

Modelos de proceso de la producción y dinámica del bosque mediterráneo

M. Á. de Zavala^{1*}, I. R. Urbieto^{1,2}, R. Bravo de la Parra³ y Ó. Angulo⁴

¹ Departamento de Ecología. Edificio de Ciencias. Universidad de Alcalá. E-28871 Alcalá de Henares (Madrid)

² Instituto de Recursos Naturales y Agrobiología (I.R.N.A.). C.S.I.C. Sevilla

³ Departamento de Matemáticas. Edificio de Ciencias. Universidad de Alcalá. E-28871 Alcalá de Henares (Madrid)

⁴ Departamento de Matemática Aplicada. Universidad de Valladolid. Valladolid

Resumen

La gestión sostenible de los ecosistemas forestales requiere el conocimiento de los principios que regulan su estructura y función a diferentes niveles de organización biológica, desde la hoja hasta el ecosistema. Los modelos de proceso son, junto a la experimentación, elementos esenciales para avanzar en la identificación de dichos principios. En este trabajo se revisan avances y retos claves para la formulación de modelos de proceso de ecosistemas forestales mediterráneos a diferentes niveles funcionales, desde la planta hasta el paisaje. A escala de planta se discute un modelo general de intercambio gaseoso, fundamentado en procesos de optimización, que incorpora explícitamente la retroalimentación entre la transpiración y el potencial hídrico del suelo. A escala de rodal se introduce un marco analítico en forma de sistema de ecuaciones en derivadas parciales que permite describir la dinámica de la estructura de la población a partir de la respuesta individual de cada árbol a la heterogeneidad ambiental y las interacciones entre individuos. Finalmente se discute la estructura general de los modelos de dinámica forestal espacialmente explícitos y su aplicación al estudio de los mecanismos de ensamblaje del bosque mediterráneo.

Palabras clave: Conductancia estomática, estrés hídrico, modelo continuo de población estructurada, heterogeneidad ambiental, dispersión, coexistencia

Abstract

Process-based models of Mediterranean forest production and dynamics

Sustainable management of forest ecosystems requires an understanding of the mechanisms governing their structure and function across levels of biological organization, from the leaf to the ecosystem. Process-based models are, along experimentation, a critical element for advancing in this understanding. In this contribution we review key advances and challenges for the development of process-based models of Mediterranean forest ecosystems at several functional levels: from the whole-plant to the landscape. At the whole-plant level we discuss a gas exchange simulator that describes explicitly the feedback between transpiration and soil water potential through a plant optimization process. At the stand level, a partial differential equation framework is introduced, that allows us to scale up plant physiological processes from the leaf to the stand level. The model describes explicitly the dynamics of stand structure based on species individual responses to resource heterogeneity and among tree interactions. Finally we discuss the general structure of spatially-explicit forest models as well as their application to the identification of rules of community assembly of Mediterranean forests.

Key words: stomatal conductance, water stress, structured population continuous model, environmental heterogeneity, dispersal, coexistence.

* Autor para la correspondencia: ma.zavala@uah.es

Recibido: 07-07-05; Aceptado: 27-07-05.

Introducción

Los ecosistemas forestales han sido analizados a una variedad de escalas y niveles de organización biológica, desde la hoja hasta el paisaje (Waring y Running, 1998). El conocimiento de los procesos que regulan la estructura, composición y función de los bosques a diferentes niveles de organización y la interrelación entre ellos es uno de los temas claves de la ecología actual (Levin, 1992; Ehleringer y Field, 1993; Urban, 2005) y resulta esencial para el desarrollo de una gestión forestal que responda a los retos ambientales actuales (Lubchenko *et al.*, 1991; Zamora, 2005).

En este trabajo nos centraremos en modelos de proceso (o «bottom-up» *sensu* Landsberg, 1986) entendiendo como tales aquellos modelos que intentan explicar o predecir la estructura y dinámica del bosque a partir de procesos que tienen lugar a niveles de organización inferiores: p.ej. procesos fisiológicos para describir el estado de la planta completa o procesos demográficos tales como dispersión de semillas o la competencia para explicar cambios en la estructura del rodal. Esta definición excluye los modelos correlacionales («top-down» *sensu* Landsberg, 1986) que describen de forma empírica la relación entre diferentes variables sin atender a los posibles mecanismos subyacentes. Igualmente excluirémos de la discusión los modelos empíricos utilizados en Selvicultura, cuya finalidad principal es aplicada más que heurística, aunque a menudo comparten aproximaciones similares a los modelos forestales de proceso (ver revisión en Erviti, 1991).

El desarrollo de modelos de proceso en los ecosistemas forestales mediterráneos conlleva algunos retos específicos en relación a modelos de bosques templados de tipo atlántico. La presencia de una acusada sequía cuando la radiación y la temperatura alcanzan su máximo anual condiciona todos los procesos fisiológicos y demográficos que tienen lugar en el ecosistema, desde el control estomático (p.ej. Valladares y Pearcy, 1999) a las relaciones de competencia entre individuos (p.ej. Pugnaire y Luque, 2001). Igualmente la heterogeneidad ambiental, las perturbaciones y el elevado grado de fragmentación (Blondel y Aronson, 1999) son, entre otros, factores determinantes de la estructura y dinámica de los bosques mediterráneos y deben ser tenidos en cuenta en la formulación de modelos de proceso.

La modelización de estos procesos, que operan a escalas y niveles de organización dispares, y su integración en un mismo modelo, es una tarea de evidente

complejidad. A medida que incorporamos nuevos componentes al modelo y crece el número de parámetros, disminuye nuestra capacidad de análisis del propio modelo y por tanto su utilidad heurística. Por tanto, la utilidad de los modelos de proceso no es tanto la de proporcionar una descripción exhaustiva de los procesos implicados en el sistema real, sino la de identificar qué mecanismos son esenciales y cuales son irrelevantes a cada escala para discernir si el sistema puede ser reducido a un conjunto de principios o leyes generales.

En este trabajo introducimos tres tipos de modelos de proceso que conectan o escalan procesos ecológicos desde la hoja hasta el paisaje y discutimos su aplicación específica a los ecosistemas mediterráneos. En primer lugar, presentamos un modelo sintético de las diferentes aproximaciones a la modelización de la producción en esclerófilos mediterráneos, a partir de parámetros morfo-fisiológicos. En particular discutimos las dificultades asociadas a la modelización de la respuesta estomática y los efectos del estrés hídrico sobre la producción. En segundo lugar, introducimos un modelo analítico para describir el comportamiento de la población o del rodal como una propiedad agregada del estado de cada planta, y que permite considerar un marco variable de interacciones entre individuos en función de las condiciones ambientales (p.ej. cambios de competencia a facilitación). Finalmente, discutimos la estructura de los modelos forestales de paisaje que describen el estado del bosque a partir del estado individual de cada árbol o de cada rodal y se discute la incorporación de procesos espaciales y de heterogeneidad ambiental en los modelos de dinámica forestal en ambientes mediterráneos. En conjunto, estos tres acercamientos suponen un primer paso en la formulación de un marco teórico para el análisis de la estructura de los ecosistemas forestales, y para la identificación de los principios que regulan su organización a diferentes niveles de organización biológica.

Modelos de proceso con base fisiológica: de la hoja al individuo

Los flujos de intercambio gaseoso a lo largo del sistema conocidos como «continuo suelo-planta-atmósfera» juegan un papel clave en el funcionamiento de los ciclos de materia y energía de los ecosistemas terrestres (Ehleringer y Field, 1993). Los diferentes procesos y componentes de dicho sistema son análogos a los que operan en

un circuito electrostático, incluyendo una diferencia de potencial (hídrico o eléctrico, respectivamente) que mantiene dicho flujo, así como componentes que regulan su intensidad; p. ej. órganos de almacenaje de agua que operan de forma similar a un condensador, u órganos que oponen resistencia a dicho flujo actuando como resistencias (Cowan, 1977; Sellers *et al.*, 1997).

La caracterización de los flujos de intercambio gaseoso a nivel de la hoja implica la descripción de cinco variables de estado principales: la conductancia estomática (g_s), la asimilación neta de carbono (A_n), la transpiración (E), el potencial hídrico (ψ_l) y la temperatura foliar (T_l). La determinación de estas variables en las diferentes partes del dosel y a lo largo del tiempo es una tarea compleja y a menudo se recurren a diferentes aproximaciones. Una de las más habituales para contemplar su variación espacial consiste en trabajar con valores medios o agregados (aproximación «big leaf» *sensu* Monteith, 1965), que resulta de obtener la suma en serie o en paralelo (según su configuración en relación a la caída de potencial) de las diferentes resistencias y capacitores. La descripción explícita de la variación temporal de dichas variables de estado es igualmente difícil, ya que conlleva la resolución de un sistema de ecuaciones diferenciales lo cual no siempre es posible incluso para casos muy simplificados. La aproximación más extendida es la de asumir que el sistema suelo-planta-atmósfera se encuentra en estado de equilibrio con el ambiente (p.ej. conservación de la masa y de energía dentro del sistema, Jones 1992).

