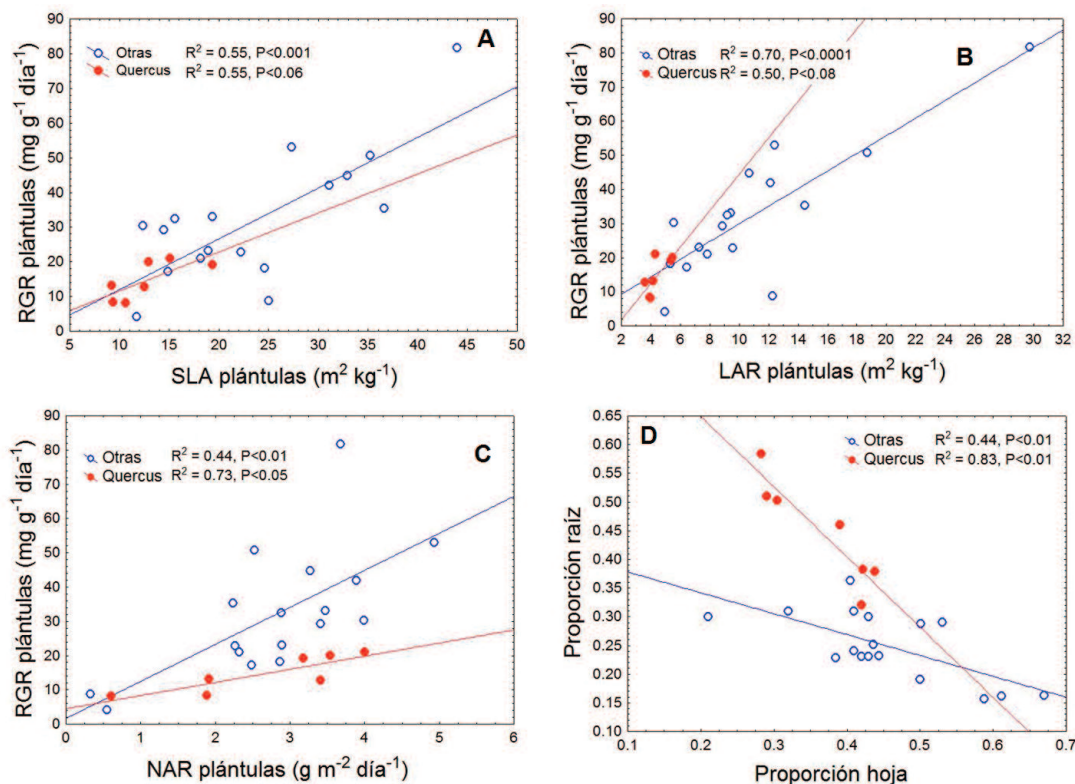
A pesar de la alta variabilidad en RGR (**Figs. 5 y 6**), podemos estimar unos valores medios por especie. Para ello, se ha considerado la categoría diamétrica de 20-40 cm de dbh, que es la que muestra los valores máximos de RGR. El ranking de RGR ( $mg\ g^{-1}\ año^{-1}$ ) para las seis especies consideradas, ordenadas de menor a mayor, fue: *Q. ilex* (16.1), *Q. faginea* (20.7), *Q. suber* (21.2), *Q. pyrenaica* (23.4), *Q. canariensis* (24.7) y *Q. robur* (29.5).

Cuando se compararon las tasas de crecimiento de las plántulas con los adultos (medidas en las clases diamétricas de 20-40 cm) se observó una relación positiva y significativa para los valores medios de las seis especies consideradas (**Fig. 7 A**). Las tasas de crecimiento en campo estuvieron correlacionadas significativamente ( $P < 0.01$ ) con el SLA y la concentración de nitrógeno foliar. (**Fig. 7 B y C**).



