

CAMBIO GLOBAL Y AMBIENTE LUMÍNICO EN ECOSISTEMAS FORESTALES MEDITERRANEOS: CONSIDERACIONES ECOLÓGICAS E IMPLICACIONES PARA LA GESTIÓN

Fernando Valladares

Centro de Ciencias Medioambientales, CSIC. Serrano 115. 28006-MADRID (España). Correo electrónico: valladares@ccma.csic.es.

Resumen

La información cuantitativa sobre la radiación disponible en el sotobosque es crucial para la comprensión de multitud de aspectos relacionados con la ecología y dinámica del bosque. Dado que la gestión del bosque es en buena medida la gestión de la luz, la combinación de estudios sobre ecofisiología, heterogeneidad lumínica, dinámica forestal y cambio global representa un punto de encuentro entre la ecología y la gestión forestal, algo muy necesario en ecosistemas mediterráneos donde las incertidumbres son grandes y las predicciones poco optimistas. En este trabajo se presentan resultados sobre la heterogeneidad temporal y espacial de la luz en el sotobosque de diversas formaciones forestales ibéricas (encinares, alcornocales, pinares, abedulares y hayedos). En general se observa que las formaciones mediterráneas tienen una mayor estructura espacial y una mayor heterogeneidad lumínica que los bosques no mediterráneos, que la radiación disponible bajo un dosel es inversamente proporcional a la tolerancia a la sombra de las especies arbóreas que lo componen y que el número de destellos de sol disminuye con la radiación total que llega al sotobosque (i.e. los destellos se hacen largos e intensos). Las implicaciones de estos resultados se interpretan considerando la información disponible sobre las respuestas de las plantas a la combinación de sombra y sequía, y sobre el papel de la heterogeneidad abiótica en la coexistencia de especies. Se propone que el cambio global conduce a un sotobosque más oscuro y lumínicamente homogéneo, lo cual unido al incremento de aridez irá dando lugar a bosques huecos, pobres en especies y con escasa capacidad de regeneración natural.

Palabras clave: *Heterogeneidad lumínica, Destellos de sol, Radiación difusa, Tolerancia a la sombra, Tolerancia a la sequía*

INTRODUCCIÓN

La luz es un recurso clave en la regulación del establecimiento, persistencia y crecimiento de las plantas del sotobosque. Por tanto, la comprensión de cómo es la luz del sotobosque y como se ve afectada por las características del dosel es fundamental para interpretar y poder simular la dinámica espacial y temporal del bosque (CANHAM, 1994; VALLADARES, 2001; VALLADARES, 2003).

La luz es el factor abiótico más variable en el tiempo y en el espacio (PEARCY, 1999). La forma en la que el dosel influye en la cantidad de radiación lumínica del sotobosque depende de la proporción de radiación directa y difusa (o indirecta) que llega al ecosistema. La intensidad de la radiación directa depende de la posición del sendero aparente del sol, el cual depende de la latitud y de la estación del año, así como de características atmosféricas como su transmisividad y la nubosi-

dad del lugar. La penetración de la radiación directa hasta el sotobosque depende de la localización de las aperturas del dosel y su tamaño, y de la arquitectura y altura del dosel (CANHAM *et al.*, 1990; BALDOCCHI & COLLINEAU, 1994). La radiación difusa proviene de todo el hemisferio celeste y penetra el dosel forestal desde todas las direcciones uniformemente (PARENT & MESSIER, 1996). En bosques cerrados, la luz del sotobosque está compuesta fundamentalmente por radiación difusa y una fracción escasa, pero funcionalmente muy valiosa, de radiación directa aportada por los destellos de sol o sunflecks (PEARCY *et al.*, 1994). En los bosques abiertos, arboledas y dehesas el ambiente lumínico combina una sombra luminosa y enriquecida en el azul que emana directamente del cielo y la radiación directa que predomina en los abundantes claros, generándose un heterogéneo mosaico espacial de radiación directa y difusa (ENDLER, 1993).

La formación de claros en el dosel del bosque determina grandes cambios tanto en las condiciones de luz como de temperatura, humedad y riqueza de nutrientes del suelo, y las especies vegetales pueden ordenarse a lo largo de estos gradientes según sus requerimientos de luz, temperatura, agua y nutrientes (ELLENBERG *et al.*, 1991; DAMASCOS Y RAPOPORT 2002). Diversos estudios de las comunidades forestales han examinado el rol de los claros en la regeneración de las especies arbóreas (CANHAM, 1988; LERTZMAN *et al.*, 1996). Y esta información puede emplearse para la gestión de los ecosistemas forestales, bien para conservar su biodiversidad, bien para favorecer su regeneración natural o bien para realizar una explotación sostenible y armónica con los múltiples valores que la sociedad confiere a los bosques (ZAVALA *et al.*, 2004). Aunque los gestores o responsables del manejo de un bosque no pueden controlar la luz que llega al sistema, pueden controlar la radiación que llega al sotobosque controlando la cantidad, posición y tipo de vegetación que absorbe la radiación incidente (LIEFFERS *et al.*, 1999). Por ejemplo, está bien demostrado que en un sistema forestal estable, la biomasa del sotobosque está inversamente correlacionada con la densidad del dosel (RICARD & MESSIER, 1996). Los beneficios de controlar la luz del sotobosque incluyen el favorecer el establecimiento y desarrollo temprano

de plántulas de especies forestales, favoreciendo la próxima generación de árboles y arbustos, permitir el desarrollo de varios estratos, y controlar el desarrollo de plantas del sotobosque bien para suprimir su papel de competidores o bien para favorecer la diversidad de flora y fauna del bosque (LIEFFERS *et al.*, 1999).

