

Editorial *On line*



SOCIETAT D'HISTÒRIA
NATURAL DE LES BALEARS

Pot un fisiòleg vegetal ésser considerat naturalista?

Jaume FLEXAS, Miquel Àngel CONESA, Alexander GALLÉ, Jeroni Galmés, Xavier GULÍAS, Miquel RIBAS-CARBÓ i Hipólito MEDRANO

Grup de Recerca en Biologia de les Plantes en Condicions Mediterrànies
Universitat de les Illes Balears
Carretera de Valldemossa km 7,5. 07122-Palma de Mallorca
E-mail: jaume.flexas@uib.es

Plants are good to look at, they're interesting to study, and they don't bore you byunwished-for conversation.

Edward F. Benson (Naboth's Vineyard, 1924)

Diu la Wikipedia de la Fisiologia Vegetal: "La fisiologia vegetal és una subdisciplina de la botànica dedicada a l'estudi del funcionament dels òrgans i teixits vegetals". I diu de la Història Natural: "És un terme la definició del qual és problemàtica, atès que diverses disciplines l'aborden de manera diferent". Però si s'atreveix a dir, de les Societats d'Història Natural: "associacions nacionals, regionals i locals que s'encarreguen del registre d'aus, mamífers, insectes, i plantes. Solen incloure seccions dedicades al registre de la vida microscòpica i la geologia".

És clar, definides així, poc tenen a veure aquestes dues disciplines. Com a molt, són complementàries: la Història Natural s'encarrega del *registre*, del *catàleg*; la Fisiologia del *funcionament*, dels *òrgans* i dels *teixits*. La Història Natural contempla l'*exterior* dels organismes, la Fisiologia el seu *interior*. Ara bé, també és cert, com un de nosaltres va tenir

L'ocasió de descobrir i exposar amb motiu del seu Centenari, Charles Darwin, un dels més eminents naturalistes de la història, demostrà especial predilecció per aspectes de la naturalesa i de les plantes que avui en dia considerariem propis de l'estudi de la Fisiologia Vegetal, com ara el moviments de les plantes i els seus estímuls, la fertilització, la composició dels orgànuls cel·lulars, etc. (Flexas, 2010). Per altra banda el seu fill Francis és unànimement considerat com a un dels fundadors d'aquesta branca de la ciència. Cal dir també que, en l'actualitat, la fisiologia i altres disciplines que es centren en el *funcionament*, sovint també *enregistren* i *cataloguen*. Deia un conegut biòleg molecular de plantes espanyol, no fa gaire anys a una conferència a l'IMEDEA, que els que analitzen l'expressió de milers de gens mitjançant *microarrays* d'ADN no són sinó "naturalistes amb eines molt modernes i molt cares": estudien gens, si, i no l'organisme en conjunt, però el que fan amb aquests gens és essencialment enregistrar-los i catalogar-los, i utilitzar-los a la vegada per enregistrar i catalogar els organismes. En l'altre vessant, tots els membres de la Societat d'Història Natural de les Illes Balears tenim molt present que les tasques naturalístiques de *registre* i *catàleg* són essencials per entendre aspectes funcionals, i gairebé podem dir que l'observació és la base de tota hipòtesi, de tota ciència. No de bades els "catàlegs" d'alguns dels membres més il·lustres de la nostra Societat han estat transcendents per a entendre aspectes funcionals de rellevància, com ara la col·lecció de fòssils de Joan Cuerda, que permeté entendre en gran mesura la dinàmica litoral al Mediterrani durant el Quaternari; o les observacions micropaleontològiques de Guillem Colom, amb les seves implicacions en la comprensió dels processos de sedimentació marina.

Tots aquests fets ens haurien d'indicar una cosa: que potser no té sentit intentar esmicolar la ciència en disciplines i subdisciplines, en seccions i "*ghettos*" científics, en categories i "*categories*", sinó únicament unir esforços per a intentar conèixer millor, amb totes les eines de que puguem disposar, la fascinant història del nostre entorn i de la vida. El mateix esperit de coneixement que fou l'únic motor dels Darwin, Colom o Cuerda, disposessin de les eines que disposessin i encetessin les subdisciplines científiques que vulgueu.

Així, doncs, afirmem taxativament: és clar que un fisiòleg vegetal pot ésser considerat un naturalista! També ho pot ésser un genètic! I un bioquímic! I un físic! Qualsevol científic que aspiri a posar el seu granet d'arena per a entendre millor, des de qualsevol perspectiva, la complexitat de la naturalesa que ens envolta. Cal dir, això sí, que gairebé tots els membres del Grup de Recerca en Biologia de les Plantes en Condicions Mediterrànies fórem naturalistes abans que fisiòlegs. Les primeres publicacions d'alguns dels seus membres, consistents en troballes i observacions de caire botànic o fins i tot zoològic, així ho testimonien (Barrado i Flexas, 1997; Barceló *et al.*, 1999; Alomar i Conesa, 2004; Molins *et al.*, 2007). D'aquí ve segurament la nostra tendència a enfocar aspectes de la història natural de la vegetació de les Illes Balears a través dels ulls de la fisiologia, que ja ha estat reconeguda per aquesta Societat amb la concessió del Premi Bartomeu Darder 2005 per l'article "*Relationship between maximum leaf photosynthesis, nitrogen content and specific leaf area in Balearic endemic and non-endemic Mediterranean species*", de Gulías *et al.* (2003). Aquesta ressenya vol ésser un petit resum de la trajectòria més naturalística dels fisiòlegs vegetals d'aquest grup de recerca i les seves interaccions amb altres naturalistes i amb altres disciplines científiques.

El Grup de Recerca en Biologia de les Plantes en Condicions Mediterrànies

El Grup de Recerca en Biologia de les Plantes en Condicions Mediterrànies, dirigit per Hipólito Medrano, fou constituït l'any 2002, partint d'una base d'investigadors pertanyents a les àrees de Botànica i Fisiologia Vegetal de la UIB, que poc a poc s'ha anat estenent cap a altres investigadors i àrees de coneixement (en podeu consultar els detalls a la plana web <http://www.uib.es/depart/dba/plantphysiology/bioplantmed/index.html>). Amb anterioritat, el grup de recerca del Dr. Medrano es centrava en dues de les que encara avui són línies bàsiques de recerca del grup: la fisiologia i, sobre tot, l'ecofisiologia, de plantes model i cultius. No obstant, ja en els anys anteriors a la constitució oficial del grup, esdevingueren contactes i col·laboracions amb una sèrie d'investigadors més interessats en la biologia de les espècies autòctones o de la vegetació endèmica (Fig. 1). En fou clau l'estada en any sabàtic a la nostra universitat del Dr. Sven Jonasson, del Departament d'Ecologia de la Universitat de Copenhaguen. Amb el Dr. Jonasson s'encetà un estudi sobre l'ecologia funcional i l'ecofisiologia del llentiscle (*Pistacia lentiscus* L.), que posteriorment continuaren Xavier Gulías i Jaume Flexas amb la col·laboració de Maurici Mus, de l'àrea de Botànica, que finalment esdevindria membre del futur grup de recerca. Una altra col·laboració important que començà a finals dels anys 90 fou amb la Dra. Anna Traveset, de l'IMEDEA, reconeguda especialista en ecologia reproductiva i mutualismes. Fruit d'aquesta col·laboració fou la tesi doctoral de Xavier Gulías, centrada en l'ecologia reproductiva i l'ecofisiologia dels llampúdols (*Rhamnus alaternus* L. i *R. ludovicisalvatoris* Chodat), codirigida per Anna Traveset i Hipólito Medrano (Gulías, 2004). També com a conseqüència de les col·laboracions amb Maurici Mus i Anna Traveset, s'establiren contactes i es compartiren interessos amb altres investigadors com Miquel Riba i Maria Mayol, especialistes en ecologia i evolució del CREAM, o Josep Antoni Rosselló, botànic i biòleg molecular especialista en endemismes balearics, de la Universitat de València. Mentre tant, es començà a establir també contacte amb un consorci internacional d'especialistes en ecologia funcional, encapçalat pels Drs. Mark Westoby i Ian Wright, de la Macquarie University (Austràlia) i Peter Reich, de la Universitat de Minnesota, entre d'altres. Totes aquestes interaccions foren el germen del que seria la tercera gran línia de recerca de la secció de fisiologia vegetal del grup (alguns investigadors del grup es centren en estudis botànics, i d'altres en estudis agronòmics): l'ecofisiologia de la vegetació natural i en especial la de les Illes Balears, que actualment es pot resumir en els cinc camps que es ressenyen a la Fig. 1 i a continuació.

