

LA DISPONIBILIDAD DE LUZ BAJO EL DOSEL DE LOS BOSQUES Y MATORRALES IBÉRICOS ESTIMADA MEDIANTE FOTOGRAFÍA HEMISFÉRICA

FERNANDO VALLADARES*

RESUMEN

La radiación disponible influye en numerosos procesos fisiológicos, morfogénicos y reproductivos de plantas y animales, y afecta de forma muy significativa al funcionamiento del ecosistema. Sin embargo, la información sobre la luz disponible en los ecosistemas ibéricos es muy escasa. Dado que la gestión del bosque es en buena medida la gestión de la luz, la comprensión de la luz como factor ecológico tiene directas aplicaciones prácticas. En este trabajo se presentan resultados sobre la intensidad de la radiación disponible en el sotobosque de 28 bosques y matorrales ibéricos estimada mediante el análisis de un mínimo de 50 fotografías hemisféricas, método que representa un buen compromiso entre precisión y esfuerzo de muestreo. La contrastada fisonomía de los matorrales y bosques estudiados dio lugar a un amplio rango de luminosidades en el sotobosque, con una radiación global en el sotobosque (GSF) entre un 3 y un 66% de la radiación disponible fuera del bosque. Se distinguieron tres grupos principales de formaciones significativamente diferentes en función de GSF: i) retamares y jarales con valores de GSF mayores o iguales al 50%, ii) abedulares, tejedas, acebedas y hayedos con valores de GSF iguales o inferiores al 10%, y iii) un grupo de formaciones intermedias con valores de GSF de un 10- 30% constituido por encinares, alcornocales en explotación, choperas, diversos tipos de matorral y pinares. En ningún caso el valor de GSF mínimo superó el 5%, indicando que aún en las formaciones más abiertas existen rincones oscuros. Los componentes indirecto o difuso y directo de la radiación estuvieron correlacionados con la radiación global total. Diversos rasgos no estudiados de la arquitectura del dosel de cada formación hizo que ni la cobertura ni la altura del dosel estuvieran claramente relacionadas con la radiación del sotobosque. Aunque la menor altura de los matorrales frente a los bosques dio lugar a sotobosques en general algo más luminosos, la relación altura-interceptación de radiación no fue significativa. Y lo mismo ocurrió con la cobertura, con la mayoría de las especies con coberturas comprendidas entre el 30 y el 70% dando lugar a un amplio rango de GSF. Las diferencias observadas en GSF se acentuaron cuando se calculó la radiación fotosintéticamente activa (PAR) disponible bajo el dosel de cada formación. Mientras en el sotobosque de abedulares y hayedos la radiación disponible en el solsticio de verano fue de apenas 1 mol de fotones por metro cuadrado y día, en las formaciones más abiertas de retamar fue de más de 27 moles de fotones por metro cuadrado y día, tanto como a cielo abierto en localidades atlánticas.

Palabras clave: Estructura del dosel, fotografía hemisférica, heterogeneidad lumínica, índice de área foliar (LAI), radiación directa, radiación difusa, radiación en el sotobosque.

* Instituto de Recursos Naturales. Centro de Ciencias Medioambientales. Consejo Superior de Investigaciones Científicas. Serrano 115 dpdo. 28006 Madrid.

Recibido: 29/08/2005.

Aceptado: 24/10/2005.

SUMMARY

Available radiation influence many physiological, morphogenetic and reproductive processes of plants and animals, and exerts a profound effect on ecosystem functioning. However, the information on the light available in Iberian ecosystems is scant. Since forest management is the management of light, understanding light as an ecological factor has direct practical applications. Results on the light available in the understory of 28 Iberian forests and shrublands are shown here. Understory light was estimated by hemispherical photography, a method that has been shown to be a good compromise between accuracy and sampling effort. The contrasting physiognomy of the forests and shrublands studied rendered a wide range of understory light, with a global site factor (GSF) spanning from 3 to 66% of the radiation available in the open. Three main groups could be distinguished according to GSF: i) shrublands of retam (woody legumes) and rockroses (*Cistus* sp.) with values of GSF greater or equal to 50%, ii) birch, yew, holly and beech forests with GSF values equal or lower than 10%, and iii) a group of forests and shrublands with GSF values of 10- 30% composed by Holm oak, cork oak, poplar and pine forests and a number of shrublands. Minimum values of GSF were never above 5%, indicating that there are very dark spots even in open shrublands. Indirect and direct radiation were correlated with global radiation. Canopy architecture traits not studied here were responsible for the weak relationship between canopy height and understory light. Although the lower height of shrublands when compared with forests was related to somewhat brighter understories, the relationship height-GSF was not significant. And the same applied to cover, with most shrublands and forests having covers between 30 and 70% given raise to a very wide range of GSF values. Differences observed in GSF became greater when the photosynthetically active radiation (PAR) available under each canopy was calculated. While in the understory of beech and birch forests, available PAR during the summer solstice was only 1 mol of photons per square metre and day, in the open retam shrublands it was over 27 moles of photons per square metre and day, as much as in the open at Atlantic sites.

Key words: Canopy structure, diffuse radiation, direct radiation, hemispherical photography, leaf area index (LAI), light heterogeneity, understory light.

INTRODUCCIÓN

Las características de la radiación que llega a un determinado lugar influyen en numerosos procesos fisiológicos, morfológicos y reproductivos de plantas y animales, y afecta de forma muy significativa al funcionamiento general del ecosistema (KOHEN *et al.*, 1995). Por ejemplo, la intensidad lumínica promedio es un componente muy importante del nicho de regeneración de las plantas (CANHAM *et al.*, 1994; KOBE, 1999). La radiación desencadena diversos procesos evolutivos en los que entran en juego desde la adaptación a la radiación media disponible hasta la coevolución entre animales y plantas o parásitos y huéspedes, pasando por la plasticidad para acomodarse a los cambios de la radiación (VALLADARES, 2001). Además, la luz es el factor abiótico más variable

en el tiempo y en el espacio (PEARCY, 1999) y el análisis de esta variabilidad, así como de sus causas y consecuencias, supone una de las mejores aproximaciones al estudio de la luz como factor ecológico y evolutivo (VALLADARES, 2003; 2004a).

Hay cuatro rasgos de la radiación que tienen especial relevancia ecológica y evolutiva: la intensidad, la calidad o espectro, la direccionalidad, y la distribución en el tiempo y en el espacio (CANHAM *et al.*, 1990; VALLADARES, 2003). La radiación en condiciones naturales es muy variable para todos estos factores y es la propia vegetación, en general, una de las principales causas de esta variabilidad (CANHAM *et al.*, 1994; NICOTRA *et al.*, 1999). En este trabajo nos centraremos en la intensi-

dad promedio de la radiación del sotobosque en formaciones ibéricas contrastadas, pero la intensidad se correlaciona con los demás rasgos de la radiación, por lo que resulta necesario comprender las implicaciones de estos rasgos y su variabilidad natural. En lo que se refiere al espectro, la luz que llega al sotobosque puede ser de hasta cinco colores diferentes (ENDLER, 1993). Lo más habitual es que la radiación filtrada y reflejada por las hojas del dosel se enriquezca en verde y se empobrezca en rojo. Esto genera un cambio espectral muy característico, la disminución de la proporción rojo:rojo lejano, que las plantas perciben mediante sus fitocromos y que les permite detectar la presencia de plantas vecinas y por tanto la inminente competencia por la luz (BALLARÉ *et al.*, 1987). Además de verdoso, el sotobosque puede ser azulado, anaranjado, blanquecino o purpúreo. Estos cambios espectrales de la luz afectan al color de los objetos y por tanto afectan principalmente a los animales que eligen flores o frutos, perciben rivales, huéspedes o presas, y se posicionan en función de la forma y el color de los objetos (BARBOSA & WAGNER, 1989; VALLADARES, 2004a). Un cambio espectral importante es el empobrecimiento en radiación ultravioleta de la luz del sotobosque, lo cual modifica la visión que tienen numerosos insectos de las flores y frutos (BARBOSA & WAGNER, 1989).

La luz solar directa tiene un fuerte componente direccional, generando sombras nítidas y contrastadas, mientras que la luz reflejada en las nubes y en el cielo (radiación indirecta o difusa) es multidireccional y genera sombras vagas e imprecisas. La luz polarizada es importante precisamente por su notable direccionalidad, la cual es aprovechada por los insectos para numerosas actividades, desde orientarse hasta alimentarse, pasando por la selección de pareja o huésped y la dispersión (BARBOSA & WAGNER, 1989).

La gran variabilidad de la luz del sotobosque en el tiempo y en el espacio permite la segregación de nichos y la coexistencia de especies activas en distintos momentos o presentes en distintos micrositos del sotobosque (NICOTRA *et*

al., 1999; BECKAGE *et al.*, 2000; BECKAGE & Clark, 2003). La variabilidad temporal tiene muy distintas escalas, desde meses hasta horas, minutos o incluso segundos (PEARCY, 1999). La radiación que llega al sotobosque es particularmente variable a lo largo del día como resultado del movimiento aparente del sol y de la distribución de las aperturas que existen en un dosel y por las que puede penetrar la radiación solar directa generando lo que se conoce como *sunflecks* o destellos de sol (CHAZDON, 1988; PEARCY, 1999). En general las especies bien adaptadas a la sombra son más eficaces a la hora de aprovechar fotosintéticamente los destellos (VALLADARES *et al.*, 1997).

