



2022
Lleida

27 · 1
junio · juny
juliol · juliol

Cataluña
Catalunya

8º CONGRESO FORESTAL ESPAÑOL

La **Ciencia forestal** y su contribución a
los **Objetivos de Desarrollo Sostenible**

8CFE

Edita: Sociedad Española de Ciencias Forestales

Cataluña | Catalunya · 27 junio | juny - 1 julio | juliol 2022

ISBN 978-84-941695-6-4

© Sociedad Española de Ciencias Forestales



Organiza

Influencia de los rasgos funcionales sobre la productividad forestal de bosques de *Quercus ilex* en un gradiente de aridez

SALAZAR ZARZOSA, P.¹, DIAZ HERRAIZ, A.^{1,3}, OLMO, M.¹, RUIZ-BENITO, P.^{4,5}, BARRÓN, V.², C. BASTIAS, C.^{6,7}, G. DE LA RIVA, E.⁸, VILLAR, R.¹

¹ Área de Ecología, Facultad de Ciencias, Universidad de Córdoba, Campus de Rabanales, 14071 Córdoba, Spain

² Departamento de Agronomía. Escuela Técnica Superior de Ingenieros Agrónomos y de Montes. Universidad de Córdoba, Campus de Rabanales, 14071 Córdoba, Spain

³ Instituto Federal de Ciência e Tecnologia do Amazonas, Campus Humaitá, 69800.000, Brazil

⁴ Ecology and Forest Restoration Group, Life Science Department, University of Alcalá, Ctra. Madrid-Barcelona, Km. 33,600, 28805, Alcalá de Henares, Spain

⁵ Remote Sensing Research Group, Department of Geology, Geography and Environment, University of Alcalá, Calle Colegios 2, 28801, Alcalá de Henares, Spain

⁶ CEFE, Univ Montpellier, CNRS, EPHE, IRD, Univ Paul Valéry Montpellier 3, Montpellier, France.

⁷ Departamento de Ingeniería Forestal, Escuela Técnica Superior de Ingeniería Agronómica y de Montes, Universidad de Córdoba, Córdoba, Spain.

⁸ Department of Ecology, Brandenburg University of Technology, 03046, Cottbus Germany.

Resumen

Los rasgos funcionales tienen una alta capacidad adaptativa a la variabilidad climática y la disponibilidad de nutrientes. En teoría, esto tiene un efecto directo sobre la tasa de crecimiento relativo y la productividad forestal. Sin embargo, no está claro si la respuesta de los rasgos funcionales permite paliar el estrés abiótico, y reducir su impacto sobre el crecimiento y la productividad. Analizamos la productividad forestal, la tasa de crecimiento y los rasgos funcionales en 30 parcelas dominadas por *Quercus ilex* a lo largo de un gradiente de aridez (precipitación media anual de 321 a 1582 mm). Nuestros resultados mostraron que la productividad forestal está afectada positivamente por la biomasa forestal y la tasa de crecimiento, las cuales están afectadas por la biomasa del árbol y la fertilidad del suelo, respectivamente. La morfología de la hoja está influenciada por el clima; y su composición química, por el contenido de arcilla. Sin embargo, los rasgos funcionales no presentaron una relación directa con la tasa de crecimiento o la productividad. Esto sugiere que la adaptabilidad de los rasgos funcionales permite paliar el efecto negativo de la aridez, sin reducir la tasa de crecimiento relativo y la productividad forestal en *Quercus ilex*.

Palabras clave

Masa específica foliar, sequía, nutrientes crecimiento anual, modelos de ecuaciones estructurales.

1. Introducción

Los rasgos funcionales son atributos biológicos que reflejan el grado de adaptación de las plantas al medio ambiente (LAVOREL et al., 1997; VIOLLE et al., 2007). Entender cómo cambian los rasgos funcionales a lo largo de un gradiente ambiental es clave para determinar el funcionamiento de las plantas y las estrategias ecológicas en situaciones de estrés (WESTOBY, 1998). Por ejemplo, en condiciones de sequía, la densidad de la madera y masa específica foliar (LMA) incrementan para reducir el riesgo de cavitación e incrementar las funciones de defensa. Sin embargo, esto implica costes fisiológicos que provocan una disminución en la producción y el crecimiento (CHAVE et al., 2009; VILÀ-CABRERA et al., 2015).

Estudios empíricos sugieren que el efecto de los factores abióticos sobre la tasa de crecimiento relativo (RGR) esta mediada por cambios en rasgos funcionales (CHAVE et al., 2009; SALGADO-LUARTE y GIANOLI, 2017; VIOLLE et al., 2007). Aunque esto puede ser cierto a escala local (CHATURVEDI et al., 2011; DONG et al., 2020), el tamaño del árbol parece ser un mejor indicador a

escala regional (DE LA RIVA et al., 2016; MOORE et al., 2020). De hecho, se ha encontrado también una relación débil entre LMA y RGR cuando se tiene en cuenta el tamaño del árbol (GIBERT et al., 2016; WRIGHT et al., 2010), sugiriendo que el LMA no es un rasgo fisiológico importante y que debería ser reemplazado por otras características (como la concentración de nutrientes en hoja o la densidad de la madera) asociadas al crecimiento (ROSAS et al., 2019). En cualquier caso, el efecto directo e indirecto de los rasgos es clave para entender el efecto de factores abióticos sobre el crecimiento, y si estos pueden tener o no efectos sobre las funciones ecosistémicas.

Por otro lado, cambios en la tasa de crecimiento pueden estar asociados a factores intrínsecos como la biomasa del árbol, o a otros factores como los nutrientes y las características del suelo (ANTÚNEZ et al., 2001; CORNELISSEN and THOMPSON, 1997; LAMBERS et al., 2008). Sin embargo, aún no está claro el efecto directo o indirecto de estos factores sobre el crecimiento. Por ejemplo, Bu et al. (2019) encontró que cambios en las condiciones abióticas no tuvieron un efecto directo sobre el crecimiento, sino a través de cambios en los rasgos funcionales. De manera similar, se ha observado que RGR se correlaciona negativamente con la biomasa del árbol durante la fase de crecimiento, pero esta relación desaparece durante la fase de maduración (RUIZ-BENITO et al., 2015). Por tanto, la fuente de variación del RGR es aún campo creciente de investigación.