Característiques funcionals de la vegetació Mediterrània

El que entenem per característiques funcionals fa referència a factors *interns*, no visibles morfològicament, que es poden determinar mitjançant tècniques analítiques, bé indirectes, bé destructives. Ens referim a paràmetres com el pes específic foliar, que indica la relació entre biomassa i superfície, el contingut en nitrogen o fòsfor, l'estat hídric dels teixits (bé sigui el *contingut* en aigua o l'*energia* en què aquesta es troba retinguda al teixit, el que es coneix com a potencial hídric), etc... però, sobre tot, aspectes relacionats amb els dos components bàsics del metabolisme primari: la fotosíntesi i la respiració. L'esquema bàsic

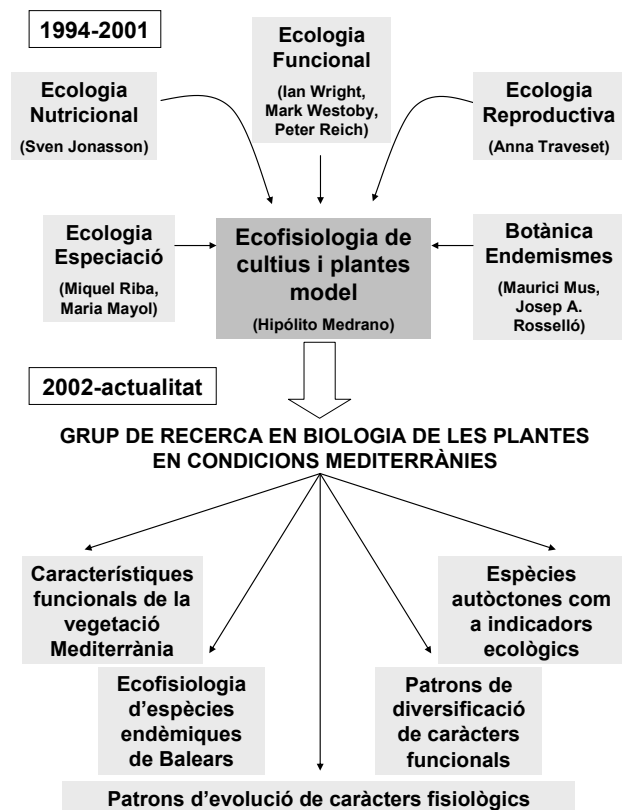


Fig. 1. Esquema de l'evolució dels estudis més naturalístics basats en la fisiologia de les plantes al Grup de Recerca en Biologia de les Plantes en Condicions Mediterrànies, creat a 2002.

de raonament i anàlisi que es segueix es mostra a la Fig. 2. Bàsicament, el metabolisme primari és el que determina les opcions de creixement, ja que la matèria necessària per aquest creixement s'obté majoritàriament de manera autotròfica mitjançant la fotosíntesi, mentre que a la respiració es dona una pèrdua de carboni (sucres) necessària per a l'obtenció d'energia per als processos metabòlics. Així, les taxes o velocitats d'assimilació de CO₂ a la fotosíntesi i de pèrdua de carboni a la respiració determinen el balanç de carboni, que és el mateix que dir la biomassa neta acumulada i disponible per al creixement. Aquest creixement, en funció de a quins òrgans de la planta s'assigna, determina la floració, la fructificació, l'exploració del perfil del sòl o l'ocupació del territori i, per tant, la competència amb altres espècies: en definitiva, l'eficiència en l'ús dels recursos disponibles (aigua, nutrients, llum) i l'èxit ecològic. Ara bé, aquestes taxes de fotosíntesi i respiració són variables, depenent de factors evolutius (adaptatius o no) i estructurals (per exemple la distribució i superfície de les fulles en la capçada), dels factors ambientals (en el nostre entorn fonamentalment la sequera, l'excés de radiació i els extrems de temperatura) i els

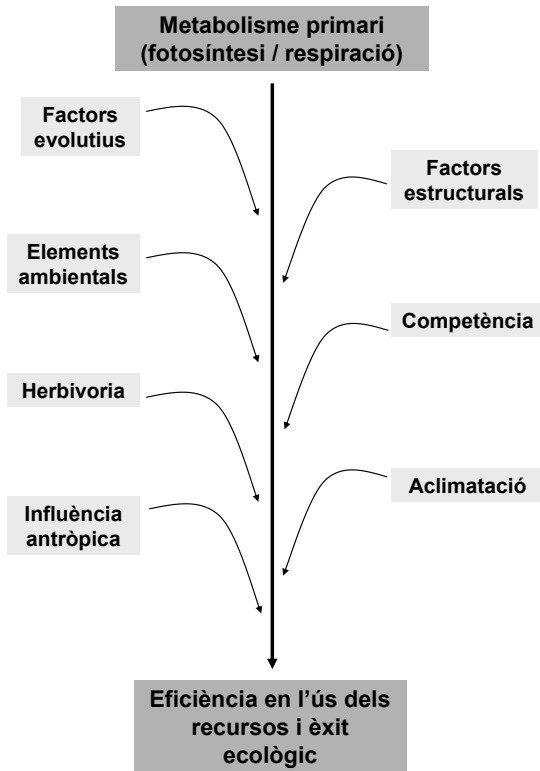


Fig. 2. Esquema de la relació entre el metabolisme primari de les plantes i el seu èxit ecològic, amb els principals factors que l'interfereixen.

processos d'acimatació a aquests factors que les plantes siguin capaces de desenvolupar, així com de tot tipus d'estressos biòtics (herbivoria, competència, influències antròpiques). Per tant, l'estudi dels caràcters fisiològics relacionats amb la fotosíntesi i la respiració en condicions ambientals variables (ecofisiologia) és la nostra aproximació naturalística al coneixement de les plantes i de la seva relació amb el medi en que viuen.

Dintre d'aquest bloc d'estudis sobre les característiques funcionals de la vegetació Mediterrània, encetats amb els ja esmentats treballs primerencs amb el Dr. Jonasson sobre la caracterització funcional de *Pistacia lentiscus* (Jonasson *et al.*, 1997; Flexas *et al.*, 2001), s'enquadra el seguiment de les variacions anuals i interanuals de la taxa de fotosíntesi a diverses espècies dominants del paisatge (Gulías *et al.*, 2009) o l'estudi de la resposta a la sequera de diferents espècies pertanyents a diversos grups funcionals (Gulías *et al.*, 2002; Galmés, 2009; Galmés *et al.*, 2005a, 2007a,b,c,d, 2011a; Peguero-Pina *et al.*, 2008; Gallé *et al.*, 2011; Varone *et al.*, 2012). Bona part d'aquests treballs constituïren el cos de la tesi doctoral de Jeroni Galmés (Galmés, 2006), i ha permès establir noves col·laboracions amb nombrosos grups nacionals i internacionals de prestigi, com el d'Eustaquio Gil, de la Unitat

de Recursos Forestals del Centre d'Investigació i Tecnologia Agroalimentària (CITA) d'Aragó, el de Ülo Niinemets, de la Universitat de Tartu (Estònia), o el de Loretta Gratani de la Universitat de La Sapienza (Roma). Les principals aportacions d'aquests estudis són haver determinat, per una banda, que les respostes depenen fortament de l'edat de les plantes i de les interaccions entre diferents factors ambientals, i per altra banda, que les respostes depenen més del grup funcional que de la filogènia de les espècies. Així, les plantes herbàcies presenten les majors taxes fotosintètiques i creixement durant l'època de pluges, però perden les estructures fotosintètiques a l'estiu (estratègia escapadora de la sequera), els arbusts caducifolis i semicaducifolis presenten així mateix taxes elevades en l'època favorable però les redueixen fortament durant l'estiu (estratègia tolerant), mentre que els arbres i arbusts esclerofil·les perennifolis presenten les taxes més baixes en l'època favorable però també mantenen les millors taxes a l'estiu (estratègia evitadora). Així, diferents estratègies permeten que cohabitin distintes espècies sense entrar en un grau massa elevat de competència entre elles. Aquests estudis també han permès predir un major èxit dels arbres i arbusts esclerofil·les perennifolis en un escenari futur d'increment de CO₂ a l'atmosfera (Niinemets *et al.*, 2011). El que sí sembla és que no hi ha característiques funcionals pròpies de les plantes Mediterrànies, sinó que aquests patrons de resposta són comuns a plantes de diferents biomes (Galmés *et al.*, 2012). Aquest fet es posà de manifest posant les nostres dades en conjunt amb les d'un consorci internacional compilador de dades de diferents biomes. S'observà, per exemple, que per a una certa disponibilitat de nitrogen a les fulles, o per un cert pes específic foliar, correspon una determinada taxa de fotosíntesi, amb independència del tipus de planta, el bioma, etc. Aquesta troballa fou publicada a la revista *Nature* (Wright *et al.*, 2004) per les seves implicacions en la dinàmica dels ecosistemes a escala global.