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 a su vez de la latitud y de la estación del año, así como de características atmosféricas como su transmisividad y la nubosidad 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 (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 información relativa a la luz que llega al sotobosque, sus causas y consecuencias, puede emplearse para la gestión de los ecosis-

temas 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). Este tipo de conocimiento es particularmente necesario para predecir la influencia del cambio global en la evolución de los sistemas forestales y para 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, 2004c; VALLADARES *et al.*, 2004a). Para comprender la importancia de la luz como factor ecológico y evolutivo es preciso contar con buenas mediciones de la misma y con datos comparativos sobre la radiación disponible en cada hábitat. El objetivo de este trabajo fue explorar las relaciones entre el tipo de dosel y la radiación lumínica disponible en el sotobosque de un amplio número de formaciones forestales de la Península Ibérica. 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 y atlántica.

MATERIAL Y MÉTODOS

Las 28 formaciones estudiadas se repartieron por diversas zonas de la Península Ibérica tal y como se refleja en la Tabla 1. La radiación lumínica disponible en el sotobosque de cada formación se estimó mediante fotografía hemisfé-

rica, 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). La fotografía digital, tal como la que se ha utilizado aquí, se ha visto que es capaz de dar mejores resultados para la estimación de radiación en el sotobosque que la fotografía analógica basada en emulsiones (ENGLUND *et al.*, 2000). Las fotografías se tomaron a una altura sobre el suelo representativa para la vegetación del sotobosque (0,2, 1 y 1,2, ver Tabla 1) 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, lo cual facilitó el posterior tratamiento informático de la misma.

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 $f \geq 7$ 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 el programa 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 (ANDERSON, 1964). El modelo solar empleado tuvo en cuenta las condiciones de cielo cubierto estándar (*standard overcast*

Formación	Especies dominantes	Localidad	Coordenadas geográficas	Altura de la foto (m)
Matorral de salvia	<i>Salvia lavandulifolia</i>	PN Sierra Nevada, Granada	37° 10' N 3° 30' W	0,20
Matorral de espino	<i>Crataegusgranatensis</i>	PN Sierra Nevada, Granada	37° 10' N 3° 30' W	0,20
Jaral	<i>Cistus ladanifer</i>	PN Cabañeros, Ciudad Real	39° 30' N 4° 30' W	0,20
Jaral con encinas	<i>Cistus ladanifer</i> y <i>Quercus ilex ballota</i>	El Pardo, Madrid	40° 30' N 3° 45' W	0,20
Brezal	<i>Erica spp.</i> y <i>Phyllirea angustifolia</i>	PN Cabañeros, Ciudad Real	39° 30' N 4° 30' W	0,20
Matorral de Spartium	<i>Spartium junceum</i>	Alcobendas	40° 35' N 3° 30' W	0,20
Matorral de Genista	<i>Genista versicolor</i>	PN Sierra Nevada, Granada	37° 10' N 3° 30' W	0,20
Retamar	<i>Retama sphaerocarpa</i>	Colmenar Viejo, Madrid	40° 45' N 3° 30' W	0,20
Encinar con jaras	<i>Quercus ilex ballota</i> y <i>Cistus ladanifer</i>	El Pardo, Madrid	40° 30' N 3° 45' W	0,20
Encinar	<i>Quercus ilex ballota</i>	Sierra Nevada, Granada	37° 10' N 3° 30' W	0,20
Alcornocal en explotación	<i>Quercus suber</i>	PN Los Alcornocales, Cadiz	36° 20' N 5° 30' W	1,20
Alcornocal abandonado	<i>Quercus suber</i> y <i>Q. canariensis</i>	PN Los Alcornocales, Cadiz	36° 20' N 5° 30' W	1,20
Melojar	<i>Quercus pyrenaica</i>	Puerto de Canencia, Madrid	40° 50' N 3° 50' W	1,20
Sauceda	<i>Salix alba</i> y <i>Rosa canina</i>	Tres Cantos, Madrid	40° 35' N 3° 30' W	1,00
Chopera joven	<i>Populus alba</i> y <i>P. deltoides</i>	Tres Cantos, Madrid	40° 35' N 3° 30' W	1,00
Chopera	<i>P. deltoides</i>	Tres Cantos, Madrid	40° 35' N 3° 30' W	1,00
Acebeda	<i>Ilex aquifolium</i>	PN Los Alcornocales, Cadiz	36° 20' N 5° 30' W	1,20
Tejeda	<i>Taxus baccata</i>	Sierra Nevada, Granada	37° 10' N 3° 30' W	0,20
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	1,20
Pinar de piñonero	<i>Pinus pinea</i>	Alcobendas, Madrid	40° 35' N 3° 30' W	1,00
Pinar de silvestre	<i>Pinus sylvestris</i>	Galve, Navarra	42° 50' N 1° W	1,20
Pinar de silvestre	<i>Pinus sylvestris</i>	Puerto de Canencia, Madrid	40° 50' N 3° 50' W	1,20
Pinar de silvestre	<i>Pinus sylvestris</i>	Sierra Nevada, Granada	37° 10' N 3° 30' W	0,20
Pinar de silvestre	<i>Pinus sylvestris</i>	Aspurz, Navarra	42° 45' N 1° 10' W	1,20
Hayedo	<i>Fagus sylvatica</i>	Presa de Irabia, Navarra	43° N 1° 20' W	1,20
Hayedo con abetos	<i>Fagus sylvatica</i> , <i>Abies alba</i>	Casas de Irati, Navarra	43° N 1° 20' W	1,20
Hayedo joven	<i>Fagus sylvatica</i>	Belagua, Navarra	43° N 1° 20' W	1,20
Abedular-hayedo	<i>Betula celtiberica</i> y <i>Fagus sylvatica</i>	Puerto de Urkiola, Guipuzcoa	43° 5' N 2° W	0,50

Tabla 1. Localidad, situación y detalles de las formaciones forestales estudiadas, y altura sobre el suelo al que se tomaron las fotografías hemisféricas en cada caso.

Table 1. Location and details of the forests and shrublands studied, and elevation at which the hemispherical photographs were taken in each case.

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 ($GSF = 0,9DSF + 0,1ISF$). Esta fracción de radiación difusa de un 10% del total es una buena aproximación para la mayoría de las condiciones en latitudes templadas y atmósferas estándares (ROSS & SULEV, 2000).

El índice de área foliar efectivo (LAI_{eff}) se estimó mediante Hemiview como la mitad del área foliar total por unidad de superficie del suelo (Chen & Black, 1992), basado en una distribución elipsoidal de ángulos (Campbell, 1986). El cálculo de LAI_{eff} implica el uso de la ley de Beer, la cual se puede representar como sigue:

$$G(\theta) = \exp(-K(\theta) * LAI)$$

donde G es la fracción de claros y $K(\theta)$ es el coeficiente de extinción lumínica para el ángulo de elevación θ . LAI estimado mediante un proceso de inversión como suele no ser una medida exacta del LAI real. Las estimas indirectas de LAI tal como las que hace Hemiview asumen una distribución al azar de los elementos del dosel y una distribución elipsoidal de ángulos foliares, dos rasgos que rara vez se cumplen en doseles reales. El valor de LAI calculado de esta forma es en general una subestimación del valor real. No obstante, dada la dificultad de estimar LAI de forma directa, las estimas indirectas de LAI son con frecuencia la única opción en la práctica. El LAI calculado de esta forma debe llamarse LAI efectivo ya que no tiene en cuenta la distribución agregada del follaje e incluye la obstrucción del cielo debida a ramas y troncos.

La cobertura del suelo por parte del dosel se calculó teniendo en cuenta la definición de cobertura como la superficie de dosel proyectada verticalmente por unidad de superficie de suelo. La cobertura se calculó según la fórmula:

$$\text{Cobertura} = 1 - \exp(-K(x,0) \cdot \text{LAI})$$

donde $K(x,0)$ es el coeficiente de extinción lumínica para un ángulo de elevación cero y x es la distribución elipsoidal de ángulos foliares. La fracción de cielo visible desde el punto del sotobosque en el que se tomó la foto se calculó como:

$$\text{Cielo visible} = \sum \text{VisSky}_{\theta,\alpha}$$

donde $\text{VisSky}_{\theta,\alpha}$ es la proporción de cielo visible en un determinado sector del cielo relativo a su contribución al hemisferio celeste completo.

La radiación fotosintéticamente activa (PAR, photosynthetically active radiation) disponible en el sotobosque de las 28 formaciones estudiadas se calculó a partir de los valores de estaciones meteorológicas próximas (Instituto Nacional de Meteorología, 2003). Los valores han sido estimados para el día más largo del

año (solsticio de verano) a partir de los datos de radiación incidente promedio en cada localidad durante los meses de junio y julio. Para la conversión de radiación en unidades de energía (Wattios) a unidades cuánticas (moles de fotones) se ha empleado el valor promedio de $1.814 \mu\text{mol PAR W}^{-1}$ (para más detalles ver (Valladares, 2003).

