

VARIACIÓN DEL ÁREA FOLIAR ESPECÍFICA EN *Pinus elliottii* var. *elliottii* Engelm. X *Pinus caribaea* var *hondurensis* Morelet. Y SU EXTRAPOLACIÓN AL CÁLCULO DEL ÁREA FOLIAR PROYECTADA

SPECIFIC LEAF AREA VARIATIONS IN *Pinus elliottii* var. *elliottii* Engelm. X *Pinus caribaea* var *hondurensis* Morelet. AND UPSCALING TO PROYECTED LEAF AREA ESTIMATIONS

De la Vega, M.¹; Pinazo, M.²; Barth, S.³

¹ Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, Universidad Nacional de La Plata. Email: acuol1@yahoo.com.ar.

² INTA EEA Montecarlo. Av. Libertador 2472, (3384). Misiones. Argentina. Email: mpinazo@montecarlo.inta.gov.ar

³ INTA EEA Montecarlo. Av. Libertador 2472, (3384). Misiones. Argentina. Email: sbarth@montecarlo.inta.gov.ar

RESUMEN

El área foliar específica es un parámetro que permite realizar estimaciones del área foliar de las plantas y caracteriza a las especies y su performance en la productividad de los ecosistemas. Se realizaron determinaciones del AFE en diferentes secciones o tercios de la copa de 18 individuos del *Pinus elliottii* var. *elliottii* x *Pinus caribaea* var *hondurensis* en tres rodales de 7-10-15 años de edad. Las diferencias del AFE resultaron significativas para los tercios y edades con una clara tendencia de aumento desde la sección superior hacia la inferior. El área foliar proyectada (AFP) del tercio medio, calculada a partir del AFE, resultó significativamente diferente respecto al tercio superior e inferior. Las variaciones de AFE responderían a adaptaciones al ambiente y a cambios ontogénicos en los individuos. La mayor AFP del tercio medio podría responder a una estrategia de compensación de tasas de fotosíntesis entre los tercios, particularmente entre los tercios superiores.

Palabras clave: variación intra copa, relación diamétrica, Pino híbrido, Misiones

SUMMARY

The specific leaf area is a parameter that allows estimates of leaf area of plant species and characterize its performance in the productivity of ecosystems. SLA determinations were performed in different sections or crown-thirds of 18 individuals of *Pinus elliottii* var. *elliottii* x *Pinus caribaea* var *hondurensis* in three stands of 7-10-15 years old. SLA differences were significant for third and ages with a clear tendency of increase from the upper to the lower section. Projected leaf area (PLA) from the middle third, calculated from the SLA, was significantly different with respect to upper and lower third. The SLA variations may be due to respond to changes in environment and adaptations to ontogenetic changes in individuals. Most of the middle third PLA could respond to a compensation strategy of photosynthetic rates between the crown-thirds, particularly among upper thirds.

Key words: within crown variation, diametric relationship, hybrid pine, Misiones

INTRODUCCIÓN

Los procesos fisiológicos determinados a nivel de hoja extrapolados a nivel de la copa o el canopeo exigen determinaciones precisas del área foliar (Martin & Jokela, 2004; Marshall & Monserud, 2003; Pataki *et al.*, 1998). Mediante el área foliar es posible inferir procesos de transpiración, fotosíntesis, absorción de carbono, intercepción de radiación a nivel de árbol

individual, bosque o ecosistema (Breda, 2003; Lin *et al.*, 2002; Chen, *et al.*, 1997) y esta estrechamente relacionada con el crecimiento y productividad de los individuos (Nouvellon *et al.*, 2010; McGarvey *et al.*, 2004).

Las mediciones directas del área foliar resultan extremadamente dificultosas, por lo cual su estimación mediante métodos indirectos resultan de importancia práctica y económica (Breda, 2003; Chen *et al.*, 1997). En este sentido, las estimaciones mediante el empleo de funciones alométricas en diferentes especies y en coníferas han demostrado ser un método confiable, sencillo y rápido (Marshall and Monserud, 1999, Porté *et al.*, 2000; Xiao *et al.*, 2006).