Todo este conocimiento es particularmente necesario y útil para predecir la influencia del cambio global en la evolución de los sistemas forestales y poder mitigar alguno de sus efectos más adversos. Es sabido que la radiación disponible por la biosfera está cambiando. La atmósfera transmite cada vez menos la luz y el abandono del campo está dando lugar a sistemas forestales cada vez más cerrados (VALLADARES, 2004b; VALLADARES *et al.*, 2004). Si bien la información existente sobre la luz del sotobosque, los factores que la determinan y sus implicaciones ecológicas es abundante para muchos bosques templados, boreales e incluso tropicales, esta información es muy escasa para los ecosistemas forestales mediterráneos (VALLADARES, 2003; VALLADARES *et al.*, 2004). Los objetivos de este trabajo fueron: i) explorar las relaciones entre la radiación directa y difusa que llega al sotobosque y la influencia del tipo de dosel en un amplio número de formaciones forestales de la Península Ibérica, ii) relacionar la tolerancia a la sombra y a la sequía de las especies que componen el dosel con la radiación solar que dejan pasar al sotobosque, y iii) establecer los rasgos diferenciadores del ambiente lumínico del sotobosque de las formaciones mediterráneas e interpretar su posible evolución en condiciones de cambio global. Para ello se ha realizado un estudio del ambiente lumínico del sotobosque de 28 formaciones forestales de la Península Ibérica que abarcan un amplio abanico de condiciones ambientales y recogen los principales tipos de vegetación leñosa mediterránea. Con los resultados de este trabajo y la información existente se pretende reflexionar sobre la ecología de la luz en los sistemas naturales y plantear recomendaciones para la gestión de los bosques mediterráneos.

METODOLOGÍA

La radiación lumínica disponible en el sotobosque se estimó en 28 formaciones arbustivas y

boscosas de la Península Ibérica que abarcaron un amplio rango de condiciones climáticas y edáficas, si bien predominaron las situadas en la región mediterránea (Tabla 1). La radiación lumínica se estimó mediante fotografía hemisférica, una técnica ampliamente aceptada para este fin (RICH, 1990; ROXBURGH & KELLY, 1995). Una reciente revisión comparativa de métodos mostró que la fotografía hemisférica es adecuada y precisa particularmente en el caso de doseles heterogéneos y con abundancia de claros (BELLOW & NAIR, 2003). Las fotografías se tomaron a 1.1-1.3 m sobre el suelo en el caso de bosques y a 20 cm del suelo en el caso de matorrales empleando una cámara digital (CoolPix 995, Nikon, Tokio, Japón), dispuesta horizontalmente sobre un trípode a la que se le acopló un objetivo ojo de pez de 180° de ángulo de visión (FCE8, Nikon). Cada foto se tomó de forma que el polo Norte magnético quedaba exactamente en la parte superior de la misma. La fotografía digital se ha visto que es capaz de dar mejores resultados que la fotografía analógica basada en emulsiones (ENGLUND et al., 2000). Todas las fotos se tomaron bien a primera o última hora del día o bien en días nublados para asegurar una correcta y homogénea iluminación del cielo y un buen contraste con el dosel, ajustando la apertura del diafragma a valores de $f > 7$ para asegurar nitidez y profundidad de campo. La resolución de la cámara se ajustó empíricamente, observándose los mejores resultados con formato *basic* y ficheros jpg de unos 500 kbytes. Las imágenes se procesaron con el software Hemiview versión 2.1 (1999, Delta-T Devices Ltd, United Kingdom). Este programa se basa en CANOPY (RICH 1990). Las fotos se convirtieron en imágenes binarias (blancos y negros puros) para su análisis. Se estimó de cada fotografía la radiación directa (*direct site factor*, DSF) y difusa o indirecta (*indirect site factor*, ISF) mediante Hemiview teniendo en cuenta la latitud de cada sitio y la declinación magnética. Estos factores (DSF y ISF) son estimaciones de la fracción de radiación directa y difusa que llega a cada sitio respecto a la que llegaría a un sitio equivalente a cielo abierto. El modelo solar empleado tuvo en cuenta las condiciones de cielo cubierto estándar (standard overcast sky conditions). Se contemplaron un total de 160

divisiones de la bóveda celeste resultantes de 8 orientaciones y 20 ángulos de elevación cenital. También se calculó la radiación global (*global site factor*, GSF) para días despejados en los que la radiación difusa representa un 10% de la total ($GSF = 0.9DSF + 0.1ISF$). Las fotografías hemisféricas también se emplearon para estimar el número, duración e intensidad de los destellos de sol (*sunflecks*, bruscos incrementos de la radiación promedio del sotobosque resultantes de la penetración de la luz solar directa a través del dosel de forma que al menos una fracción del disco solar es visto desde el sotobosque).