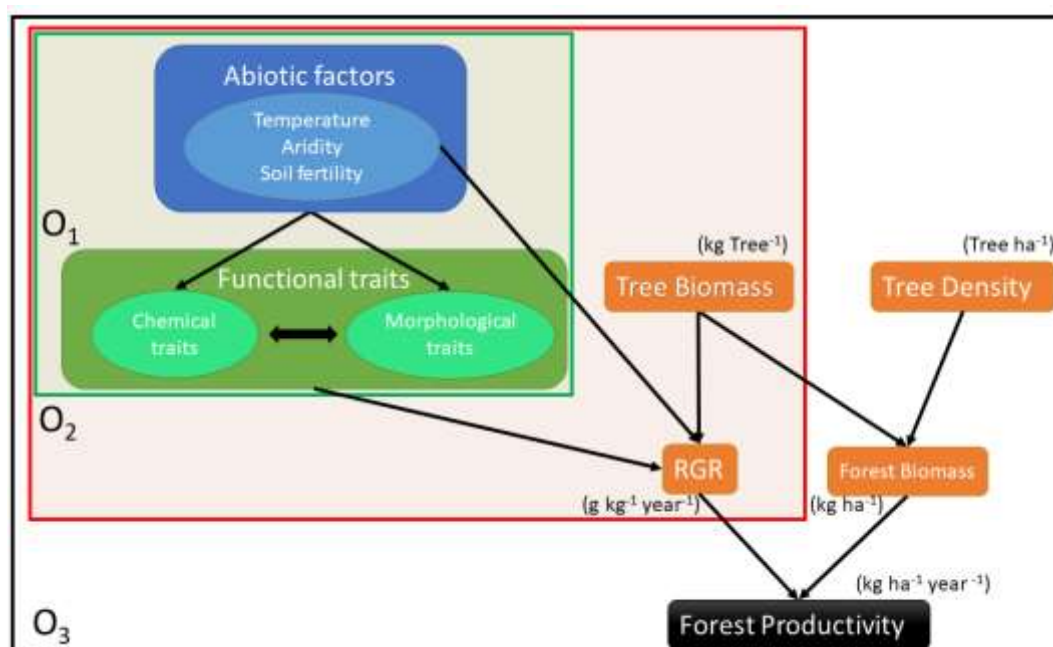


Figura 1. Modelo teórico del efecto de los factores abióticos sobre los rasgos funcionales (Objetivo 1, O₁). El efecto de los rasgos funcionales, los factores abióticos y las características del árbol sobre la tasa de crecimiento relativo (RGR, Objetivo 2, O₂), y el efecto de este sobre la productividad forestal junto con la biomasa forestal (Objetivo 3, O₃).

2. Objetivos

Nuestro objetivo general es determinar si los factores abióticos afectan directamente la productividad general, o si lo hacen de manera indirecta a través de cambios en los rasgos funcionales y el RGR (Fig. 1). Nuestra hipótesis sugiere que la productividad forestal ($\text{kg ha}^{-1} \text{año}^{-1}$) está relacionada con la biomasa forestal (kg ha^{-1}) y el RGR ($\text{g kg}^{-1} \text{year}^{-1}$). La biomasa forestal depende del tamaño medio de los árboles y de la densidad forestal, mientras que RGR depende de los rasgos funcionales y los factores abióticos. Para estudiar esto, combinamos datos del inventario forestal nacional (IFN) con datos de campo. Nuestros objetivos específicos son (1) determinar cómo los factores abióticos (climáticos y edáficos) afectan los rasgos funcionales; (2) conocer el efecto de factores abióticos, rasgos funcionales, y la estructurales del bosque sobre RGR; y (3) modelar la

productividad forestal como resultados de estos factores ecológicos, fisiológicos, y medio ambientales.

3. Metodología

Para testar nuestra hipótesis estudiamos la encina (*Quercus ilex* subespecie *ballota*, llamada en adelante *Q. ilex*), una especie esclerófila y resistente a la sequía con una amplia distribución en la cuenca mediterránea (CAUDULLO et al., 2017; QUERO et al., 2011; Fig. 2). El clima mediterráneo está dominado por primaveras húmedas y veranos secos, lo cual restringe el crecimiento y la productividad forestal (FLEXAS et al., 2014). Para elegir las zonas de estudios usamos parcelas del IFN, son parcelas permanentes de 50 metros de diámetro donde se registra la altura y el diámetro de los árboles. Seleccionamos 30 parcelas dominadas por *Q. ilex* distribuidas a lo largo de un gradiente climático desde Lugo hasta Granada. Las parcelas fueron elegidas según su localización, accesibilidad, y abundancia arbórea. La distancia entre las parcelas fue considerada como covariable para evitar pseudoreplicación. La temperatura media entre parcelas varía entre 10.9 y 17.4 °C, y la precipitación varía entre 357 y 858 mm.

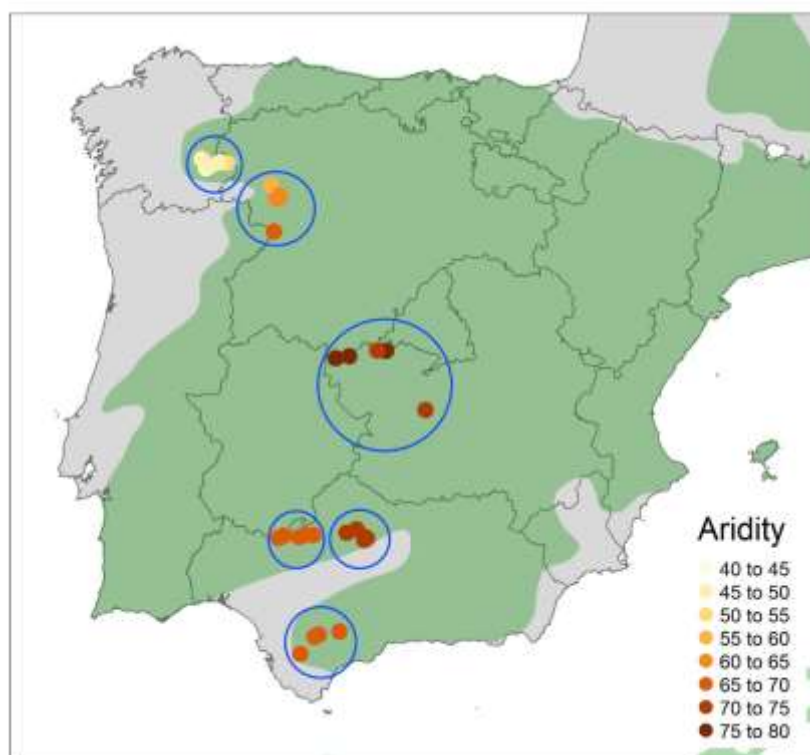


Figura 2. Distribución espacial de las 30 parcelas dominadas por *Quercus ilex* a través de un gradiente ambiental en España. El color de los puntos indica la aridez media. Los círculos azules indican la zona climática incluida como efecto aleatorio dentro de los modelos.