La determinación del área foliar específica es un paso fundamental para la determinación de área foliar (Nouvellon *et al.*, 2010; Breda, 2003; Dalla Tea & Jokela, 1991) inclusive es un parámetro que caracteriza a las especies y su performance en la productividad de los ecosistemas (Villar & Merino, 2001). La distribución del follaje y la morfología de las acículas varía dentro de la copa de los árboles (Xiao *et al.*, 2006; Marshall & Monserud, 2003), con la edad de las acículas (Xiao *et al.*, 2006) y con la edad de los individuos (Delzon *et al.*, 2005).

En los últimos años se ha incrementado la superficie implantada con pino híbrido (*Pinus elliotti* var. *elliottii* x *Pinus caribaea* var. *hondurensis*) en la provincia de Misiones debido a su rápido crecimiento y a su aptitud para la implementación de sistemas silvopastoriles (Pahr *et al.*, 2002; Colcombet *et al.*, 2009).

Los objetivos del presente trabajo son, evaluar la variación del área foliar específica en diferentes secciones de la copa y en individuos de diferentes edades; explorar las relaciones entre el diámetro al pecho y la superficie foliar proyectada a nivel individual.

MATERIALES Y MÉTODOS

El muestreo se realizó en propiedades de la empresa LIPSIA, en la localidad de Puerto Esperanza, Departamento de Iguazú, Provincia de Misiones, Argentina. Las plantaciones estudiadas se encontraban sobre un suelo “kandiudult” (USDA, 2001), caracterizado por un desarrollo de suelo mayor de 2 metros, secuencia de horizontes A-Bt-C, rojo, libre de rocas, permeabilidad moderada, bien drenado, relativamente insaturado (Crechi *et al.*, 2001). La región posee un clima subtropical o montano bajo, subhúmedo, húmedo o perhúmedo, con régimen de precipitaciones uniforme.

Para la estimación del área foliar específica se aparearon 6 árboles por rodal en plantaciones de 7, 10 y 15 años implantadas en sitios similares. En cada rodal el apeo se realizó cubriendo el rango diamétrico y se determinó la biomasa de hojas en campo mediante pesadas. La copa de cada individuo se dividió en tres secciones y se tomó una muestra de acículas de cada tercio para la determinación de la relación peso seco/peso húmedo y las determinaciones del área foliar de las acículas; las muestras para la determinación del área foliar fueron colocadas en bolsas plásticas identificadas, y almacenadas en frío; mientras que la muestra para la determinación de peso seco fueron pesadas en campo y colocadas en estufa a 70 °C hasta peso constante. El área foliar específica (AFE) puede expresarse mediante la siguiente relación matemática: $AFE = \text{área foliar} / \text{peso seco}$ y puede expresarse en cm^2/g , cm^2/mg o m^2/kg . El área foliar de cada acícula se determinó mediante la medición del diámetro con calibre digital y el largo (medido con regla milimetrada) de cada una de ellas. Posteriormente se determinó el área foliar asumiendo la forma del fascículo como un cilindro y analizando 30 fascículos por tercio. Para el cálculo del AFE se sumaron las áreas de las acículas de cada tercio y dividieron por la sumatoria de los pesos húmedos de las mismas multiplicados por el factor peso seco/peso húmedo, obtenido a partir de las muestras de campo secadas en estufa y utilizado para convertir el valor de biomasa del tercio a peso seco. El valor de área foliar específica de cada tercio, multiplicado por la biomasa del total de

acículas del tercio correspondiente, arroja el valor de área foliar individual. Para obtener el área proyectada de las acículas, el área de las mismas fue dividida por 2.36 de acuerdo a Niimenets, et al, 2001.