RESULTADOS

La contrastada fisonomía de los matorrales y bosques estudiados dio lugar a un amplio rango de luminosidades en el sotobosque (Figs. 1-3). Los matorrales bajos y abiertos permiten el paso de una gran fracción de la radiación incidente (Fig. 1), mientras que el denso follaje de los bosques atlánticos y de ribera (Fig. 3) interceptan la mayor parte de la radiación que llega al ecosistema. Los bosques mediterráneos se sitúan en una situación intermedia (Fig. 2). La radiación global (GSF) en el sotobosque osciló entre un 3 y un 66% de la radiación disponible (Fig. 4). Se distinguieron seis grupos de formaciones significativamente diferentes sobre la base de la radiación disponible en el sotobosque: por un lado retamares y jarales en los que la radiación disponible en el sotobosque fue de un 50% o más, frente a abedulares, tejedas, acebedas y hayedos donde la radiación global promedio en el sotobosque no superó el 10% (Fig. 4). Un gran grupo de formaciones intermedias con valores de GSF de entre un 10 y un 30% estuvo constituido por encinares, alcornoques en explotación, choperas, diversos tipos de matorral y pinares. Como grupos de transición entre el grupo intermedio y el de retamares y jarales estuvieron los melojares y matorrales de genista y de espino, mientras que la transición hacia los sotobosques más umbrosos la representaron alcornoques abandonados, hayedos jóvenes y brezales. Algunos sistemas artificiales como las plantaciones de chopos dieron lugar a valores muy distintos en función de la edad y estructura de la plantación: mientras choperas jóvenes y espaciadas dejaban pasar más del 60% de la radiación al sotobosque, choperas cerradas y densas apenas dejaron paso a un 22% de la radiación disponible.

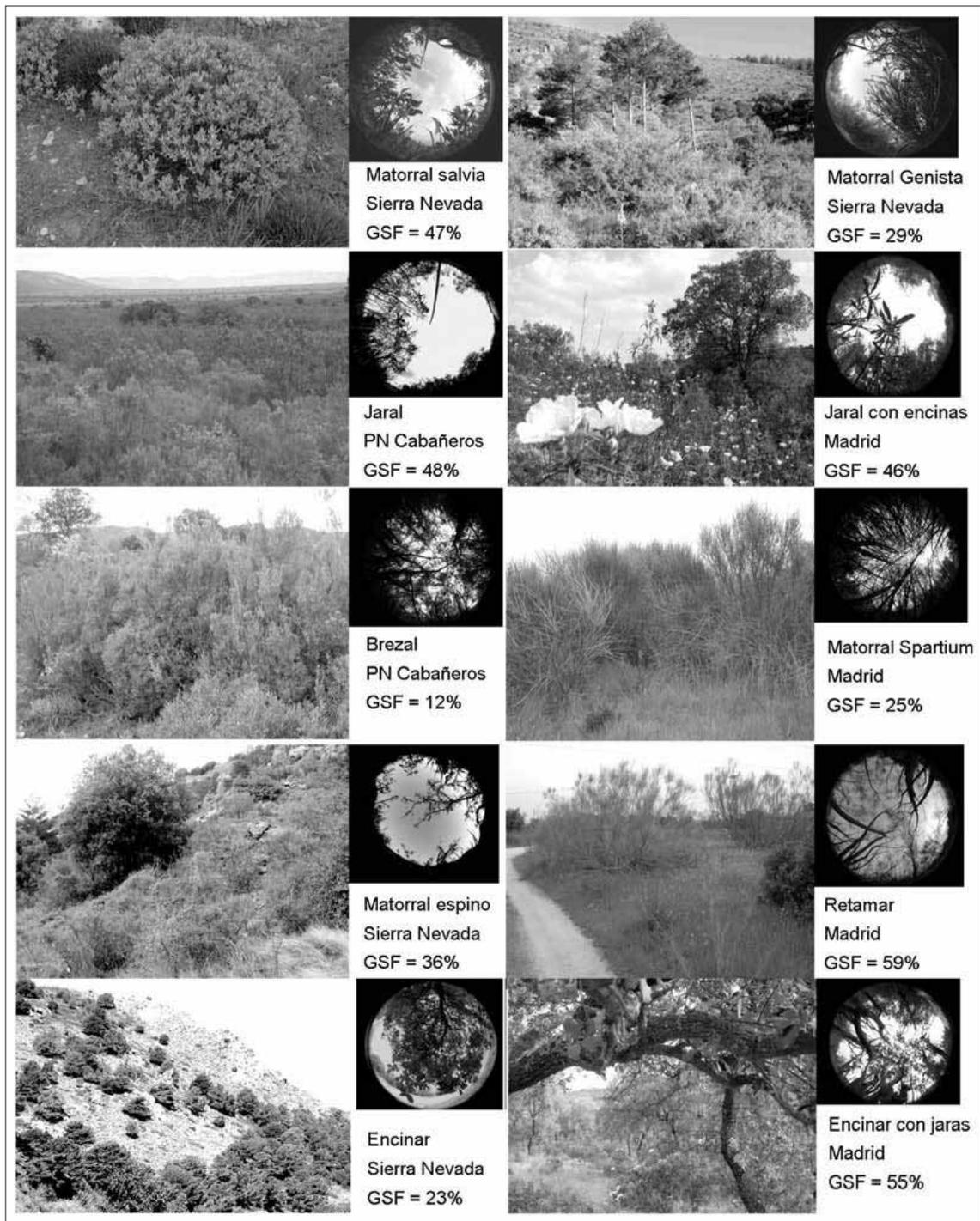


Figura 1. Fisonomía y ejemplo de fotografía hemisférica de diez matorrales mediterráneos estudiados en la Península Ibérica. Se indica el valor promedio de radiación global GSF (global site factor) obtenido en el sotobosque de cada formación.

Figure 1. Physiognomy and example of hemispherical photograph of ten Mediterranean shrublands studied in the Iberian Peninsula. Mean value of global radiation (GSF, global site factor) obtained in each formation is shown.

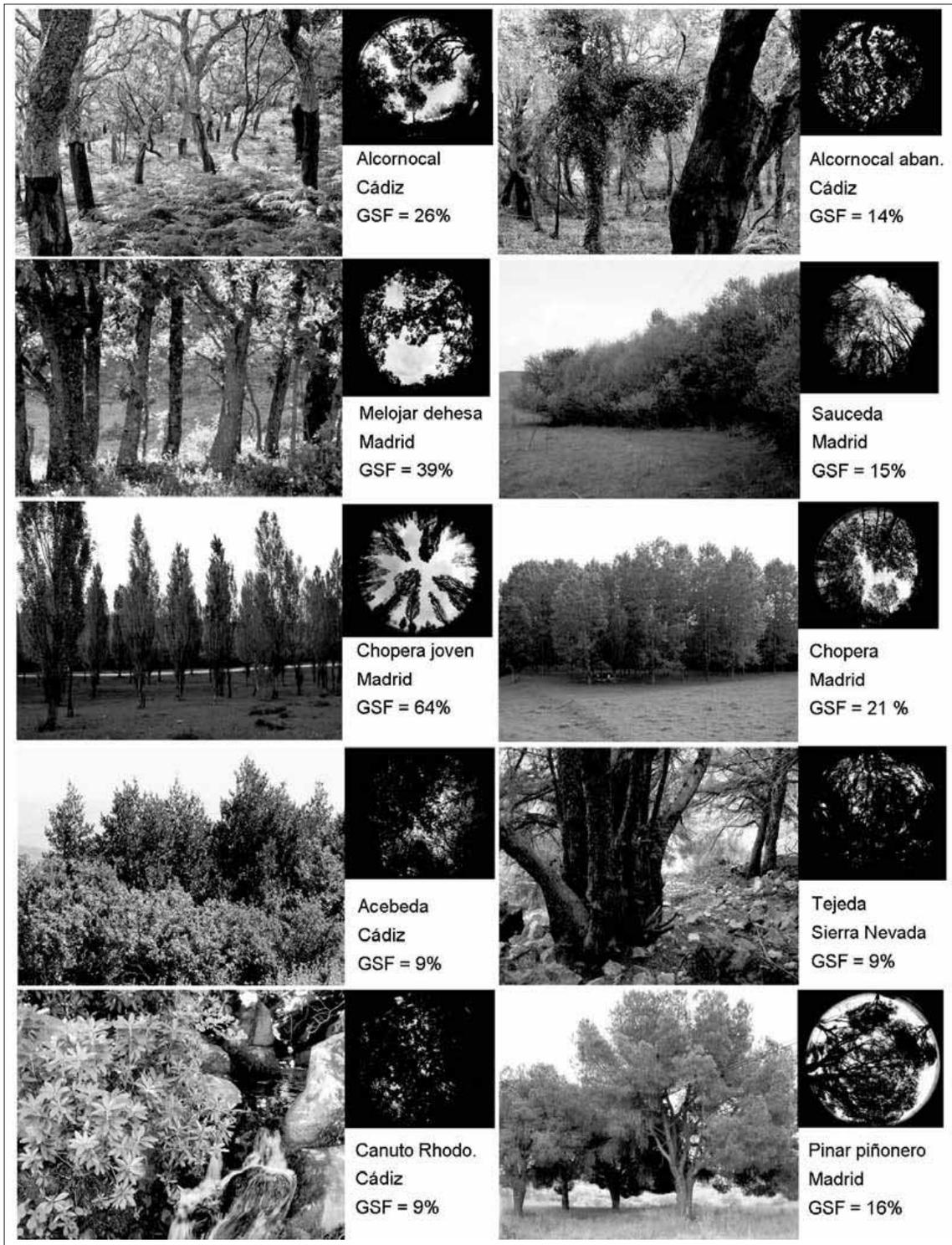


Figura 2. Fisonomía y ejemplo de fotografía hemisférica de diez bosques mediterráneos y de ribera estudiados en la Península Ibérica. Se indica el valor promedio de radiación global GSF (global site factor) obtenido en el sotobosque de cada formación.