En el 2018 tomamos datos de diámetro a la altura del pecho para calcular la biomasa de los árboles a través de las ecuaciones alométricas de RUIZ-PEINADO et al. (2011). Usando los datos del IFN, calculamos la biomasa de los árboles en el pasado (del periodo 1997-2007), la densidad forestal, y la biomasa forestal (en Mg ha⁻¹). Comparando los datos de campo y los datos del IFN, calculamos la tasa de crecimiento relativo de los árboles y la productividad forestal. RGR se calculó como: $RGR = [\ln(B_2) - \ln(B_1)] / [t_2 - t_1]$, donde B es la biomasa de los árboles y t es el tiempo, con 2 y 1 refiriéndose a las fechas de nuestro muestreo, y al muestreo del IFN, respectivamente (POMMERENING y MUSZTA, 2015; VILLAR et al., 2017). Calculamos la productividad forestal (kg ha⁻¹

año⁻¹) como la diferencia en biomasa forestal entre nuestro muestreo y el muestreo del IFN teniendo en cuenta solo los árboles vivos en ambos periodos, dividido por el tiempo en años.

Se tomaron muestras de hojas maduras y tallo en primavera y verano de cada árbol de la parcela. Las muestras se conservaron en papel húmedo y se transportaron al laboratorio para medir rasgos funcionales. Una submuestra de hojas se escaneó para calcular el área foliar (LA) y medir el grosor de la hoja (LT). Luego las hojas se secaron en una estufa a 60° C durante dos días para calcular el peso seco foliar. El área específica foliar (LMA, g m⁻²) se calculó como la división entre el peso seco foliar (g) y el área de la hoja (m²), la densidad de la hoja (LD; g cm⁻³) se calculó como la división entre el LMA (g m⁻²) y el grosor de la hoja (μm), y el contenido en materia seca de la hoja (LDMC; g g⁻¹) se calculó como el contenido en materia seca (g) dividido por contenido en materia fresca (g).

Otra submuestra de hojas fue secada y guardada para analizar la concentración de nutrientes. La concentración de N se midió usando un analizador elemental (Eurovector EA3000), La concentración de fósforo se determinó usando el método de azul de molibdato (MURPHY y RILEY, 1962). El Ca, Mg, Fe, Mn, Cu y Zn se determinaron por espectrofotometría de absorción atómica, mientras que el K y Na se determinaron por espectrofotometría de emisión atómica.

Dos ramas de 5 cm de largo y 1 cm de diámetro de cada árbol se pesaron para calcular el peso seco, luego se calculó el volumen a través del método de Arquímedes. Las ramas se secaron a 60° C por 4 días para obtener el contenido en materia seca de la rama (BWDM por sus siglas en inglés). La densidad de la madera (BWD, g cm⁻³) se calculó como BWDM / volumen de la madera, y el contenido en materia seca (BWDMC) se calculó como el peso seco dividido por el peso fresco de la madera. Todas las medidas de rasgos funcionales se midieron siguiendo la metodología de Pérez-Harguindeguy et al. (2013).

Se tomaron 4 muestras de suelo de 0 a 20cm de profundidad en cada parcela. Se secaron a temperatura ambiente y se tamizaron en laboratorio. La textura del suelo se midió usando la pipeta robinson (GEE y BAUDER, 2018). El carbono orgánico del suelo se midió usando el método de Walkley and Black (1934) con dicromato de potasio. Se midió la concentración de macro (P, K, Ca, and Mg) y micronutrientes (Na, Fe, Mn, Cu, and Zn). La topografía del suelo se midió usando modelos de elevación del terreno a partir de archivos raster obtenidos con el paquete “elevatr” del software R. La pendiente, aspecto, el índice de posición topográfica (TPI), el índice de rugosidad del terreno (TRI), y el grado de exposición al sol provocado por la pendiente y aspecto del terreno (llamado a partir de ahora como Umbría) se calcularon para todas las parcelas.

La temperatura media anual (MAT) y la precipitación anual (MAP) se tomaron de la base de datos del WorldClim (HIJMAN et al., 2005). Además, usamos la precipitación y la temperatura del mes más seco (DMP y DMT, respectivamente) para calcular el índice modificado de Martonne (STEPHEN, 2005) como $Alm = \{[MAP] / [MAT + 10]\} + \{[12 \times DMP] / [DMT + 10] / 2\}$. Dado que un alto Alm indica alta disponibilidad hídrica, decidimos invertir la variable para que sea más intuitiva: $AI = 100 - Alm$. La transformación de este índice y su inverso tienen una correlación lineal y no afectaron los resultados de este estudio.

Para reducir el número de variables de nutrientes en suelo, realizamos un PCA. Los ejes principales (S1 y S2) explicaron 39.6% y 21% de la varianza. El eje S1 estaba relacionado con la concentración de Ca y N, mientras que el eje S2 está relacionado con la concentración de P y Fe. Para evitar colinealidad en las variables climáticas, excluimos MAT y MAP por su alta correlación con AI.

De manera similar, realizamos un PCA con los nutrientes en hoja. además, para evitar la colinealidad entre rasgos funcionales, excluimos LD, LA y LT por su alta correlación con LMA. Así mismo excluimos BWDMC por su alta correlación con BWD.

Para determinar el efecto de los factores abióticos sobre rasgos funcionales y la concentración de nutrientes en la hoja, realizamos un modelo lineal mixto (LME) para cada variable de respuesta a nivel de árbol (Objetivo 1; Fig. 1). Para explorar el efecto de los factores abióticos y los rasgos funcionales sobre RGR, realizamos un LME a nivel de árbol (Objetivo 2; Fig. 1). Antes de llevar a cabo los modelos, los datos fueron transformados con la función “scale” para comparar el peso de los parámetros estimados para cada variable.

Finalmente, para explicar el efecto causal de estas variables sobre la productividad forestal y tener en cuenta los efectos directos e indirectos construimos dos modelos de ecuaciones estructurales (SEM) usando datos a nivel de árbol para explicar RGR, y datos a nivel de parcela para explicar la productividad forestal (Objetivo 3). La estructura causal entre las variables se estableció según nuestra hipótesis inicial (Fig. 1). Nuestro modelo teórico cambió según los resultados del modelo para excluir relaciones no significativas.

El análisis de datos fue llevado en (R Core Team, 2017). El modelo lineal se llevó a cabo con el paquete “lmer”, y los modelos de ecuaciones estructurales se llevaron a cabo con el paquete “piecewiseSem”.