Los datos se analizaron mediante análisis de la varianza factorial, considerando a la edad y tercio de la copa como los factores (Zar, 1999). Posteriormente se realizaron ajustes de regresión entre el diámetro a la altura del pecho (dap) y el área foliar proyectada total y por tercios para cada individuo apeado.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Los valores de AFE promedio (Tabla 1) resultaron elevados respecto a otras especies del género *Pinus sp.* (Xiao *et al.*, 2006; Porté *et al.*, 2000; Reich *et al.*, 1998) aunque los valores se aproximaron a los reportados por McGarvey *et al.* (2004) para *Pinus elliottii* y resultaron menores a los reportados para *Pinus taeda*. El AFE está fuertemente ligado al crecimiento de las plantas y es atribuido como una de las principales características competitivas (Reich *et al.*, 1992) tanto a nivel de individual como a nivel ecosistémico (Reich *et al.*, 1997), pudiendo esta variable explicar hasta un 80 % de las diferencias en tasa de crecimiento de diferentes especies (Villar *et al.*, 2004). Estos elevados valores podrían explicar en parte los altos rendimientos del pino híbrido reportados por Pahr *et al.* (2002) respecto a otras especies cultivadas en la región. Por otra parte es posible observar que un 40-50 % del área foliar proyectada se concentra en el tercio medio de la copa y un aumento en los tercios superiores a medida que avanza la edad de los individuos.

Tabla1. Valores de área foliar específica (AFE) ($\text{cm}^2 \cdot \text{gr}^{-1}$) por tercio, promedio del árbol y valores de área foliar proyectada (AFP) (m^2) por tercio y total a nivel de árbol individual. Tercio 1: tercio inferior; Tercio 2: tercio medio; Tercio 3: tercio superior.

Table 1. Specific leaf area values (SLA) ($\text{cm}^2 \cdot \text{gr}^{-1}$) from different crown positions, mean values and projected leaf area values (PLA) (m^2) from different crown positions and total values from individual trees. Third 1: lower crown position; Third 2: middle crown position; Third 3: upper crown position.

EDAD	Área Foliar Específica (AFE) ($\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$)				Área Foliar Proyectada (AFP) (m^2)			
	Tercio 1	Tercio 2	Tercio 3	Promedio	Tercio 1	Tercio 2	Tercio 3	Total
7	127.04	116.34	109.19	117.53	30.71	31.94	11.18	73.83
10	135.49	125.61	124.84	128.65	26.66	49.95	32.13	108.74
15	131.45	123.06	113.32	122.61	26.91	61.59	34.96	123.45

El análisis de los valores de AFE entre los diferentes sectores de la copa y edades de los individuos arrojó diferencias significativas para edad del individuo y tercio de la copa, mientras que la interacción resultó no significativa (Tabla 2). La comparación de medias entre las diferentes edades resultó en diferencias significativas del AFE promedio a los 7 años respecto al verificado a los 10 años, mientras que no se verificaron diferencias respecto al AFE a los 15 años (Gráfico 1A). Por otra parte, la diferencias entre los tercios resultó significativa para el primer tercio respecto al tercio 2 y 3, con una clara tendencia de aumento del valor desde el tercer tercio o porción superior hacia la base de la copa (Gráfico 1B). Esta tendencia coincide con lo reportado para diferentes especies de coníferas (Xiao *et al.*, 2006; Ishii *et al.*, 2007; Greenwood *et al.*, 2008) y que, en líneas generales, es atribuido a la menor disponibilidad de luz en los tercios inferiores como respuesta fenotípica a los cambios del ambiente (Ishii *et al.*, 2007; Greenwood *et al.*, 2008) y a la edad de las acículas debido cambios ontogénicos de las mismas (Xiao *et al.*, 2006).

Tabla 2. Análisis de la varianza para el AFE ($\text{cm}^2 \cdot \text{gr}^{-1}$) en individuos de diferentes edades y tercio de la copa. Tercio 1: tercio inferior; Tercio 2: tercio medio; Tercio 3: tercio superior.

Table 2. Two -way ANOVA of SLA ($\text{cm}^2 \cdot \text{gr}^{-1}$) of trees from different ages and crown positions. Third 1: lower crown position; Third 2: middle crown position; Third 3: upper crown position.