Figure 2. Physiognomy and example of hemispherical photograph of ten Mediterranean and riparian forests studied in the Iberian Peninsula. Mean value of global radiation (GSF, global site factor) obtained in each formation is shown.

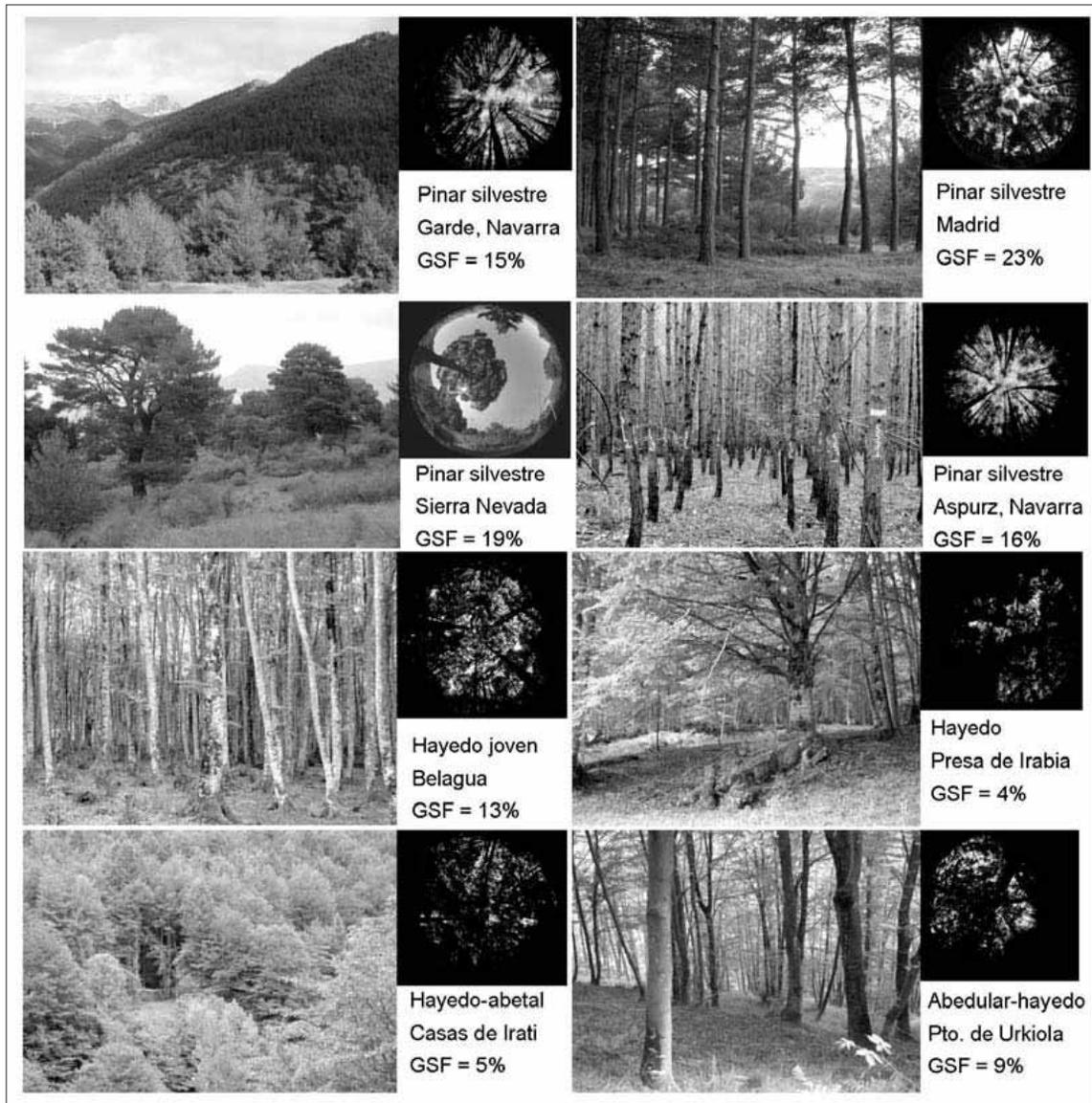


Figura 3. Fisonomía y ejemplo de fotografía hemisférica de ocho bosques submediterráneos y atlánticos estudiados en la Península Ibérica. Se indica el valor promedio de radiación global GSF (global site factor) obtenido en el sotobosque de cada formación.

Figure 3. Physiognomy and example of hemispherical photograph of eight sub-Mediterranean and Atlantic forests studied in the Iberian Peninsula. Mean value of global radiation (GSF, global site factor) obtained in each formation is shown.

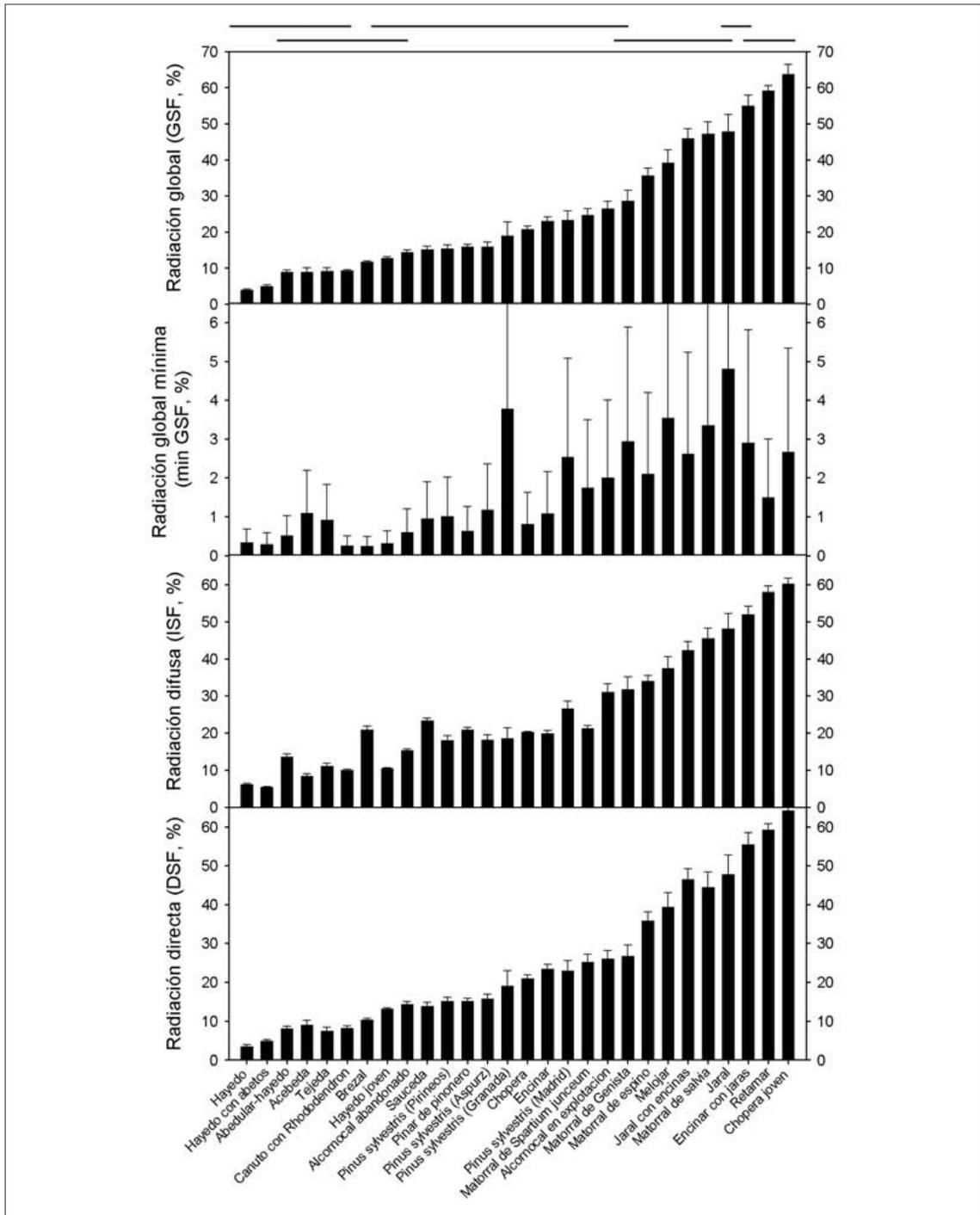


Figura 4. Valores promedio (\pm SD) de la radiación global (GSF, global site factor), de la radiación global mínima (GSF mínimo), de la radiación indirecta o difusa (ISF, indirect site factor) y de la radiación directa (DSF, direct site factor) en las 28 formaciones estudiadas. Las barras horizontales en la parte superior indican grupos de formaciones estadísticamente similares para los valores de radiación global (ANOVA, Tukey post hoc test).