Siguiendo las simplificaciones apuntadas («big-leaf» y estado de equilibrio) podemos definir un marco general dentro del cual se engloban como casos particulares la mayoría de modelos de proceso existentes. Así, para unas condiciones ambientales determinadas, el principio de conservación de la energía en el sistema suelo-planta-atmósfera y de la masa (en el interior de la planta) nos permite describir dicho sistema mediante las siguientes ecuaciones (ver Fig. 1): La ecuación (1) (balance de energía) indica que la energía recibida por la planta se transforma o bien en pérdidas de agua (λE , siendo λ el calor latente de evaporación y E la transpiración), o bien en incrementar la temperatura del follaje (T_l) (término convectivo, $C_p (T_l - T_a)$, donde C_p es el calor específico del agua y T_a es la temperatura del aire). Parte de esta energía puede almacenarse en forma de calor, pero esta cantidad suele ser despreciable salvo en el caso de las plantas suculentas. En segundo lugar, el modelo de Farquhar *et al.* (2001) (Ecuación 2) ofrece

una descripción adecuada para estimar la asimilación bruta de carbono por unidad de superficie foliar, que viene definida como un proceso limitado a su vez por tres factores: la radiación, el nitrógeno que incide sobre la renovación del Rubisco, y la concentración de CO_2 en la cavidad subestomática. La asimilación neta (A_n) se obtiene tras descontar la respiración dinámica y de mantenimiento de los diferentes órganos de la planta. En tercer lugar, el balance de masas (Ecuación 3) indica que la cantidad de agua transpirada debe ser igual a la cantidad de agua absorbida por las raíces. En realidad, las variaciones en el contenido de agua en el mesófilo o en el tronco (condensador) hacen que este proceso no se lleve a cabo instantáneamente, con lo que se requiere una ecuación diferencial ordinaria que describa el retraso entre el agua transpirada y la absorbida. No obstante, para evitar esta complejidad matemática, a menudo se asume que dicho ajuste se realiza de forma instantánea. Finalmente, la ecuación de flujo hídrico (Ecuación 4) indica que la transpiración de la planta es directamente proporcional al déficit de vapor de agua establecido entre la cavidad subestomática y el ambiente, con una constante de proporcionalidad igual a la conductancia estomática (g_s) (Jarvis, 1976). La solución de esta ecuación se simplifica enormemente cuando el grosor de la capa límite o masa de aire adherida a la hoja es muy pequeño y la planta opera en acoplamiento con la atmósfera (régimen turbulento) (Monteith, 1965).

En los modelos de planta completa dicho sistema de ecuaciones funciona acoplado a un modelo de balance hídrico, de manera que se tiene en cuenta el efecto acumulativo de la transpiración sobre las reservas de agua en el suelo, así como el proceso de retroalimentación negativo que se establece entre la conductancia estomática y el potencial hídrico del suelo. La formulación y resolución de este sistema en un determinado instante y bajo unas condiciones ambientales dadas permitiría calcular la tasa de transpiración (E), la tasa de asimilación neta de carbono (A_n), la temperatura (T_l) y el potencial hídrico de la planta (ψ_l). No obstante, al tratarse de cuatro ecuaciones y cinco variables de estado desconocidas (E , T_l , A_n , ψ_l , g_s), necesitaríamos disponer de otra ecuación que describa la relación entre la conductancia estomática (g_s) y los diferentes factores ambientales que la regulan (ver Fig. 1). La búsqueda de distintas aproximaciones para resolver este problema ha estimulado avances en diferentes direcciones, plasmados en diferentes tipos de modelos que se describen a continuación.

- (1) Balance de energía: $F_1 (\lambda E, T_1) = 0$
- (2) Asimilación de carbono: $F_2 (A_n, T_1, g_s) = 0$
- (3) Balance de masas: $F_3 (\lambda E, \Psi_1) = 0$
- (4) Flujo de agua: $F_4 (\lambda E, T_1, g_s) = 0$

$$\Delta s_t = s_{t+1} - s_t = \left(\frac{1}{n Z_r} \right) [P_t - E_t(s_t) - T_t(s_t) - D_t(s_t)]$$

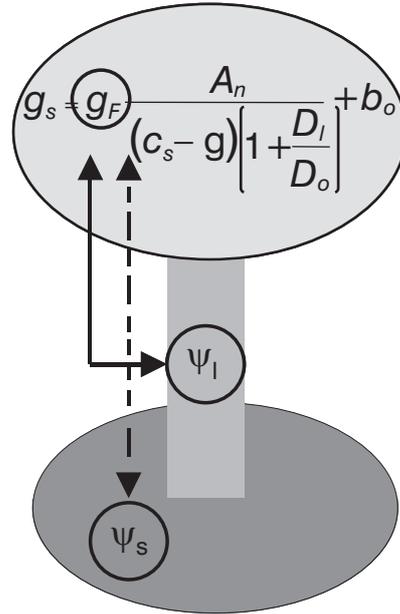


Figura 1. Esquema simplificado de las ecuaciones de un modelo de proceso de producción de un bosque mediterráneo mostrando la dependencia de las diferentes variables de estado: energía de transpiración (λE), temperatura foliar (T_1), asimilación neta de carbono (A_n), potencial hídrico foliar (ψ_l) y conductancia estomática (g_s). La ecuación de Ball *et al.* (1987) (modificada según Foley *et al.* 1996) permite resolver el sistema si la constante de proporcionalidad g_F es estimada según un algoritmo de optimización. El parámetro c_s es la concentración de CO_2 en la superficie de la hoja, γ es el punto de compensación de la fotosíntesis bruta, D_i es el déficit de saturación del aire entre la hoja y el aire, D_o es un valor de referencia expresado en las mismas unidades que D_i , y b_o es la conductancia cuticular. La ecuación inferior describe los cambios en el contenido volumétrico de agua en el suelo (s) entre los intervalos de tiempo t y $t + 1$. Los principales componentes del balance son la precipitación (P_t), la evaporación del suelo $E_t(s_t)$, transpiración (T_t) y drenaje (D_t) para un suelo de profundidad Z_r y porosidad n .

Regulación estomática, déficit hídrico y tipos de modelos

En tanto no se identifiquen los mecanismos que regulan la apertura y cierre de los estomas, el estudio de la producción forestal requerirá el uso de aproximaciones indirectas que nos permitan evaluar su respuesta a diferentes factores ambientales (ver Tabla 1). Una de las soluciones más sencillas proviene de la utilización del concepto de eficiencia en el uso del agua (WUE, del inglés «Water Use Efficiency»), de amplia difusión en las ciencias agronómicas y de probada utilidad en modelos de producción forestal, principalmente dentro del ámbito de la silvicultura intensiva (Calder 1992). El proceso de cálculo se fundamenta en la existencia de una WUE específica para cada especie o genotipo, que indica la cantidad de carbono fijada por unidad de agua transpirada. De esta manera, una sencilla multiplicación entre WUE y el agua transpirada permite calcular la producción de carbono del individuo. Aunque este

enfoque puede ser una primera aproximación para el cálculo de la producción en especies mediterráneas (Gracia *et al.*, 1999), la eficiencia en el uso del agua durante un periodo de sequía no es constante y su variación a diferentes escalas y niveles de organización es controvertida (Reichstein *et al.*, 2002).