Ecofisiologia d'espècies endèmiques de Balears

Tot i la generalitat de les relacions funcionals descrita (Wright *et al.*, 2004), una anàlisi més detallada permeté revelar que moltes espècies endèmiques de Mallorca i Menorca es desviaven significativament d'aquesta generalitat. Així, per a una certa disponibilitat de nitrogen a les fulles, o per un cert pes específic foliar, les espècies endèmiques presenten una menor taxa fotosintètica (i per tant de creixement) que espècies Mediterrànies de més ampla distribució (Gulías *et al.*, 2003). Això ha estat interpretat en virtut de les particulars condicions ecològiques en què moltes d'aquestes espècies evolucionaren, caracteritzades per una forta pressió d'herbivoria (atès que les poblacions de *Myotragus balearicus* proliferaven per manca de depredadors) i una menor competència amb altres plantes que al continent (Fig. 3). Aquestes condicions no afavoririen la inversió de recursos en estructures que optimitzin la fotosíntesi i el creixement ràpid, sinó més aviat en substàncies i estructures de defensa derivades del metabolisme secundari. El que observem actualment en aquestes espècies és un vestigi de les necessitats evolutives del passat, i una de les possibles causes de la seva distribució regressiva actual (Galmés *et al.*, 2010).

En treballs posteriors s'han analitzat les particularitats funcionals de determinats endemismes. Així, es pogué establir que *Lysimachia minoricensis* J.J.Rodr., espècie extinta en la natura, no presentava cap tipus d'anomalia funcional pel que fa a la seva fotosíntesi, respiració i resposta a la sequera, havent de cercar-se les causes de la seva extinció en altres

factors (Galmés *et al.*, 2007e). En un altre estudi, s'observà que la varietat glabra de la didalera *Digitalis minor* L. var. *palaui* (Garcias Font & Marcos) Hinz & Rosselló, presenta un desavantatge front de la seva parenta tomentosa, *D. minor* var. *minor*, que consisteix en una major inhibició del metabolisme en resposta a un excés de radiació (Galmés *et al.*, 2007f). Una altra espècie que hem estudiat amb detall és *Rhamnus ludovici-salvatoris*, la qual presenta nombrosos desavantatges funcionals en relació a *R. alaternus*, entre ells una menor capacitat germinativa i de reclutament, un menor creixement inicial i unes majors taxes de respiració (Gulías *et al.*, 2002, 2004; Traveset *et al.*, 2003). Recentment, amb col·laboració amb el Dr. Eduardo Arcoverde de Mattos, de la Universitat Federal de Rio de Janeiro, hem pogut confirmar encara un desavantatge més: la forma de la capçada de *R. ludovici-salvatoris* deixa passar molt menys la llum que la de *R. alaternus*, fins a l'extrem que dos terços de les fulles de *R. ludovici-salvatoris* es troben gairebé a les fosques tot el dia, essent per tant heterotròfiques (no sumen res al balanç de carboni de la planta: sols consumeixen). Una raresa a la natura, potser un atavisme d'aquells temps en què tenir un

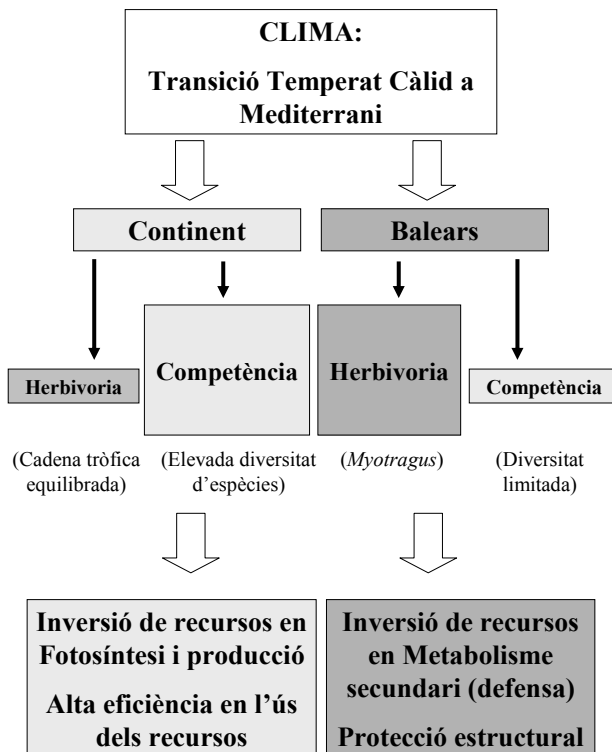


Fig. 3. Hipòtesi que explica perquè les espècies endèmiques de Balears presenten una menor eficiència fotosintètica en l'ús dels recursos, que explicaria en part la distribució regressiva d'algunes d'aquestes espècies en l'actualitat.

“extra” de fulles per a alimentar la voracitat del *Myotragus* podia ésser un avantatge ecològic. Aquests estudis vénen a confirmar que alguns endemismes presenten certs desavantatges funcionals. En canvi, *Medicago citrina* (Font Quer) Greuter, que habita petits illots als voltants de Cabrera i Eivissa, a més de les illes Columbretes, presenta una millor capacitat fotosintètica, eficiència en l’ús de l’aigua (aigua gastada per carboni fixat) i capacitat de creixement en condicions de sequera que *Medicago arborea* L., de més àmplia distribució (Lefi *et al.* 2004a, 2004b, 2012). El grup de recerca de la Dra. Catalina Cabot, també de l’àrea de Fisiologia Vegetal a la nostra Universitat, ha demostrat que *M. citrina* també presenta una millor maquinària molecular per a fer front a l’excés de sal al sòl (Sibole *et al.* 2003a,b, 2005). No hi ha dubte que les dures condicions climàtiques en que habita aquesta espècie l’han feta evolucionar cap a una major eficàcia en l’ús dels escassos recursos disponibles.

Patrons de diversificació de caràcters funcionals

Estudiar un nombre elevat d’espècies té l’avantatge de poder explorar la diversitat o el rang existent en els valors de paràmetres fisiològics. Donat que la major part de la fisiologia vegetal s’ha centrat en l’estudi de plantes model (blat, tabac, *Arabidopsis*) i en un cert nombre de cultius, la diversitat explorada és petita. Aquest fet ha portat sovint a assumir que les variacions en determinats caràcters funcionals eren menors o inexistents. Un cas paradigmàtic és el del factor específic de l’enzim Rubisco, el primer i més important catalitzador de la fotosíntesi. L’enzim té una doble activitat carboxilasa - oxigenasa. La primera activitat consisteix en la fixació de l’àtom de carboni del CO₂ atmosfèric a una molècula orgànica per crear sucres, essent aquesta reacció la base de la major part de la producció primària del planeta. En canvi, l’activitat oxigenasa (el que es coneix com fotorrespiració) comporta una descarboxilació i, per tant, una pèrdua de biomassa, és a dir, contraresta la pròpia fotosíntesi. L’afinitat relativa de l’enzim pel CO₂ respecte a l’O₂ és el que s’anomena factor específic, i determina la proporció de processos de carboxilació respecte als d’oxigenació, és a dir, en quin percentatge de reaccions la Rubisco "s’equivoca" de substrat. Aquest factor específic és molt similar a les poques espècies de tipus fotosintètic C₃ on s’havia estudiat, per la qual cosa s’havia assumit que era constant. En aquest sentit, la troballa de Galmés *et al.* (2005b) de que el factor específic, en un conjunt de plantes mediterrànies totes de tipus C₃, pot variar fins en un 30%, fou de gran rellevància. En primer lloc perquè l’especificitat de l’enzim depèn marcadament de la xericitat de l’hàbitat que ocupa cada espècie, la qual cosa indica que la xericitat ha exercit de factor de pressió evolutiva sobre la Rubisco, i que les variacions en el factor específic de l’enzim són adaptatives. A més, un estudi posterior, va permetre determinar que l’adaptació de la Rubisco a ambients xèrics consistia fonamentalment amb una adaptació a baixes concentracions de CO₂ al lloc de carboxilació a l’estroma cloroplàstic (Galmés *et al.*, 2011a). Aquest fet ens aporta un nou coneixement sobre la història natural d’aquestes espècies i la forma en que evolucionen i, a més, obre les portes a poder obtenir plantes amb major eficiència fotosintètica. Per altra banda, qüestiona les estimacions de les tendències de la concentració de CO₂ en un context de canvi climàtic, atès que el paper dels boscos i altres ecosistemes terrestres com a embornals de carboni s’ha estimat en base a un factor específic de la Rubisco constant per a totes les espècies. En aquest estudi es posà de manifest que algunes espècies del gènere *Limonium* mostraven les més altes afinitats de la

Rubisco per al CO₂, i actualment hi ha diverses empreses biotecnològiques i grups de recerca intentant expressar la Rubisco de *Limonium gibertii* (Sennen) Sennen en plantes d'interès agrícola, amb la finalitat de millorar la seva producció, particularment a zones àrides.