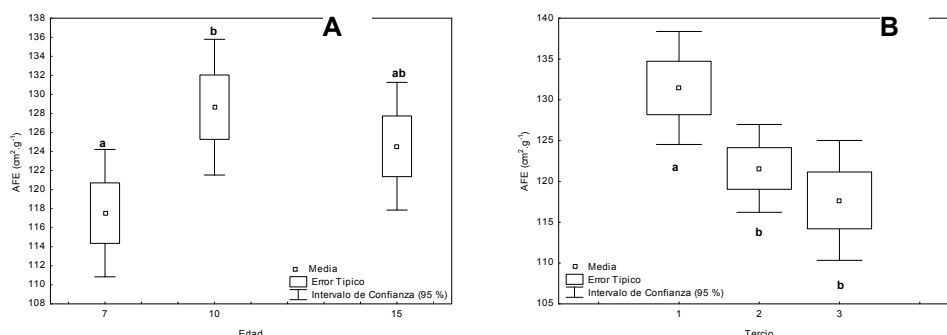
	SS	Grados de libertad	Cuadrado Medio	F	p
Intercepto	824602.4	1	824602.4	4789.105	0.000000
Edad	1139.4	2	569.7	3.309	0.045645
Tercio de copa	1813.1	2	906.5	5.265	0.008819
Edad * Tercio de copa	98.3	4	24.6	0.143	0.965300
Error	7748.2	45	172.2		

La respuesta del AFE en relación a la edad de los individuos no responde a lo reportado por Greenwood *et al.* (2008) en *Picea rubens* Sarg., Xiao et al (2006) en *Pinus sylvestris* y Richardson *et al.* (2001) en *Tsuga heterophylla*, que mencionan una disminución del AFE a medida que aumenta la edad debido a pérdida de plasticidad fenotípica y cambios ontogénicos de los arboles. En cambio la respuesta aquí encontrada se ajustaría a lo reportado por Richardson *et al.* (2000) que encontró, para el híbrido *Picea engelmannii* Parry \times *Picea glauca* (Moench) Voss \times *Picea sitchensis* (Bong.) Carr, diferentes respuestas en la morfología de las acículas como adaptación a la competencia por luz y estrés hídricos en edades intermedias y cambios debidos al estrés hídrico en edades adultas, mientras que en el caso de rodales jóvenes no se manifestaría competencia por agua o luz. Si bien en el caso aquí presentado las edades pueden considerarse como pequeñas, es probable que estos cambios se manifiesten tempranamente debido al gran desarrollo de los individuos, aun a edades de 15 años.

La falta de interacción entre la edad y el tercio indica la independencia de los factores, lo que significaría que no habría cambios en las diferencias de los tercios a medida que avanza la edad.

Grafico 1: Valores promedio de AFE ($\text{cm}^2 \cdot \text{gr}^{-1}$) para las diferentes edades (a) y diferentes tercios de la copa (b). Tercio 1: tercio inferior; Tercio 2: tercio medio; Tercio 3: tercio superior. Letras diferentes indican diferencias significativas al 95%.

Graphic 1: Mean values of SLA ($\text{cm}^2 \cdot \text{gr}^{-1}$) from different ages (a) and different crown positions (b). Third 1: lower crown position; Third 2: middle crown position; Third 3: upper crown position. Different letters indicate 95 % significant differences.



El análisis del área foliar proyectada resultó significativo para el tercio de copa, mientras que la edad y la interacción resultaron no significativas (Tabla 3). Por otra parte, el tercio 2 resultó mayor a los tercios superior e inferior de acuerdo a lo expresado anteriormente, siendo esta diferencia significativa (Tabla 1; Gráfico 2).

Las diferencias del tercio 2 podrían reflejar la estrategia de compensar dentro de la copa las variaciones en las tasas de fotosíntesis de las acículas de los tercios medio y superior,

y con ello la ganancia de carbono. Las acículas del tercio superior presentan un AFE menor, posiblemente debido a situaciones ambientales estresantes como exceso de radiación en individuos jóvenes y estrés hídrico junto con exceso de radiación en individuos maduros (Richardson *et al.*, 2000). Las acículas más jóvenes, posiblemente con mayor proporción en el tercio superior, presenten tasas fotosintéticas mayores que las del tercio inferior inmediato. Por otra parte, las acículas del tercio medio compensarían la tasa de fotosíntesis con una mayor área foliar en el tercio.