Alternativamente, la descripción del ajuste de la conductancia estomática g_s frente a factores ambientales ha sido planteado como un problema de optimización. Así, Cowan (1977) y Cowan y Farquhar (1977) postularon que la selección natural habría empujado a las plantas a modular su conductancia estomática de forma que se tendería a maximizar la asimilación de carbono para un consumo de uso de agua determinado. De este postulado dichos autores dedujeron, tras un análisis de optimización, la elegante expresión « $\partial A_n / \partial E = \theta$ », donde A_n es la asimilación neta de carbono, E es la transpiración y θ es una constante indeterminada. En términos econométricos dicha ecuación indica que la conductancia óptima es aquella que mantiene el coste

Tabla 1. Resumen de los principales acercamientos para modelizar la respuesta de los estomas durante un periodo de sequía

Modelo fisiológico	Estimación de la conductancia estomática (g_s) frente al estrés hídrico
Calder (1992) Gracia <i>et al.</i> (1999)	<ul style="list-style-type: none"> ganancia de carbono estimada a partir de la eficiencia en el uso del agua (WUE)
Cowan (1977) Federer (1979)	<ul style="list-style-type: none"> modelo de g_s multiplicativo cierre estomático por umbral de ψ_1
Tardieu y Davis (1993)	<ul style="list-style-type: none"> modelo de g_s multiplicativo cierre estomático por umbral de ψ_1 y [ABA] en el xilema
Tenhunen <i>et al.</i> (1990) Sala y Tenhunen (1996)	<ul style="list-style-type: none"> modelo de g_s tipo Ball <i>et al.</i> (1987) g_F desconocido o estimado por ajustes
Zavala (2004)	<ul style="list-style-type: none"> modelo de g_s tipo Ball <i>et al.</i> (1987) g_F se optimiza a escala de planta completa

marginal de un cambio en conductancia igual a su beneficio marginal y por tanto el cociente θ es pequeño cuando el agua es escasa (Givnish, 1986). Aunque el comportamiento observado en la naturaleza se aproxima a dicho criterio, el hecho de que la relación entre θ y el agua disponible sea desconocida dificulta la aplicación de este modelo bajo condiciones de sequía y por tanto a ecosistemas mediterráneos.

Los trabajos pioneros de Jarvis (1976) permitieron la formulación de modelos empíricos que relacionan la conductancia estomática (g_s) con los factores ambientales. En estos modelos se asume una conductancia máxima o potencial que se ve reducida por unos multiplicadores que describen el efecto de cada factor: p.ej. temperatura del aire, humedad relativa, radiación, etc. El efecto de la sequía se ha modelizado, según esta aproximación, mediante un término multiplicativo que simula el cierre de los estomas a partir de un determinado umbral de potencial hídrico (ψ_1). Numerosos modelos utilizan esta dependencia entre g_s y el ambiente para resolver el sistemas de ecuaciones análogos al planteado en la Fig. 1. (p.ej. Cowan, 1977; Federer, 1979; Rambal, 1993).

El modelo de retroalimentación negativa entre g_s y ψ_1 , que fue ampliamente aceptado durante años, ha sido relegado con posterioridad al no existir resultados empíricos concluyentes sobre la existencia de dicho umbral (Losch y Shulze, 1995). Por el contrario se han encontrado evidencias de que las plantas responden de forma coordinada a estímulos hidráulicos y químicos (Tardieu y Davis, 1993). Dichos estímulos químicos,

basados en cambios en la concentración en el xilema de ácido abscísico (ABA), aumentarían la sensibilidad de los estomas al potencial hídrico (ψ_1). Esto ha llevado a dichos autores a proponer un modelo que incluye un término multiplicativo específico que modula la respuesta de g_s a ψ_1 en función de la concentración de ABA en el xilema (Tardieu y Davis, 1993).

Los modelos multiplicativos para describir la respuesta de los estomas presentan dos inconvenientes principales. Por un lado está su difícil parametrización, que requiere fijar experimentalmente cada uno de los factores mientras se evalúa la respuesta de los estomas al factor variable en cuestión. Por otro lado, el modelo resultante de componer todos los multiplicadores puede llegar a tener un número de parámetros muy elevado. Esto permite encontrar combinaciones de parámetros para simular cualquier tipo de respuesta estomática aunque los mecanismos implícitos sean erróneos. Para solventar estos problemas, Ball *et al.* (1987) desarrollaron mediante una aproximación empírica una expresión que permite obtener la conductancia estomática a partir de la fuerte correlación observada entre ésta y la asimilación neta de carbono (ecuación «BWB» de ahora en adelante). La incorporación de esta relación empírica al sistema de ecuaciones descrito en la Fig. 1 permite describir las tasas de intercambio gaseoso de forma más realista y con un número menor de parámetros que los modelos multiplicativos. Por esta razón ha sido utilizada en numerosos modelos de proceso (p.ej. Collatz *et al.* 1991; Williams *et al.*, 1996; Foley *et al.*, 1996; Moorcroft *et al.*, 2001).

Un modelo de planta completa para árboles esclerófilos mediterráneos

La aplicación de la ecuación de Ball *et al.* (1987) a bosques mediterráneos presenta no obstante un importante problema, ya que la constante de proporcionalidad entre la asimilación de carbono y las otras variables (g_F) es desconocida bajo condiciones de déficit hídrico. Tenhunen *et al.* (1990) han aplicado dicha ecuación a plantas esclerófilas mediterráneas y han mostrado que el conocimiento de dicho parámetro permitiría llevar a cabo estimaciones precisas de las tasas de intercambio gaseoso a lo largo de un periodo de sequía. Este parámetro integra los diferentes procesos endógenos como el parcheado de estomas o el incremento de la concentración de ácido abscísico que restringen la captura de carbono en situaciones de estrés hídrico (Tenhunen *et al.*, 1990; Sala y Tenhunen, 1996). El conocimiento de su variación temporal resulta por tanto esencial para llevar a cabo estimaciones de la producción forestal en ambientes mediterráneos.

Una posible solución para obtener g_F consiste en la aplicación de un algoritmo de optimización que opera a nivel de planta individual (la unidad de selección natural) (Zavala, 2004). Así, podemos postular que la selección natural habrá empujado a las plantas a comportarse conforme a una estrategia de compromiso entre maximizar su producción y minimizar el riesgo de mortalidad (Cowan, 1982). Por un lado es deseable maximizar la asimilación de carbono para poder competir con éxito (p.ej. mayores tasas de crecimiento y reproducción que los árboles circundantes). Sin embargo, una tasa muy elevada de asimilación (g_F elevado) conlleva un uso «optimista» (*sensu* Jones, 1992) del agua que incrementará el riesgo de embolismo y de mortalidad durante el periodo estival. Zavala (2004) ha mostrado con un modelo de simulación de planta completa basado en la ecuación BWB, que existe un valor óptimo de g_F que resulta de un compromiso entre maximizar la asimilación y minimizar el riesgo de mortalidad. Además, se ha observado que a lo largo de un periodo de sequía los valores óptimos de g_F se corresponden a los obtenidos experimentalmente, consistentes en una relación inversa entre g_F y el potencial hídrico del suelo (ψ_s) (Sala y Tenhunen, 1996).

Podemos profundizar en el significado biológico del modelo de planta completa resultante de optimizar g_F si comparamos dicho modelo con otro modelo analítico más simple. En particular, se observa (ver Zavala,

2004) que las predicciones del modelo de Cowan y Farquhar (1977) constituyen una aproximación razonable a las predicciones del modelo de simulación de planta. Es decir, existe en cada instante un valor de θ para el cual ambos modelos convergen. Además, si representamos para un periodo de sequía la relación entre « θ » ajustado y el g_F óptimo, se observa una relación lineal entre los dos parámetros, y entre ambos y el potencial hídrico del suelo (ψ_s).

La correspondencia entre ambos modelos y entre los parámetros g_F y θ nos permiten alcanzar varias conclusiones acerca del comportamiento de los esclerófilos mediterráneos (Fig. 2). Por un lado, a escala de hoja, la relación empírica de BWB se comporta según las expectativas del modelo de Cowan y Farquhar (1977). Esto es, la conductancia estomática que maximiza la asimilación de carbono para un consumo de uso de agua determinado es aquella que mantiene el coste marginal de un cambio en conductancia igual a su beneficio marginal. Este comportamiento permitiría a la planta optimizar el uso del agua frente a variaciones en los factores ambientales atmosféricos, tales como la radiación, la temperatura o la humedad relativa que fluctúan a lo largo de periodos de tiempo cortos (p.ej. minutos). En segundo lugar, la correspondencia entre los parámetros θ y g_F nos indica que, a lo largo del periodo de sequía, la variación de θ (el «precio» del agua) que garantiza una asimilación máxima integrada anual y la supervivencia de la planta se mantienen proporcionales al potencial hídrico. Las señales químicas emitidas en las raíces estresadas permitirían a la planta «ajustar» el gasto diario de agua en función de las expectativas de cambio en la disponibilidad de este recurso que tienen lugar a escalas de tiempo más largas (horas a días). Estas señales a su vez modularían los ajustes que determinan el fenotipo de la planta (p.ej. relación en la biomasa invertida en raíz frente a la invertida en tallo) y permitirían a la planta optimizar el uso del agua en relación a variaciones en la disponibilidad de agua que tienen lugar a escalas de tiempo mayores (p.ej. de días a meses).