En seis de las formaciones forestales estudiadas se realizó un estudio espacial de la radiación del sotobosque. Para ello se establecieron parcelas de 30 x 30 m con una malla de muestreo de 900 puntos separados entre sí por un metro. En cada uno de estos puntos se tomó una fotografía hemisférica y se estimaron todos los parámetros mencionados. La estructura espacial de la radiación se estudió mediante geoestadística, calculándose los semivariogramas con el programa GS+ version 5.1 (Gamma Design Software, Plainville, Michigan, USA). La autocorrelación espacial de la radiación se estimó ajustando una función semivariograma a un semivariograma empírico obtenido mediante la representación de la mitad de la diferencia al cuadrado entre la radiación de dos observaciones (semivarianza) frente a la distancia espacial entre estas dos observaciones, promediada la distancia en una serie de clases de distancias (ISAAKS & SRIVASTAVA, 1989; LEGENDRE & FORIN 1989). Un semivariograma sencillo se define mediante la semivarianza promedio entre dos observaciones independientes (*sill*), la semivarianza interna de las observaciones de una misma clase de distancias (*nugget*) y el rango, distancia máxima a la que dos observaciones influyen sobre la otra (normalmente la distancia a la que la función alcanza el 95% de diferencia entre *sill* y *nugget*) (WAGNER, 2003). En todos los casos, el mejor ajuste se obtuvo con un modelo esférico de semivariograma. La estructura espacial de una variable determinada como la radiación del sotobosque puede ser estimada como (*sill - nugget*)/*sill*, lo cual refleja la predecibilidad en función del espacio de la variable (ETTEMA & WARDLE, 2002). Para evitar el efecto borde, solo

se consideró como distancia máxima del semi-variograma el 70% de la distancia máxima entre puntos de la malla real.

RESULTADOS

Si bien las radiaciones directa y difusa estuvieron significativamente correlaciona-

das para todo el conjunto de los datos, la correlación fue baja y en general no significativa en el sotobosque de cada formación forestal concreta (Figura 1). Esto indica que ambos tipos de radiación varían de forma independiente en cada sitio a pesar de la tendencia general hacia una mayor cantidad de radiación directa cuanto más radiación difusa.

Formación	Especies dominantes	Localidad	Coordenadas geográficas
Matorral de salvia	<i>Salvia lavandulifolia</i>	Sierra Nevada, Granada	37° 10' N 3° 30' W
Matorral de espino	<i>Crataegusgranatensis</i>	Sierra Nevada, Granada	37° 10' N 3° 30' W
Jaral	<i>Cistus ladanifer</i>	PN Cabañeros, Ciudad Real	39° 30' N 4° 30' W
Jaral con encinas	<i>Cistus ladanifer</i> y <i>Quercus ilex ballota</i>	El Pardo, Madrid	40° 30' N 3° 45' W
Brezal	<i>Erica</i> spp. y <i>Phyllirea angustifolia</i>	PN Cabañeros, Ciudad Real	39° 30' N 4° 30' W
Matorral de Spartium	<i>Spartium junceum</i>	Alcobendas	40° 35' N 3° 30' W
Matorral de Genista	<i>Genista versicolor</i>	Sierra Nevada, Granada	37° 10' N 3° 30' W
Retamar	<i>Retama sphaerocarpa</i>	Colmenar Viejo, Madrid	40° 45' N 3° 30' W
Encinar con jaras	<i>Quercus ilex ballota</i> y <i>Cistus ladanifer</i>	El Pardo, Madrid	40° 30' N 3° 45' W
Encinar	<i>Quercus ilex ballota</i>	Sierra Nevada, Granada	37° 10' N 3° 30' W
Alcornocal en explotación	<i>Quercus suber</i>	PN Los Alcornocales, Cadiz	36° 20' N 5° 30' W
Alcornocal abandonado	<i>Quercus suber</i> y <i>Q. canariensis</i>	PN Los Alcornocales, Cadiz	36° 20' N 5° 30' W
Melojar	<i>Quercus pyrenaica</i>	Puerto de Canencia, Madrid	40° 50' N 3° 50' W
Sauceda	<i>Salix alba</i> y <i>Rosa canina</i>	Tres Cantos, Madrid	40° 35' N 3° 30' W
Chopera joven	<i>Populus alba</i> y <i>P. deltoides</i>	Tres Cantos, Madrid	40° 35' N 3° 30' W
Chopera	<i>Populus alba</i> y <i>P. deltoides</i>	Tres Cantos, Madrid	40° 35' N 3° 30' W
Acebeda	<i>Ilex aquifolium</i>	PN Los Alcornocales, Cadiz	36° 20' N 5° 30' W
Tejeda	<i>Taxus baccata</i>	Sierra Nevada, Granada	37° 10' N 3° 30' W
Canuto de Rhododendron	<i>Rhododendron ponticum</i> , <i>Frangula alnus</i> , <i>Quercus canariensis</i>	PN Los Alcornocales, Cadiz	36° 20' N 5° 30' W
Pinar de piñonero	<i>Pinus pinea</i>	Alcobendas, Madrid	40° 35' N 3° 30' W
Pinar de silvestre	<i>Pinus sylvestris</i>	Galve, Navarra	42° 50' N 1° W
Pinar de silvestre	<i>Pinus sylvestris</i>	Puerto de Canencia, Madrid	40° 50' N 3° 50' W
Pinar de silvestre	<i>Pinus sylvestris</i>	Sierra Nevada, Granada	37° 10' N 3° 30' W
Pinar de silvestre	<i>Pinus sylvestris</i>	Aspurz, Navarra	42° 45' N 1° 10' W
Hayedo	<i>Fagus sylvatica</i>	Presa de Irabia, Navarra	43° N 1° 20' W
Hayedo con abetos	<i>Fagus sylvatica</i> , <i>Abies alba</i>	Casas de Irati, Navarra	43° N 1° 20' W
Hayedo joven	<i>Fagus sylvatica</i>	Belagua, Navarra	43° N 1° 20' W
Abedular-hayedo	<i>Betula celtiberica</i> y <i>Fagus sylvatica</i>	Puerto de Urkiola, Guipuzcoa	43° 5' N 2° W