4. Resultados

Los modelos explicaron entre un 0.52 y 0.9 de la varianza de los rasgos morfológicos (ver R^2 condicional, Tabla 1). Sin embargo, el efecto de los factores aleatorios explicó una parte substancial de la varianza, en algunos casos, superior a los factores fijos (ver R^2 marginal y condicional, Tabla 1). El índice de aridez fue la variable más importante para explicar la variabilidad del LMA y el grosor de la hoja, teniendo un efecto positivo en ambos casos (Figuras 2A y B). Los factores abióticos no fueron capaces de explicar significativamente la variabilidad de LD, LA y BWD. Sin embargo, las características del suelo tuvieron un efecto significativo sobre el grosor de la hoja y BWD (Tabla 1). La variabilidad de los nutrientes de la hoja, resumidos dentro del componente 1 del PCA (L1) se explicaron por el porcentaje de arcilla en suelo (Figuras. 2C y D, respectivamente) y el grado de Umbría. Un alto porcentaje de arcilla se relacionó con la concentración de Ca, Cu y Fe, y una baja concentración de N, P y Na.

Tabla 1. Resultados de los modelos LME explicando el efecto de factores abióticos sobre la variación de los rasgos funcionales. Los parámetros estimados y su significancia se marcan en negrita (* $P < 0.05$ y ** $P < 0.01$) y valores casi significativos (a $0.1 > P > 0.05$) se marcan en negrita y cursiva. Se incluye el R^2 marginal (que contiene la varianza explicada solo por los factores fijos) y el R^2 condicional (que contiene factores fijos y aleatorios)

Variable respuesta	Variables independientes								
	AI	S1	S2	Arcilla %	Umbría	TRI	TPI	R^2 M	R^2 C
LMA	0.42**	-0.21	0.017	0.08	0.26	-0.1	-0.21	0.33	0.52
LD	-0.09	0.23	-0.22	-0.01	-0.10	-0.27	-0.11	0.08	0.43
LT	0.64**	-0.48*	0.27a	0.09	0.44**	0.17	-0.17	0.45	0.62
LA	-0.06	0.22	-0.02	-0.24	-0.07	0.12	0.25	0.1	0.43
BWDMC	0.40	-0.21	0.28a	-0.05	0.22	0.38*	-0.08	0.1	0.43
BWD	-0.02	-0.01	-0.16	0.03	0.02	0.12	-0.28a	0.05	0.43
L1	0.21	0.16	0.09	0.33*	-0.28*	0.05	0.05	0.28	0.79
L2	-0.08	-0.02	-0.05	0.12	0.06	-0.04	0.13	0.03	0.9

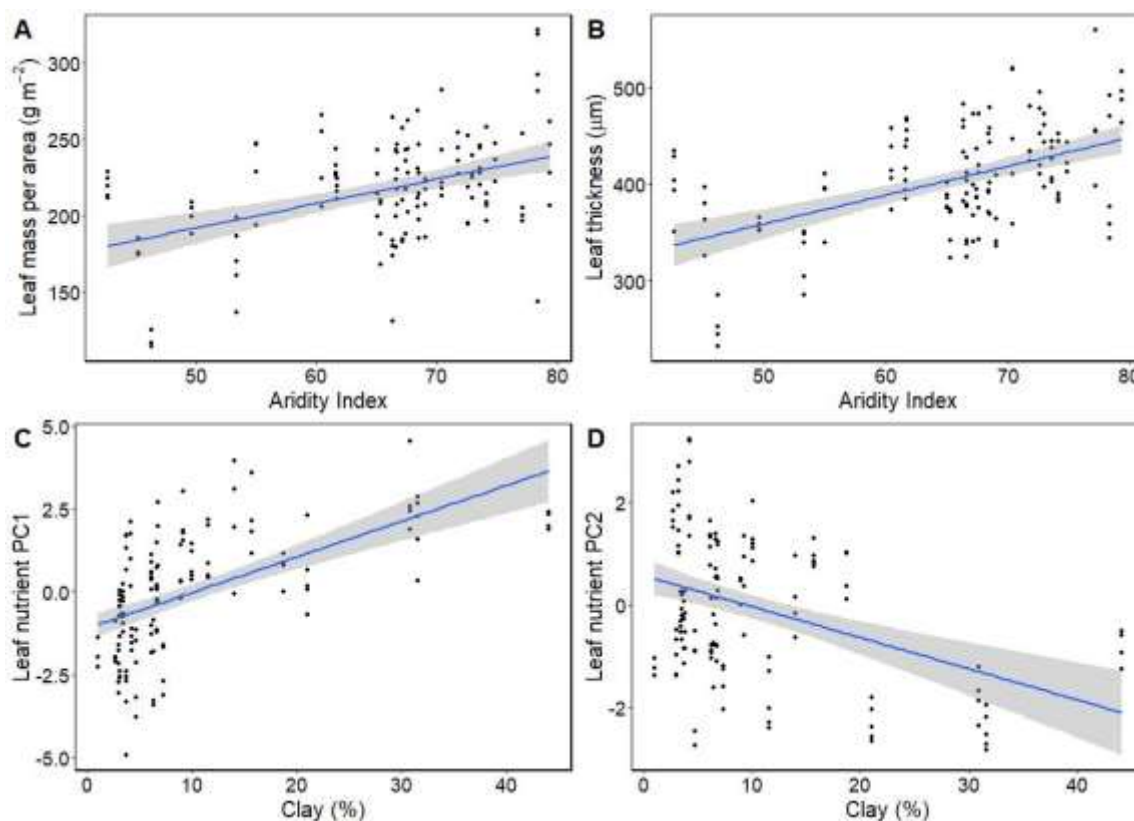


Figura 2. Relación entre el LMA y LT con la aridez (A y B, respectivamente), y relación entre el eje L1 y L2 del PCA con el porcentaje de arcilla en suelo (C y D, respectivamente) a nivel de árbol. El are gris indica el intervalo de confianza del 95%.

El RGR se correlacionó negativamente con el segundo eje del PCA del suelo y con la biomasa del árbol (Figuras 3A y B, respectivamente). Los rasgos funcionales, la topografía del suelo, y los factores climáticos no se relacionaron significativamente con RGR, y el modelo mostró un R^2 marginal de 0.28 (Tabla 2).

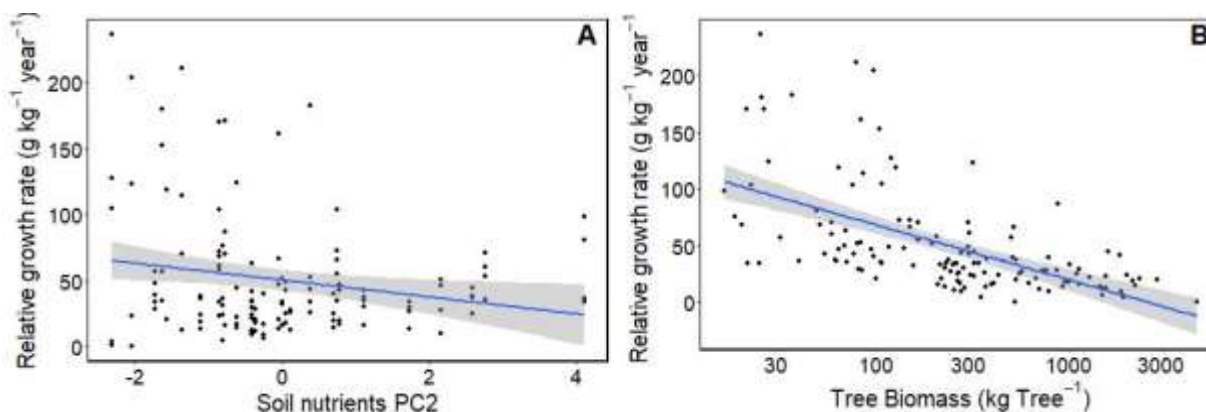


Figura 3. Relación entre la tasa de crecimiento relativo y (A) el eje 2 del PCA de los nutrientes del suelo, y (B) la biomasa forestal (eje x transformado a logaritmo). El are gris indica el intervalo de confianza del 95%.