Por tanto, según el modelo de simulación (Zavala 2004), las plantas mediterráneas se comportan como un sistema jerarquizado, con adaptaciones a diferentes niveles de organización biológica, que operan de forma coordinada para neutralizar los efectos negativos del estrés hídrico y optimizar el uso del agua a diferentes escalas temporales (Fig. 2, Rambal, 1993; Sala y Tenhunen, 1996). Así, la pendiente de la relación lineal de-

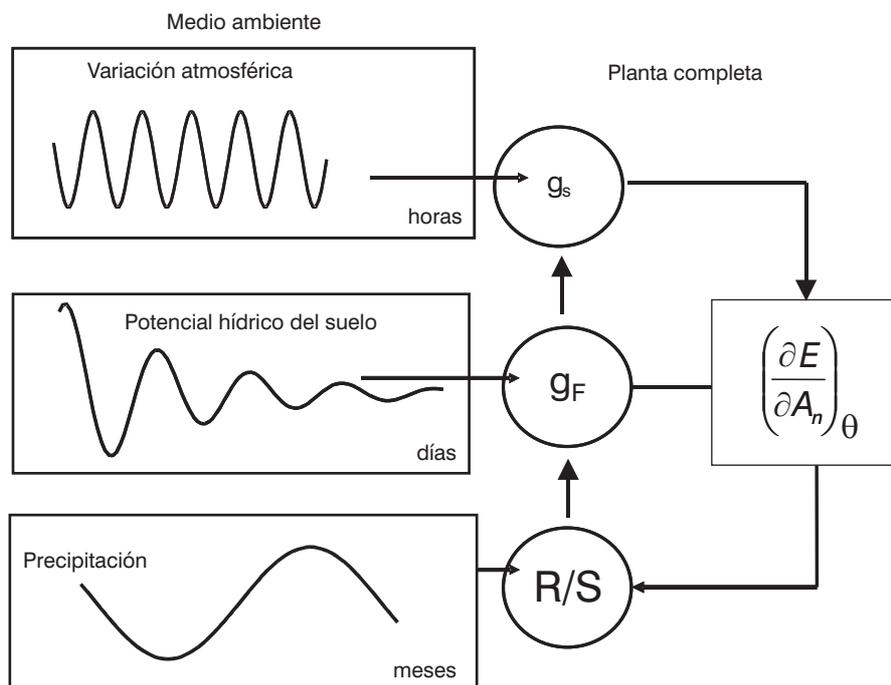


Figura 2. El comportamiento integrado de la planta permite la optimización del uso del agua a varias escalas temporales mediante un sistema jerarquizado en el que intervienen los estomas (escala rápida), las señales de ABA (ácido abscísico) emitidas por las raíces (escala intermedia) y la morfología (R/S, cociente raíz tallo) (escala lenta). La variable g_s hace relación a la conductancia estomática y g_F al parámetro de proporcionalidad de la ecuación de Ball *et al.* (1987). La expresión « $\partial A_n / \partial E = \theta$ », se refiere al modelo de optimización de Cowan y Farquhar (1977) donde A_n es la asimilación neta de carbono, E es la transpiración y θ es una constante indeterminada.

finida por el valor óptimo de g_F y el potencial hídrico (ψ_l) define estrategias de uso del agua diferentes en función del grado de «optimismo» o «pesimismo» acerca de las expectativas de disponibilidad hídrica en una localidad determinada. Las especies «optimistas» pueden operar al límite del embolismo (Tyree y Sperry, 1989) para maximizar su producción, mientras que otras especies llevarán a cabo un uso más conservador de los recursos hídricos aun a costa de limitar su producción (Miller, 1981).

La producción en cohortes: Modelos de dinámica del rodal

A lo largo del tiempo la estructura del rodal va cambiando por efecto de la mortalidad y el crecimiento de los diferentes individuos ya establecidos, la incorporación de nuevos individuos a la población y otros procesos ecológicos como las perturbaciones, los herbívoros

o la propia historia de situaciones previas (Tilman, 1988). La sucesión es, por tanto, un proceso de naturaleza individualística que depende en gran medida de las respuestas de los individuos de las diferentes especies a las variaciones en la disponibilidad de los recursos, el clima y otros factores aleatorios e históricos. Por tanto, una vez analizados los diferentes procesos que determinan la respuesta de la planta a los factores ambientales, el reto es comprender de qué manera dichas respuestas determinan, junto a otros factores, la estructura y dinámica del rodal.

El estudio de la sucesión se ha llevado a cabo tradicionalmente mediante modelos de simulación, que contemplan la evolución colectiva del rodal como una propiedad emergente de la respuesta de los individuos (p.ej. crecimiento) a la heterogeneidad ambiental (Shugart, 1984; Botkin, 1993). La formulación computacional de un modelo forestal se lleva a cabo mediante un Modelo Basado en Individuos (M.B.I.) (de «I.B.M.», «Individual Based Model», p.ej. *sensu* Botkin, 1993). Los M.B.I.

consisten en una serie de reglas que simulan el ciclo ontogenético de cada individuo, desde su estado de semilla hasta el de individuo reproductor. Los estadios dentro de este ciclo (germinación, dispersión, establecimiento, crecimiento, mortalidad y fecundidad) vienen definidos por funciones de variables ambientales y los principales recursos por los que las plantas compiten (luz, agua y nutrientes) (Fig. 3). En cada intervalo de tiempo fijado, las variables de estado son actualizadas y nuevos individuos se incorporan a la población (semillas que germinan y se establecen con éxito) a la vez que otros individuos desaparecen (mortalidad por efectos denso-dependientes o por perturbaciones).

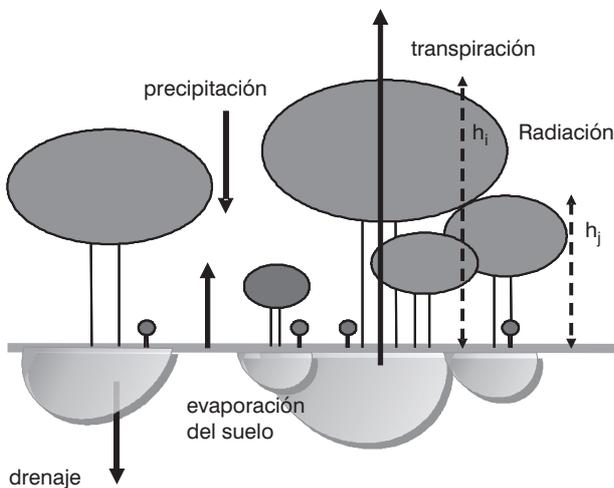


Figura 3. Diagrama de flujos en un modelo de rodal mecanicista en el que las plantas compiten por la luz y por el agua (h_i es la altura del árbol i).

Aunque las descripciones computacionales como los M.B.I. son extremadamente útiles, es deseable formular descripciones analíticas de dichos procesos (Hara, 1984; Kohyama, 1991) que permitan buscar explicaciones más generales de los mismos e interpretar desde un punto de vista biológico sus predicciones. Dentro de este tipo de formulaciones están los denominados modelos continuos de población estructurada y que aquí desarrollamos para un caso particular, que permite incorporar el efecto de la competencia por la luz y por el agua. Las funciones descritas son genéricas pero la estructura general del modelo permite considerar una amplia variación en las mismas, incluyendo diferentes tipos de modelos de crecimiento y mortalidad, índices de competencia o relaciones alométricas.

Así, si el tiempo (t) y el tamaño (x), que representa el diámetro normal (d.b.h.), son definidas como variables continuas podemos definir un modelo de la dinámica del rodal de la siguiente manera (ver detalles en Zavala y Bravo de la Parra, 2005). Para un rodal con p especies de árboles, la distribución de éstos se representa mediante las variables $N_i(t, x)$ ($i = 1, \dots, p$), que es la función de densidad con respecto al diámetro normal de árboles de la especie i en el rodal, es decir, que $\int_{x_1}^{x_2} N_i(t, x) dx$ representa el número de árboles de la especie i en el rodal con d.b.h. $x \in [x_1, x_2]$ en el tiempo t . La competencia por la luz (competencia asimétrica), que experimenta un individuo puede describirse como una función del área basimétrica de los árboles más altos que él (p.ej. Kohyama, 1991). Así, si suponemos que las especies difieren en el cociente altura/d.b.h. (α_i correspondiente a la especie i), para árboles de la especie i y tamaño x , la intensidad de la competencia se define como

$$I_L^i(t, x) = \sum_{j=1}^p \beta_j \left(\int_{x(\alpha_i/\alpha_j)}^{x_M^j} \frac{\pi}{4} s^2 N_j(t, s) ds \right) \quad (1)$$

y estima el área basimétrica de todos los árboles de cualquier especie que son más altos que los de la especie I , con d.b.h. igual a x . Los parámetros x_M^j representan los d.b.h. máximos para cada especie j y los β_j representan las diferencias interespecíficas en coeficientes de absorción de la luz. Análogamente, podemos definir la intensidad de la competencia por el agua a partir del área basimétrica de los árboles en el rodal:

$$I_W(t) = \sum_{i=1}^p \gamma_i \left(\int_{x_0}^{x_M^i} \frac{\pi}{4} s^2 N_i(t, s) ds \right) \quad (2)$$

donde los coeficientes γ_i representan posibles diferencias entre especies en la relación área basimétrica y albura funcional. El tamaño x_0 denota el mínimo d.b.h. a partir del cual una plántula es considerada un pie menor.

