

## FENOMORFOLOGÍA Y ESTRATEGIAS FUNCIONALES DE LOS PRINCIPALES TIPOS DE CAMÉFITOS LEÑOSOS MEDITERRÁNEOS DEL PREPIRINEO\*<sup>1</sup>

S. PALACIO

Instituto Pirenaico de Ecología (C. S. I. C.). Avda. Montañana, 1.005. Apdo. 202  
E-50192 Zaragoza

*SUMMARY.*– Mediterranean sub-shrubs dominate extensive areas in all mediterranean regions of the world where the high levels of stress or the frequent disturbances limit the development of trees or tall shrubs. However, despite their high ecological relevance, these plants have been much less studied than mediterranean trees and shrubs. Little is know, for example, about the different ecological strategies found within them. Indeed, these species show a great diversity of growth forms which seems indicative of their great functional diversity. This note analyzes the phenological and morphological characteristics of the main types of mediterranean sub-shrubs that grow naturally along the Prepyrenees. The main objective is to assess the ecological and functional strategies of these plants by the study of the mechanisms that enable them to withstand the stress and disturbances typical of the environments in which they grow.

**Key words:** Mediterranean sub-shrubs, morphology, leaf-habit, phenology, seasonal dimorphism, ecological strategies, NE Spain.

*RÉSUMÉ.*– Les chamephytes ligneux dominant sur des grandes surfaces soumises aux climats méditerranéens, précisément là où les hauts niveaux de stress saisonnier ou les perturbations fréquentes ne permettent pas le développement des arbres et des buissons. Cependant, malgré leur importance pour les écosystèmes méditerranéens, ils n'ont mérité l'attention des écologistes, surtout quand on tient compte des nombreuses études portées sur les arbres et les buissons du même

\* Recibido: 21-VIII-2006. Aceptado: 13-XI-2006.

<sup>1</sup> Esta nota presenta las principales ideas y conclusiones de la tesis doctoral de la autora: "Fenomorfoloía y variaciones estacionales de nitrógeno y carbohidratos en seis especies de caméfitos leñosos mediterráneos. Una aproximación funcional", realizada en el Instituto Pirenaico de Ecología (CSIC) bajo la dirección del Dr. Gabriel Montserrat Martí y defendida el 21 de junio de 2006 en la Universidad de Barcelona.

*territoire. Les différentes stratégies écologiques qu'ils montrent sont à peine connues; en effet, ce type de plantes présente une grande diversité de formes de croissance qui viennent indiquer leurs différentes stratégies écologiques, phénomène parallèle de leur haute diversité fonctionnelle. Nous analysons dans cette note les caractères phénologiques et morphologiques des différents types de chamephytes ligneux méditerranéens habitant les Prepyrénées. Notre but était d'étudier les mécanismes permettant ces espèces de résister aux perturbations et aux facteurs de l'environnement provoquant stress; aussi nous allons discuter sur leurs principales stratégies écologiques et fonctionnelles.*

**Mots clé:** Landes mediterranéennes, morphologie, type de feuillage, phénologie, dimorphisme saisonnier, stratégie écologique, NE de l'Espagne.

*RESUMEN.- Los caméfitos leñosos dominan extensas áreas de clima mediterráneo donde los altos niveles de estrés o las frecuentes perturbaciones impiden el desarrollo de árboles y arbustos. No obstante, pese a su gran relevancia en los ecosistemas mediterráneos, la atención dedicada a su estudio ha sido muy limitada, sobre todo si se compara con los estudios realizados sobre árboles y arbustos de las mismas zonas. Se desconocen, por ejemplo, los límites de su diversidad ecológica. De hecho, este tipo de plantas presenta una gran variedad de formas de crecimiento que parece ser indicativa de sus diferentes estrategias ecológicas y, por tanto, de su elevada diversidad funcional. En esta nota se analizan las características fenológicas y morfológicas de los principales tipos de caméfitos leñosos mediterráneos existentes en las montañas prepirenaicas. El objetivo principal es estudiar los mecanismos que permiten a estas plantas sobrevivir a las perturbaciones y condiciones de estrés propias de los ambientes en los que crecen, llegando a perfilar sus principales estrategias ecológicas o funcionales.*

**Palabras clave:** Tomillares mediterráneos, morfología, hábito foliar, fenología, dimorfismo estacional, estrategia ecológica, NE de España.