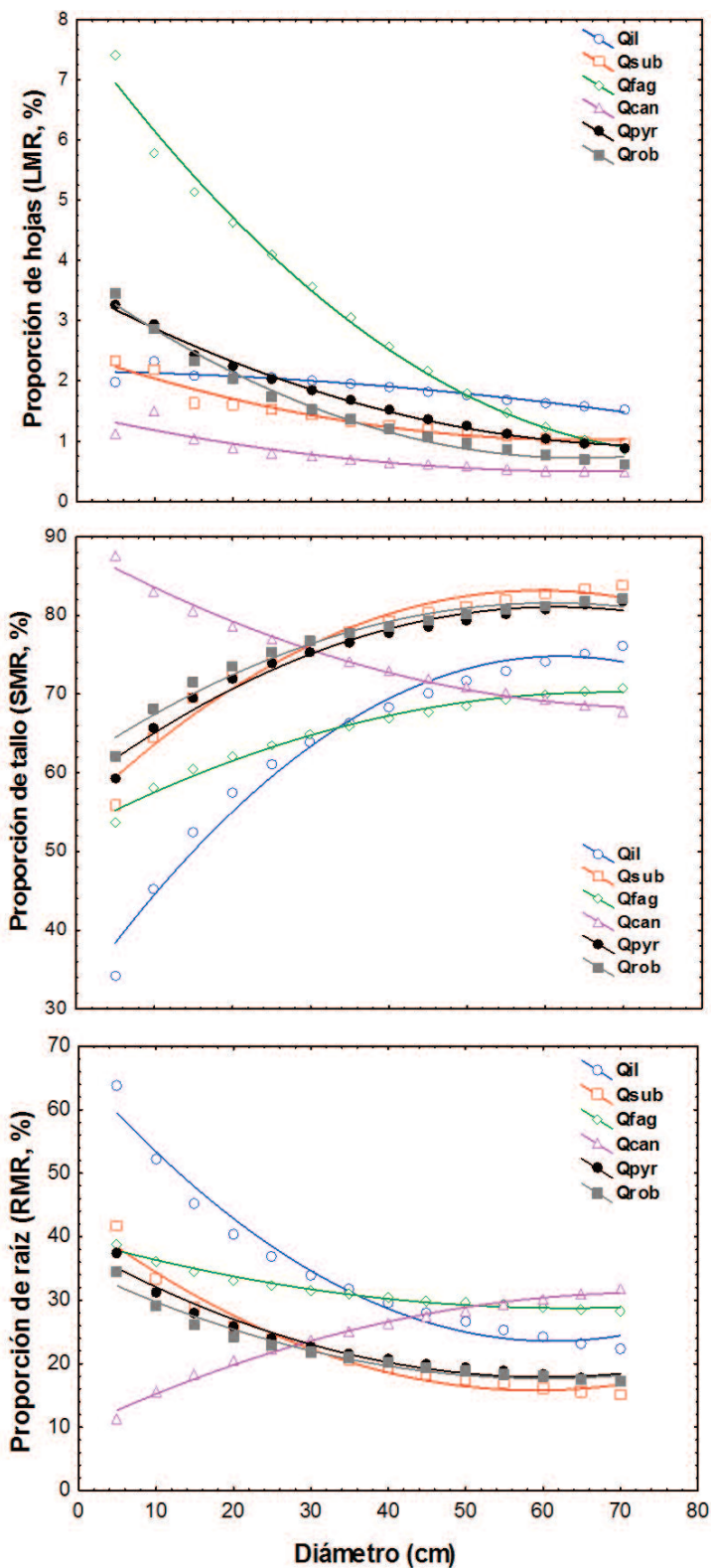
**Figura 1.** Valores medios  $\pm$  error estándar (caja) y desviación estándar (patas) de peso de semilla fresco, tasa de crecimiento relativo (RGR), área específica foliar (SLA) y proporción de raíz (RMR) de las especies de *Quercus* (siete especies) y otras especies leñosas mediterráneas (17 especies), medidas bajo condiciones controladas y en plántulas de 1 año.. Ver Villar et al. (2008) para la lista completa de especies en ambos grupos.

**Figure 1.** Mean values  $\pm$  standard error (box) and standard deviation (whisker) for fresh seed mass, relative growth rate (RGR), specific leaf area (SLA) and root mass ratio (RMR) of *Quercus* species (seven species) and other Mediterranean woody species ("Otras", 17 species) measured under controlled conditions and in seedlings of 1 year. See Villar et al. (2008) for a complete list of species in both groups.



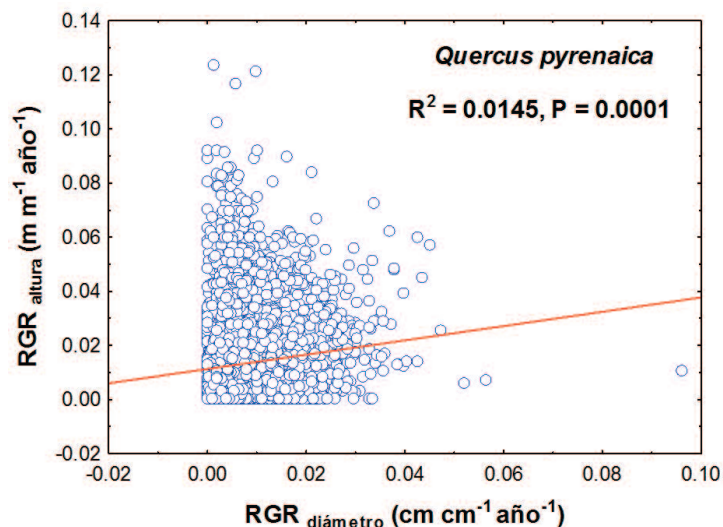
**Figura 2.** Relación entre la tasa de crecimiento relativo (RGR) con (A) el área específica foliar (SLA), (B) la razón de área foliar (LAR) y (C) la tasa de asimilación neta (NAR). (D) Relación entre la proporción de raíz y de hoja en 7 especies de *Quercus* y otras especies leñosas mediterráneas (Otras, 17 especies) medidas en condiciones controladas y en plántulas de 1 año.

**Figure 2.** Relationship between relative growth rate (RGR) with (A) specific leaf area (SLA), (B) the leaf area ratio (LAR) and (C) the net assimilation rate (NAR). (D) Relationship between the proportion of root and leaf in 7 species of *Quercus* and other Mediterranean woody species ("Otras", 17 species) measured under controlled conditions and in seedlings of 1 year.