Los cambios en la distribución de tamaños en el rodal dependen de las tasas de crecimiento, mortalidad y regeneración. Así, las tasas de crecimiento para cada especie i :

$$G_i(t, x) = g_i(x, I_L^i(t, x), I_W(t)) \quad (3)$$

dependen del tamaño x del individuo y de la intensidad de la competencia por la luz y por el agua. La función

$g_i(u, v, w)$ es con respecto a u una función unimodal, indicando que para unas determinadas condiciones ambientales las tasas de crecimiento aumentan con respecto al tamaño, hasta un máximo para decrecer después; con respecto a v , $g_i(u, v, w)$ es una función decreciente debido a la competencia por la luz, y finalmente su dependencia con respecto a w permite definir cambios en el signo de la interacción, desde negativos a positivos pasando por neutros, debidos a efectos de facilitación (Holmgren *et al.*, 1997).

De forma similar, se define una función general para las tasas de mortalidad de cada especie i , $M_i(t, x)$, que tiene en cuenta tanto las perturbaciones como la mortalidad debida a la competencia por la luz y por el agua:

$$M_i(t, x) = m_i(x, I_L^i(t, x), I_W(t)) \quad (4)$$

La tasa de regeneración para la especie i , $R_i(t)$, se define, de modo general, como proporcional al área basal de los individuos de dicha especie en el rodal que han alcanzado su edad reproductiva, con un coeficiente de proporcionalidad que describe los efectos de la disponibilidad de luz y agua sobre las tasas de germinación de semillas y establecimiento de plántulas (cuando se alcanza el tamaño mínimo x_0):

$$R_i(t) = r_i(I_L^i(t, x_0), I_W(t)) \int_{x_0}^{x_M} \frac{\pi}{4} s^2 N_i(t, s) ds, \quad (5)$$

donde $r_i(u, v)$ es habitualmente una función decreciente con respecto a ambas variables, y x_M es el d.b.h. de los árboles con una tasa de reproducción mínima.

El modelo de evolución del rodal puede expresarse mediante el siguiente sistema de ecuaciones en derivadas parciales, con sus correspondientes condiciones de frontera e iniciales, que es una adaptación del modelo estándar de una población estructurada por tamaños (Metz y Diekmann, 1986, de Roos, 1997). Para cada $i = 1, \dots, p$ se obtiene la siguiente ley de conservación:

$$\frac{\partial N_i}{\partial t} + \frac{\partial [g_i(x, I_L^i(t, x), I_W(t)) N_i]}{\partial x} = -m_i(x, I_L^i(t, x), I_W(t)) N_i, \quad (t > 0, x > x_0) \quad (6)$$

y la regeneración vendría dada por

$$G_i(t, x_0) N_i(t, x_0) = r_i(I_L^i(t, x), I_W(t)) \int_{x_0}^{x_M} \frac{\pi}{4} s^2 N_i(t, s) ds, \quad (t > 0) \quad (7)$$

para una distribución diamétrica inicial determinada:

$$N_i(0, x) = \phi_i(x), \quad (x > x_0) \quad (8)$$

La solución de dicho modelo para una parametrización específica permite, mediante integración numérica (p.ej. Angulo y López Marcos, 1999), la obtención de la evolución temporal de la estructura del rodal. A modo de ejemplo, en la Fig. 4 se muestra la solución numérica para un modelo continuo de población estructurada definido por una ecuación en derivadas parciales. El ejemplo mostrado corresponde al caso particular de la evolución del rodal para una especie intolerante a la sombra, en un rodal estructurado por competencia asimétrica por la luz y a partir de una condición inicial de masa regular (p. e.j. un pinar de repoblación forestal).

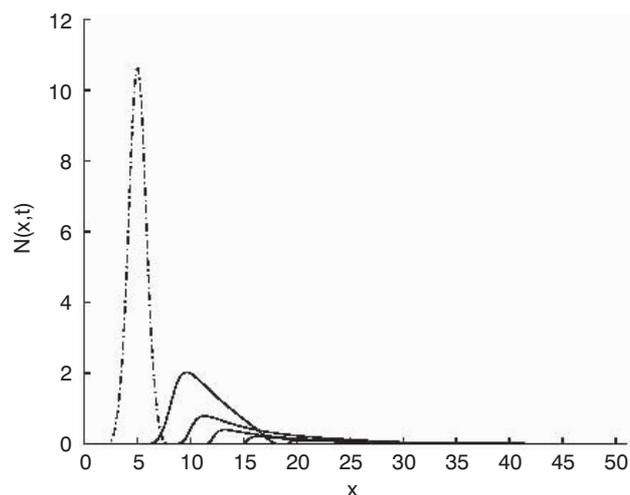


Figura 4. Cambios en la estructura de un rodal según un modelo continuo de población estructurada para una especie intolerante a la sombra. Los pies del rodal están sometidos a competencia asimétrica por la luz (*sensu* Kohyama 1991). La variable x es el diámetro normal y $N(x,t)$ es la densidad con respecto al diámetro normal (d.b.h.) de individuos. El modelo ha sido integrado numéricamente según el método de Angulo y López Marcos (1999).

Modelos forestales de paisaje: la importancia del espacio y la heterogeneidad ambiental

Los modelos de rodal son una primera aproximación válida para describir la estructura y dinámica de un fragmento aislado del bosque, dentro del cual podemos

asumir que todos los individuos interactúan entre sí con la misma probabilidad (independientemente de la distancia entre ellos), y que el flujo de entrada y salida de semillas proveniente de otros rodales no condiciona la dinámica futura. En realidad, el hecho de que las interacciones en las poblaciones de plantas tengan lugar de forma localizada —p.ej. entorno a un radio reducido alrededor de cada individuo— y los procesos de dispersión —que tienden a modificar la configuración espacial de la población y por tanto el grado de competencia— tiene una gran repercusión sobre la dinámica global del sistema (Levin, 1974; Pacala y Deutschman, 1995).

La importancia de las interacciones locales sobre la dinámica global del sistema (p.ej. producción del bosque) puede ilustrarse comparando dos modelos, uno espacialmente explícito (competencia local) y otro no espacial (modelo de campo medio o «mean field»), en el que el grado de competencia que experimenta cada individuo es función de la abundancia o densidad de individuos de todo el rodal. A modo de ejemplo, podemos definir un simulador forestal estocástico en el que la posición espacial de los árboles viene definida por su posición espacial (x,y) en un espacio continuo vectorial (Fig. 5). Como simplificación asumiremos que la fe-

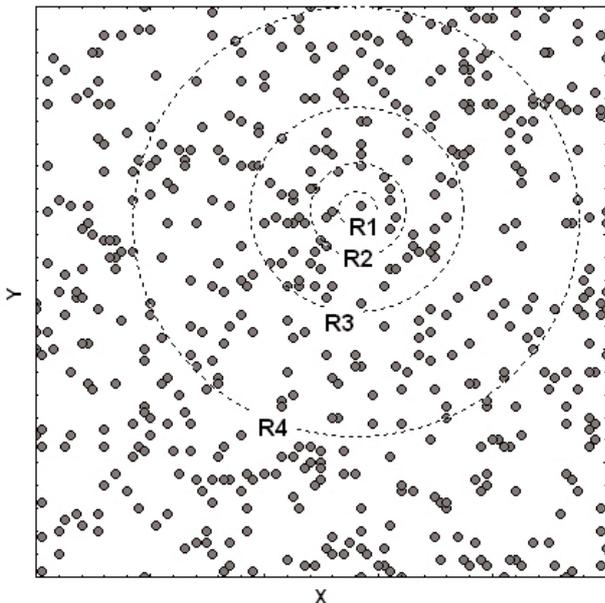


Figura 5. Representación en planta de los árboles (puntos) en un rodal definidos por su posición espacial (x,y). El modelo es espacialmente explícito (espacio continuo o «vectorial») incluyendo varios radios (R_1 , R_2 , R_3 y R_4) de competencia local por la luz.