Los dos modelos de ecuaciones estructurales construidos a partir de nuestro modelo teórico para explicar la productividad forestal y RGR mostraron un buen ajuste (Fisher's C = 28.9, P value = 0.15, y Fisher's C = 8.1, P-value = 0.74, respectivamente) e incluyeron tanto efectos directos como indirectos de factores abióticos y rasgos funcionales. A nivel de árbol, la textura del suelo y la

topografía explicaron la concentración de nutrientes de la hoja (L1; Fig.4). L1 y la densidad de la madera explicaron la biomasa del árbol, y junto con los nutrientes del suelo (S1 y S2) explicaron RGR. A nivel de parcela, la aridez y los nutrientes en hoja explicaron el LMA, el cual junto L1 explico la biomasa forestal. Por último, la biomasa forestal y el RGR medio de la parcela explicaron la productividad forestal (Fig. 4).

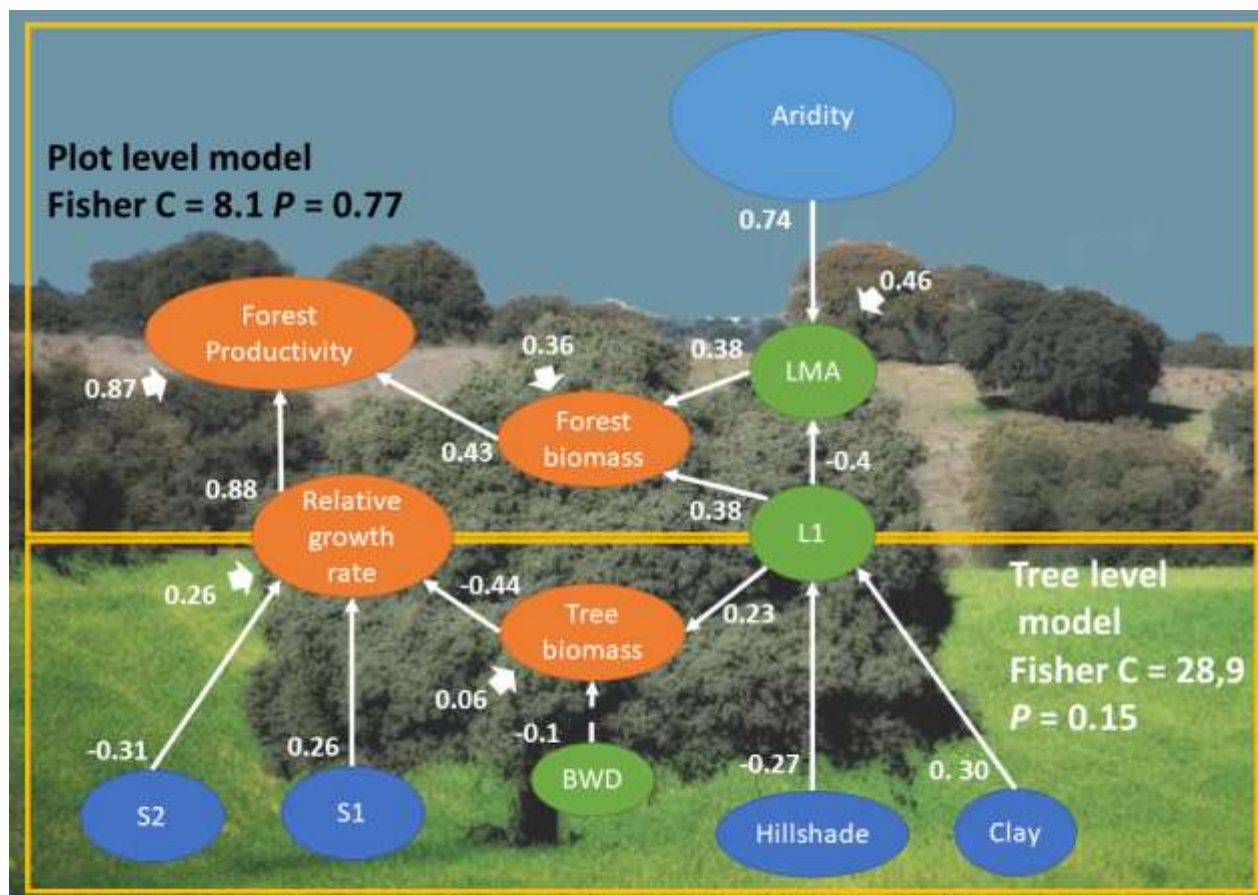


Figura 4. (Arriba) Modelo de ecuación estructural que explica la productividad forestal a partir de la biomasa forestal y la tasa de crecimiento relativo usando los datos a nivel de parcela ($n = 30$). (Abajo) Modelo de ecuación estructural que explica RGR a partir de las características del suelo y la biomasa del árbol usando los datos a nivel de individuo ($n = 135$). Las líneas continuas indican relaciones no significativas. El color de las cajas indica el tipo de variable (azul: factores abióticos verde: rasgos funcionales, verde: factores de los árboles) Las flechas cortas indican el coeficiente de correlación de cada variable de respuesta.

Tabla 2. Resultados del modelo lineal mixto explicando la tasa de crecimiento a partir de la biomasa del árbol (TB), los rasgos funcionales (LMA y BWDMC), los ejes principales de los PCA de los nutrientes de hoja (L1 y L2), y suelo (S1 y S2), la textura del suelo, la topografía (arcilla, TPI, TRI, y Umbría), y la aridez. Las correlaciones significativas se indican con un asterisco (* $P < 0.05$ and ** $P < 0.01$). R^2 Marginal y condicional está incluido. La tabla se muestra en dos filas.