Figure 4. Mean values (\pm SD) of global radiation (GSF, global site factor), minimum radiation (minimum GSF), indirect or diffuse radiation (ISF, indirect site factor) and direct radiation (DSF, direct site factor) in the 28 forests and shrublands studied. Horizontal bars in the top of the upper panel indicate statistically different groups for the values of global radiation (ANOVA, Tukey post hoc test).

La radiación mínima observada en las 28 formaciones estudiadas estuvo poco relacionada con la radiación global promedio. En ningún caso esta radiación mínima superó el 5%, indicando que aún en las formaciones más abiertas existen rincones oscuros. No obstante, las formaciones más umbrosas como los hayedos y abedulares atlánticos presentaron los valores de GSF mínimos más bajos (en torno al 0,5%) con una dispersión de los valores bastante pequeña (Fig. 4). Los componentes indirecto o difuso y directo de la radiación (ISF y DSF respectivamente) estuvieron correlacionados con la radiación global total (Fig. 4).

Si bien la fracción de cielo visible en el sotobosque y el índice de área foliar efectivo (LAI_{eff}) estuvieron inversamente relacionados con la radiación disponible en el sotobosque (Fig. 5), la arquitectura del dosel característica de cada especie hizo que ni la cobertura ni la altura del dosel estuvieran claramente relacionadas con la radiación del sotobosque. De esta forma, aunque la menor altura de los matorrales frente a los bosques dio lugar a sotobosques en general algo más luminosos, la relación altura-interceptación de radiación no fue significativa, con formaciones relativamente bajas como los brezales, interceptando más radiación que muchos bosques de bastante mayor altura (Fig. 5). Y lo mismo cabe decir de la cobertura, con la mayoría de las especies con coberturas comprendidas entre el 30 y el 70% dando lugar a un amplio rango de radiaciones en el sotobosque que dependieron más de otros rasgos del dosel que de la cobertura.

Las diferencias observadas en el porcentaje de radiación que cada dosel dejaba pasar hacia el sotobosque se acentuaron cuando se calculó la radiación fotosintéticamente activa (PAR) disponible bajo el dosel de cada formación (Fig. 6). Mientras en el sotobosque de abedulares y hayedos la radiación disponible en el solsticio de verano fue de apenas 1 mol de fotones por metro cuadrado y día, en las formaciones más abiertas de retamar, situadas en zonas geográficas de mayor radiación solar, fue de más de 27 moles de fotones por metro cuadrado y día,

tanto como a cielo abierto en localidades atlánticas como Oviedo (Fig. 6).

DISCUSIÓN

La gran diversidad de bosques y formaciones arbustivas muestreados en la Península Ibérica llevó consigo una diversidad igualmente alta de radiaciones disponibles en el sotobosque. No obstante, en todas las formaciones hubo rincones muy umbrosos, con radiaciones disponibles muy bajas, inferiores al 5% de la radiación en el exterior del bosque. Sin embargo, en la mayoría de las formaciones predominantes en la Península Ibérica la radiación disponible en el sotobosque osciló entre un 15 y un 40%, lo cual es suficiente para la supervivencia de la mayoría de las especies vegetales. Esto concuerda con estudios previos, como los realizados en manchas de monte mediterráneo en Sierra Nevada (GÓMEZ *et al.*, 2004) y en Madrid (VALLADARES & GUZMÁN-ASENJO, 2006). Confirmando esta tendencia, se ha visto que los pinares de pino carrasco de la costa Mediterránea interceptan un 75% de la radiación PAR (MAESTRE *et al.*, 2003), generando un sotobosque relativamente luminoso en el que las plantas encuentran pocas limitaciones lumínicas para su crecimiento. Esto se aplica a un amplio número de formaciones mediterráneas relativamente bajas y abiertas como diversos matorrales y encinares. Tanto los datos obtenidos aquí como los de otros autores (PUGNAIRE *et al.*, 1996) indican que el sotobosque es particularmente luminoso bajo ciertos arbustos como *Retama sphaerocarpa*. Este tipo de sombra muy moderada, resultante de doseles poco frondosos característicos de zonas secas, es muy favorable para el desarrollo vegetal ya que elimina la radiación potencialmente perjudicial (fotoinhibitoria) sin comprometer la ganancia potencial de carbono por fotosíntesis (1999; VALLADARES, 2001). Sin embargo, otras leguminosas arbustivas similares a retama, como *Spartium junceum*, generan un ambiente lumínico muy oscuro bajo su copa. En un estudio comparativo de la tolerancia a la sombra de diversas leguminosas arbustivas con tallos

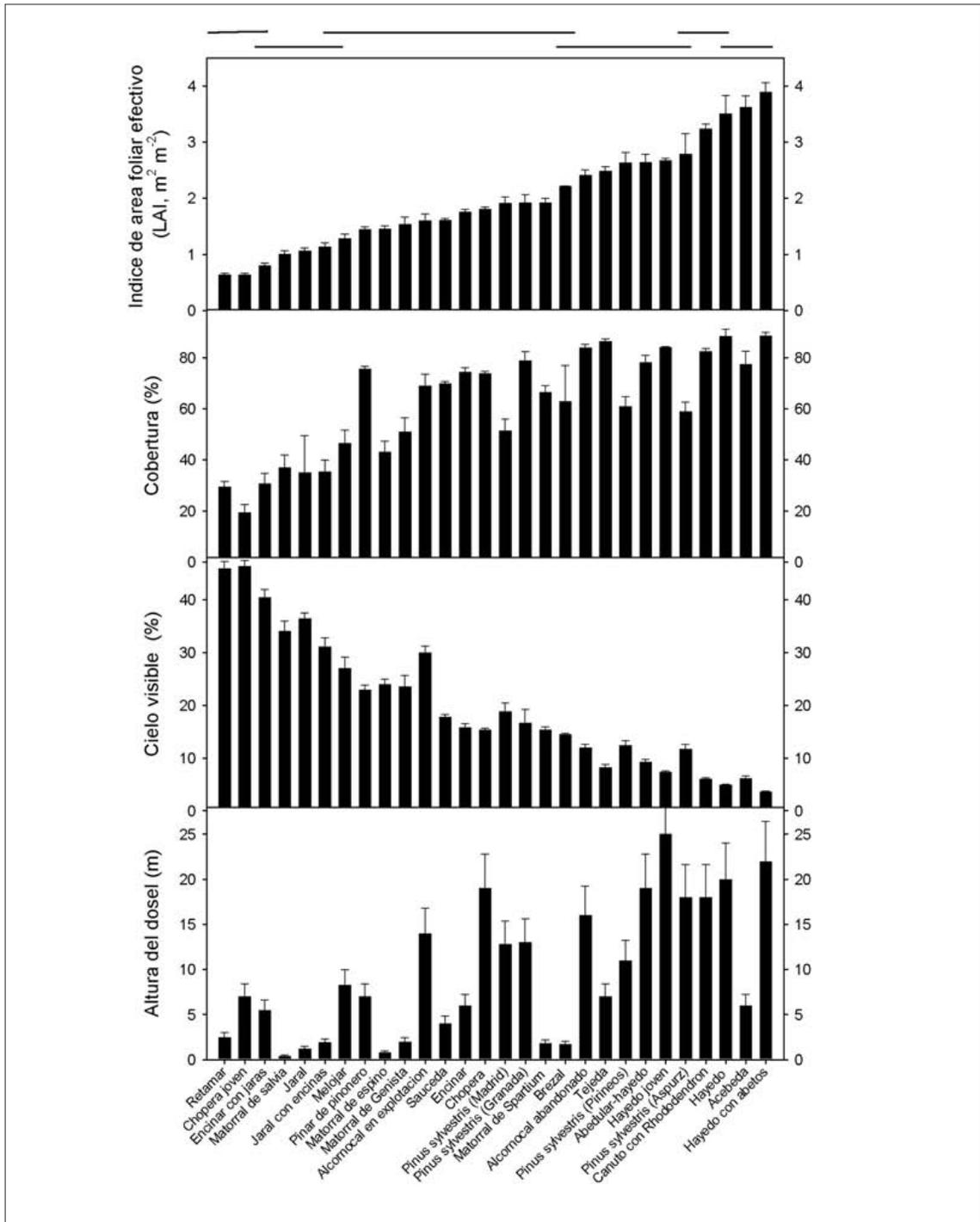


Figura 5. Valores promedio (\pm SD) del índice efectivo de área foliar del dosel (LAIeff), de la cobertura del suelo por parte de la vegetación, del porcentaje de cielo visible desde el sotobosque y de la altura del dosel en las 28 formaciones estudiadas. Las barras horizontales en la parte superior indican grupos de formaciones estadísticamente similares para los valores de LAIeff (ANOVA, Tukey post hoc test).