En altres treballs del grup s'ha explorat la diversificació d'altres caràcters funcionals, tals com la conductivitat hidràulica de les plantes (Galmés et al., 2007a), la conductància del mesòfil o facilitat de difusió del CO₂ dintre de les fulles (Galmés et al., 2007b; Flexas et al., 2008) o l'eficiència en l'ús de l'aigua (Medrano et al., 2009).

Patrons d'evolució de caràcters fisiològics

La diversificació de caràcters funcionals, quan s'estudia en espècies molt properes filogenèticament, permet esbrinar tendències en l'evolució d'aquests caràcters. En aquest sentit, un estudi encara no publicat en diferents poblacions de l'endèmica *Crepis triasii* (Cambess.) Nyman, en col·laboració amb Miquel Riba i Maria Mayol del CREA, ens ha permès observar com la població de Cabrera, la més xèrica de les estudiades i la més allunyada genèticament, mostra de forma constitutiva una millor eficiència fotosintètica en l'ús de l'aigua basada en una modificació de la conductància del mesòfil, suggerint un patró evolutiu. En treballs en col·laboració amb el grup d'Eustàquio Gil del CITA, hem observat diferències en la capacitat fotosintètica en espècies properes dels gèneres *Quercus* (Peguero-Pina et al., 2009) i *Abies* (Peguero-Pina et al., 2011). En aquest segon cas, novament les diferències entre *Abies alba* Mill. i *Abies pinsapo* Boiss. són degudes bàsicament a variacions en la conductància del mesòfil. La importància d'aquest caràcter, així com de la Rubisco, ens ha portat en l'actualitat a desenvolupar projectes centrats en estudiar els patrons d'evolució d'aquests caràcters. Així, ara mateix s'estan realitzant estudis comparatius en filogènies a gran escala (des de molses i falgueres fins a gramínies, passant per fanerògames basals) així com en gèneres específics, com *Quercus* i *Limonium*, o famílies com les Orchidaceae, Bromeliaceae i Solanaceae. Dintre d'aquest darrer grup, en un estudi a nivell monoespècífic a tomàtiga (*Solanum lycopersicum* L.), hem observat com la "tomàtiga de ramellet" es diferencia d'altres cultivars en molts dels caràcters funcionals estudiats (Galmés et al., 2011b), fins al punt de que una filogènia probable basada exclusivament en caràcters funcionals revela un arbre similar al que cabria esperar basat en caràcters genètics i/o morfològics. En aquest sentit, fruit de la col·laboració establerta al 2011 amb Chris Muir i Leonie Moyle, de la Universitat d'Indiana (EEUU), s'estan estudiant els factors morfològics, fisiològics i bioquímics guanyats i perduts a la tomàtiga cultivada respecte de les tomàtigues silvestres (*Solanum* sect. *Lycopersicon*) i que permeten la domesticació de la tomàtiga.

Espècies autòctones com a indicadors ecològics

La resposta fisiològica de les plantes a les variacions ambientals pot servir d'indicador del funcionament de l'ecosistema. En aquest sentit, els isòtops estables són una eina d'elevada utilitat. Per exemple, la proporció de carboni pesat (¹³C) respecte al més abundant a la biomassa de les plantes (¹²C), depèn essencialment del tipus fotosintètic de la planta (C₄, com el blat de moro; o C₃, com la majoria d'espècies autòctones de Balears) i del grau d'obertura estomàtica durant la fixació fotosintètica del carboni. Els estomes són les

comportes per les quals no tan sols entra el CO₂ durant la fotosíntesi, sinó per on, a la vegada, surt l'aigua transpirada. Per aquest motiu, els estomes es troben més oberts quan les plantes tenen major disponibilitat hídrica i més tancats quan menys aigua hi ha, fixant-se el ¹³C en proporció diferent en cada cas. D'aquesta manera, la concentració relativa de ¹³C a la biomassa vegetal és un indicador indirecte de la disponibilitat d'aigua a la zona. Ja en el més antic dels estudis aquí esmentats (Jonasson *et al.*, 1997) observàrem una bona correlació entre el contingut en ¹³C a *Pistacia lentiscus* (tipus fotosintètic C₃) i la precipitació mitjana anual a la zona de mostreig, amb una sola excepció: al Cap Salines, l'indret amb menor precipitació de tots els estudiats, la concentració de ¹³C corresponia a la del lloc amb major disponibilitat d'aigua. Una inspecció ocular de la zona i de l'aspecte de la vegetació en comparació amb les zones pròximes mostrava clarament que les arrels d'aquelles plantes havien trobat una veta d'aigua dolça freàtica, independitzant-se en certa manera de la precipitació per a l'obtenció de l'aigua necessària per a les seves funcions vitals. Aquesta observació, juntament amb la ubiqüitat de *P. lentiscus* arreu de Mallorca, ens ha portat a la idea, que actualment s'està començant a dur a terme, de realitzar un mapa de la disponibilitat hídrica de l'illa basat amb les determinacions del contingut en ¹³C en la massa seca de fulles d'aquesta espècie, recollides arreu del territori.

Corol·lari

Aquest ha estat un petit resum de la nostra activitat naturalista, com a grup d'investigació, des del punt de vista de la fisiologia vegetal. Potser alguns ho puguin considerar un enfocament atípic o fins i tot "no naturalista". Però tant de bo serveixi per a animar a tots els naturalistes de qualsevol especialitat a no refusar les disciplines científiques més allunyades de la seva especialitat, sinó a establir-ne llaços i col·laboracions, així com als científics dels diferents camps a sentir-se també naturalistes i aportar, des de noves perspectives que segur que seran enriquidores, el seu granet d'arena al coneixement de la nostra Història Natural. Que per culpa de la fragmentació de les disciplines científiques no es pugui seguir dient, com deia Ramón y Cajal, "Al carro de la cultura española le falta la rueda de la ciencia".

Can a plant physiologist be considered a naturalist?

Jaume FLEXAS, Miquel Àngel CONESA, Alexander GALLÉ, Jeroni GARMÉS, Xavier GULÍAS, Miquel RIBAS-CARBÓ i Hipólito MEDRANO

Research Group on Plant Biology under Mediterranean Conditions
Universitat de les Illes Balears
Carretera de Valldemossa km 7,5. 07122-Palma de Mallorca
E-mail: jaume.flexas@uib.es

Plants are good to look at, they're interesting to study, and they don't bore you byunwished-for conversation.

Edward F. Benson (Naboth's vineyard, 1924)

Wikipedia says of Plant Physiology: "Plant physiology is a subdiscipline of botany devoted to the study of the functioning of organs and plant tissues". Its description of Natural History is: "It is a term whose definition is problematic, since the various disciplines addressing it in a different way". But it dares to say of the Natural History Societies: "National, regional and local associations in charge of registration of birds, mammals, insects, and plants. Often, they include sections devoted to registration of microscopic life and geology".

It is clear that defined like this, these two disciplines have little in common. They would be complementary, at most: Natural History is responsible for the record, catalog, Physiology of functioning of organs and tissues. The Natural History contemplates the outside of organisms and Physiology their interior. That being said, it is also true, as one of us had the opportunity to discover and present in the occasion of its Century, that Charles Darwin, one of the most eminent naturalists in history, showed a predilection for aspects of nature and plants that today would be considered to the study of Plant Physiology, such as the movement of plants and their stimuli, fertilization, composition of cellular organelles, etc. (Flexas, 2010). On the other hand, his son Francis is unanimously regarded as one of the founders of this branch of science. It should also be said that, at present, physiology and other disciplines that focus on performance, often record and catalogue. A well-known Spanish plant molecular biologist said, not long ago at a conference at IMEDEA, that "those who analyze the expression of thousands of genes using DNA microarrays are merely naturalists with very modern and very expensive tools": They study gens, yes, and not the organism as a whole, but what they do with these genes is essentially to record them

and to catalog them and use them at once to record and classify organisms. On the other side, all members of the Society of Natural History of the Balearic Islands have in mind that the catalog record and naturalistic tasks are essential for understanding the functional aspects, and we can almost say that the observation is the basis of any hypothesis of all science. Not in vain, the "catalogues" of some of the most illustrious members of our Society have been momentous for understanding functional aspects of relevance, like the collection of fossils from Joan Cuerda, allowing greatly understanding of the Mediterranean coastal dynamics during the Quaternary; or the micropaleontological observations of Guillem Colom, with its implications for understanding the processes of marine sedimentation. All these facts should tell us something: that perhaps it makes no sense trying to rip science in disciplines and subdisciplines, in scientific sections and "ghettos"; in categories and more "categories", but only to join forces to try to better understand, with all the tools that we have the fascinating history of our environment and life. The same spirit of knowledge that was the only engine that Darwin, Colom or Cuerda, regardless of the tools they had started all those scientific subdisciplines you want.