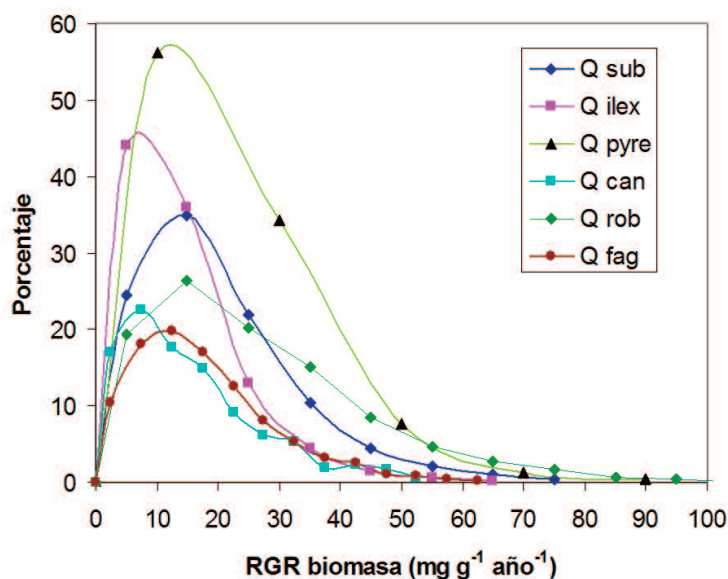
**Figura 3.** Variación de la proporción de hoja (LMR), tallo (SMR) y raíz (RMR) con el diámetro del árbol para seis especies de *Quercus*. Datos obtenidos de Montero et al. (2005).

**Figure 3.** Variation in the proportion of leaf (LMR), stem (SMR) and root (RMR) with tree diameter for six species of *Quercus*. Data from Montero et al. (2005).



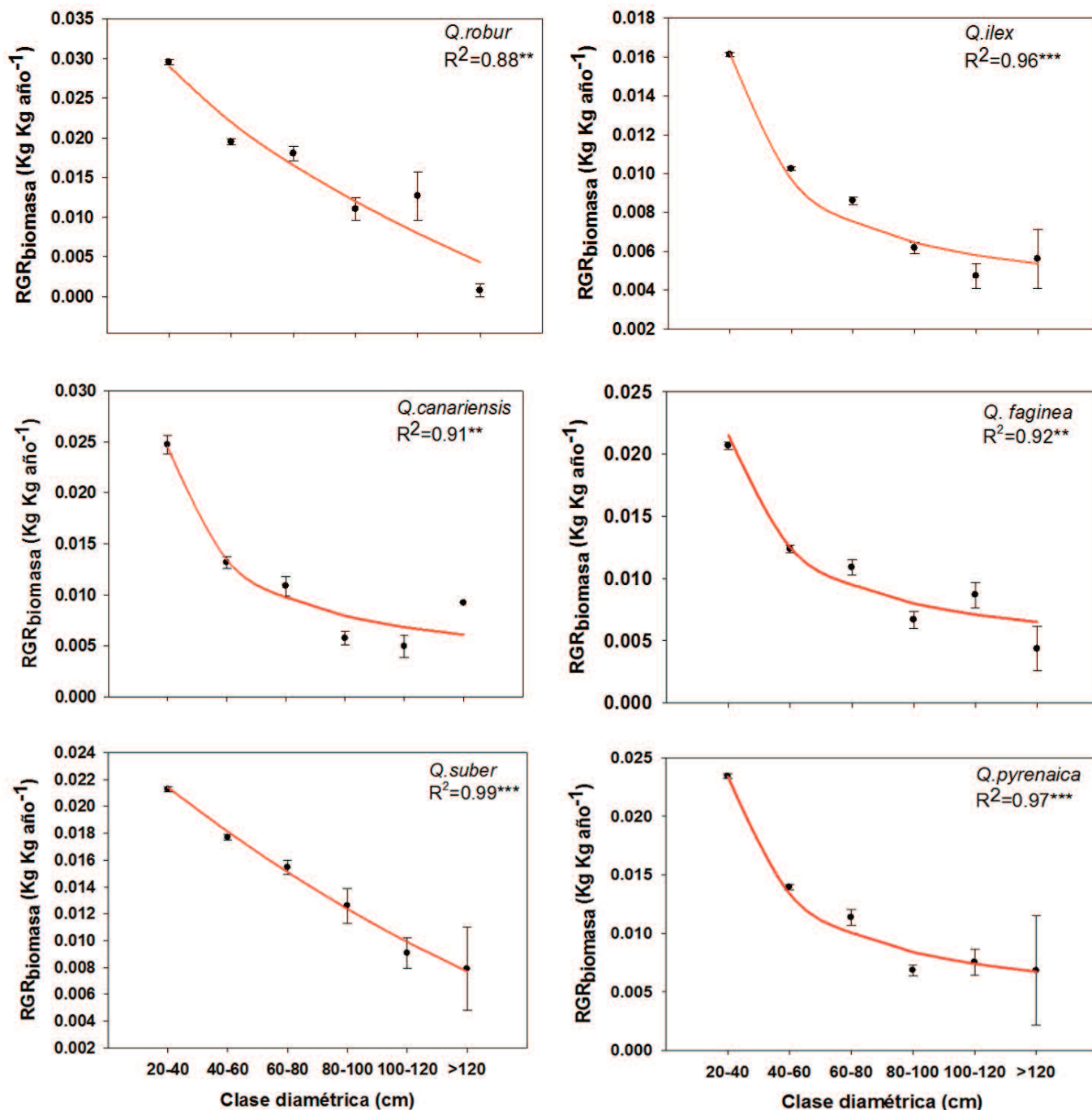
**Figura 4.** Relación entre la tasa de crecimiento en altura ( $RGR_{altura}$ ) y en diámetro ( $RGR_{diámetro}$ ) para la especie *Quercus pyrenaica*. Las otras cinco especies de *Quercus* muestran relaciones similares (no mostradas).