## 1. Introducción

Los caméfitos leñosos mediterráneos son especies que, durante la época desfavorable, disponen sus yemas de renuevo por encima de la superficie del suelo, a una altura máxima de 80 cm (ORSHAN, 1986). Estas especies presentan una gran relevancia ecológica en áreas de clima mediterráneo, pues dominan extensas zonas en las que la escasa profundidad del suelo, los altos niveles de estrés o las frecuentes perturbaciones impiden el desarrollo de los árboles y arbustos (SHMIDA & BURGESS, 1988). Muchas especies de caméfitos leñosos mediterráneos son importantes colonizadoras de terrenos abiertos. Ante una situación de cambio de uso del suelo, estas plantas pueden comportarse como invasoras, excluyendo competitivamente a numerosas especies de pastos y provocando serios problemas de gestión (PÉREZ-CABELLO

& IBARRA, 2004). Por otro lado, el abandono del pastoreo y del aprovechamiento forestal de las zonas de monte bajo han generado un desarrollo masivo de los arbustos y rebrotes de los árboles, propiciando la exclusión de los caméfitos que anteriormente crecían en estas zonas (BARTOLOMÉ *et al.*, 2000). Además, los caméfitos leñosos mediterráneos incluyen un elevado porcentaje de endemismos amenazados en la Península Ibérica, como ciertas especies de suelos yesosos o de la alta montaña mediterránea (VV. AA., 2000). A pesar de su relevancia en los ecosistemas mediterráneos, su estudio ha recibido escasa atención, sobre todo si se compara con la cantidad de trabajos dedicados a los árboles y arbustos del mismo territorio.

Uno de los aspectos más interesantes de este grupo de plantas, es que cuenta con una gran diversidad de formas de crecimiento, superior incluso a la existente en árboles o arbustos mediterráneos (MONTSERRAT-MARTÍ *et al.*, 2004). En efecto, entre los caméfitos leñosos mediterráneos encontramos especies representativas de todas las formas de crecimiento presentes en la flora leñosa mediterránea: especies con dimorfismo estacional, caducifolias de invierno, caducifolias de verano, o incluso especies de cojinetes espinosos con tallos fotosintéticos y hojas efímeras. Muchas de estas formas de crecimiento dominan las diversas comunidades de caméfitos leñosos mediterráneos que crecen en las montañas de la Península Ibérica (PALACIO & MONTSERRAT-MARTÍ, 2006). En el gradiente altitudinal que se extiende desde la Depresión del Ebro hasta el Prepirineo, los caméfitos con dimorfismo estacional (como *Satureja montana*, *Salvia lavandulifolia*, *Santolina chamaecyparissus* o *Artemisia herba-alba*) tienden a dominar en las zonas donde la sequía estival es más acusada. Algunas de estas especies alcanzan cotas altitudinales elevadas dentro de este territorio, si bien su dominancia paisajística es más notable en altitudes bajas. En las cotas intermedias aparecen algunas especies de caméfitos caducifolios de invierno, como *Ononis fruticosa* y *O. aragonensis* (VILLAR *et al.*, 1997). Este tipo de plantas requiere una disponibilidad de agua adecuada en verano, por lo que rara vez llegan a ser dominantes en las comunidades de caméfitos leñosos mediterráneos (ARCHIBOLD, 1995). Finalmente, especies de cojinetes espinosos con tallos fotosintéticos, como *Echinopartum horridum* o *Erinacea anthyllis*, dominan los cresteríos más expuestos de las cotas elevadas. En altitudes superiores, los caméfitos leñosos mediterráneos son sustituidos por especies de hemicriptófitos y caméfitos herbáceos o de cepa leñosa (VILLAR *et al.*, 1997, 2001).

El objetivo de esta nota es analizar las características de las principales formas de crecimiento de los caméfitos leñosos mediterráneos dominantes en las montañas prepirenaicas, aportando algunas ideas que permitan llegar a perfilar sus principales estrategias ecológicas o funcionales.