Tabla 1. Características generales y situación de las formaciones de matorral y bosque estudiadas

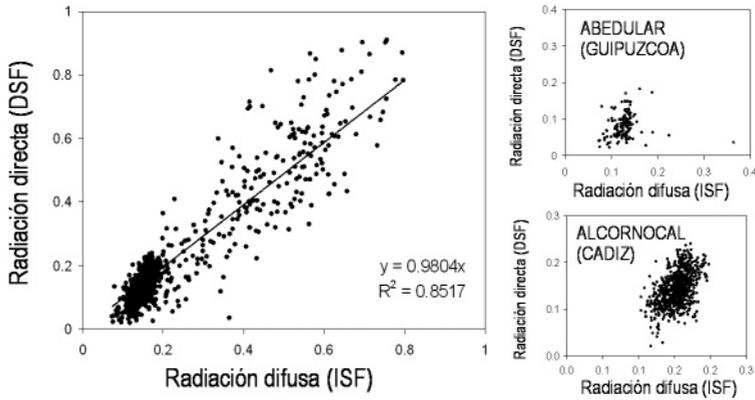


Figura 1. Relación entre la radiación directa (DSF, direct site factor) y la difusa (ISF, indirect site factor) en el sotobosque estimada mediante fotografía hemisférica del dosel. El gráfico de la izquierda muestra la relación para todas las fotografías realizadas en las 28 formaciones reflejadas en la Tabla 1, mientras que los gráficos de la derecha muestran la relación para dos formaciones concretas, el abedular-hayedo de Urkiola (Guipúzcoa) y un alcornocal abandonado en el Parque Natural de los Alcornocales (Cádiz)

El número de destellos de sol por día disminuyó significativamente con la cantidad de radiación solar directa que llega al sotobosque, de forma que los puntos más soleados recibieron menos (Figura 2). Los destellos de los sotobosques más soleados fueron más largos e intensos.

La radiación global (GSF) que llegó al sotobosque disminuyó significativamente con la altura del dosel (Figura 3). No obstante, esta relación no fue significativa para formaciones de escasa altura (< 10 m): doseles de una misma altura dieron radiaciones lugar a radiaciones en el sotobosque muy diferentes (de más del 60% o de menos del 10% de la radiación a cielo abierto).

El sotobosque fue más umbroso cuando el dosel del bosque estuvo formado por especies tolerantes de sombra, y lo mismo se observó cuando el dosel estaba constituido por especies poco tolerantes de sequía. Dado que ambas tolerancias estuvieron inversamente correlacionadas, los sotobosques más luminosos fueron aquellos bajo especies intolerantes de sombra y muy tolerantes de sequía (Figura 4).

La luz del sotobosque tuvo una marcada estructura espacial en todas las formaciones estudiadas. En el estudio detallado de seis formaciones se observaron grandes diferencias entre ellas en la estructura espacial de la luz del sotobosque,

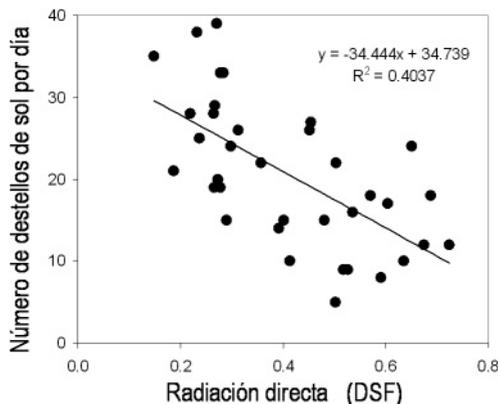


Figura 2. Relación entre el número de destellos de sol (sunflecks) por día y la radiación directa (DSF, direct site factor) en el sotobosque estimada mediante fotografía hemisférica en un encinar con jaras en El Pardo (Madrid)

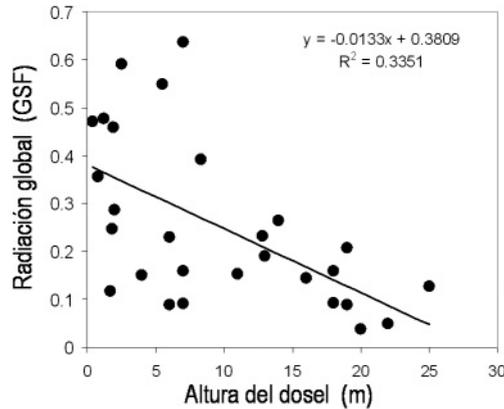


Figura 3. Relación entre la radiación global (GSF, global site factor) en el sotobosque estimada mediante fotografía hemisférica y la altura del dosel

con los hayedos pirenaicos mostrando los valores más bajos y los encinares con jaras del centro de la Península los valores más altos (Figura 5).