**Figure 4.** Relation between relative growth rate based on height ( $RGR_{altura}$ ) and diameter ( $RGR_{diámetro}$ ) for the species *Quercus pyrenaica*. The other five *Quercus* species show similar relationships (not shown).



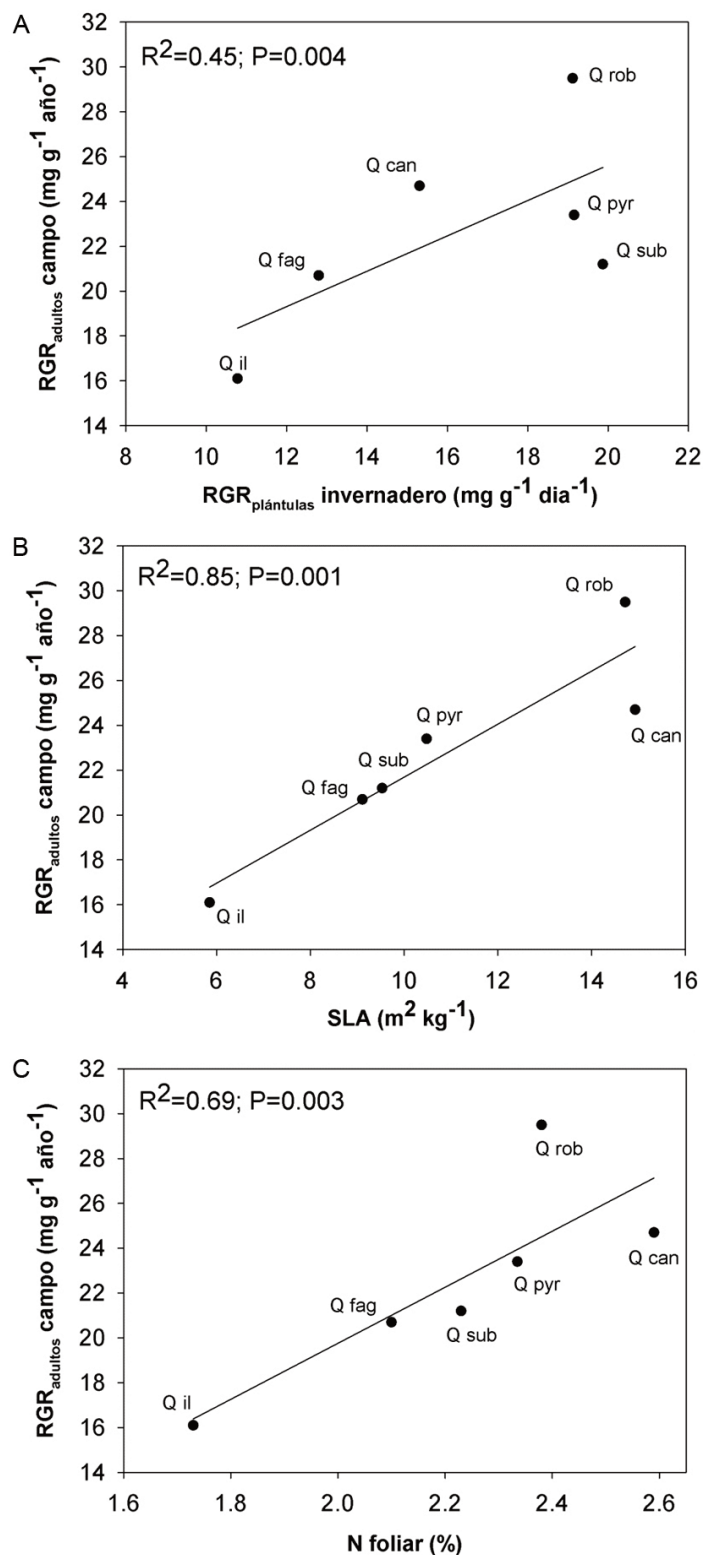
**Figura 5.** Distribución de los intervalos de las tasas de crecimiento ( $RGR_{biomasa}$ ) en las seis especies de *Quercus* a partir de datos observacionales del Inventario Forestal Nacional y las ecuaciones de Montero et al. (2005).