## **2. Implicaciones ecológicas de la forma vital de los caméfitos en el clima mediterráneo**

A pesar de la gran diversidad de formas de crecimiento que presentan los caméfitos leñosos mediterráneos, estas plantas comparten una serie de características comunes que ayudan a identificarlas como un grupo ecológico propio. En primer lugar, presentan tallas pequeñas. Las reducidas dimensiones de su vástago conllevan la presencia de un sistema radical poco profundo, lo que determina su elevada dependencia de la estacionalidad del clima mediterráneo (SHMIDA & BURGESS, 1988). Una forma de compensar las contraindicaciones de poseer un sistema radical somero y vivir en un clima estacional e inestable, es ser capaz de crecer con rapidez cuando las condiciones ambientales mejoran, aprovechando los recursos antes que el resto de plantas de la comunidad. En consecuencia, la mayoría de caméfitos leñosos mediterráneos presentan un crecimiento de tipo oportunista, respondiendo con rapidez a los pequeños pulsos de disponibilidad de agua, nutrientes y temperatura adecuada (GRAY & SCHLESINGER, 1983).

Aunque ocupan ambientes muy diversos, los caméfitos leñosos mediterráneos requieren zonas abiertas para vivir, alejadas de la competencia de árboles y arbustos (SHMIDA & BURGESS, 1988). Ello implica que deben ocupar los lugares en los que los árboles y arbustos no son competitivos y, por tanto, que deben ser capaces de sobrevivir fuertes periodos de estrés, perturbaciones frecuentes o ambos factores al mismo tiempo.

A continuación analizaremos algunas de las características morfológicas, fenológicas y fisiológicas que permiten a los principales tipos de caméfitos leñosos mediterráneos desarrollar un crecimiento de tipo oportunista. Además, expondremos ciertos mecanismos que les permiten resistir las perturbaciones y las condiciones de estrés propias de los ambientes mediterráneos.

## **3. Fenomorfología y estrategias ecológicas de los principales tipos de caméfitos leñosos mediterráneos**

Una característica que parece ser común a la mayoría de especies de caméfitos leñosos mediterráneos es la presencia de yemas desnudas (PALACIO & MONTSERRAT-MARTÍ, 2006; PALACIO & MONTSERRAT-MARTÍ, 2005), es decir, yemas que carecen de órganos especializados de protección de sus meristemas, como podrían ser las escamas, los catáfilos o los hipsófilos (NITTA & OHSAWA, 1998). Las plantas que presentan este tipo de yemas parecen mostrar una baja intensidad de reposo de sus brotes y, en conse-

cuencia, una cierta rapidez de reacción ante la mejoría de las condiciones ambientales (PUNTIERI *et al.*, 2002). Por tanto, la presencia de este tipo de yemas parece adecuada para el crecimiento oportunista.

Aparte de la presencia de yemas desnudas, los principales tipos de caméfitos leñosos mediterráneos existentes en las montañas prepirenaicas (dimórficos estacionales, caducifolios de invierno y cojinetes espinosos) presentan una serie de características fenomorfológicas y funcionales propias, que expondremos a continuación.

### 3.1 Características de las especies con dimorfismo estacional

Los dimórficos estacionales presentan grandes oscilaciones de su cantidad de biomasa fotosintética a lo largo del año. En consecuencia, estas especies suelen mostrar grandes variaciones de su aspecto general, presentando el máximo de biomasa foliar durante la primavera y el mínimo durante la época desfavorable del verano o el invierno (Figura 1). Dicha oscilación se produce mediante la alternancia de dos tipos distintos de ramas: ramas cortas o *braquiblastos*, y ramas largas o *dolicoblastos*. Las primeras cubren la planta durante la época desfavorable del año, mientras que los dolicoblastos se desarrollan durante la época más favorable. Las ramas cortas o braquiblastos se caracterizan por presentar hojas más pequeñas, endurecidas y con una menor capacidad fotosintética que las hojas de los dolicoblastos.

La alternancia de estos distintos tipos de ramas a lo largo del año tiene profundas implicaciones para la estrategia ecológica de estas especies (PALACIO *et al.*, 2006 b). Al reducir su biomasa transpirante durante la época desfavorable, los dimórficos estacionales evitan sufrir daños por las heladas, o bien minimizan las pérdidas de agua por transpiración durante el verano. Así, la oscilación de biomasa permite obtener dos plantas “estacionalmente diferentes” a partir de un mismo individuo, optimizando el ajuste de estas especies a la estacionalidad del clima mediterráneo (CHRISTODOULAKIS *et al.*, 1990). De hecho, este mecanismo se ha interpretado como una forma de evitar los estreses del clima mediterráneo, de manera que cuanto menor es la oscilación de biomasa anual de una especie, mayor será su capacidad para tolerar el estrés.