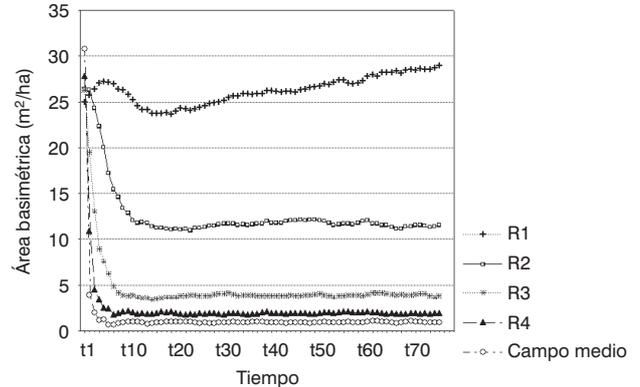


Figura 6. Variación del área basimétrica a lo largo del tiempo en cinco simuladores forestales (M.B.I.) estocásticos con espacio continuo, para diferentes radios de competencia por la luz. El grado de competencia que experimenta cada individuo es función del área basimétrica de los vecinos de mayor altura. Se observa que el modelo de campo medio (no espacial) resulta en valores sensiblemente inferiores de área basimétrica que el modelo espacialmente explícito.

cundidad es constante, que la luz es el principal factor limitante y que las semillas se propagan al azar dentro del rodal. En el modelo espacialmente explícito, las funciones de crecimiento y mortalidad dependerán del área basimétrica de los árboles más altos, pero sólo de aquellos que se encuentran en un determinado radio (p.ej. el que incluye un horizonte de 180° en un sitio horizontal). A medida que aumentamos el radio de interacción, el modelo espacialmente explícito convergerá hacia un modelo de rodal o de campo medio, en que todos los individuos de la misma altura interactúan entre sí con la misma probabilidad. Como puede verse en la Fig. 6, el modelo de rodal o modelo no espacial (también modelo de campo medio) es una aproximación al modelo espacial, únicamente válida para rodales suficientemente pequeños en los que la presunción de interacción no espacial sea razonable. Como puede apreciarse, la omisión de las interacciones espaciales tiende a resultar en estimaciones de producción del rodal sensiblemente inferiores a las del modelo de campo medio, debido a que se sobredimensiona el efecto de la competencia sobre cada árbol individual.

La modelización de la dinámica de las especies forestales, además de los efectos espaciales y de la dispersión, debe tener en cuenta la heterogeneidad ambiental (biótica y abiótica), que junto a las perturbaciones pueden ser factores claves para explicar la estructura de la vegetación mediterránea. Una de las prácticas más ha-

bituales consiste en asumir un espacio discreto subdividido en teselas, que representan rodales de un tamaño lo suficientemente pequeño como para asumir que todos los individuos de la misma altura experimentan el mismo ambiente lumínico y mismas condiciones edáficas (Pacala y Tilman, 1994). Las teselas pueden reflejar gradientes de heterogeneidad ambiental como los mostrados en las coberturas raster de un Sistema de Información Geográfica (S.I.G.). Además, los rodales de cada tesela se hayan conectados entre sí por la dispersión de semillas (Fig. 7; Pacala y Tilman 1994).

El ciclo ontogenético de los árboles en un clima mediterráneo viene marcado por unas etapas críticas que

de los elementos claves para comprender la respuesta de la comunidad a cambios ambientales o de uso. Esta información puede ser incorporada al simulador estocástico mediante diversas técnicas de parametrización que nos permiten conectar observaciones con modelos estadísticos (p.ej. Edwards, 1972) y que constituyen los submodelos o componentes del simulador forestal.

El análisis del modelo resultante permite investigar los mecanismos de coexistencia entre especies del género *Pinus* y *Quercus*, dos de sus taxa más representativos en un bosque mediterráneo (Zavala y Zea 2004). Así, en este sistema, la coexistencia puede explicarse por la existencia de unas estrategias ecológicas de colo-

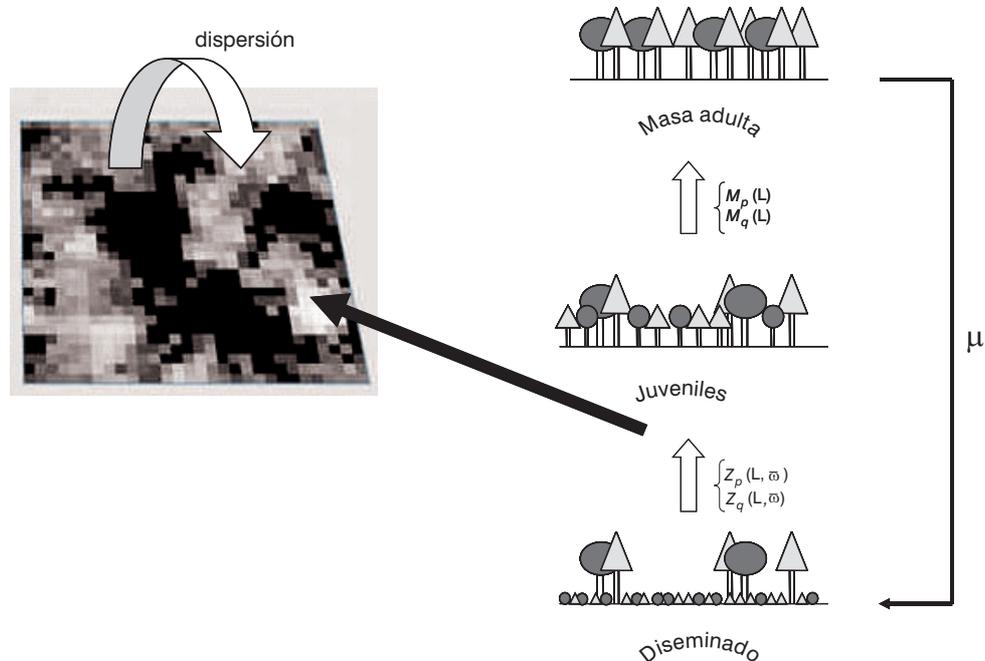


Figura 7. Diagrama de flujo de un modelo mecanicista con espacio discreto o tipo «raster» y heterogeneidad espacial. Los rodales de las diferentes teselas están conectados por la dispersión de semillas. $Z(L, \omega)$ y $M(L, \omega)$ predicen las tasas de mortalidad de plántulas y juveniles, respectivamente, en función de la luz (L) y la disponibilidad hídrica (ω). Los subíndices p y q indican la especie en cuestión; p , *Pinus halepensis* y q , *Quercus ilex*. El parámetro μ describe la tasa de mortalidad de árboles adultos debida a las perturbaciones.

tienen un impacto desproporcionado sobre la composición de la comunidad. La capacidad diferencial de las plántulas de las diferentes especies para tolerar el estrés hídrico durante la fase de establecimiento (Gómez-Aparicio *et al.*, 2004), la tolerancia a la sombra de los brinzales ya instalados o de re-establecerse vegetativamente tras una perturbación (Zavala *et al.*, 2000) y sus rangos de dispersión (Gómez, 2003), son algunos

nización y extinción bien diferenciadas que permiten a ambas especies subdividir la heterogeneidad (biótica y abiótica) espacial (Figs. 8 y 9). La colonización viene marcada por una mayor capacidad colonizadora del pino (especie anemócora) que le permite acceder a los claros originados tras una perturbación (p.ej fuego intenso). No obstante, si la perturbación cesa, la dispersión zoócora de la encina y su mayor tolerancia a la

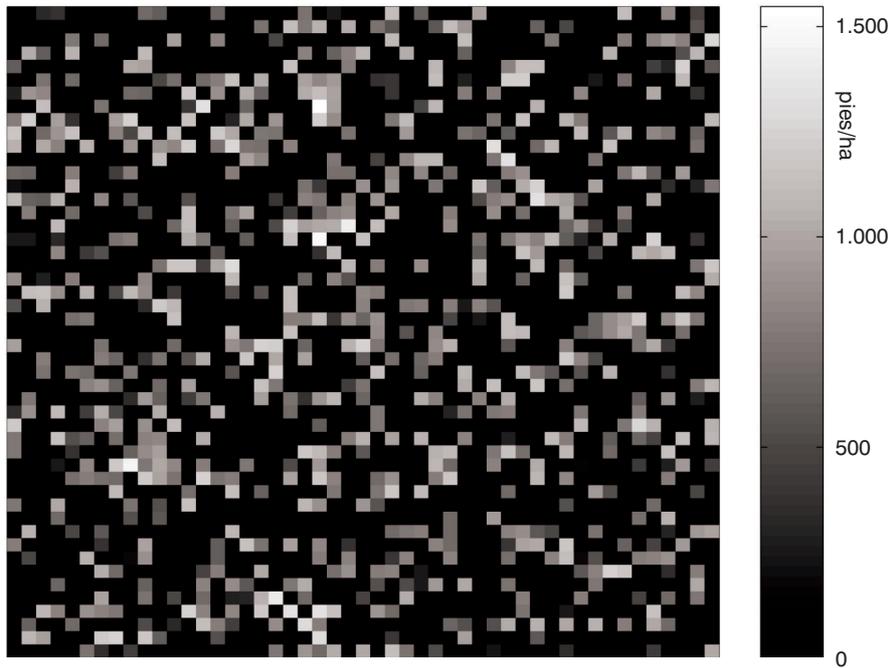


Figura 8. Distribución espacial y abundancia (mayor densidad en tonos más claros) de *Pinus halepensis* en un modelo espacialmente explícito (espacio discreto) en el equilibrio. Las zonas de mayor abundancia se corresponden con las teselas de mayor aridez, lo cual permite a esta especie subsistir durante los periodos de supresión de las perturbaciones.