**Figure 5.** Distribution of intervals of growth rates ( $RGR_{biomasa}$ ) in six species of *Quercus* from observational data taken from the Spanish National Forest Inventory and the equations of Montero et al. (2005).



**Figura 6.** Variación entre la tasa de crecimiento relativo ( $RGR_{biomasa}$ ) y el diámetro del tronco (dbh, cm) para árboles adultos de las seis especies de *Quercus*, obtenidos a partir de datos observacionales del Inventario Forestal Nacional y las ecuaciones de Montero et al. (2005). Se representan los valores medios por las clases diamétricas de 20-40; 40-60; 60-80; 80-100; 100-120 y > 120 cm de dbh.

**Figure 6.** Variation between relative growth rate ( $RGR_{biomasa}$ ) and stem diameter (dbh, cm) for adult trees of six species of *Quercus*, obtained from observational data from the Spanish National Forest Inventory and the equations of Montero et al. (2005). Mean values for diameter classes are rendered: 20-40; 40-60; 60-80; 80-100; 100-120 and > 120 cm dbh.



**Figura 7.** Relación entre la tasa de crecimiento de individuos adultos medida en condiciones de campo ( $\text{mg g}^{-1} \text{año}^{-1}$ ) con respecto a: (A) la tasa de crecimiento relativo medida en condiciones controladas y en plántulas ( $\text{mg g}^{-1} \text{día}^{-1}$ ), (B) el área específica foliar (SLA,  $\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$ ), y (C) la concentración de nitrógeno foliar (%). Los datos de SLA y N foliar proceden de individuos en campo (tomados de Wright et al. 2004 y fuentes propias; De la Riva et al. 2014). Nótese la diferencia de las unidades de RGR de adultos ( $\text{mg g}^{-1} \text{año}^{-1}$ ) y de plántulas ( $\text{mg g}^{-1} \text{día}^{-1}$ ).

**Figure 7.** Relationship between the growth rate of adult individuals measured under field conditions ( $\text{mg g}^{-1} \text{yr}^{-1}$ ) with respect to: (A) the relative growth rate measured under controlled conditions and in seedlings ( $\text{mg g}^{-1} \text{day}^{-1}$ ), (B) specific leaf area (SLA,  $\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$ ), and (C) leaf nitrogen concentration (%). SLA data and N are from individuals in field conditions (taken from Wright et al. 2004 and own sources; De la Riva et al. 2014). Note the difference in units of RGR for adult trees (“adultos”) ( $\text{mg g}^{-1} \text{yr}^{-1}$ ) and seedlings (“plántulas”) ( $\text{mg g}^{-1} \text{day}^{-1}$ ).

## Discusión

### Comparación de rasgos funcionales entre *Quercus* y otras especies leñosas

Las especies del género *Quercus* difieren en una serie de rasgos funcionales claves con respecto a otras especies leñosas. Una de las diferencias importantes fue el peso de la semilla, puesto que las especies de *Quercus* presentan semillas grandes ( $5.5 \pm 1 \text{ g}$  peso fresco, media  $\pm$  desviación estándar), unas seis veces mayores al de las otras especies leñosas con las que coexisten ( $0.8 \pm 0.6 \text{ g}$ ). El peso de la semilla determina las reservas que tiene la plántula al germinar. Un peso de semilla grande presenta ciertas ventajas durante los primeros estadios de la plántula ya que le permite soportar situaciones con una baja ganancia de carbono, como por ejemplo en condiciones de sombra (Quero et al. 2007). Una semilla grande también origina plántulas con una biomasa mayor (Quero et al. 2007; González-Rodríguez et al. 2010; Pérez-Ramos et al. 2010), lo que puede conferirle ventajas competitivas como el acceso a recursos limitantes (e. g. agua, nutrientes, luz).

Las especies del género *Quercus* suelen presentar tasas de crecimiento relativamente bajas ( $14.6 \pm 2.0 \text{ mg g}^{-1} \text{ día}^{-1}$ ), frente a otras especies leñosas en las que se observaron mayores tasas de crecimiento relativo ( $32.2 \pm 4.5 \text{ mg g}^{-1} \text{ día}^{-1}$ ). Los bajos valores de RGR podrían deberse a que las especies de *Quercus* presentan hojas con un valor bajo de área específica foliar (SLA), que las hace ser especies de tipo “conservativo” (Díaz et al. 2004; Wright et al. 2004). En general, en muchos estudios se ha encontrado que RGR está relacionado positivamente con SLA, tanto para especies herbáceas (Garnier 1992; Lambers y Poorter 1992) como en especies leñosas (Reich y Walters 1992; Huante et al. 1995; Cornelissen et al. 1996; Antúnez et al. 2001; Ruiz-Robledo y Villar 2005). Las especies de *Quercus* también tienen una baja razón de área foliar (LAR) y una baja tasa de asimilación neta (NAR). Lo cual se debe en parte a que las especies de *Quercus* presentan una gran proporción de biomasa en las raíces ( $45.0 \pm 3.0 \%$ ) frente a otras especies leñosas ( $25.0 \pm 1.4 \%$ ). Una mayor proporción en raíz puede ser una ventaja para resistir la sequía en climas mediterráneos, al tener acceso a una mayor cantidad de agua en el suelo, lo que puede conferir unas mayores tasas de supervivencia (Lloret et al. 1999). Esta fuerte inversión en raíz hace que la inversión en hojas sea muy baja en comparación a otras especies.