Además, el intercambio sucesivo de distintas cohortes de ramas parece servir como un mecanismo para reciclar el nitrógeno (N) y el carbono (C) entre cohortes consecutivas, al tiempo que las plantas ejecutan los cambios necesarios para ajustar su morfología a la estacionalidad del ambiente en el que viven (PALACIO *et al.*, 2006 a). Esta capacidad de reciclaje de N y C entre cohortes de ramas es importante, ya que favorece la independencia de las



Figura 1. Imágenes de un mismo individuo de la especie con dimorfismo estacional *Lepidium subulatum*, tomadas en momentos distintos del año. La imagen de la izquierda fue tomada a comienzos de primavera, coincidiendo con el máximo de biomasa fotosintética de esta especie, mientras que la imagen de la derecha fue tomada en pleno verano, momento en que la planta reduce su biomasa fotosintética al mínimo. Fotografías de Gabriel Montserrat Martí

Figure 1. Images showing one individual of the seasonally dimorphic species *Lepidium subulatum* at different times of the year. The picture on the left was taken in early spring, when this species shows a maximum amount of photosynthetic biomass, whereas the picture on the right was taken in summer, when this species reduces its photosynthetic biomass to a minimum. Pictures by Gabriel Montserrat Martí.

plantas frente a las condiciones ambientales y reduce los costes energéticos asociados con el transporte y el mantenimiento de reservas en órganos leñosos (BLOOM *et al.*, 1985); aspectos que potencian el carácter oportunista de estas especies.

Por otro lado, los dimórficos estacionales presentan normalmente las yemas de renuevo en el ápice de sus braquiblastos (PALACIO & MONTSERRAT-MARTÍ, 2006, PALACIO & MONTSERRAT-MARTÍ, 2005). La presencia de yemas en este tipo de ramas parece estar relacionada con una baja preformación de los brotes y, en consecuencia, podría ser ventajosa en ambientes áridos e impredecibles, permitiendo a las plantas reanudar su crecimiento rápidamente en respuesta a los pequeños pulsos de disponibilidad de agua, nutrientes y temperatura adecuada.

Al igual que las plantas espinosas, las especies de caméfitos leñosos con dimorfismo estacional disponen de mecanismos disuasivos para evadir el consumo por los herbívoros, como la acumulación de aceites esenciales ricos en terpenoides y compuestos fenólicos (GUILLÉN & CABO, 1996). Sin embargo, estas especies también presentan una cierta tolerancia a la pérdida de biomasa aérea. Los mecanismos que permiten a estas plantas llevar a cabo las oscilaciones de biomasa necesarias para ajustarse a la estacionalidad del

ambiente en el que viven, como la presencia de órganos de almacenamiento o bancos de yemas, les posibilitan también tolerar las pérdidas de biomasa aérea derivadas de perturbaciones moderadas (IWASA & KUBO, 1997). De hecho, en muchas ocasiones, el efecto de estas perturbaciones es muy inferior a la pérdida de biomasa que, de forma natural, experimentan estas especies a lo largo del año (COUGHENOUR *et al.*, 1990). Además, la mayoría de los dimórficos estacionales pierden periódicamente sus ramas en sentido basípeto (de arriba abajo), por lo que tienden a mantener sus yemas de renuevo cercanas a la superficie del suelo y, por consiguiente, quedan mejor protegidas de las perturbaciones moderadas derivadas del ramoneo o de incendios poco intensos.

Es importante constatar que el dimorfismo estacional es una estrategia característica de los caméfitos mediterráneos, que no aparece en los árboles y arbustos de estas mismas zonas. Los caméfitos leñosos mediterráneos pueden llegar a reducir en más de un 50% su biomasa viva cada año (PALACIO *et al.*, 2006 b); mientras que los árboles y arbustos mediterráneos suelen ser *isomorfos estacionales*, es decir, especies que no modifican su aspecto general a lo largo del año, o bien caducifolios de invierno, en cuyo caso no suelen perder más del 15% de su biomasa viva cada año (porcentaje que corresponde a las hojas). De hecho, a medida que aumenta la talla de la planta se incrementa también su inversión en tejidos de sostén no productivos, lo que dificulta su capacidad de recuperación tras grandes pérdidas estacionales de biomasa. Las reducidas dimensiones de los caméfitos leñosos mediterráneos y su mayor proporción de tejido fotosintético vs. leñoso en comparación con las especies de mayor talla (MOONEY, 1981), podrían explicar el hecho de que el dimorfismo estacional sólo se encuentre en este grupo de especies.