DISCUSIÓN

La características del dosel influyen en su capacidad para absorber la radiación incidente y por tanto influyen sobre el ambiente lumínico del sotobosque (VALLADARES, 1999). Si bien el gradiente vertical de radiación ha sido estudiado ocasionalmente en vegetación mediterránea

(GRATANI, 1997), existe muy poca información sobre como es en promedio la radiación que llega al sotobosque y como se ve afectada en general por la estructura del dosel (VALLADARES, 2003; VALLADARES Y GUZMÁN-ASENJO, 2004). Los resultados obtenidos indican que la altura es un buen predictor de la radiación lumínica que llega al sotobosque sólo cuando el dosel es relativamente alto (>10 m). En el caso de muchos de los bosques y matorrales mediterráneos estudiados, cuya altura estuvo comprendida entre 2 y 8 m, la altura del dosel tuvo una escasa influencia sobre la radiación que llega al sotobosque. Esto

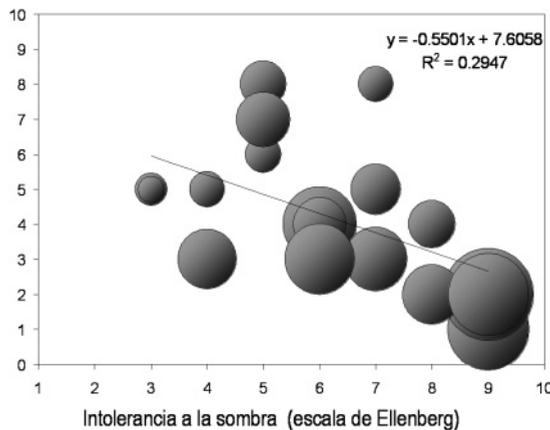


Figura 4. Radiación global (GSF, global site factor) en el sotobosque de formaciones dominadas por especies de distinta intolerancia a la sequía y a la sombra. El tamaño relativo de los puntos representa el valor de GSF, que osciló entre 0.15 y 0.87. La intolerancia tanto a la sequía como a la sombra se expresa en una escala de 1 (tolerancia) a 9 (intolerancia) extraída de ELLENBERG et al. (1991)

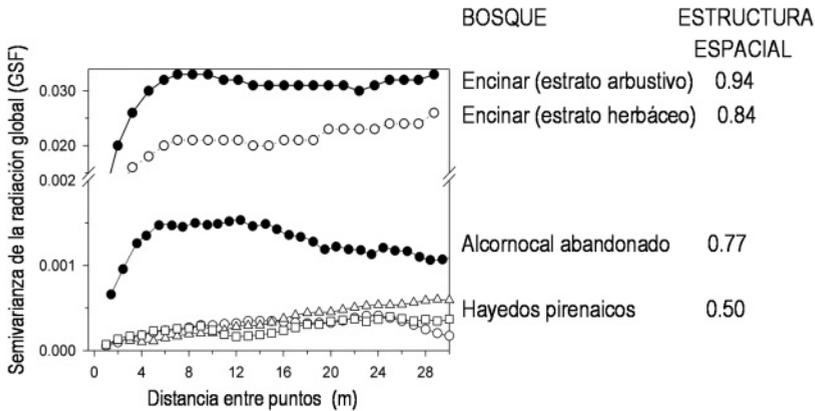


Figura 5. Relación entre la semivarianza de la radiación global (GSF, global site factor) y la distancia entre puntos de medida en el sotobosque de seis formaciones forestales ibéricas. Se indica la estructura espacial ((sill-nugget/ sill), ver Metodología) de la radiación del sotobosque para estas formaciones (los tres hayedos dieron valores muy similares)

es debido a la combinación de dos efectos, por un lado el debido a la especie o especies que componen el dosel cuya arquitectura determina diferentes absorciones de radiación para una misma altura, y por otro el debido a la influencia de la disponibilidad local de agua, ya que en función de ella, formaciones de la misma altura pueden tener valores muy contrastados de área foliar total y por tanto de absorción de la radiación incidente. Como hemos visto, si el dosel esta compuesto por especies capaces de tolerar la sombra, el sotobosque es más oscuro que si está compuesto por especies intolerantes de sombra. Esto se ha observado en otros bosques templados no mediterráneos (NIINEMETS & KULL, 1994; REICH *et al.*, 2003). Además, hemos visto que la tolerancia a la sombra de las especies del dosel es inversamente proporcional a su tolerancia a la sequía, con lo que el sotobosque más luminoso se encontró bajo las especies tolerantes de sequía e intolerantes de sombra.