Por otro lado, dentro de las especies de *Quercus*, existe una variabilidad en sus rasgos funcionales (ver también la variabilidad respecto a la media en Fig. 1). En este número especial sobre *Quercus*, el estudio de De la Riva et al. (2014) muestra que en las especies de *Quercus* de la península ibérica existe un síndrome económico de rasgos funcionales. Por un lado hay especies de carácter conservador (denominadas de tipo conservativo), que presentan lento crecimiento pero son tolerantes a estreses ambientales como la sequía; por ejemplo es el caso de la encina *Q. ilex* que presenta hojas con baja SLA, raíces con baja área específica radicular (SRA, *specific root area*), baja concentración de clorofila y nitrógeno en la hoja y alta densidad de la madera. En el otro extremo, se encuentran las especies con mayor capacidad de crecimiento (denominadas de tipo adquisitivo) pero con una menor tolerancia a estreses ambientales, como es el caso de *Q. canariensis*. Este patrón concuerda de forma general con las diferencias entre perennifolias y caducifolias y en la longevidad foliar entre especies de *Quercus* (Antúnez et al. 2001).

### Distribución de biomasa y tasas de crecimiento en árboles adultos

En relación a los datos de Montero et al. (2005) para árboles adultos en condiciones de campo, podemos observar la baja proporción de hoja que presentan los árboles (para un árbol de 20 cm de diámetro, los valores de LMR oscilan entre 1-3 %). Además, esta

proporción disminuye con el tamaño del árbol para todas las especies de *Quercus*. Poorter et al. (2012), en una amplia revisión con numerosas especies arbóreas, también encontraron una dinámica parecida; un porcentaje muy bajo de hoja y una disminución casi lineal con el tamaño de la planta. Es de destacar cómo la proporción de tallo es muy alta (en torno al 70 %) y cómo ésta aumenta con el tamaño del árbol. En relación a la proporción de raíz, por término medio es de un 30 % (para árboles de 20 cm de diámetro) y esta proporción disminuye ligeramente con la edad. Poorter et al. (2012) también encontraron un patrón similar tanto en la proporción del tallo como de la raíz en otras especies leñosas. La dinámica que presenta *Q. canariensis* en relación a la proporción de tallo y raíz es una excepción a la encontrada en el resto de especies de este género. Sólo en esta especie, la proporción de tallo disminuye con el tamaño y la proporción de raíz aumenta con el tamaño de la planta. Habría que comprobar esta dinámica con más datos para ver si es una dinámica atípica de esta especie, o si se debe a otros factores. Por ejemplo, podría ser debido a que en el análisis se han considerado árboles procedentes de masas con estructuras de clases de edad y diámetros muy dispares, que podrían haber afectado de forma diferente a las relaciones de diámetro y las proporciones de hoja, tallo y raíz.

La estima de crecimiento en árboles adultos y en condiciones de campo es relativamente complicada. Para medir el crecimiento, la unidad de medida debería ser la biomasa, pero dadas las dificultades para la obtención de datos de biomasa de hojas, tallo y especialmente de raíz, no existen muchos estudios observacionales que midan el crecimiento real en biomasa (i.e. medir la biomasa requiere medir el peso de las diferentes fracciones, ver e.g. Montero et al. 2005). Por ello, se usan medidas no destructivas, más prácticas en campo, como por ejemplo la altura y el diámetro del árbol. Estas variables se han medido de forma sistemática en los Inventarios Forestales Nacionales, de forma que comparando inventarios consecutivos podemos obtener estimas individuales de tasa de crecimiento basado en altura y en diámetro. Se podría esperar que las tasas de crecimiento expresadas en una u otra dimensión fuesen similares. Sin embargo, la relación entre el crecimiento relativo en altura y en diámetro fue muy baja. A pesar de que para todas las especies se encontró una relación positiva y significativa, el porcentaje de explicación de una variable sobre otra es muy bajo (del 1 al 2 % dependiendo de la especie). Esto sugiere que hay grandes diferencias entre el crecimiento en altura y diámetro, y que por tanto las conclusiones basadas en crecimiento en altura pueden diferir de las basadas en diámetro. Esto podría estar determinado en parte por la competencia, especialmente de la luz, o por la importancia de las condiciones climáticas en la península ibérica determinando distintas relaciones alométricas en árboles (e.g. Lines et al. 2012), o por un diferente manejo de los árboles, especialmente de aquellos que se encuentran en sistemas agrosilvopastorales, o bien por efecto de una diferente estructura de la masa sobre la relación altura-diámetro. De forma que algunos individuos podrían invertir más en altura, notándose por tanto un menor crecimiento en diámetro y viceversa. Por otro lado, el grado de precisión en la estima de la altura en especies con copas irregulares hace del cálculo de la  $RGR_{alt}$  un parámetro con un grado de error muy superior al de  $RGR_{dbh}$ . En resumen, un árbol puede crecer presentando un fuerte incremento en altura pero cambiando poco el diámetro (ver Fig. 4), lo cual, según los predictores de Montero et al. (2005) indicarían un crecimiento nulo. Por ello, nuestros resultados indican la importancia de estimar la biomasa considerando tanto incrementos de altura como en diámetro, y que además podrían variar de una manera importante dependiendo de las condiciones climáticas y estructurales de la parcela.