Las coníferas presentan la particularidad de generar estructuras agrupadas de acículas y de esta manera poseer copas permeables a la radiación hacia los niveles inferiores de la copa (Chen *et al.*, 1996). Este híbrido presenta copas profundas de 12 m de longitud, valor muy superior a los observados en la región para *P. taeda* (Fassola *et al.*, 2005). Esta profundidad podría indicar que la estructura de ramas y el agrupamiento de las acículas permite la entrada de luz en cantidades suficientes a niveles inferiores para de esta manera, poder mantener ramas en el perfil de dicha copa y reflejar la estrategia de concentrar área foliar en el tercio medio y así compensar una menor tasa fotosintética (Greenwood *et al.*, 2008; McGarvey *et al.*, 2004).

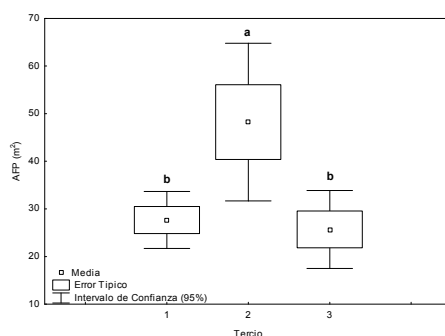
Tabla 3: Análisis de la varianza para el AFE (m²) en individuos de diferentes edades y tercio de la copa. Tercio 1: tercio inferior; Tercio 2: tercio medio; Tercio 3: tercio superior.

Table 3: Two-way ANOVA of PLA (m²) of trees from different ages and crown positions. Third 1: lower crown position; Third 2: middle crown position; Third 3: upper crown position.

	SS	Grados de libertad	Cuadrado Medio	F	p
Intercepto	61942.81	1	61942.81	132.5788	0.000000
Edad	2498.25	2	1249.13	2.6736	0.079956
Tercio de copa	5614.80	2	2807.40	6.0088	0.004865
Edad * Tercio de copa	2383.38	4	595.85	1.2753	0.293769
Error	21024.67	45	467.21		

Gráfico 2. Valores promedio de AFP (m²) para los diferentes tercios. Tercio 1: tercio inferior; Tercio 2: tercio medio; Tercio 3: tercio superior. Letras diferentes indican diferencias significativas al 95%.

Graphic 2. Mean values of PLA (m²) for the different crown positions. Third 1: lower crown position; Third 2: middle crown position; Third 3: upper crown position. Different letters indicate 95 % significant differences.



El ajuste de funciones para la estimación del área foliar proyectada total y por tercio arrojó valores satisfactorios para todos los casos, excepto para el primer tercio o tercio inferior donde se verificó un bajo valor de ajuste (Gráfico 3, Tabla 4).

Las funciones que presentaron mejor ajuste fueron las ecuaciones lineales por sobre las formas logarítmicas y exponenciales. La estimación mediante variables sencillas, de medición rutinaria con el dap, hacen de esta una opción viable para disponer de estimaciones rápidas del área foliar y del índice de área foliar. Sin embargo, el tercio 1 presentó un bajo

ajuste posiblemente debido al efecto de la sombra sobre las acículas de la base de la copa, que generaría valores elevados de AFE en todos los individuos independientemente del diámetro y la edad.

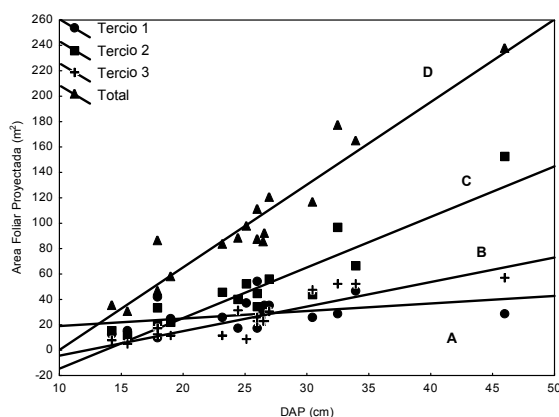
Tabla 4. Parámetros de las funciones ajustadas para la estimación del AFP (m²) para cada tercio y el total. Tercio 1: tercio inferior; Tercio 2: tercio medio; Tercio 3: tercio superior.