La radiación difusa y la directa tienen un efecto muy diferente sobre la vegetación. En general, la radiación difusa incrementa la productividad especialmente de doseles complejos al permitir una mejor distribución de la radiación entre las unidades del follaje (GU *et al.*, 2002). Por el contrario, la luz solar directa puede tener efectos perjudiciales al dar lugar a fenómenos de fotoinhibición, particularmente cuando la fotosíntesis está limitada por factores como temperaturas extremas o sequía. En ambientes mediterrá-

neos, los destellos de sol pueden ser un valioso recurso para las plantas del sotobosque, pero sólo en el caso de doseles muy cerrados, lo cual no es frecuente. Esto es debido a que conforme el dosel se abre y deja pasar mas radiación, los destellos se hacen mas largos e intensos dando lugar a una fotoinhibición que contraintuitivamente puede ser mayor que a cielo abierto (VALLADARES & PEARCY, 2002). Los destellos de sol son empleados fotosintéticamente con gran eficiencia por las plantas del sotobosque cuando son cortos (PEARCY, 1990; PEARCY *et al.*, 1994). La relación encontrada entre número de destellos e intensidad de la radiación indica que existe un umbral de radiación global del sotobosque por encima del cual los destellos pasan de ser un recurso a ser un factor adicional de estrés.

El incremento de aerosoles y partículas en la atmósfera está llevando a una menor transmisividad de la radiación, lo cual se refleja en un oscurecimiento global a nivel de la biosfera del orden de casi un 3% por década (STANHILL & COHEN, 2001). En este oscurecimiento global, la radiación difusa está teniendo cada vez más relevancia, ya que esta radiación es proporcionalmente mas importante en condiciones de reflexión y dispersión de la radiación por las partículas de la atmósfera. Además, la cantidad de radiación difusa que llega a los ecosistemas aumenta ya que es más importante en condiciones de cielo nublado (RODERICK *et al.*, 2001), y la nubosidad está aumentando en todo el planeta

(HENDERSON-SELLERS, 1992). Si tenemos en cuenta que además, la radiación difusa es muy beneficiosa desde el punto de vista de la fotosíntesis, y que, como hemos visto aquí, no siempre está correlacionada con la radiación solar directa, es preciso prestar especial atención a la correcta cuantificación de la radiación difusa en los sistemas naturales.

Con el abandono de las prácticas agro-silvo-pastorales tradicionales, el bosque mediterráneo se cierra (SCARASCIA-MUGNOZZA *et al.*, 2000; DI PASQUALE *et al.*, 2004). Así pues, el sotobosque se hará cada vez más oscuro, lo cual se suma al oscurecimiento global por causas atmosféricas mencionado anteriormente. Dado que en los escenarios de cambio climático se prevé una mayor aridez para la región mediterránea (EEA, 2004), estos sotobosques además de oscuros serán secos, lo cual es un doble obstáculo para la regeneración natural de muchas especies (VALLADARES *et al.*, 2004). Este tipo de situaciones de sombra seca podrían dar lugar a bosques empobrecidos en especies y de escasa capacidad de regeneración, que podrían ser más vulnerables ante incendios por la gran acumulación de biomasa seca (VALLADARES, 2004b). Es preciso por tanto mantener un cierto nivel de intervención en las formaciones forestales mediterráneas, pero existen numerosas incertidumbres sobre que tipo de intervención y con que frecuencia e intensidad debería realizarse. Y el debate es particularmente relevante cuando se trata de la gestión de un espacio natural protegido. En estas circunstancias es preciso establecer con claridad el objetivo prioritario de la gestión y planear la intervención de forma acorde según el conocimiento científico actual. Si el objetivo es la conservación de ciertas especies clave, emblemáticas o amenazadas el nivel de intervención será muy diferente de si el objetivo es la conservación de elevados niveles de diversidad biológica (VALLADARES, 2004a). Los resultados obtenidos aquí indican que las formaciones mediterráneas tienen una gran estructura espacial de la luz, es decir que los sotobosques mediterráneos tienen una heterogeneidad lumínica grande. Esto podría explicar hasta cierto punto los valores tan altos de diversidad que tienen estos bosques cuando se comparan con los bosques templados méxicos (VALLADARES, 2004; COSTA *et al.*,

1998). Por tanto, si el objetivo de la gestión es preservar niveles altos de biodiversidad, la intervención silvícola podría ir encaminada a maximizar de la heterogeneidad lumínica del sotobosque. No obstante, a la hora de determinar los niveles adecuados de heterogeneidad ambiental que se pretendan es preciso tener en cuenta la percepción que de esa heterogeneidad tienen los organismos diana de la intervención. Ello se debe a que la heterogeneidad que percibimos los humanos es una heterogeneidad estructural, que poco tiene que ver con la heterogeneidad funcional, es decir la que realmente perciben y ante la que responden los organismos. En un estudio sobre el ambiente lumínico que experimentan los juveniles de encina en un matorral-encinar de Sierra Nevada hemos observado que la heterogeneidad lumínica funcional es significativamente inferior a la heterogeneidad estructural existente en la zona (GÓMEZ *et al.*, 2004).