Thus, we affirm unequivocally: it is clear that a plant physiologist can be considered a naturalist! Also it may be a geneticist! and a biochemist! and a physicist! Any scientist who aspires to put a grain of sand to better understand, from any perspective, the complexity of the nature that surrounds us. It must be said, though, that almost all members of the Research Group on Plant Biology under Mediterranean Conditions were naturalists before physiologists. The first publications of some of its members, consisting of findings and observations of botanical nature or even zoological, so testify (Barrado i Flexas, 1997; Barceló *et al.*, 1999; Alomar i Conesa, 2004; Molins *et al.*, 2007). Hence certainly our tendency to focus on aspects of the natural history of the vegetation of the Balearic Islands through the eyes of physiology, which has already been recognized by this Society with the Bartomeu Darder Award in 2005 for the article "*Relationship between maximum leaf photosynthesis, nitrogen content and specific leaf area in Balearic endemic and non-endemic Mediterranean species*", by Gulías *et al.* (2003). This review aims to be a short summary of the most naturalistic trajectory of the plant physiologists of this research group and their interactions with other naturalists and other scientific disciplines.

The Research Group on Plant Biology under Mediterranean Conditions

The Research Group on Plant Biology in Mediterranean Conditions, led by Hipólito Medrano, was established in 2002, starting from a base of researchers from the areas of Botany and Plant Physiology of the UIB, that has been spreading slowly to other researchers and subjects (a list of current members is available on the website: <http://www.uib.es/depart/dba/plantphysiology/bioplantmed/index.html>). Previously, the research group of Dr. Medrano was focused on two of those lines which are still basic research lines of the group: the physiology and, above all, the ecophysiology of crops and model plants. However, years before to the official constitution of the group, there were contacts and collaborations with a number of researchers interested in the biology of native species or endemic vegetation (Fig. 1). In was key the sabbatical stay at our university of Dr. Sven Jonasson, from the Department of Ecology of the University of Copenhagen.

With Dr. Jonasson a study on the ecophysiology and functional ecology of the mastic tree (*Pistacia lentiscus* L.) was initiated, which later was continued by Xavier Gulías and Jaume Flexas with the collaboration of Maurici Mus, from the Botany area, who later became a member of the research group. Another important collaboration began in the late 90's was with Dr. Anna Traveset, of the IMEDEA, a recognized specialist in reproductive ecology and mutualisms.

The result of this collaboration was the Ph. D. Thesis of Xavier Gulías focused on the reproductive ecology and the ecophysiology of buckthorns (*Rhamnus alaternus* L. and *R. ludovici-salvatoris* Chodat), co-directed by Anna Traveset and Hipólito Medrano (Gulías, 2004).

Also, as a result of collaborations with Maurici Mus and Anna Traveset, new contacts and shared interests were established with other researchers such as Miquel Riba i Maria Mayol, specialists in ecology and evolution from the CREAM, or Josep Antoni Rosselló, molecular biologist and botanist specializing in Balearic endemic, from the University of Valencia. Meanwhile, contacts were also established with an international consortium of experts in functional ecology, led by Drs. Mark Westoby and Ian Wright of Macquarie University (Australia) and Peter Reich of the University of Minnesota, among others. All these interactions were the germ of what would be the third major line of research of the plant physiology section of the group (some researchers of the group focus on botanical studies and others on agronomic studies): the ecophysiology of natural vegetation and especially of the Balearic Islands, which can be summarized in the five fields that are reviewed in Fig. 1 and below.

Functional characteristics of the Mediterranean vegetation

What we understand by functional characteristics refers to *internal* factors, not visible morphologically, which can be determined by analytical techniques, either indirect, or destructive. We refer to parameters such as specific leaf weight, which indicates the relationship between biomass and area, the content of nitrogen or phosphorus, the water status of tissue (either water *content* or the *energy* that retains it in this tissue, which is known as water potential), etc... but, above all, aspects related to the two basic components of primary metabolism: photosynthesis and respiration. The basic layout of reasoning and analysis that follows is shown in Fig. 2. Basically, the primary metabolism determines the options for growth, since the material necessary for this growth is mainly obtained autotrophically by photosynthesis, while respiration causes a loss of carbon (sugar) needed to obtain energy for metabolic processes. Thus, the rates of CO₂ assimilation in photosynthesis and carbon loss in respiration determine the carbon balance, which is the same as saying the net accumulated biomass available for growth. This growth, according to which organs of the plant is assigned determines the flowering, the fructification, the exploration of the soil profile or land occupation and, therefore, competition with other species: In short, the efficient use of available resources (water, nutrients, light) and ecological success. However, these rates of photosynthesis and respiration are variable, depending on evolutionary factors (adaptive or not) and structural (eg distribution and surface of the leaves in the canopy), environmental factors (in our environment mainly drought, excess radiation and temperature extremes) and the processes of acclimation to

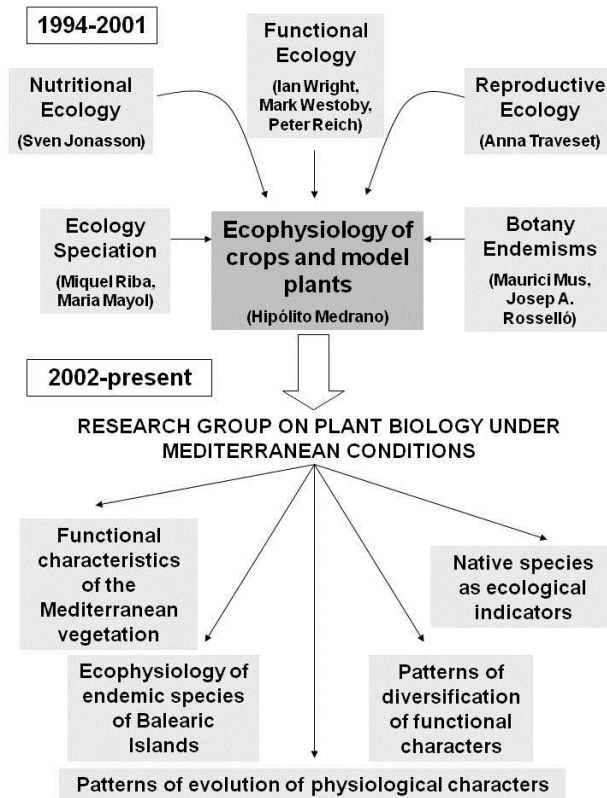


Fig. 1. Outline of the evolution of the more naturalistic studies based on plant physiology by the Research Group on Plant Biology under Mediterranean Conditions, created in 2002.

these factors that plants are able to develop, as well as all kinds of biotic stresses (herbivory, competition, anthropogenic influences). Therefore, the study of physiological characters related to photosynthesis and respiration in variable environmental conditions (ecophysiology) is our naturalistic approach to knowledge of plants and their relationship with the environment in which they live.