Table 4. Function parameters for PLA (m²) estimation from different crown position. Third 1: lower crown position; Third 2: middle crown position; Third 3: upper crown position.

		a	b	R ²	Error
Tercio 1	LnY=a +b * Ln DAP	-0.712886 ^{ns} (1.147575)	1.211359** (0.364442)	0.46**	0.31997
Tercio 2	Y= a+b*DAP	-54.336** (12.50417)	3.9818** (0.47120)	0.82**	14.585
Tercio 3	Y= a+b*DAP	-23.5713** (7.080388)	1.9305 ** (0.266813)	0.76**	8.2585
Total	Y= a+b*DAP	-64.5182** (13.63166)	6.5045** (0.51369)	0.91**	15.900

Gráfico 3. Ajuste de funciones para la estimación del área foliar proyectada (AFP) (m²) a nivel de árbol individual y por tercio. A) Tercio 1: tercio inferior; B) Tercio 2: tercio medio; C) Tercio 3: tercio superior; D) Total.

Graphic 3. Functions for projected leaf area estimation (m²) from individual tree and from different crown positions. A) Third 1: lower crown position; B) Third 2: middle crown position; C) Third 3: upper crown position; D) Total.



CONCLUSIONES

Las diferencias entre el área foliar específica (AFE) y las estimaciones del área foliar proyectada (AFP) en los tercios, evidencian las falencias de las estimaciones del IAF a partir de funciones a nivel de copa. Por lo tanto, es necesario considerar cada tercio por separado en los cálculos o estimaciones del índice de área foliar (IAF) si se pretende obtener resultados confiables.

Si bien los ajustes de las funciones de área foliar proyectada en función de una variable sencilla y de medición rutinaria como el diámetro a la altura del pecho resultaron satisfactorios, es necesario generar funciones más robustas que permitan su aplicación a nivel regional.

Agradecimientos

Los autores agradecen a la empresa LIPSIA SA y a los ingenieros Fassola Hugo, Crechi Ernesto, Keller Aldo y Bulfe Nardia.