Agradecimientos

Gracias a Teodoro Marañón, Miguel A. Zavala, Juan Arroyo, Regino Zamora, Jose Maria Gómez, David Riaño, Emilio Chuvieco, Adrián Escudero, Federico Castillo, Bosco Imbert, Lucia Ramírez, Alba Valladares, Beatriz Guzmán-Asenjo y Libertad González por su colaboración en el trabajo de campo. La financiación procede de la red temática GLOBIMED, y de los proyectos ECOFIARB y TALMED del Ministerio de Ciencia y Tecnología.

BIBLIOGRAFÍA

- BALDOCCHI, D. & COLLINEAU, S. 1994. The physical nature of solar radiation in heterogeneous canopies: spatial and temporal attributes. *En*: M. M. Caldwell y R. W. Pearcy, (eds.), *Exploitation of environmental heterogeneity by plants*: 21-71 Academic Press. San Diego, California.
- BELLOW, J.G. & NAIR, P.K.R. 2003. Comparing common methods for assessing understory light availability in shaded-perennial agroforestry systems. *Agr. Forest Meteorol.* 114: 197-211.

- CANHAM, C.D.; 1988. Growth and canopy architecture of shade-tolerant trees: response to canopy gaps. *Ecology* 69: 786-795.
- CANHAM, C.D.; DENSLOW, J.S.; PLATT, W.J.; RUNKLE, J.R.; SPIES, T.A. & WHITE, P.S.; 1990. Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. *Can. J. For. Res.* 20: 620-631.
- CANHAM, C.D.; FINZI, A.C.; PACALA, S.W. & BURBANK, D.H.; 1994. Causes and consequences of resource heterogeneity in forests - interspecific variation in light transmission by canopy trees. *Can. J. Forest.* 24: 337-349.
- COSTA, M.; MORLA, C. Y SAINZ, H. (eds.); 1998. *Los bosques de la Península Ibérica. Una interpretación geobotánica*. Geoplaneta. Barcelona.
- DAMASCOS, M.A. & RAPOPORT, E.H.; 2002. Differences in the herb and shrub flora growing under canopy gaps and under closed canopies in a *Nothofagus pumilio* forest of Argentina. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 75: 465-472.
- DI PASQUALE, G.; DI MARTINO, P. & MAZZOLENI, S.; 2004. Forest history in the Mediterranean region. In: S. Mazzoleni, G. di Pasquale, M. Mulligan, P. di Martino y F. Rego, (eds.). *Recent dynamics of the Mediterranean vegetation and landscape*: 259-279 John Wiley & Sons. Chichester.
- EEA; 2004. *Impacts of Europe's changing climate*. European Environment Agency, EEA Report No 2/2004. Copenhagen.
- ELLENBERG, H.; WEBER, H.E.; DÜLL, R.; WIRTH V. & WERNER, W.; 1991. *Indicator values of plants in Central Europe - Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa*. Erich Goltze KG. Scripta Geobotanica 18 Göttingen.
- ENDLER, J.A.; 1993. The color of light in forests and its implications. *Ecol. Monog.* 61: 1-27.
- ENGLUND, S.R.; O'BRIEN, J.J. & CLARK, D.B.; 2000. Evaluation of digital and film hemispherical photography and spherical densitometry for measuring forest light environments. *Can. J. For. Res.* 30: 1999-2005.
- ETTEMA, C.H. & WARDLE, D.A.; 2002. Spatial soil ecology. *Trends Ecol. Evol.* 17: 177-183.
- GÓMEZ, J.M., VALLADARES, F. & PUERTA-PIÑERO, C.; 2004. Differences between structural and functional heterogeneity caused by seed dispersal. *Funct. Ecol.* (en prensa)
- GRATANI, L.; 1997. Canopy structure, vertical radiation profile and photosynthetic function in a *Quercus ilex* evergreen forest. *Photosynthetica* 33: 139-149.
- GU, L.; BALDOCCHI, D.; VERMA, S.B.; BLACK, T.A.; VESALA, T.; FALGE, E.M. & DOWTY, P.R.; 2002. Advantages of diffuse radiation for terrestrial ecosystem productivity. *J. Geophys. Res.* 107: 1-23.
- HENDERSON-SELLERS, A.; 1992. Continental cloudiness changes in this century. *Geographical Journal* 27: 255-262.
- ISAAKS, E.H. & SRIVASTAVA, R.M.; 1989. *An introduction to applied geostatistics*. Oxford University Press. New York.
- LEGENDRE, P. Y FORIN, M.J.; 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80: 107-138.
- LERTZMAN, K.P.; SUTHERLAND, G.D.; INSELBERG, A. & SAUNDERS, S.C.; 1996. Canopy gaps and the landscape mosaic in a coastal temperate rainforest. *Ecology* 77: 1254-1270.
- LIEFFERS, V.J.; MESSIER, C.; STADT, K.J.; GENDRON, F. Y COMEAU, P.G.; 1999. Predicting and managing light in the understory of boreal forests. *Can. J. For. Res.* 29: 796-811.
- NIINEMETS, Ü. & KULL, K.; 1994. Leaf weight per area and leaf size of 85 Estonian woody species in relation to shade tolerance and light availability. *Forest Ecol. Manag.* 70: 1-10.
- PARENT, S. & MESSIER, C.; 1996. A simple and efficient method to estimate microsite light availability under a forest canopy. *Can. J. For. Res.* 26: 151-154.
- PEARCY, R.W.; 1990. Sunflecks and photosynthesis in plant canopies. *Ann. Rev. Plant. Physiol.* 41: 421-453.
- PEARCY, R.W.; 1999. Responses of plants to heterogeneous light environments. In: F. I. Pugnaire y F. Valladares (eds.), *Handbook of functional plant ecology*: 269-314 Marcel Dekker. New York.
- PEARCY, R.W.; CHAZDON, R.L.; GROSS, L.J. & MOTT, K.A.; 1994. Photosynthetic utilization of sunflecks, a temporally patchy resource on a time-scale of seconds to minutes. In: M. M. Caldwell y R. W. Pearcy (eds.), *Exploitation of environmental heterogeneity by plants*: 175-208 Academic Press. San Diego.