Within this block of studies on the functional characteristics of the Mediterranean vegetation, initiated with the aforementioned early work with Dr. Jonasson on the functional characterization of *Pistacia lentiscus* (Jonasson *et al.*, 1997; Flexas *et al.*, 2001), fall tracking annual and interannual variations in the rate of photosynthesis in several species dominating the landscape (Gulías *et al.*, 2009) or the study of the response to drought in various species belonging to various functional groups (Gulías *et al.*, 2002; Galmés, 2009; Galmés *et al.*, 2005a, 2006, 2007a,b,c,d, 2011a; Peguero-Pina *et al.*, 2008; Gallé *et al.*, 2011; Varone *et al.*, 2012). Much of this work constitute the body of the thesis of Jeroni Galmés (Galmés, 2006), and allowed to establish new collaborations with many prestigious national and international groups, such as of Dr. Eustaquio Gil, from the "Unitat

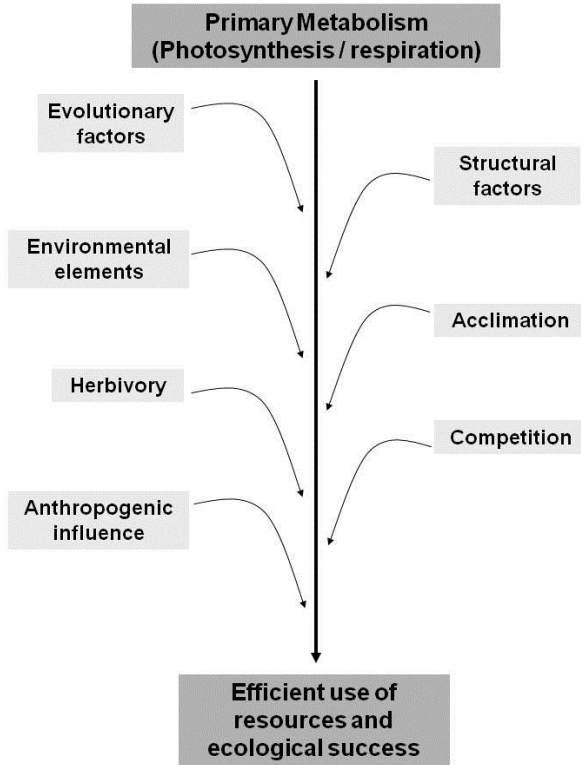


Fig. 2. Diagram of the relationship between the primary metabolism of plants and their ecological success, with the main factors that interfere.

de Recursos Forestals del Centre d'Investigació i Tecnologia Agroalimentària (CITA)" of Aragón (Spain), of Dr. Ülo Niinemets, University of Tartu (Estònia), or the group of Loretta Gratani from the University de La Sapienza in Rome (Italy). The main contributions these studies have determined are, firstly, that the answers depend strongly on the age of the plants and the interactions between different environmental factors, and moreover, that the answers depend more on the functional group than the phylogeny of the species. Thus, herbaceous plants have the highest photosynthetic rates and growth during the rainy season, but lose their photosynthetic structures in summer (escaping strategy to drought), deciduous and semideciduous shrubs also have high rates in the favorable period but they reduce them strongly during summer (tolerant strategy), while trees and evergreen sclerophyllous shrubs have the lowest rates in the favorable period but also maintain the highest rates in summer (avoiding strategy). Thus, different strategies allow different species live together without getting into too high a degree of competition between them. These studies also allowed to predict greater success of trees and evergreen sclerophyllous shrubs in a scenario of increased atmospheric CO₂ (Niinemets *et al.*, 2011). It looks like as if there are no functional characteristics typical of Mediterranean plants, but that these

response patterns are common in plants from different biomes (Galmés *et al.*, 2012). This became evident when our data was combined with a consortium of international data from different biomes. It was observed, for example, that for a certain availability of nitrogen in the leaves, or some specific leaf weight, corresponds a given rate of photosynthesis, regardless of the type of plant, the biome etc. This finding was published in the journal *Nature* (Wright *et al.*, 2004) for its implications on the dynamics of ecosystems on a global scale.

Ecophysiology of endemic species of the Balearic Islands

Despite the generality of the functional relationships described (Wright *et al.*, 2004), a more detailed analysis revealed that many endemic species to Mallorca and Menorca deviated significantly from this generality. Thus, for a certain availability of nitrogen in the leaves, or certain specific leaf weight, endemic species have lower photosynthetic rate (and therefore growth) than Mediterranean species of wider distribution (Gulías *et al.*, 2003). This has been interpreted under the particular environmental conditions in which many of these species evolved, characterized by strong pressure of herbivory (as populations of *Myotragus balearicus* proliferated due to the lack of predators) and less competition with other plants than in the continent (Fig. 3). These conditions will not favor the resource investment in structures that optimize photosynthesis and rapid growth, but rather in defense substances and structures derived from secondary metabolism. What we see now in these species is a vestige of the evolutionary needs of the past, and one of the possible causes of the present regressive distribution (Galmés *et al.*, 2010).

In subsequent work we have analyzed the functional characteristics of certain endemisms. Thus, it could be established that *Lysimachia minoricensis* J.J.Rodr., a extinct species in nature, did not present any functional anomaly regarding to its photosynthesis, respiration and response to drought, having to look up the causes of extinction in other factors (Galmés *et al.*, 2007e). In another study, it was observed that the hairless variety of *Digitalis minor* L. var. *palaui* (Garcias Font & Marcos) Hinz & Rosselló, presents a disadvantage in front of her relative tomentosa, *D. minor* var. *minor*, consisting of a greater inhibition of metabolism in response to excessive radiation (Galmés *et al.*, 2007f). Another species that we studied in detail is *Rhamnus ludovici-salvatoris*, which presents several functional disadvantages in relation to *R. alaternus*, including a lower germination and recruitment capacity, lower initial growth and higher rates of respiration (Gulías *et al.*, 2002, 2004; Traveset *et al.*, 2003).

Recently, in collaboration with Dr. Arcoverde Eduardo de Mattos, from the Federal University of Rio de Janeiro, we could confirm one more disadvantage: the shape of the canopy of *R. ludovici-salvatoris*, lets less light to go through its canopy than that of *R. alaternus*, to the extent that two thirds of the leaves of *R. ludovici-salvatoris* are almost in the dark all day, therefore being heterotrophic (do not add anything to the carbon balance of the plant: just consume). A rarity in nature, perhaps an atavism of those times when having an "extra" of leaves to feed the greed of *Myotragus* could have been an ecological advantage. These studies confirm that some endemisms present some functional disadvantages. On the other hand *Medicago citrina* (Font Quer) Greuter, that inhabits small islands around Cabrera and Ibiza, in addition to the Columbretes Islands, presents a better photosynthetic capacity, water use efficiency (water spent for carbon fixed) and growth

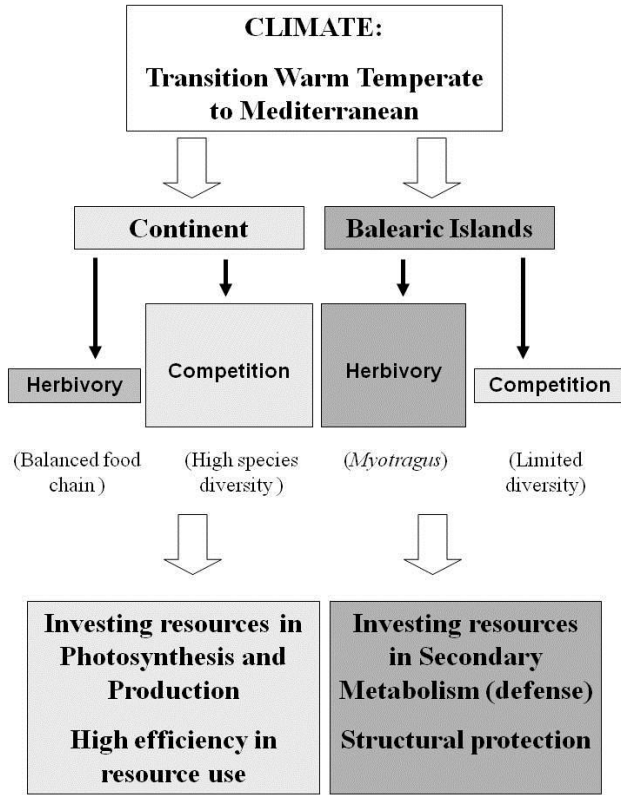


Fig. 3. Hypothesis explaining why endemic species to the Balearic Islands have lower photosynthetic efficiency in their use of resources, which could partly explain the regressive distribution of some of these species at present.

capacity under drought than *Medicago arborea* L., of wider distribution (Lefi *et al.*, 2004a, 2004b, 2012). The research group of Dr. Catalina Cabot, also of the area of Plant Physiology at our University, has shown that *M. citrina* also presents a better molecular machinery to cope with excess salt in soil (Sibole *et al.*, 2003a,b, 2005). There is no doubt that the harsh climatic conditions in which this species inhabits has made it to evolve towards more efficient use of the scarce resources available.