Figure 5. Mean values (\pm SD) of effective leaf area index (LAIeff), cover, percentage of visible sky and canopy height in the 28 forests and shrublands studied. Horizontal bars in the top of the upper panel indicate statistically different groups for the values of LAIeff (ANOVA, Tukey post hoc test).

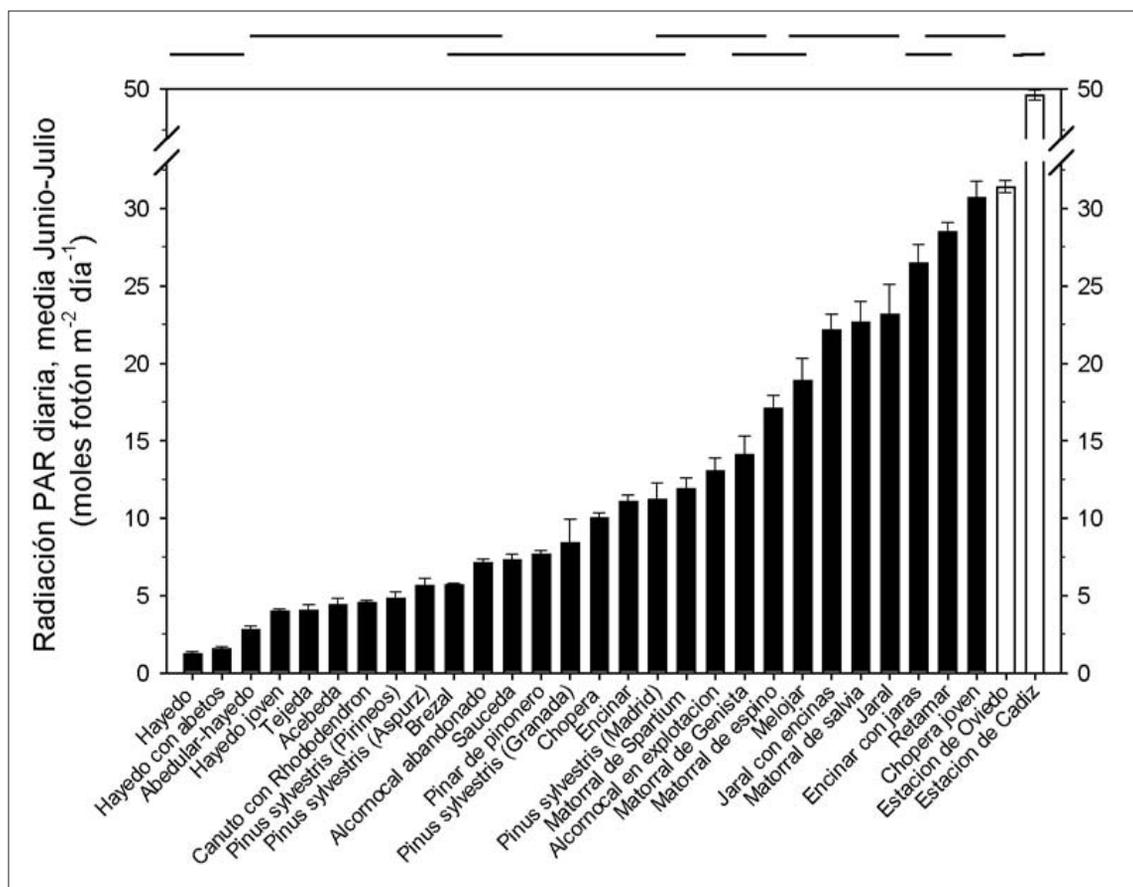


Figura 6. Valores promedio (\pm SD) de radiación fotosintéticamente activa (PAR, photosynthetically active radiation) en verano en las 28 formaciones estudiadas y en dos estaciones meteorológicas con los valores más contrastados de radiación incidente en la Península Ibérica (Cádiz y Oviedo, datos obtenidos de (Instituto-Nacional-de-Meteorología, 2003). Los valores han sido estimados para el día más largo del año (solsticio de verano) a partir de los datos de radiación incidente promedio en cada localidad durante los meses de junio y julio. Para la conversión de radiación en unidades de energía (Wattios) a unidades cuánticas (moles de fotones) se ha empleado el valor promedio de 1.814 $\mu\text{mol PAR W}^{-1}$ (para más detalles ver (VALLADARES, 2003). Las barras horizontales en la parte superior indican grupos de formaciones estadísticamente similares para los valores de radiación PAR (ANOVA, Tukey post hoc test).

Figure 6. Mean values (\pm SD) of photosynthetically active radiation (PAR) in summer in the 28 forests and shrubland studied and in two meteorological stations with the most contrasting values of irradiance in the Iberian peninsula (Cádiz and Oviedo, data from (Instituto-Nacional-de-Meteorología, 2003). Values were estimated for the longest day of the year (summer solstice) from irradiance mean values available for each locality for the months of June and July. For the conversion of radiation in energy units (Watts) into quantum units (moles of photons) the mean value of 1.814 $\mu\text{mol PAR W}^{-1}$ was used (for more details see (VALLADARES, 2003). Horizontal bars at the top indicate statistically different groups for the values of PAR (ANOVA, Tukey post hoc test).

fotosintéticos se encontró una relación inversa entre la tolerancia a la sombra de las plántulas y la disponibilidad de luz bajo la copa de los matorrales adultos (VALLADARES *et al.*, 2003). Esta relación inversa según la cual especies tolerantes de sombra dan lugar a sotobosques más oscuros ha sido demostrada para ciertas especies forestales templadas no mediterráneas (NIINEMETS & KULL, 1994; Reich *et al.*, 2003) y parece mantenerse en estudios

comparativos incluyendo un número amplio de formaciones forestales ibéricas (F. VALLADARES inédito).

La gestión del bosque es la gestión de la luz, ya que prácticamente cualquier manipulación que realicemos en el bosque repercute en las características del dosel y como consecuencia de ello en sus propiedades ópticas y en la cantidad y tipo de radiación que llega al sotobosque (VALLA-

DARES, 2004a; 2004c). Por consiguiente, es difícil estimar cuales son los valores característicos de radiación disponible en el sotobosque de formaciones típica y frecuentemente gestionadas. Este es el caso de pinares, encinares y alcornoques, donde la radiación disponible oscila mucho en función de las prácticas silvícolas. De esta forma, para los distintos pinares de pino silvestre estudiados la radiación del sotobosque osciló entre el 12 y el 30% de la radiación disponible y análogamente, mientras bajo un alcornoque gestionado para extracción de corcho la radiación fue superior al 25%, en un alcornoque abandonado en el sur de Cádiz la radiación disponible apenas superó el 10%. Otra característica que afecta de forma muy significativa a la disponibilidad de luz en el sotobosque es el grado de desarrollo de la masa, lo cual es particularmente importante en sistemas artificiales donde predomina una clase de edad y, por tanto, de tamaño. Así por ejemplo, la fracción de radiación disponible en el sotobosque de las choperas de *Populus alba* y *P. deltoides* puede variar entre un 20%, en formaciones típicas compuestas por árboles adultos cuyas copas contactan unas con otras, y mas de un 60% si los ejemplares son jóvenes y están muy espaciados.

Son numerosas las características del dosel vegetal que influyen en su capacidad para absorber la radiación incidente y que, por tanto, influyen sobre el ambiente lumínico del sotobosque (VALLADARES, 1999; 2005). El gradiente vertical de radiación existente entre el suelo y la parte superior del dosel, que sigue una función logarítmica dada la rápida absorción de la luz por las primeras capas de follaje, ha sido estudiado ocasionalmente en vegetación mediterránea (GRACIA, 1984; GRATANI, 1997). En general 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, 2004a). En un trabajo anterior hemos observado que la altura es un buen predictor de la radiación lumínica que llega al sotobosque sólo cuando el dosel es relativamente alto (>10 m) (VALLADARES, 2005). Tal como también se observa aquí (Fig. 5), en el caso de muchos bosques y matorrales mediterráneos,

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 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 comentado anteriormente, 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.

Estimas rápidas y sencillas de la radiación que llega al sotobosque son muy útiles para una adecuada gestión forestal ya que la luz del sotobosque determina muchos procesos forestales y se ve afectada por numerosas prácticas silvícolas (HORN, 1971; BARNES *et al.*, 1998). Por ello se han realizado numerosos esfuerzos tanto teóricos como prácticos para estimar la radiación del sotobosque a partir de rasgos estructurales de la masa (ANDERSON, 1966; KUULUVAINEN & PUKKALA, 1987; CAMPBELL & NORMAN, 1989). Sin embargo, estudios en bosques tropicales han mostrado una relación muy pobre entre la arquitectura de los árboles dominantes y la radiación que llega al sotobosque (MONTGOMERY & CHAZDON, 2001; BELLOW & NAIR, 2003). Rasgos particularmente simples como la altura del dosel tienen una baja capacidad predictiva de la radiación del sotobosque y su único valor radica precisamente en su simplicidad y no en la precisión de las estimas (VALLADARES & GUZMÁN-ASENJO, 2006). La incorporación de otros rasgos estructurales del dosel como la distribución de ángulos foliares o el grado de empaquetamiento del follaje aumenta significativamente la precisión de las estimas de la radiación del sotobosque, pero incrementa mucho el trabajo. Por ello, técnicas indirectas y que pueden hacerse de forma extensiva como la fotografía hemisférica representan un buen compromiso entre precisión y esfuerzo de muestreo.