Variables

independientes	TB	LMA	BWDMC	L1	L2	S1	S2
	-0.58**	0.05	0.07	0.01	0.14	0.34*	-0.39**

Variables

independientes	Arcilla	TPI	TRI	Umbría	AI	R^2 M	R^2 C
	-0.19	0.02	0.03	0.04	-0.04	0.28	0.41

5. Discusión

Nuestros resultados demostraron que la productividad forestal esta principalmente explicada por la tasa de crecimiento relativo, la cual a su vez esta explicada directamente por la biomasa del árbol y los nutrientes del suelo, e indirectamente por los rasgos funcionales y los factores climáticos. Esto sugiere que la variabilidad de los rasgos funcionales en respuesta a factores climáticos puede afectar las reservas de carbono forestal a largo plazo.

El LMA es el rasgo funcional más usado para describir la eco-fisiología de las plantas. Nuestros resultados indican que el LMA se relacionó positivamente con la aridez y con la exposición al sol por el efecto de umbría. En otros estudios, el LMA también se ha relacionado negativamente con la precipitación (OGAYA AND PEÑUELAS, 2007) y la temperatura (POORTER et al., 2009; VILÀ-CABRERA et al., 2015). El grosor de la hoja también se relacionó con la aridez y la umbría. Esto sugiere que el incremento en LMA bajo condiciones de sequía es provocado por un incremento en el grosor de la hoja asociado con un el incremento del volumen del mesófilo (POORTER et al., 2009; VILLAR et al., 2013). En teoría, este cambio morfológico tiene un impacto directo en el intercambio gaseoso (MAIRE et al., 2015), en el transporte de agua (ROSAS et al., 2019), y puede reducir el impacto del estrés abiótico sobre el crecimiento.

La concentración de nutrientes en la hoja se relacionó con el porcentaje de arcilla y la exposición al sol provocada por el efecto umbría. Un alto porcentaje de arcilla en suelo esta normalmente asociado con una menor perdida de agua por lixiviación y a un mayor contenido de nutrientes disponibles en suelo (ANDERSON et al., 2006). Sin embargo, un contenido alto de arcilla también puede estar asociado con un incremento en la concentración de óxido de hierro, lo cual puede disminuir el potencial mátrico del suelo y el transporte de nutriente, una situación descrita como efecto inverso de la textura (FERNANDEZ-ILLESCAS et al., 2001). Este puede ser nuestro caso según la correlación negativa entre el porcentaje de arcilla y el eje dos del PCA de la hoja (explicado principalmente por la concentración foliar de N y P), y el efecto negativo de la arcilla sobre la concentración de P del suelo. Además, el incremento de P foliar se relacionó con un incremento de Mn foliar. La acumulación de Mn foliar es común cuando la movilidad del P en el suelo está limitada (LAMBERS et al., 2015). Las raíces modifican localmente la concentración de pH en suelo, lo cual incrementa la movilidad del P y el Mn (WHITE et al., 2013). Por tanto, es posible que el porcentaje de arcilla en suelo incremente la disponibilidad de nutrientes, pero reduzca la movilidad de nutrientes con alta demanda, como el P. El incremento a la exposición del sol puede provocar estrés oxidativo en la hoja y dañar el parénquima a pesar del incremento del grosor de la hoja (DEMMIG-ADAMS AND ADAMS, 2006). Esto podría reducir la tasa fotosintética y la concentración de nutrientes en hoja de una manera similar al estrés generado por las condiciones de sequía. Nuestros resultados demuestran la importancia de la textura y la topografía del suelo para explicar la composición nutricional de la hoja.

La biomasa de los árboles fue la variable más importante para explicar el RGR. Esta relación negativa sugiere que arboles más grandes tienden a crecer más lentamente, lo cual podría deberse a una menor proporción de hojas (BONGERS et al., 2017). Según esta teoría, el incremento de la biomasa está asociado con una disminución proporcional en el transporte recursos, lo cual disminuye RGR. La competencia por luz y nutrientes reduce el crecimiento durante los primeros años (BINKLEY, 2004). Por tanto, la relación biomasa-crecimiento depende también de las interacciones abióticas (RUIZ-BENITO et al., 2015). además, limitaciones hídricas y nutricionales son comunes en arboles adultos debido a las restricciones mecánicas en los vasos xilemáticos (MENCUCCINI et al., 2005). Un incremento en la fertilidad del suelo debería incrementar la biomasa del árbol, pero esto parece solo ser cierto en arboles pequeños (LI et al., 2018). El incremento en la concentración de nutrientes en el suelo no es suficiente para mitigar los cambios morfológicos que ocurren en el árbol cuando alcanza una biomasa adulta (DRAKE et al., 2010). En nuestro caso, RGR se explica por la concentración de nutrientes en el suelo (S1 y S2). Sin embargo, también se han encontrado resultados opuestos (PAOLI y CURRAN, 2007; ZEMUNIK et al., 2018), y sería necesario realizar estudios adicionales para determinar el efecto de la fertilidad del suelo sobre el crecimiento.

Los factores climáticos mostraron un efecto menor sobre RGR. Estudios previos mostraron resultados similares y sugieren que el clima tiene poca relevancia en comparación con factores locales como la disponibilidad de nutrientes, la textura del suelo y la densidad forestal (VILLAR et al., 2017). Los rasgos funcionales tampoco mostraron un efecto significativo sobre RGR, lo cual contradice numerosos estudios que demuestran que la variabilidad de los rasgos funcionales tiene repercusiones en toda la planta (POORTER et al., 2009; VIOLLE et al., 2007). Sin embargo, la mayoría de estos estudios han sido realizados en plántulas (BASTIAS et al., 2018), cuando distinguimos los resultados según la fase de crecimiento, LMA no parece tener un efecto directo sobre RGR (LAUGHLIN et al., 2017; WRIGHT et al., 2010). En las hojas perennes de *Q. ilex*, el LMA está asociado al tejido esclerenquimático que confiere resistencia a la difusión de agua desde los vasos hasta el mesófilo durante los periodos de estrés climático (DE LA RIVA et al., 2016). Probablemente, la plasticidad funcional de la hoja está reduciendo el efecto negativo del estrés ambiental, y la pérdida de crecimiento (GRATANI, 2014). Esta adaptación morfológica permite mantener el crecimiento constante a pesar de las condiciones ambientales.

Nuestros modelos confirman nuestra hipótesis inicial, la cual sugiere que la productividad forestal depende tanto de RGR como de la biomasa forestal. Los rasgos funcionales afectan la productividad forestal, pero no lo hacen de manera directa, como habíamos sugerido inicialmente. Por ejemplo, no encontramos un efecto directo del LMA y el clima sobre RGR. En su lugar encontramos que el LMA afecta la biomasa del árbol, y este afecta RGR (ANTÚNEZ et al., 2001; LAMBERS y POORTER, 2004). Esta relación no se presenta en árboles de gran tamaño porque las pérdidas de carbono por respiración superan los costes de mantenimiento (MENCUCCINI et al., 2005). Por tanto, aunque el LMA es sensible a la variación Ambiental, esto no siempre representa una ventaja adaptativa que permita incrementar RGR. Otros factores abióticos, como la textura y la topografía del suelo, mostraron efectos indirectos sobre la biomasa del árbol al afectar la concentración de nutrientes en la hoja. Por tanto, cambios en la composición química de la hoja podrían jugar un papel importante en el mantenimiento de la biomasa forestal en respuesta a la disponibilidad de nutrientes en el suelo.