Patterns of diversification of functional characters

Studying a large number of species has the advantage of allowing to explore the diversity or the existing range in the values of physiological parameters. Since a large portion of plant physiology has focused on the study of model plants (wheat, tobacco, *Arabidopsis*) and a number of crop, the diversity explored is small. This has often led to assume that variations in certain functional characters were minor or nonexistent. A paradigmatic example is that of the specificity factor of the enzyme Rubisco, the first and

most important catalyst of photosynthesis. This enzyme has a double activity carboxylase-oxygenase. The first activity consists in fixing the carbon atom of atmospheric CO₂ into an organic molecule to create sugars, this reaction being the basis of most of the planet's primary production. In contrast, the oxygenase activity (which is known as photorespiration) entails decarboxylation and therefore a loss of biomass, and therefore, offsetting its own photosynthesis. The relative affinity of the enzyme to CO₂ with respect to O₂ is called the specificity factor, and determines the ratio of carboxylation processes with respect to those of oxygenation, ie, in what percentage of reactions Rubisco uses the "wrong" substrate. This specificity factor is very similar to the few C3 photosynthetic species where the specificity factor was studied, by what it was assumed that it was constant. In this sense, the finding of Galmés *et al.* (2005b) that the specificity factor in a range of Mediterranean plants, all of type C3, can vary by up to 30%, was of great significance. First, because the specificity of the enzyme depends markedly on the xericity of the habitat occupied by each species, which indicates that xericity has played a factor of evolutionary pressure on Rubisco, and those variations in the specificity factor of the enzyme are adaptive. In addition, a later study determined that the adaptation of Rubisco to xeric environments was mainly due to an adaptation to low concentrations of CO₂ in the place of carboxylation at the chloroplast stroma (Galmés *et al.*, 2011a). This gives us new knowledge about the natural history of these species and how they evolve and also opens the door to the possibility of obtaining plants with higher photosynthetic efficiency. On the other hand, it questions the estimates of trends in the concentration of CO₂ in the context of climate change, since the role of forests and other terrestrial ecosystems as carbon sinks has been estimated based on a specificity factor of Rubisco constant for all species. This study showed that some species of the genus *Limonium* showed the highest affinity of Rubisco for CO₂, and there are several biotechnology companies and research groups trying to express Rubisco from *Limonium gibertii* (Sennen) Sennen in plants of agricultural interest, in order to improve their production, particularly in arid areas. Other works of the group have explored the functional diversification of other characters, such as hydraulic conductivity of the plants (Galmés *et al.* 2007a), mesophyll conductance or the diffusion of CO₂ inside the leaves (Galmés *et al.*, 2007b; Flexas *et al.*, 2008) or its water use efficiency (Medrano *et al.*, 2009).

Patterns of evolution of physiological characters

Diversification of functional characters, when studied in species phylogenetically close, lets find out trends in the evolution of these characters. In this regard, a study not yet published in different populations of the endemic *Crepis triasii* (Cambess.) Nyman, in collaboration with Miquel Riba i Maria Mayol from CREAM, allowed us to observe how the population of Cabrera, with the highest xericity and the most distant genetically, shows constitutively a better photosynthetic efficiency in its water use based on a modification of its mesophyll conductance, suggesting an evolutionary pattern. Research in collaboration with the group of Dr. Eustàquio Gil from CITA, we have observed differences in the photosynthetic capacity of species close to the genus *Quercus* (Peguero-Pina *et al.*, 2009) and *Abies* (Peguero-Pina *et al.*, 2011). In the latter case, again differences between *Abies alba* Mill. and *Abies pinsapo* Boiss. are due basically to variations of its mesophyll

conductance. The importance of this character, as well as Rubisco, has brought us to develop projects focused on studying the patterns of evolution of these characters. So, at present, comparative studies on large-scale phylogenies (from mosses and ferns to grasses, including basal phanerogams) and in specific genus, such as *Quercus* and *Limonium*, or families such as Orchidaceae, Bromeliaceae and Solanaceae are being conducted. Within the last group, in a monospecific study of tomatoes (*Solanum lycopersicum* L.), we observed that the "Ramellet" tomato differs from other cultivars in many of the functional characters studied (Galmés *et al.*, 2011b), to the extent that a probable phylogeny based solely on functional characters reveals a tree similar to that expected based on genetic and / or morphological characters. In this sense, thanks to the collaboration established in 2011 with Chris Muir and Dr. Leonie Moyle, from Indiana University (USA), we are studying the morphological, physiological and biochemical factors lost and gained in the cultivated tomato with respect to wild tomatoes (*Solanum* sect. *Lycopersicon*) which will allow the domestication of tomato.

Native species as ecological indicators

The physiological response of plants to environmental variations can serve as indicator of ecosystem functioning. In this sense, stable isotopes are a very useful tool. For example, the ratio of heavy carbon (^{13}C) with respect to the most abundant in the plant biomass (^{12}C), essentially depends on the type of plant photosynthesis (C4, such as corn, or C3, as most of native species of the Balearic Islands) and the degree of stomatal opening during carbon fixation by photosynthesis. Stomata are the gates through which not only enters the CO_2 during photosynthesis, but also where transpired water exits. For this reason, the stomata are open when most plants have greater water availability and more closed when less water is available, fixing different proportions of ^{13}C in each case. Thus, the relative concentration of ^{13}C in plant biomass is an indirect indicator of water availability in the area. Already in the earliest studies mentioned above (Jonasson *et al.* 1997), we observed a good correlation between the ^{13}C content in *Pistacia lentiscus* (C3 photosynthetic type) and the annual average rainfall of the sampling area, with one exception: "Cap Salines", the place with less precipitation of all studied, the concentration of ^{13}C corresponded to the site with greater water availability. A visual inspection of the area and the appearance of the vegetation compared to surrounding areas clearly showed that the roots of those plants had found a vein of fresh ground water, becoming independent in some way of the precipitation to obtain water for their vital functions. This observation, coupled with the ubiquity of *P. lentiscus* anywhere in Mallorca, has led us to the idea, which now is starting to be performed, of creating a map of water availability of the island based on the determinations of the ^{13}C content in dry mass of leaves of this species, collected around the territory.

Corollary

This is a short summary of our naturalistic activity, as a research group, from the standpoint of plant physiology. Perhaps some may consider it an atypical approach or even "not naturalistic". But hopefully it would serve to encourage all naturalists in any discipline not to deny scientific disciplines away from his specialty, but to establish ties and

collaborations, as well as scientists from different fields to feel also naturalistic and bring, from new perspectives that will certainly be enriching, their grain of sand in our knowledge of Natural History. That because of the fragmentation of scientific disciplines we shouldn't keep saying, as Ramon y Cajal said, "The carriage of the Spanish culture lacks the wheel of science"

References

- Alomar, G. i Conesa M.À. 2004. Mapa de Vegetació del Parc Natural de la Península de Llevant. *Boll. Soc. Hist. Nat. Balears*, 47: 121-130.
- Barceló, R, Flexas, J, Gulías, X i Moreno, J.L. 1999. Contribució al coneixement de la flora i fauna del fons marí de Cala Rafeubetx (SW de Mallorca, Illes Balears). *Boll. Soc. Hist. Nat. Balears*, 42: 15-26.
- Barrado, M i Flexas, J. 1997. Nota sobre la distribució actual i hàbitat de *Melaraphe punctata* (Gmelin, 1789) (Mollusca, Gastropoda) a Mallorca. *Boll. Soc. Hist. Nat. Balears*, 40: 41-49.
- Benson, E.F. 1924. *Expiation and Naboth's Vineyard*. New York, Doran.
- Flexas, J. 2010. La biologia de les plantes: un vessant poc conegut de Charles Darwin. In: Rosselló, J. i Pons, G.X. (eds.). *Charles Darwin o l'Evolucionisme Intel·ligent. Commemoració de l'Any Darwin a les Illes Balears*. Estudis Balearics 96/97: 83-102.
- Flexas, J., Ribas-Carbó, M., Díaz-Espejo, A., Galmés, J. i Medrano, H. 2008. Mesophyll conductance to CO₂: current knowledge and future prospects. *Plant Cell Environ.*, 31: 602-621.
- Gallé, A., Florez-Sarasa, I., El Aououad, H. i Flexas, J. 2011. The Mediterranean evergreen *Quercus ilex* and the semi-deciduous *Cistus albidus* differ in their leaf gas exchange regulation and acclimation to repeated drought and re-watering cycles. *J. Exp. Bot.*, 62: 5207-5218.
- Galmés, J., Cifre, J., Medrano, H. i Flexas, J. 2005a. Modulation of relative growth rate and its components by water stress in Mediterranean species with different growth forms. *Oecologia*, 145: 21-31
- Galmés, J., Conesa, M.À., Ochogavía, J.M., Perdomo, J.A., Francis, D.M., Ribas-Carbó, M., Savé, R., Flexas, J., Medrano, H. i Cifre, J. 2011b. Physiological and morphological adaptations in relation to water use efficiency in Mediterranean accessions of *Solanum lycopersicum*. *Plant Cell Environ.*, 34: 245-260.
- Galmés, J., Flexas, J., Keys, A.J., Cifre, J., Mitchell, R.A.C., Madgwick, P.J., Haslam, R.P., Medrano, H. i Parry, M.A.J. 2005b. Rubisco specificity factor tends to be larger in plant species from drier habitats and in species with persistent leaves. *Plant Cell Environ.*, 28: 571-579.
- Galmés, J. 2006. *Ecophysiological traits and their responses to drought in species from the Balearic Islands with different growth forms*. Tesi doctoral. UIB. Inèdit.
- Galmés, J. 2009. *Ecophysiology of Mediterranean plants*. VDM Verlag. Saarbrücken (Germany) ISBN: 978-3639134919
- Galmés, J., Conesa, M.À., Cifre, J., Gulías, J., Medrano, H., Ribas-Carbó, M. i Flexas, J. 2010. Ecofisiología de las plantas endémicas de las Islas Baleares en el contexto Mediterráneo. *Ecosistemas*, 19: 10-23.
- Galmés, J., Flexas, J., Medrano, H., Niinemets, U. i Valladares, F. 2012. Ecophysiology of photosynthesis in semi-arid environments. In: Flexas, J., Loreto, F. i Medrano, H. (eds). *Terrestrial Photosynthesis in a Changing Environment. A molecular, physiological and ecological approach*: 448-464. Cambridge University Press. Cambridge. UK.
- Galmés, J., Abadía, A., Cifre, J., Medrano, H. i Flexas, J. 2007d. Photoprotection processes under water stress and recovery in Mediterranean plants with different growth forms and leaf habits. *Physiol. Plantarum*, 130: 495-510.