Las tasas de crecimiento en biomasa están basadas en incremento de diámetro (ya que la biomasa se calculó a partir del dbh; Montero et al. 2005). El crecimiento relativo de árboles estuvo muy relacionado con el crecimiento relativo de las plántulas (Fig. 7A), aunque hay que resaltar la diferencia de unidades: en plántulas de 10 a 20  $mg\ g^{-1}\ día^{-1}$  y en árboles de 16 a 30  $mg\ g^{-1}\ año^{-1}$ , debido posiblemente a la limitación de recursos que se encuentra en con-

diciones naturales. Es de destacar también cómo dos rasgos funcionales importantes de la hoja como el SLA y la concentración de N presentaron una relación muy buena ( $R^2$  de 0.69 a 0.85) con el crecimiento de los árboles en condiciones naturales y podrían considerarse como buenos predictores de las tasas de crecimiento (ver e.g. Ruiz-Benito et al. 2014).

Aun así, dentro de cada especie del género *Quercus* las tasas de crecimiento son muy variables, de forma que hay un amplio solapamiento entre todas las especies consideradas (Fig. 5). Esta gran variabilidad puede ser debida a un gran número de factores que pueden afectar, desde factores abióticos (e.g. temperatura, precipitación, disponibilidad de nutrientes) hasta factores bióticos (e.g. competencia, herbivoría, manejo) (ver e.g. Gómez-Aparicio et al. 2011). Sin embargo, los valores medios para cada especie corresponden bastante bien con los datos obtenidos en condiciones controladas para plántulas. Por ello, podríamos concluir que las diferencias encontradas entre las especies de *Quercus* son generalizables y reales. El crecimiento de cada especie de *Quercus* descendió al incrementarse el tamaño del árbol, de una forma similar al encontrado en otros estudios (Ryan et al. 2004; Coates et al. 2009; Gómez-Aparicio et al. 2011). Ryan et al. (2004) encontró que el descenso en producción de bosques de *Eucalyptus* con la edad fue debido al efecto combinado de un descenso en la fotosíntesis y una mayor inversión en raíces y en la respiración foliar. Nuestros resultados sugieren que el descenso en crecimiento al aumentar el tamaño del árbol podría estar causado por una disminución en la proporción de hoja y que, por tanto, determinaría que proporcionalmente hay una menor superficie foliar para realizar fotosíntesis, así como al incremento de biomasa dedicada a tallo.

## Conclusiones

Las especies de *Quercus* se caracterizan por tener semillas grandes; las plántulas presentan un bajo crecimiento relativo, una baja área específica foliar y una alta proporción de raíz. Uno de los factores más importantes que explican las diferencias en crecimiento relativo entre las especies de *Quercus*, tanto en plántulas como en adultos, fue la diferencia en el área específica foliar. Considerando los datos de biomasa en condiciones de campo, se observó que la proporción de hoja y de raíz disminuye con el tamaño del árbol, mientras que la proporción de tallo aumenta con éste. Dentro de cada especie del género *Quercus* existe una gran variabilidad en las tasas de crecimiento relativo a lo largo de la península ibérica. Aun así, cuando se comparan los crecimientos relativos de las plántulas con los adultos se observa una relación positiva. Uno de los factores que afectó significativamente a las tasas de crecimiento fue el tamaño del árbol, de forma que árboles de mayor tamaño crecían más lentamente, lo cual podría estar determinado por un descenso en la proporción de hojas con el tamaño del árbol.

## Agradecimientos

Bárbara López Iglesias disfrutó de una beca FPI-MEC (BES-2009-016985). Este trabajo ha sido financiado por el proyecto coordinado DIVERBOS (CGL2011-30285-C02-02) y fondos europeos FEDER, el proyecto ANASINQUE (PGC2010-RNM-5782) de la Junta de Andalucía y el proyecto Life + Biodehesa (11/BIO/ES/000726). Los autores agradecen las sugerencias de los dos revisores de este artículo.

## Referencias

- Antúnez, I., Retamosa, E.C., Villar, R. 2001. Relative growth rate in phylogenetically related deciduous and evergreen woody species. *Oecologia* 128:172-180.
- Coates, K.D., Canham, C.D., LePage, P.T. 2009. Above- versus below-ground competitive effects and responses of a guild of temperate tree species. *Journal of Ecology* 97:118-130.
- Cornelissen, J.H.C., Castro Díez, P., 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.