En este estudio nos hemos enfocado en el crecimiento y la productividad forestal, pero otros procesos demográficos como la mortandad o la regeneración podrían afectar la dinámica forestal a largo plazo (ASTIGARRAGA et al., 2020; LINES et al., 2020). Además, cambios en estos procesos pueden alterar la densidad poblacional, la diversidad, y la composición funcional de las especies, alterando la competencia interespecífica y la productividad (BECKAGE y CLARK, 2003; GILLNER et al., 2013).

6. Conclusiones

Nuestros resultados demuestran que la variabilidad intraespecífica de los rasgos funcionales está asociada con la variabilidad climática, y muestra como estos no necesariamente tienen un efecto directo sobre el crecimiento o la productividad forestal. En cambio, la fertilidad del suelo y la biomasa del árbol tienen efectos importantes sobre el crecimiento, lo que sugiere que el manejo forestal podría tener un rol más importante del que pensamos sobre el mantenimiento de los servicios ecosistémicos.

7. Agradecimientos

Este estudio se llevó a cabo gracias los fondos del proyecto “Ecología funcional de los bosques andaluces y predicciones sobre sus cambios futuros” (For-Change) (UCO-FEDER 18 REF 27943 MOD B), el proyecto “Funcionalidad y servicios ecosistémicos de los bosques andaluces y normarroquies: relaciones con la diversidad vegetal y edáfica ante el cambio climático” (P18-RT-3455) de la Junta de Andalucía. Agradecemos al ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación y al Ministerio de Transición Ecológica el acceso abierto al inventario forestal español (<https://www.mapa.gob.es/>).

8. Bibliografía

- ANDERSON, T.M., DONG, Y., MCNAUGHTON, S.J., 2006. Nutrient acquisition and physiological responses of dominant Serengeti grasses to variation in soil texture and grazing. *J. Ecol.* 94, 1164–1175.
- ANTÚNEZ, I., RETAMOSA, E.C., VILLAR, R., 2001. Relative growth rate in phylogenetically related deciduous and evergreen woody species. *Oecologia* 128, 172–180.
- ASTIGARRAGA, J., ANDIVIA, E., ZAVALA, M.A., GAZOL, A., CRUZ-ALONSO, V., VICENTE-SERRANO, S.M., RUIZ-BENITO, P., 2020. Evidence of non-stationary relationships between climate and forest responses: Increased sensitivity to climate change in Iberian forests. *Glob. Chang. Biol.* 26, 5063–5076.
- BASTIAS, C.C., VALLADARES, F., RICOTE M., N., BENAVIDES, R., 2018. Local canopy diversity does not influence phenotypic expression and plasticity of tree seedlings exposed to different resource availabilities. *Environ. Exp. Bot.* 156, 38–47.
- BECKAGE, B., CLARK, J.S., 2003. Seedling survival and growth of three forest tree species: The role of spatial heterogeneity. *Ecology* 84, 1849–1861.
- BINKLEY, D., 2004. A hypothesis about the interaction of tree dominance and stand production through stand development. *For. Ecol. Manage.* 190, 265–271.
- BONGERS, F.J., OLMO, M., LOPEZ-IGLESIAS, B., ANTEN, N.P.R., VILLAR, R., 2017. Drought responses, phenotypic plasticity and survival of Mediterranean species in two different microclimatic sites. *Plant Biol.* 19, 386–395.
- CHATURVEDI, R.K., RAGHUBANSHI, A. S., SINGH, J.S., 2011. Leaf attributes and tree growth in a tropical dry forest. *J. Veg. Sci.* 22, 917–931.
- CHAVE, J., COOMES, D., JANSEN, S., LEWIS, S.L., SWENSON, N.G., ZANNE, A.E., 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecol. Lett.* 12, 351–66.
- CORNELISSEN, J.H.C., THOMPSON, K., 1997. Functional leaf attributes predict litter decomposition rate in herbaceous plants. *New Phytol.* 135, 109–114.
- DE LA RIVA, E.G., TOSTO, A., PÉREZ-RAMOS, I.M., NAVARRO-FERNÁNDEZ, C.M., OLMO, M., ANTEN, N.P.R., MARAÑÓN, T., VILLAR, R., 2016. A plant economics spectrum in Mediterranean forests along environmental gradients: is there coordination among leaf, stem and root traits? *J. Veg. Sci.* 27, 187–199.
- DEMMIG-ADAMS, B., ADAMS, W.W., 2006. Photoprotection in an ecological context: the remarkable complexity of thermal energy dissipation. *New Phytol.* 172, 11–21.
- DONG, N., PRENTICE, I.C., WRIGHT, I.J., EVANS, B.J., TOGASHI, H.F., CADDY-RETALIC, S., MCINERNEY, F.A., SPARROW, B., LEITCH, E., LOWE, A.J., 2020. Components of leaf-trait variation along environmental gradients. *New Phytol.* 228, 82–94.

DRAKE, J.E., RAETZ, L.M., DAVIS, S.C., DELUCIA, E.H., 2010. Hydraulic limitation not declining nitrogen availability causes the age-related photosynthetic decline in loblolly pine (*Pinus taeda* L.). *Plant, Cell Environ.* 33, 1756–1766.

FERNANDEZ-ILLESCAS, C.P., PORPORATO, A., LAIO, F., RODRIGUEZ-ITURBE, I., 2001. The ecohydrological role of Soil texture in a water-limited ecosystem. *Water Resour. Res.* 37, 2863–2872.

GEE, G.W., BAUDER, J.W., 2018. Particle-size Analysis, in: Klute, A. (Ed.), *Soil Science Society of America, American Society of Agronomy*. pp. 383–411.

GIBERT, A., GRAY, E.F., WESTOBY, M., WRIGHT, I.J., FALSTER, D.S., 2016. On the link between functional traits and growth rate: meta-analysis shows effects change with plant size, as predicted. *J. Ecol.* 104, 1488–1503.

GILLNER, S., RÜGER, N., ROLOFF, A., BERGER, U., 2013. Low relative growth rates predict future mortality of common beech (*Fagus sylvatica* L.). *For. Ecol. Manage.* 302, 372–378.

GRATANI, L., 2014. Plant Phenotypic Plasticity in Response to Environmental Factors. *Adv. Bot.* 2014, 17.