- Galmés, J., Abadía, A., Medrano, H. i Flexas, J. 2007e. Photosynthesis and photoprotection responses to water stress in the wild-extinct plant *Lysimachia minoricensis*. *Environ. Exp. Bot.*, 60: 308-317.
- Galmés, J., Medrano, H. i Flexas, J. 2007b. Photosynthetic limitations in response to water stress and recovery in Mediterranean plants with different growth forms. *New Phytol.*, 175: 81-93.
- Galmés, J., Medrano, H. i Flexas, J. 2007f. Photosynthesis and photoinhibition in response to drought in a pubescent (var. *minor*) and a glabrous (var. *palaui*) variety of *Digitalis minor*. *Environ. Exp. Bot.*, 60: 105-111.
- Galmés, J., Medrano, H., Savé, R. i Flexas, J. 2007a. Water relations and stomatal characteristics of Mediterranean plants with different growth forms and leaf habits: responses to water stress and recovery. *Plant Soil*, 290: 139-155.
- Galmés, J., Ribas-Carbó, M., Medrano, H. i Flexas, J. 2007c. Response of leaf respiration to water stress in Mediterranean species with different growth forms. *J. Arid Environ.*, 68: 206-222.
- Galmés, J., Ribas-Carbó, M., Medrano, H. i Flexas, J. 2011a. Rubisco activity in Mediterranean species is regulated by the chloroplastic CO₂ concentration under water stress. *J. Exp. Bot.*, 62: 653-665.
- Gulías, J., Traveset, A., Riera, N. i Mus, M. 2004. Critical stages in the recruitment process of *Rhamnus alaternus* L. *Ann. Bot.-London*, 93: 723-731.
- Gulías, J., Flexas, J., Abadía, A. i Medrano, H. 2002. Photosynthetic responses to water deficit in six Mediterranean sclerophyll species: possible factor explaining the declining distribution of *Rhamnus ludovici-salvatoris*, an endemic Balearic species. *Tree Physiol.*, 22: 687-698.
- Gulías, J. 2004. *Ecofisiología comparada de especies arbustivas endémicas y no endémicas de Baleares: Rhamnus ludovici-salvatoris vs. Rhamnus alaternus*. Tesis Doctoral. UIB. Inèdit.
- Gulías, J., Flexas, J., Mus, M., Cifre, J., Lefi, E., i Medrano, H. 2003. Relationship between maximum leaf photosynthesis, nitrogen content and specific leaf area in Balearic endemic and non-endemic Mediterranean species. *Ann. Bot.-London*, 92: 215-222.
- Gulías, J., Cifre, J., Jonasson, S., Medrano, H. i Flexas, J. 2009. Seasonal and inter-annual variations of gas exchange in thirteen woody species along a climatic gradient in the Mediterranean island of Mallorca. *Flora*, 204: 169-181.
- Jonasson, S., Medrano, H. i Flexas, J. 1997. Variation in leaf longevity of *Pistacia lentiscus* and its relationship to sex and drought stress inferred from leaf d¹³C. *Funct. Ecol.*, 11: 282-289.
- Lefi, E., Cifre, J. i Medrano, H. 2004a. Water uptake dynamics, photosynthesis and water use efficiency in field-grown *Medicago arborea* and *Medicago citrina* under prolonged Mediterranean drought conditions. *Ann. Appl. Biol.*, 144: 299-307.
- Lefi, E., Conesa, M.À., Cifre, J., Gulías, J. i Medrano, H. 2012. Dry matter allocation in *Medicago arborea* and *Medicago citrina* in response to drought and defoliation. *Crop Pasture Sci.*, 63: 179-189.
- Lefi, E., Gulías, J., Cifre, J., Ben Younes, M. i Medrano, H. 2004b. Drought effects on the dynamics of leaf production and senescence in fieldgrown *Medicago arborea* and *Medicago citrina*. *Ann. Appl. Biol.*, 144: 169-176.
- Medrano, H., Flexas, J. i Galmés, J. 2009. Water relations and stomatal characteristics of Mediterranean plants with different growth forms and leaf habits: responses to water stress and recovery. *Plant Soil*, 317: 17-29.
- Molins, A., Rosselló, J.A. i Conesa M.À. 2007. Caracterització i adequació per a la consulta de l'herbari personal de Llorenç Garcias i Font, dipositat a la Societat d'Història Natural de les Balears. *Boll. Soc. Hist. Nat. Balears*, 50: 87-113.
- Niinemets, U., Flexas, J. i Peñuelas, J. 2011. Evergreens favored by higher responsiveness to increased CO₂. *Trends Ecol. Evol.*, 26: 136-142.
- Peguero-Pina, J.J., Sancho-Knapik, D., Cochard, H., Barredo, G., Villarroya, D. i Gil-Pelegrin, E. 2011. Hydraulic traits are associated with the distribution range of two closely related Mediterranean firs, *Abies alba* Mill. and *Abies pinsapo* Boiss. *Tree Physiol.*, 31: 1067-1075.

- Peguero-Pina, J.J., Sancho-Knapik, D., Morales, F., Flexas, J. i Gil-Pelegrin, E. 2009. Differential photosynthetic performance and photoprotection mechanisms of three Mediterranean evergreen oaks under severe drought stress. *Funct. Plant Biol.*, 36: 453-462.
- Peguero-Pina, J.J., Morales, F., Flexas, J., Gil-Pelegrin, E. i Moyá, I. 2008. Photochemistry, remotely sensed physiological reflectance index and de-epoxidation state of the xanthophyll cycle in *Quercus coccifera* under intense drought. *Oecologia*, 156: 1-11.
- Sibole, J.V., Cabot, C., Michalke, W., Poschenrieder, C., Barceló, J. 2005. Relationship between expression of the PM H⁺-ATPase, growth and ion partitioning in the leaves of salt-treated *Medicago* species. *Planta*, 221: 557-566.
- Sibole, J.V., Cabot, C., Poschenrieder, C., Barceló, J. 2003a. Efficient leaf ion partitioning, an overriding condition for abscisic acid-controlled stomatal and leaf growth responses to NaCl salinization in two legumes. *J. Exp. Bot.*, 54: 2111-2119.
- Sibole, J.V., Cabot, C., Poschenrieder, C., Barceló, J. 2003b. Ion allocation in two different salt-tolerant Mediterranean *Medicago* species. *J. Plant Physiol.*, 160: 1361-1365.
- Traveset, A., Gulías, J., Riera, N. i Mus, M. 2003. Transition probabilities from pollination to establishment in a rare dioecious shrub species (*Rhamnus ludovici-salvatoris*) in two habitats. *J. Ecol.*, 91: 427-437.
- Varone, L., Ribas-Carbó, M., Cardona, C., Gallé, A., Medrano, H., Gratani, L. i Flexas, J. 2012. Stomatal and non-stomatal limitations to photosynthesis in seedlings and saplings of Mediterranean species pre-conditioned and aged in nurseries: Different response to water stress. *Environ. Exp. Bot.*, 75: 235-247.
- Wright, I., Reich, B., Westoby, M., Ackerly, M., Ackerly, D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P., Gulias, J., Hikosava, K., Lamont, B. (...) 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428: 821-827.