- 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
- Diaz, 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* 15:295-304.
- Dixon, R.K., Solomon, A.M., Brown, S., Houghton, R.A., Trexler, M.C., Wisniewski, J. 1994. Carbon pools and flux of global forest ecosystems. *Science* 263:185-190.
- FAO 2012. *State of the world's forests*. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Roma, Italia.
- Garnier, E. 1992. Growth analysis of congeneric annual and perennial grass species. *Journal of Ecology* 80:665-675.
- 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 management under global change. *Global Change Biology* 17:2400-2414.
- González-Rodríguez, V., Navarro Cerrillo, R., Villar, R. 2010. Maternal influences on seed mass effect and initial seedling growth in four *Quercus* species. *Acta Oecologica* 37:1-9.
- Huante, P., Rincón, E., Acosta, I. 1995. Nutrient availability and growth rate of 34 woody species from a tropical deciduous forest in Mexico. *Functional Ecology* 9:849-858.
- Lambers, H., Poorter, H. 1992. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in Ecological Research* 23:187-261.
- Lambers, H., Chapin III, F.S., Pons, T.L. 1998. *Plant Physiological Ecology*. Springer-verlag.
- Lines, E.R., Zavala, M.A., Purves, D.W., Coomes, D.A. 2012. Predictable changes in aboveground allometry of trees along gradients of temperature, aridity and competition. *Global Ecology and Biogeography* 21:1017-1028.
- Lloret, F., Casanovas, C., Peñuelas, J. 1999. Seedling survival of Mediterranean shrubland species in relation to root:shoot ratio, seed size and water and nitrogen use. *Functional Ecology* 13:210-216.
- López-Iglesias, B., Villar, R., Poorter, L. 2014. Functional traits predict drought performance and distribution of Mediterranean woody species. *Acta Oecologica* 56:10-18.
- Montero, G., Ruiz-Peinado, R., Muñoz, M. 2005. *Producción de biomasa y fijación de CO<sub>2</sub> por los bosques españoles*. Instituto Nacional de Investigación y Tecnología Agraria y Alimentaria, Madrid. España.
- Paine, C.E.T., Marthews, T.R., Vogt, D.R., Purves, D., Rees, M., Hector, A., Turnbull, L.A. 2012. How to fit nonlinear plant growth models and calculate growth rates: an update for ecologists. *Methods in Ecology and Evolution* 3:245-256.
- Pérez-Ramos, I.M., Gómez-Aparicio, L., Villar, R., García, L.V., Marañón, T. 2010. Seedling growth and morphology of three oak species along field resource gradients and seed mass variation: a seedling age-dependent response. *Journal of Vegetation Science* 21:419-437.
- Poorter, H., Garnier, E. 1999. Ecological significance of inherent variation in relative growth rate and its components. En: Pugnaire, F., Valladares, F. (eds.), *Handbook of functional plant ecology*, pp. 81-120. Marcel Dekker, Nueva York, Estados Unidos.
- Poorter, H., Niklas, K.J., Reich, P.B., Oleksyn, J., Poot, P., Mommer, L. 2012. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist* 193:30-50.
- Poorter, H., Remkes, C. 1990. Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate. *Oecologia* 83:553-559.
- Quero, J.L., Villar R., Marañón T., Zamora R. 2006. Interactions of drought and shade effects on seedlings of four *Quercus* species: physiological and structural leaf responses. *New Phytologist* 170:819-834.
- Quero, J.L., Villar, R., Marañón, T., Zamora, R., Poorter, L. 2007. Seed mass effects in four mediterranean *Quercus* species (Fagaceae) growing in contrasting light environments. *American Journal of Botany* 94:1795-1803.
- Reich, P.B., Walters, M.B. 1992. Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs* 62:365-392.
- Ruiz-Benito, P., Gómez-Aparicio, L., Paquette, A., Messier, C., Kattge, J., de Zavala, M.A. 2014. Diversity increases carbon storage and tree productivity in Iberian forests. *Global Ecology and Biogeography* 23:311-322.
- Ruiz de la Torre, J. 1990. Distribución y características de las masas forestales Españolas. *Ecología*, (Fuera de Serie), 1: 11-30.
- 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.
- Ryan, M.G., Binkley, D., Fownes, J.H., Giardina, C.P., Senock, R.S. 2004. An experimental test of the causes of forest growth decline with stand age. *Ecological Monographs* 74:393-414.
- Sánchez-Gómez, D., Valladares, F., Zavala, M.A. 2006. Performance of seedlings of Mediterranean woody species under experimental gradients of irradiance and water availability: trade-offs and evidence for niche differentiation. *New Phytologist* 170:795-806.
- Villaescusa, R., Díaz, R. 1998. *Segundo Inventario Forestal Nacional (1986-1996)*. España. Ministerio de Medio Ambiente-ICONA. Madrid. España.
- Villanueva, J.A. 2004. *Tercer Inventario Forestal Nacional (1997-2007)*. Comunidad de Madrid. Ministerio de Medio Ambiente. Madrid. España.
- Villar, R., Ruíz-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., Ruíz-Robledo, J., Quero, J.L., Poorter, H., Valladares, F., Marañón, T. 2008. Tasas de crecimiento en especies leñosas: aspectos funcionales e implicaciones ecológicas. En: Valladares, F. (ed.), *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante* (segunda edición), pp. 193-230. Ministerio de Medio Ambiente. EGRAF, S. A., Madrid.
- 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.
- Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D. et al. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428:821-827