El segregar los componentes difuso (indirecto) y directo de la radiación disponible es importante ya que ambos tipos de radiación tienen efectos muy diferentes tanto en la vegetación como sobre la fauna (VALLADARES, 2004a). En general, la radiación difusa incrementa la productividad especialmente de los 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 mediterráneos, 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 más radiación, los destellos se hacen más largos e intensos dando lugar a una fotoinhibición que contraintuitivamente puede ser mayor que a cielo abierto (VALLADARES & PEARCY, 2002; 2005). Los destellos de sol son empleados fotosintéticamente con gran eficiencia por las plantas del sotobosque cuando son cortos (PEARCY, 1990; 1994). La relación encontrada entre número de destellos e intensidad de la radiación (VALLADARES, 2005) 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.

Con el abandono de las prácticas agro-silvopastorales tradicionales, el bosque mediterráneo se cierra (SCARASCIA-MUGNOZZA *et al.*, 2000; di PASQUALE *et al.*, 2004) y los sotobosques se hacen más oscuros. Con el cambio climático paralelo y la creciente demanda de agua por parte de la también creciente población, los sotobosques además de más oscuros se hacen más secos (VALLADARES *et al.*, 2004b). Esta combinación de sombra y sequía, que se da de forma natural debido a la competencia por el agua entre los árboles del dosel secos (fenómeno denominado paradoja edáfica (MONTROYA & MESÓN, 1992), es un doble obstáculo para la regeneración natural de muchas especies

forestales. Y previsiblemente este doble obstáculo será cada vez más importante (VALLADARES *et al.*, 2004a). 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, 2004c). 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, lo cual depende en buena medida del objetivo principal de la gestión (ZAVALA & ORIA, 1995; VALLADARES, 2004b; ZAVALA *et al.*, 2004). Si el objetivo de la gestión es preservar niveles altos de biodiversidad, la intervención silvícola podría ir encaminada a maximizar la heterogeneidad lumínica del sotobosque, la cual permite la coexistencia de un mayor número de especies (MARAÑÓN *et al.*, 2004; ZAVALA *et al.*, 2004). No obstante, a la hora de determinar los niveles adecuados de heterogeneidad ambiental que se pretendan alcanzar 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). Además, el patrón de heterogeneidad lumínica del sotobosque depende del tipo de radiación considerado. En un estudio en un encinar continental, la estructura espacial de la luz del sotobosque fue diferente para la radiación indirecta y directa, mostrando la radiación directa un grano más fino (autocorrelación significativa para distancias menores de 10 m en el caso del DSF vs. autocorrelación significativa para distancias de más de 19 m en el caso

de ISF) y un patrón espacial más complejo que la radiación indirecta (VALLADARES & GUZMÁN-ASENJO, 2006). Esto concuerda en general con los resultados obtenidos en otras formaciones (PEARCY, 1999).

A la hora de estudiar la luz del sotobosque, es preciso reflexionar sobre las ventajas, inconvenientes y limitaciones de cada método de estimación de la radiación, los cuales pueden ser directos (sensores) o indirectos (e.g. fotografía hemisférica) y estar basados en medidas puntuales o integradas para periodos temporales mayores (para una breve descripción de los métodos véase (VALLADARES *et al.*, 2004a). Los estudios usando sensores suelen revelar patrones más finos de heterogeneidad espacio-temporal (PEARCY, 1999). En medidas realizadas en bosques tropicales empleando sensores se ha comprobado una autocorrelación de grano extremadamente fino para la radiación directa: la autocorrelación espacial disminuyó de 0,40 a 0,03 en solo 0,5 m (CHAZDON, 1988). Estas discrepancias son en buena parte debidas a que los valores de ISF y DSF obtenidos mediante fotografía hemisférica son en realidad un promedio anual, lo cual atenúa las diferencias entre dos puntos muy próximos entre sí del sotobosque que pueden obtenerse mediante medidas con sensores, dado que las medidas con sensores se realizan habitualmente durante un periodo corto (unas horas-unos días). Es importante considerar además que estas medidas puntuales de radiación con sensores y el consiguiente patrón espacial de grano muy fino (< 0,5 m) que se obtiene con estos protocolos podría tener una escasa relación con la supervivencia y desarrollo de las plantas del sotobosque debido a su pequeña contribución a la radiación total interceptada por una planta durante su ciclo vital o durante toda una estación de crecimiento. Los valores puntuales tomados con sensores se ven muy afectados por factores como cambios en el ángulo de elevación del sol y en la nubosidad y los movimientos en el dosel debidos al viento (PEARCY, 1999; HOGAN & Machado, 2002). Los problemas de orientación y alineamiento de la fotografía así como los ineludibles problemas de resolución fotográfica del follaje

(ROXBURGH & KELLY, 1995; HOGAN & MACHADO, 2002) pueden ser particularmente importantes cuando se requiere gran exactitud en los cálculos como en el caso de los destellos de sol o sunflecks. En general se ha observado que los valores de radiación calculados mediante fotografía hemisférica tienden a sobreestimar la radiación real medida con sensores, si bien esta sobreestimación no suele superar el 5% (observaciones personales, Ülo Niinemets comunicación personal). La fotografía hemisférica no es adecuada para estudios de sotobosques muy oscuros, donde la capacidad de discriminación y resolución mediante este método son limitadas (MACHADO & REICH, 1999). No obstante, resulta indudable la gran ventaja de este método para estudios a gran escala tanto espacial como temporal dado su bajo coste y su relativa sencillez logística. Además, la fotografía hemisférica se ha revelado como uno de los mejores métodos para la estima de la radiación del sotobosque en bosques abiertos (BELLOW & NAIR, 2003). Por último, es preciso tener en cuenta que si bien las comparaciones de la fracción de la radiación que llega a los distintos sotobosques son siempre interesantes, estas comparaciones deben limitarse a los casos en los que se haya empleado el mismo método (i.e. fotografía vs. sensores) o bien a aquellos en los que se hayan realizado calibraciones cruzadas entre los mismos (RICH *et al.*, 1993).

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 Gonzalez por su apoyo y ayuda en el trabajo de campo. El trabajo en colaboración ha sido posible gracias a la red temática GLOBIMED (www.globimed.net). La financiación procede de proyectos del Ministerio de Educación y Ciencia (RASINV, CGL2004-04884-C02-02/BOS, y PLASTOFOR, AGL2004-00536/FOR).

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANDERSON, M.C. 1966. Stand structure and light penetration. II. A theoretical analysis. *Journal of applied ecology* 3: 41-54.
- BALDOCCHI, D. & COLLINEAU, S. 1994. The physical nature of solar radiation in heterogeneous canopies: spatial and temporal attributes. Exploitation of environmental heterogeneity by plants. M.M. Caldwell & R.W. Pearcy (eds.), pp. 21-71. Academic Press, San Diego, California.
- BALLARÉ, C.L., SANCHEZ, R.A., SCOPEL, A.L., CASAL, J.J. & GHERSA, C.M. 1987. Early detection of neighbor plants by phytochrome perception of spectral changes in reflected sunlight. *Plant, Cell and Environment* 10: 551-557.
- BARBOSA, P. & WAGNER, M.R. 1989. Introduction to forest and shade tree insects. Academic Press, San Diego.
- BARNES, B.B., ZAK, D.R., DENTON, S.R. & SPURR, S.H. 1998. *Forest Ecology*. John Wiley & Sons Inc., New York.
- BECKAGE, B. & CLARK, J.S. 2003. Seedling survival and growth of three forest tree species: the role of spatial heterogeneity. *Ecology* 84: 1849-1861.
- BECKAGE, B., CLARK, J.S., CLINTON, B.D. & HAINES, B.L. 2000. A long-term study of tree seedling recruitment in southern Appalachian forests: the effects of canopy gaps and shrub understories. *Canadian Journal of Forest Research* 30: 1617-1631.
- BELLOW, J. G. & NAIR, P.K.R. 2003. Comparing common methods for assessing understory light availability in shaded-perennial agroforestry systems. *Agricultural and Forest Meteorology* 114: 197-211.
- CAMPBELL, G.S. 1986. Extinction coefficients for radiation in plant canopies calculated using an ellipsoidal inclination angle distribution. *Agricultural and Forest Meteorology* 36: 317-321.
- CAMPBELL, G.S. & NORMAN, J.M. 1989. The description and measurement of plant canopy structure. *Plant canopies: their growth, form and function*. G. Russell, B. Marshall & P.J. Jarvis (eds.), pp. 1-19. Cambridge University Press, Cambridge.
- 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. *Canadian Journal of Forestry Research* 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. *Canadian Journal of Forest Research-Journal Canadien De La Recherche Forestiere* 24: 337-349.
- CHAZDON, R.L. 1988. Sunflecks and their importance to forest understory plants. *Advances in Ecological Research* 18: 1-63.
- CHEN, J.M. & BLACK, T.A. 1992. Defining leaf area index for non-flat leaves. *Plant Cell and environment* 15: 421-429.
- DI PASQUALE, G., DI MARTINO, P. & MAZZOLENI, S. 2004. Forest history in the Mediterranean region. Recent dynamics of the Mediterranean vegetation and landscape. S. Mazzoleni, G. di Pasquale, M. Mulligan, P. di Martino & F. Rego (eds.), pp. 259-279. John Wiley & Sons, Chichester.
- ENDLER, J.A. 1993. The color of light in forests and its implications. *Ecological Monographs* 61: 1-27.
- ENGLUND, S.R., O'BRIEN, J.J. & CLARK, D.B. 2000. Evaluation of digital and film hemispherical photography and spherical densiometry for measuring forest light environments. *Canadian Journal of Forest Research* 30: 1999-2005.
- GÓMEZ, J.M., VALLADARES, F. & PUERTA-PIÑERO, C. 2004. Differences between structural and functional heterogeneity caused by seed dispersal. *Functional Ecology* 18: 787-792.