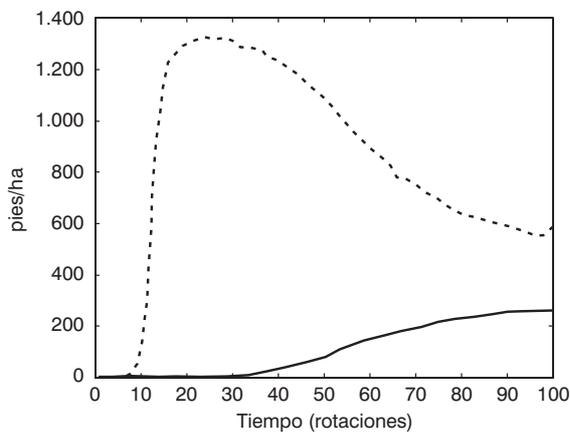


Figura 9. Cambios temporales en la abundancia (densidad) de *Pinus halepensis* (línea discontinua) y *Quercus ilex* (línea continua) en un paisaje heterogéneo (gradientes de aridez). La persistencia del pino en las teselas más áridas, en las cuales la encina no puede establecerse, permite a largo plazo la coexistencia de ambas especies incluso en ausencia de perturbaciones.

sombra le permiten desplazar gradualmente al pinar de las teselas más mésicas. La existencia de zonas particu-

larmente áridas permiten al pino subsistir en la comunidad, incluso durante periodos sin perturbaciones. Dichas localidades actúan, además, como refugios desde los cuales el pino puede acceder a otras zonas más mésicas en función del régimen de perturbaciones. Por tanto, la existencia de unas estrategias de tolerancia a la sequía, a la sombra, a las perturbaciones y a la dispersión, específicas para cada especie, determinan unos nichos ecológicos bien diferenciados, que garantizan la permanencia de ambas especies en un ambiente heterogéneo.

Conclusiones

Los ecosistemas mediterráneos son sistemas dinámicos complejos formados por componentes o subsistemas, que operan de manera más o menos interdependiente. Por la naturaleza de las escalas abordadas y la no-linealidad de los sistemas ecológicos, los procesos ecológicos no pueden ser analizados únicamente mediante la observación ni mediante un número limitado de experimentos. Los modelos de proceso son herramientas esenciales para identificar procesos claves a

cada nivel de organización y para comprender su efecto sobre el funcionamiento del integrado del sistema (Kingsolver, 1995).

El desarrollo de modelos de proceso consiste, en buena parte, en la búsqueda de un difícil equilibrio entre la complejidad y el realismo biológico. Para avanzar en la búsqueda de este equilibrio es preciso tener en cuenta dos consideraciones. En primer lugar, la modelización no tiene habitualmente sentido como un acercamiento aislado sino como una herramienta complementaria a la experimentación que nos ayuda a acotar y señalar hipótesis críticas. En segundo lugar, el desarrollo de un modelo se ve restringido por los límites de inteligibilidad del modelo que hemos construido. Los simuladores forestales que resultan de acoplar modelos que describen procesos ecológicos a distintos niveles funcionales (Tenhunen *et al.*, 1989; Mouillot *et al.*, 2001) tienen un alto grado de realismo biológico. No obstante, su complejidad los hace difíciles de comprender, y por tanto su relevancia heurística puede ser limitada.

Los significativos avances en ecología llevados a cabo durante la últimas décadas (p.ej. Zamora y Pugnaire, 2001), han permitido identificar los principales procesos que tienen lugar en los distintos niveles funcionales de los ecosistemas forestales, desde el individuo al ecosistema. Paralelamente, los avances en el análisis de modelos de poblaciones estructuradas vertical (de Roos, 1997) y espacialmente (Durret y Levin, 1994) han supuesto un importante paso en la descripción analítica de los procesos ecológicos. El avance en la comprensión de los mecanismos de organización de los ecosistemas forestales mediterráneos a diferentes niveles de organización, requerirá un esfuerzo integrado e iterativo entre aproximaciones teóricas y experimentales. Dicho esfuerzo debe conducir a la formulación de modelos matemáticos y biológicamente inteligibles para los diferentes niveles de organización biológica considerados, y deben resultar en predicciones realistas, con un nivel de error conocido a diferentes escalas de observación, desde la planta hasta el paisaje.

Agradecimientos

Esta recopilación ha sido financiada a través de los proyectos REN2002-04041-C02-02/ GLO y REN2000-0745/GLO, CICYT. Los encuentros de los

grupos de trabajo GLOBIMED (CICYT) y REDBOME (Junta de Andalucía) facilitaron el desarrollo de estas ideas. Los comentarios de Rafael Calama y de un revisor anónimo ayudaron a mejorar sustancialmente el borrador original.

Referencias

- ANGULO O., LÓPEZ MARCOS J.C., 1999. Numerical schemes for size-structured population equations. *Math. Biosc.* 157, 169-188.
- BALL J.T., WOODROW I.E., BERRY J.A., 1987. A model for predicting stomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under different environmental conditions. En: *Progress in Photosynthetic Research* (Biggins I., ed.). Martinus Nijhoff Publishers, The Netherlands, pp. 221-224.
- BLONDEL, J., ARONSON, J., 1999. *Biology and wildlife of the Mediterranean region.* Oxford University Press, Oxford, UK.
- BOTKIN D.D., 1993. *Forest Dynamics: An Ecological Model.* Oxford University Press, Oxford.
- CALDER I.R., 1992. Water use in eucalypts - a review. En: *Growth and Water Use of Forest Plantations* (Calder I.R., Hall R.L., Adlard P.G., eds.). J. Wiley, New York, pp. 167-179.
- COLLATZ G.J., BALL J.T., GRIVET C., BERRY J.A., 1991. Physiological and environmental regulation of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration: a model that includes a laminar boundary layer. *Agric. For. Met.* 54, 107-136.
- COWAN I.R., 1977. Stomatal behaviour and environment. *Adv. Bot. Res.* 4, 117-228.
- COWAN I.R., FARQUHAR G.D., 1977. Stomatal function in relation to leaf metabolism and environment. En: *Integration of activity in the higher plant* (Jennings D.H., ed.). Cambridge University Press, Cambridge, pp. 471-505.
- COWAN I.R., 1982. Regulation of water use in relation to carbon gain in higher plants. En: *Encyclopedia of Plant Physiology* (Lange O.L., Nobel P.S., Osmond C.B., Ziegler H., eds.). Springer, Berlin, pp. 589-613.
- DE ROOS A.M., 1997. A Gentle Introduction to Physiologically Structured Population Models. En: *Structured-Population Models in Marine, Terrestrial, and Freshwater Systems.* (Tuljapurkar S., Caswell H., eds.). Chapman & Hall, New York, pp. 119-204.
- DURRET R., LEVIN S.A., 1994. The importance of being discrete (and spatial). *Theoretical Population Biology* 46, 363-394.
- EDWARDS A.W.F., 1972. *Likelihood.* Expanded edition. Cambridge University Press, New York.
- EHLERINGER J.R., FIELD C.B., 1993. *Scaling physiological processes: leaf to globe.* Academic Press, San Diego, California.
- ERVITI J.J., 1991. Desarrollo de modelos de crecimiento y producción de las masas forestales de *Pinus halepensis*