- REICH, P.B., WRIGHT, I.J.; CAVENDER-BARES, J.; CRAINE, J.M.; OLEKSYN, J.; WESTOBY, M. & WALTERS, M.B.; 2003. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International J. Plant Sci.* 164: S143-S164.
- RICARD, J.P. & MESSIER, C.; 1996. Abundance, growth and allometry of red raspberry (*Rubus idaeus* L.) along a natural light gradient in a northern hardwood forest. *Forest Ecol. Manag.* 81: 153-160.
- RICH, P.M.; 1990. Characterizing plant canopies with hemispherical photographs. *Rem. Sensing Rev.* 5: 13-29.
- RODERICK, M.L.; FARQUHAR, G.D.; BERRY, S.L. & NOBLE, I.R.; 2001. On the direct effect of clouds and atmospheric particles on the productivity and structure of vegetation. *Oecologia* 129: 21-30.
- ROXBURGH, J.R. & KELLY, D.; 1995. Uses and limitations of hemispherical photography for estimating forest light environments. *New Zeal. J. Ecol.* 19: 213-217.
- SCARASCIA-MUGNOZZA, G.; OSWALD, H.; PIUSSI, P. & KALLIOPI, R.; 2000. Forests of the Mediterranean region: gaps in knowledge and research needs. *Forest Ecol. Manage.* 132: 97-109.
- STANHILL, G. & COHEN, S.; 2001. Global dimming: a review of the evidence for a widespread and significant reduction in global radiation with discussion of its probable causes and possible agricultural consequences. *Agr. Forest Meteorol.* 107: 255-278.
- VALLADARES, F.; 1999. Architecture, ecology and evolution of plant crowns. In: F. I. Pugnaire y F. Valladares (eds.), *Handbook of functional plant ecology*: 121-194 Marcel Dekker. New York.
- VALLADARES, F.; 2001. Luz y evolución vegetal. *Investigación y Ciencia* 303: 73-79.
- VALLADARES, F.; 2003. Light heterogeneity and plants: from ecophysiology to species coexistence and biodiversity. In: K. Esser, U. Lüttge, W. Beyschlag y F. Hellwig (eds.), *Progress in Botany*: 439-471 Springer Verlag. Heidelberg.
- VALLADARES, F.; 2004a. El bosque mediterráneo, un sistema antropizado y cambiante. En: F. Valladares (eds.), *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*: Organismo Autónomo de parques Nacionales. Ministerio de Medio Ambiente. Madrid.
- VALLADARES, F.; 2004b. Global change and radiation in Mediterranean forest ecosystems: a meeting point for ecology and management. In: M. Arianoutsou y V. Papanastasis (eds.), *Ecology, Conservation and Sustainable Management of Mediterranean type ecosystems of the World*: 1-4 Millpress. Rotterdam.
- VALLADARES, F. (ed.); 2004. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Organismo Autónomo de Parques Nacionales. Ministerio de Medio Ambiente. Madrid.
- VALLADARES, F.; ARANDA, I. Y SÁNCHEZ-GÓMEZ, D.; 2004. La luz como factor ecológico y evolutivo para las plantas y su interacción con el agua. En: F. Valladares (eds.), *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*: Organismo Autónomo de Parques Nacionales. Ministerio de Medio Ambiente. Madrid.
- VALLADARES, F. & GUZMÁN-ASENJO, B.; 2004. Canopy structure and spatial heterogeneity of light in two understory layers of an abandoned Holm oak forest. *Plant Ecol.* (en prensa)
- VALLADARES, F. & PEARCY, R.W.; 2002. Drought can be more critical in the shade than in the sun: a field study of carbon gain and photoinhibition in a Californian shrub during a dry El Niño year. *Plant Cell Environ.* 25: 749-759.
- WAGNER, H.H.; 2003. Spatial covariance in plant communities: integrating ordination, geostatistics, and variance testing. *Ecology* 84: 1045-1057.
- ZAVALA, M.A.; ZAMORA, R.; PULIDO, F.; BLANCO, J.A.; IMBERT, B.; MARAÑÓN, T.; CASTILLO, F. Y VALLADARES, F.; 2004. Nuevas perspectivas en la conservación, restauración y gestión sostenible del bosque mediterráneo. En: F. Valladares (eds.), *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*: Organismo Autónomo de Parques Nacionales. Ministerio de Medio Ambiente. Madrid.