BIBLIOGRAFÍA

- Bréda, N. 2003. Ground-based measurements of leaf area index: a review of methods, instruments and current controversies. *Journal of Experimental Botany*. 54: 2403-2417.
- Chen, J.M. 1996. Optically-based methods for measuring seasonal variation in leaf area index in boreal conifer stands. *Agricultural, Forest and Meteorology*. 80:135-163.
- Chen, J.; Rich, P.; Gower, S.; Norman, J.; Plummer, S. 1997. Leaf area index of boreal forests: Theory, techniques, and measurements. *Journal of Geophysical Research*. 102: 429-443.
- Colcombet, L.; Pachas, A.N.A., Fassola, H.E. 2009. Sistemas silvopastoriles de *Pinus elliotti var elliotti x Pinus caribaea var hondurensis* (Hochst) Stapf y *Axonopus catarinensis* Valls, a diferentes densidades arbóreas en el NO de Misiones. I Congreso Nacional de Sistemas Silvopastoriles. INTA. Posadas. Misiones. 271-276.
- Crechi, E.; Moscovich, F.; Friedl, R.; Fassola, H.; Fahler, J. 2004. Efectos de la intensidad del 1° raleo en *Pinus elliottii var. elliottii x Pinus caribaea var. hondurensis* sobre el incremento y la producción en el noroeste de Misiones, Argentina. XI Jornadas Técnicas Forestales y Ambientales – FCF, UNaM – EEA Montecarlo, INTA. Eldorado, Misiones, Argentina.
- Dalla Tea, F.; Jokela, E.J. 1991. Needlefall, canopy light interception, and productivity of young intensively management of slash al loblolly pine stands. *Forest Science* 37: 1298-1313.
- Delzon, S.; Bosc, A.; Cantet, L.; Loustau, D. 2005. Variation of the photosynthetic capacity across a chronosequence of maritime pine correlates with needle phosphorus concentration. *Annals of Forest Science*. 62: 537-543.
- Fassola, H. E.; Pachas, N.; Lacorte, S. M. 2005. Estimación de la radiación fotosintéticamente activa (PAR) y niveles de sombra bajo dosel de *Pinus taeda* en la Provincia de Misiones y NE de Corrientes. III Congreso Forestal Argentino y Latinoamericano. Corrientes. Argentina. 10 p.
- Greenwood, M.S.; Ward, M.H.; Day, M.E.; Adams, S.L.; Bond, B.J. 2008. Age-related trends in red spruce foliar plasticity in relation to declining productivity. *Tree Physiology*. 28: 225-232.
- Ishii, H.; Kitaoka, S.; Fujisaki, T.; Maruyama, Y.; Koike, T. 2007. Plasticity of shoot and needle morphology and photosynthesis of two *Picea* species with different site preferences in northern Japan. *Tree Physiology*. 27: 1595–1605.
- Lin, J.; Sampson, D.A.; Deckmyn, G.; Ceulemans, R. 2002. Significant overestimation of needle surface area estimates based on needle dimensions in Scots pine (*Pinus sylvestris*). *Canadian Journal of Botany* 80: 927-932.
- Marshall, J.D.; Monserud, R.A. 2003. Foliage height influences specific leaf area of three conifer species. *Canadian Journal of forest Research*. 33:164-170.
- McGarvey, R.C.; Martin, T.A.; White, T.L. 2004. Integrating within-crown variation in net photosynthesis in loblolly and slash pine families. *Tree Physiology*. 24: 1209-1220.
- Niinemets, Ü.; Ellsworth, D.S.; Lukjanova, A.; Tobias, M. 2001. Site fertility and the morphological and photosynthetic acclimation of *Pinus sylvestris* needles to light. *Tree Physiology* 21:1231-1244.
- Nouvellon, Y.; Laclau, J.P.; Epron, D.; Kinana, A.; Mabilia, A.; Rouspard, O.; Bonnefond, J.M.; le Maire, G.; Marsden, C.; Bontemps, J.D.; Saint-Andre', L. 2010. Within-stand and seasonal variations of specific leaf area in a clonal Eucalyptus plantation in the Republic of Congo. *Forest Ecology and Management*. 259: 1796-1807.
- Pahr N.P.; Gauchat, M.E.; Sorge, F.; Rodriguez, G.H. 2002. Ensayo comparativo de pinos subtropicales mejorados de NO de Misiones, Argentina. IX Jornadas Técnicas Forestales. FCF-UNAM-INTA-MENyR. Eldorado. Misiones.
- Porté, A.; Bosc, A.; Champion, I.; Loustau, D. 2000. Estimating the foliage area of Maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) branches and crowns with application to modelling the foliage area distribution in the crown. *Annals of Forest Science*. 57: 73-86.
- Reich, P. B.; Walters, M. B.; Ellsworth, D. S. 1992. Leaf Life-Span in Relation to Leaf, Plant, and Stand Characteristics among Diverse Ecosystems. *Ecological Monographs* 62: 365-392.
- Reich, P. B.; Walters, M. B.; Ellsworth, D. S. 1997. From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *Proceedings of National Academy of Sciences of the United State of America*. 94: 13730-13734.

- Reich, P.B.; Walters, M.B.; Ellsworth, D.S.; Vose, J.M.; Volin, J.C.; Gresham, Ch.; Bowman, W.D. 1998. Relationships of leaf dark respiration to leaf nitrogen, specific leaf area and leaf life-span: a test across biomes and functional groups. *Oecologia* 114: 471-482.
- Richardson, A.D.; Berlyn, G.P.; Ashton, P.M.S.; Thadani, R.; Cameron, I.R. 2000. Foliar plasticity of hybrid spruce in relation to crown position and stand age. *Canadian Journal of Botany*. 78: 305-317.
- Villar, R.; Merino, J. 2001. Comparison of leaf construction costs in woody species with differing leaf life-spans in contrasting ecosystems. *New Phytologist* 151: 213-226.
- Villar, R.; Ruiz-Robledo, J.; Quero, J.L.; Poorter, H.; Valladares, F.; Marañón, T. 2004. Tasas de crecimiento en especies leñosas: aspectos funcionales e implicaciones ecológicas. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Editor Valladares, F. Páginas 191-227. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- Xiao, Ch. W.; Janssens, I.A.; Curiel Yuste, J.; Ceulemans, R. 2006. Variation of specific leaf area and upscaling to leaf area index in mature Scots pine. *Tree* 20: 304-310.
- Zar, J.H. 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall. New Jersey. 663 p.