- GRACIA, C. 1984. Response of the evergreen oak to the incident radiation at the Montseny (Barcelona, Spain). *Bulletin Societe Botanique Francaise* 131: 595-597.
- 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. *Journal of Geophysical Research* 107: 1-23.
- HOGAN, K.P. & MACHADO, J.L. 2002. La luz solar: consecuencias biológicas y su medición. *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. M.R. Guariguata & G.H. Kattan (eds.), pp. Libro Universitario Regional, EULAC-GTZ, Cartago Costa Rica.
- HORN, H.S. 1971. *The adaptive geometry of trees*. Princeton University Press, Princeton New Jersey.
- Instituto-Nacional-de-Meteorología 2003. *Calendario meteorológico 2003*. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- KOBE, R.K. 1999. Light gradient partitioning among tropical tree species through differential seedling mortality and growth. *Ecology* 80: 187-201.
- KOHEN, E., SANTUS, R. & HIRSCHBERG, J.G. 1995. *Photobiology*. Academic Press, London.
- KUULUVAINEN, T. & PUKKALA, T. 1987. Effect of crown shape and tree distribution on the spatial distribution of shade. *Agricultural and Forest Meteorology* 40: 215-231.
- LIEFFERS, V.J., MESSIER, C., STADT, K.J., GENDRON, F. & COMEAU, P.G. 1999. Predicting and managing light in the understory of boreal forests. *Can. J. For. Res.* 29: 796-811.
- MACHADO, J.L. & REICH, P.B. 1999. Evaluation of several measures of canopy openness as predictors of photosynthetic photon flux density in deeply shaded conifer-dominated forest understory. *Canadian Journal of Forest Research* 29: 1438-1444.
- MAESTRE, F.T., CORTINA, J., BAUTISTA, S. & BELLOT, J. 2003. Does *Pinus halepensis* facilitate the establishment of shrubs in Mediterranean semi-arid afforestations? *Forest Ecology and Management* 176: 147-160.
- MARAÑÓN, T., CAMARERO, J.J., CASTRO, J., DÍAZ, M., ESPELTA, J.M., HAMPE, A., JORDANO, P., VALLADARES, F., VERDÚ, M. & ZAMORA, R. 2004. Heterogeneidad ambiental y nicho de regeneración. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. F. Valladares (eds.), pp. 69-100. Organismo Autónomo de Parques Nacionales. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- MONTGOMERY, R.A. & CHAZDON, R. 2001. Forest structure, canopy architecture, and light transmittance in tropical wet forests. *Ecology* 82: 2707-2718.
- MONTOYA, J.M. & MESÓN, M. 1992. Factores desencadenantes de la seca de los *Quercus* en España. *Quercus* 92: 30-31.
- NICOTRA, A.B., CHAZDON, R.L. & IRIARTE, S.V.B. 1999. Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. *Ecology* 80: 1908-1926.
- 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 Ecology and Management* 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. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 41: 421-453.
- PEARCY, R.W. 1999. Responses of plants to heterogeneous light environments. *Handbook of functional plant ecology*. F.I. Pugnaire & F. Valladares (eds.), pp. 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. Exploitation of environmental heterogeneity by plants. M.M. Caldwell & R.W. Pearcy (eds.), pp. 175-208. Academic Press, San Diego.

- PUGNAIRE, F.I., HAASE, P., PUIGDEFÁBREGAS, J., CUETO, M., CLARK, S.C. & Incoll, L.D. 1996. Facilitation and succession under the canopy of a leguminous shrub, *Retama sphaerocarpa*, in a semi-arid environment in south-east Spain. *Oikos* 76: 455-464.
- 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 Journal of Plant Science* 164 (3 Suppl.): 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. *For. Ecol. Manage* 81: 153-160.
- RICH, P.M. 1990. Characterizing plant canopies with hemispherical photographs. *Remote sensing reviews* 5: 13-29.
- RICH, P.M., CLARK, D.B., CLARK, D.A. & OBERBAUER, S.F. 1993. Long-term study of solar radiation regimes in a tropical wet forest using quantum sensors and hemispherical photography. *Agricultural and Forest Meteorology* 65: 107-127.
- ROSS, J. & SULEV, M. 2000. Sources of errors in measurements of PAR. *Agricultural and Forest Meteorology* 100: 103.
- ROXBURGH, J.R. & KELLY, D. 1995. Uses and limitations of hemispherical photography for estimating forest light environments. *New Zealand Journal of Ecology* 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 Ecology and Management* 132: 97-109.
- VALLADARES, F. 1999. Architecture, ecology and evolution of plant crowns. *Handbook of functional plant ecology*. F.I. Pugnaire & F. Valladares (eds.), pp. 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. *Progress in Botany*. K. Esser, U. Lüttge, W. Beyschlag & F. Hellwig (eds.), pp. 439-471. Springer Verlag, Heidelberg.
- VALLADARES, F. 2004a. El ambiente lumínico de los sotobosques ibéricos. *Quercus* 215: 28-35.
- VALLADARES, F. 2004b. El bosque mediterráneo, un sistema antropizado y cambiante. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. F. Valladares (eds.), pp. 13-26. Organismo Autónomo de parques Nacionales. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- VALLADARES, F. 2004c. Global change and radiation in Mediterranean forest ecosystems: a meeting point for ecology and management. *Ecology, Conservation and Sustainable Management of Mediterranean type ecosystems of the World*. M. Arianoutsou & V. Papanastasis (eds.), pp. 1-4. Millpress, Rotterdam.
- VALLADARES, F. 2005. Cambio global y ambiente lumínico en ecosistemas forestales mediterráneos: consideraciones ecológicas e implicaciones para la gestión. *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales* (en prensa).
- VALLADARES, F., ALLEN, M.T. & PEARCY, R.W. 1997. Photosynthetic response to dynamic light under field conditions in six tropical rainforest shrubs occurring along a light gradient. *Oecologia* 111: 505-514.
- VALLADARES, F., ARANDA, I. & SÁNCHEZ-GÓMEZ, D. 2004a. La luz como factor ecológico y evolutivo para las plantas y su interacción con el agua. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. F. Valladares (eds.), pp. 335-370. Organismo Autónomo de Parques Nacionales. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- VALLADARES, F. & GUZMÁN-ASENJO, B. 2006. Canopy structure and spatial heterogeneity of understory light in abandoned Holm oak woodlands. *Annals of Forest Science* 63: 749-761.
- VALLADARES, F., HERNÁNDEZ, L.G., DOBARRO, I., GARCÍA-PÉREZ, C., SANZ, R. & PUGNAIRE, F.I. 2003. The relative number of leaves influences shade survival and plastic response to light of six green-stem leguminous shrubs. *Annals of Botany* 91: 577-584.

- 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 and environment* 25: 749-759.
- VALLADARES, F., PEÑUELAS, J. & CALABUIG, E.L. 2004b. Ecosistemas terrestres. Evaluación de los impactos del cambio climático en España. J.M. Moreno (eds.), pp. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- VALLADARES, F. & PUGNAIRE, F.I. 1999. Tradeoffs between irradiance capture and avoidance in semiarid environments simulated with a crown architecture model. *Annals of Botany* 83: 459-470.
- ZAVALA, M.A. & ORIA, J.A. 1995. Preserving biological diversity in managed forests: a meeting point for ecology and forestry. *Landscape and Urban Planning* 31: 363-378.
- ZAVALA, M.A., ZAMORA, R., PULIDO, F., BLANCO, J.A., IMBERT, B., MARAÑÓN, T., CASTILLO, F. & VALLADARES, F. 2004. Nuevas perspectivas en la conservación, restauración y gestión sostenible del bosque mediterráneo. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. F. Valladares (eds.), pp. 509-530. Organismo Autónomo de Parques Nacionales. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.