- Mill. en España. Tesis Doctoral. Departamento de Silvopascicultura. ETSIM. Madrid. 312 pp.
- FARQUHAR, G.D., VON CAEMMER, S., BERRY, J.A., 2001. Models of photosynthesis. *Plant Physiol.* 125, 42-5.
- FEDERER C.A., 1979. A soil-plant-atmosphere model for transpiration and availability of soil water. *Water Resour. Res.* 15, 555-560.
- FOLEY J.A., PRENTICE I.C., RAMANKUTTY N., LEVIS S., POLLARD D., SITCH S., HAXELTINE A., 1996. An integrated biosphere model of land surface processes, terrestrial carbon balance, and vegetation dynamics. *Global Biogeochem. Cycl.* 10, 603-628.
- GIVNISH T.J., 1986. Optimal stomatal conductance, allocation of energy between leaves and roots, and the marginal cost of transpiration. En: *On the economy of plant form and function* (Givnish T.J., ed.). Cambridge University Press, Cambridge, pp. 171-213.
- GÓMEZ J.M., 2003. Spatial patterns in long-distance dispersal of *Quercus* acorns by jays in a heterogeneous landscape. *Ecography* 26, 573-584.
- GÓMEZ-APARICIO L., ZAMORA R., GÓMEZ J.M., HÓDAR J.A., CASTRO J., BARAZA E., 2004. Applying plant facilitation to forest restoration: a meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecol. Applic.* 14, 1128-1138.
- GRACIA C., TELLO E., SABATÉ S., BELLOT J., 1999. Modelling canopy gas exchange during summer drought. En: *Ecology of Mediterranean evergreen oak forests* (Rodà F., Retana J., Gracia C., Bellot J., eds.). Springer-Verlag, Berlin, pp. 163-179.
- HARA T., 1984. Dynamics of stand structure in plant monocultures. *J. Theor. Biol.* 110, 223-239.
- HOLMGREN M., SCHEFFER M., HUSTON M.A., 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* 78, 1966-1975.
- JARVIS P.G., 1976. The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Serie B* 273, pp. 593-610.
- JONES H.G., 1992. *Plants and microclimate: a quantitative approach to environmental plant physiology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- KINGSOLVER S.E., 1995. *Modelling nature*. The University of Chicago Press, London.
- KOHYAMA T., 1991. Simulation of the structural development of warm-temperate rain forest stands. *Ann. Bot.* 63, 625-634.
- LANDSBERG J.J., 1986. *Physiological ecology of forest production*. Academic Press, London.
- LEVIN S.A., 1974. Dispersion and population interactions. *American Naturalist* 114, 103-114.
- LEVIN, S. A., 1992. The problem of pattern and scale in Ecology. *Ecology* 73, 1943-1967.
- LOSCH R., SCHULZE E.-D., 1995. Internal co-ordination of plant responses to drought and evaporational demand. En: *Ecophysiology of Photosynthesis* (Schulze E.-D., Caldwell M.M. eds.). Springer-Verlag, Berlin, pp 185-204.
- LUBCHENCO J. *et al.*, 1991. The Sustainable Biosphere Initiative: An Ecological Research Agenda. Report from the Ecological Society of America. *Ecology* 72, 371-412.
- METZ J.A.J., DIEKMANN O., 1986. The Dynamics of Physiologically Structured Populations. *Lecture Notes in Biomathematics* 68. Springer-Verlag, Berlin.
- MILLER P.C., 1981. Resource use by chaparral and matorral: a comparison of vegetation function in two Mediterranean-type ecosystems. Springer-Verlag, Berlin.
- MOUILLOT F., RAMBAL S., LAVOREL S., 2001. A generic process-based Simulator for mediterranean landscapes (SIERRA): design and validation exercises. *For. Ecol. Manag.* 147, 75-97.
- MONTEITH J.L., 1965. Evaporation and environment. *Symp. Soc. Experim. Biol.* 19, 205-234.
- MOORCROFT P.R., HURTT G.C., PACALA S.W., 2001. A method for scaling vegetation dynamics: the ecosystem demography model (ED). *Ecol. Monogr.* 71, 557-585.
- PACALA S.W., DEUTSCHMAN D., 1995. Details that matter: The spatial distribution of individual trees maintains forest ecosystem function. *Oikos* 74, 357-365.
- PACALA S.W., TILMAN D., 1994. Limiting similarity in mechanistic and spatial models of plant competition in heterogeneous environment. *American Naturalist* 143, 222-257.
- PUGNAIRE F.I., LUQUE M.T., 2001. Changes in plant interactions along a gradient of environmental stress. *Oikos* 93, 42-49.
- RAMBAL S., 1993. The differential role of mechanisms for drought resistance in a Mediterranean evergreen shrub: a simulation approach. *Plant Cell Environ.* 16, 35-44.
- REICHSTEIN, M.J.D. *et al.*, 2002. Severe drought effects on ecosystem CO₂ and H₂O fluxes at three Mediterranean evergreen sites: revision of current hypotheses? *Global Change Biology* 8, 999-1017.
- TYREE M.T., SPERRY J.S., 1989. Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annual Review of Plant Physiology and Molecular Biology* 40, 19-38.
- SALA A., TENHUNEN J.D., 1996. Simulations of canopy net photosynthesis and transpiration in *Quercus ilex* L. under the influence of seasonal drought. *Agric. For. Met.* 78, 203-222.
- SELLERS P.J., DICKINSON R.E., RANDALL D.A., BETTS A.K., HALL F.G., BERRY J.A., COLLATZ G.J., DENNING A.S., MOONEY H.A., NOBRE C.A., SATO N., FIELD C.B., HENDERSON-SELLERS A., 1997. Modelling the exchanges of energy, water, and carbon between continents and the atmosphere. *Science* 275, 502-509.
- SHUGART H.H., 1984. A theory of forest dynamics: the ecological implications of forest succession models. Springer Verlag, Berlin.
- TARDIEU F., DAVIES W.J., 1993. Integration of hydraulic and chemical signalling in the control of stomatal conductance and water status of droughted plants. *Plant Cell Environ.* 16, 341-349.
- TENHUNEN J.D., REYNOLDS J.F., RAMBAL S., DOUGHERTY R., KUMMEROV J., 1989. QUINTA: a physio-

- logically based growth simulator for drought adapted woody plant species. En: Biomass production for fast growing trees (Pereira J.S., Landsberg J. eds.). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 135-168.
- TENHUNEN J.D., SALA A., HARLEY P.C., DOUGHERTY R.L., REYNOLDS J.F., 1990. Factors influencing carbon fixation and water use by Mediterranean sclerophyll shrubs during summer drought. *Oecologia* 82, 381-393.
- TILMAN D., 1988. Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Princeton University Press, Princeton.
- URBAN D.L., 2005. Modelling ecological processes across scales. *Ecology* 86, 1996-2006.
- VALLADARES, F., PEARCY, R.W., 1999. The geometry of light interception by shoots of *Heteromeles arbutifolia*: morphological and physiological consequences for individual leaves. *Oecologia* 121, 171-182.
- WARING R.H., RUNNING S.H., 1998. Forest Ecosystems: Analysis at Multiple Scales. Academic Press, Inc.
- WILLIAMS M., RASTETTER E.B., FERNANDES D.N., GOULDEN M.L., WOFSY S.C., SHAVER G.R., MELILLO J.M., MUNGER J.W., FAN S.M., NADELHOFFER K.J., 1996. Modeling the soil-plant-atmosphere continuum in a *Quercus-Acer* stand at Harvard Forest: the regulation of stomatal conductance by light, nitrogen and soil/plant hydraulic properties. *Plant Cell Environ.* 19, 911-927.
- ZAMORA R., PUGNAIRE F., 2001. Los ecosistemas mediterráneos. Análisis funcional. Ediciones C.S.I.C., Granada.
- ZAMORA R., 2005. Aquí y ahora: una llamada al compromiso y la acción. *Ecosistemas*. 2005/2. (URL:http://www.revistaecosistemas.net/articulo.asp?Id=106&Id_Categoria=2&tipo=portada)
- ZAVALA M.A., ESPELTA J.M., RETANA J., 2000. Constraints and trade-offs in Mediterranean plant communities: the case of mixed holm oak-Aleppo pine forests. *The Botanical Review* 66, 119-149.
- ZAVALA M.A., 2004. Integration of drought tolerance mechanisms in Mediterranean sclerophylls: a functional interpretation of leaf gas exchange simulators. *Ecological Modelling* 176, 211-226.
- ZAVALA M.A., ZEA E., 2004. Mechanisms maintaining biodiversity in Mediterranean pine-oak forests: insights from a spatial simulation model. *Plant Ecology* 171, 197-207.
- ZAVALA M.A., BRAVO DE LA PARRA R., 2005. A mechanistic model of tree competition and facilitation for Mediterranean forests: scaling from leaf physiology to stand dynamics. *Ecol. Mod.* (En prensa).