HIJMANS, R.J., CAMERON, S.E., PARRA, J.L., JONES, P.G., JARVIS, A., 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int. J. Climatol.* 25, 1965–1978.

LAMBERS, H., CHAPIN, F.S., PONS, T.L., 2008. *Plant Physiological Ecology*. Springer New York, New York, NY.

LAMBERS, H., HAYES, P.E., LALIBERTÉ, E., OLIVEIRA, R.S., TURNER, B.L., 2015. Leaf manganese accumulation and phosphorus-acquisition efficiency. *Trends Plant Sci.* 20, 83–90.

LAMBERS, H., POORTER, H., 2004. Inherent Variation in Growth Rate Between Higher Plants: A Search for Physiological Causes and Ecological Consequences. *Adv. Ecol. Res.* 34, 284–319.

LAUGHLIN, D.C., LUSK, C.H., BELLINGHAM, P.J., BURSLEM, D.F.R.P., SIMPSON, A.H., KRAMER-WALTER, K.R., 2017. Intraspecific trait variation can weaken interspecific trait correlations when assessing the whole-plant economic spectrum. *Ecol. Evol.* 7, 8936–8949.

LAVOREL, S., MCINTYRE, S., LANDSBERG, J., FORBES, T.D.A., 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends Ecol. Evol.* 12, 474–478.

LI, X., PAN, Y., MO, Z., 2018. Joint effects of several factors on cloud-to-ground lightning and rainfall in Nanning (China). *Atmos. Res.* 212, 23–32.
<https://doi.org/10.1016/j.atmosres.2018.05.002>

LINES, E.R., ZAVALA, M.A., RUIZ-BENITO, P., COOMES, D.A., 2020. Capturing juvenile tree dynamics from count data using Approximate Bayesian Computation. *Ecography (Cop.)*. 43, 406–418.

MAIRE, V., WRIGHT, I., PRENTICE, C., BATJES, N., BHASKAR, R., BODEGOM, P.M. VAN, CORNWELL, W., ELLSWORTH, D., NIINEMETS, Ü., ORDONEZ, A., REICH, P.B., SANTIAGO, L.S., 2015. Global effects of soil and climate on leaf photosynthetic traits and rates. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 167, 77–93.

MENCUCCINI, M., MARTÍNEZ-VILALTA, J., VANDERKLEIN, D., HAMID, H.A., KORAKAKI, E., LEE, S., MICHELIS, B., 2005. Size-mediated ageing reduces vigour in trees. *Ecol. Lett.* 8, 1183–1190.

MOORE, T.E., JONES, C.S., CHONG, C., SCHLICHTING, C.D., 2020. Impact of rainfall seasonality on intraspecific trait variation in a shrub from a Mediterranean climate. *Funct. Ecol.* 34, 865–876.

MURPHY, J., RILEY, J., 1962. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Anal. Chem. ACTA* 27, 31–36.

OGAYA, R., PEÑUELAS, J., 2007. Leaf mass per area ratio in *Quercus ilex* leaves under a wide range of climatic conditions. The importance of low temperatures. *Acta Oecologica* 31, 168–173.

PAOLI, G.D., CURRAN, L.M., 2007. Soil nutrients limit fine litter production and tree growth in mature lowland forest of southwestern Borneo. *Ecosystems* 10, 503–518.

POMMERENING, A., MUSZTA, A., 2015. METHODS OF MODELLING RELATIVE GROWTH RATE. *FOR. ECOSYST.* 2.

POORTER, H., NIINEMETS, U., POORTER, L., WRIGHT, I.J., VILLAR, R., 2009. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytol.* 182, 565–88.

R Core Team, 2017. R: A Language and Environment for Statistical Computing.

ROSAS, T., MENCUCCINI, M., BARBA, J., COCHARD, H., SAURA-MAS, S., MARTÍNEZ-VILALTA, J., 2019. Adjustments and coordination of hydraulic, leaf and stem traits along a water availability gradient. *New Phytol.* 223, 632–646.

RUIZ-BENITO, P., MADRIGAL-GONZÁLEZ, J., YOUNG, S., MERCATORIS, P., CAVIN, L., HUANG, T.J., CHEN, J.C., JUMP, A.S., 2015. Climatic stress during stand development alters the sign and magnitude of age-related growth responses in a subtropical mountain pine. *PLoS One* 10, 1–18.

SALGADO-LUARTE, C., GIANOLI, E., 2017. Shade tolerance and herbivory are associated with RGR of tree species via different functional traits. *Plant Biol.* 19, 413–419.

STEPHEN, J., 2005. Aridity Indexes, in: *Encyclopedia of World Climatology*. Springer

Netherlands, pp. 89–94.

VILÀ-CABRERA, A., MARTÍNEZ-VILALTA, J., RETANA, J., 2015. Functional trait variation along environmental gradients in temperate and Mediterranean trees. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 24, 1377–1389.

VILLAR, R., RUIZ-BENITO, P., DE LA RIVA, E.G., POORTER, H., CORNELISSEN, J.H.C., QUERO, J.L., 2017. Growth and Growth-Related Traits for a Range of *Quercus* Species Grown as Seedlings Under Controlled Conditions and for Adult Plants from the Field, in: Gil-Pelegrín, E., Peguero-Pina, J.J., Sancho-Knapik, D. (Eds.), *Oaks Physiological Ecology. Exploring the Functional Diversity of Genus Quercus L.* Springer International Publishing, Cham, pp. 393–417.

VILLAR, R., RUIZ-ROBLETO, J., UBERA, J.L., POORTER, H., 2013. Exploring variation in leaf mass per area (LMA) from leaf to cell: An anatomical analysis of 26 woody species. *Am. J. Bot.* 100, 1969–1980.

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.

WESTOBY, M., 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant Soil* 199, 213–227.

WHITE, P.J., GEORGE, T.S., GREGORY, P.J., BENGOUGH, A.G., HALLETT, P.D., MCKENZIE, B.M., 2013. Matching roots to their environment. *Ann. Bot.* 112, 207–222.

WRIGHT, S.J., KITAJIMA, K., KRAFT, N.J.B., REICH, P.B., WRIGHT, I.J., BUNKER, D.E., CONDIT, R., DALLING, J.W., DAVIES, S.J., DÍAZ, S., ENGELBRECHT, B.M.J., HARMS, K.E., HUBBELL, S.P., MARKS, C.O., RUIZ-JAEN, M.C., SALVADOR, C.M., ZANNE, A.E., 2010. Functional traits and the growth-mortality trade-off in tropical trees. *Ecology* 91, 3664–3674.

ZEMUNIK, G., DAVIES, S.J., TURNER, B.L., 2018. Soil drivers of local-scale tree growth in a lowland tropical forest. *Ecology* 99, 2844–2852.