### 3.2 Características de las especies de caméfitos leñosos mediterráneos caducifolios de invierno

Existen muy pocos estudios que traten sobre la fenomorfoloía y las estrategias ecológicas de los caméfitos leñosos mediterráneos caducifolios de invierno, algo que posiblemente es debido a su menor relevancia paisajística en la región mediterránea. El análisis detallado del caducifolio de invierno *Ononis fruticosa* ha puesto de manifiesto que esta especie presenta también braquiblastos y dolicoblastos, si bien las funciones que desempeñan son diferentes a las de las ramas de los dimórficos estacionales (PALACIO *et al.*, 2006 b). Así, en esta especie la función de los dolicoblastos es incrementar la altura del dosel, mientras que los braquiblastos se encargan de cubrir la planta de hojas en un corto espacio de tiempo. Además, estos dos tipos de ramas no se suce-

den en distintos momentos del año, sino que coexisten en primavera, y tampoco presentan distintos tipos de hojas con características morfológicas y fisiológicas contrastadas (PALACIO *et al.*, 2006 b). Estas características coinciden con las que presentan varias especies de árboles y arbustos caducifolios de clima templado, como *Amelanchier ovalis* (MILLA *et al.*, 2005), *Fagus sylvatica* o *Acer monspessulanus*.

Las especies de caméfitos leñosos caducifolios de invierno crecen en zonas en las que el frío invernal es acusado pero la aridez estival es moderada. En estas condiciones, la presencia de braquiblastos emergidos durante todo el año podría incrementar la vulnerabilidad de las plantas al frío. Además, las ventajas de tener un crecimiento de tipo oportunista desaparecen a medida que el clima pasa a ser más predecible (SHMIDA & BURGESS, 1988). En consecuencia, este tipo de especies presentan sus braquiblastos ocultos durante el invierno, con yemas muy protegidas durante todo su desarrollo y un patrón de crecimiento de sus ramas más constreñido, similar al de los árboles y arbustos caducifolios de zonas templadas (PALACIO & MONTSERRAT-MARTÍ, 2006).

A pesar de las diferencias observadas entre los braquiblastos de especies con dimorfismo estacional y los de especies caducifolias de invierno, el análisis de la dinámica estacional de carbohidratos de los órganos de *O. fruticosa* permitió constatar que esta especie parece tener la capacidad de abastecer a las yemas en crecimiento directamente con C fijado por las hojas de sus braquiblastos (PALACIO *et al.*, 2006 a). Este mecanismo podría permitir un inicio del crecimiento más rápido que si la única fuente de C para la brotación procediera de la removilización de reservas almacenadas en órganos leñosos, favoreciendo así el carácter oportunista del crecimiento de esta especie. Estos resultados contrastan con los obtenidos en árboles y arbustos caducifolios de zonas templadas, que muestran una gran dependencia de sus reservas de carbohidratos para abastecer la brotación y el inicio del desarrollo de sus dolico-blastos (PIISPANEN & SARANPÄÄ, 2001).

### 3.3 Características de las especies de cojinetes espinosos

En zonas en las que tanto el frío invernal como la sequía del verano son acusadas, el periodo vegetativo de las plantas se reduce drásticamente y el hábito foliar caducifolio deja de ser competitivo. Los caméfitos leñosos dominantes en este tipo de ambientes suelen ser cojinetes espinosos, sin braquiblastos, con hojas efímeras o reducidas y tallos fotosintéticos. Estas especies suelen presentar periodos cortos de crecimiento de sus dolico-blastos, completando la brotación de forma muy rápida gracias a la elevada preformación

de sus brotes (PALACIO & MONTSERRAT-MARTÍ, 2006). Se trata de especies que presentan una mínima oscilación anual de su biomasa transpirante y que, por tanto, muestran numerosos mecanismos que posibilitan su tolerancia al estrés.

Uno de estos mecanismos es la presencia de tallos espinosos fotosintéticos. Este tipo de estructuras son frecuentes en especies invasoras y en plantas que ocupan ambientes semi-áridos o perturbados (NILSEN *et al.*, 1993). Aunque la capacidad fotosintética de los tallos verdes es menor que la de las hojas, estas estructuras permiten llevar a cabo una cierta fijación de C en periodos del año en los que las hojas no serían capaces de soportar el estrés ambiental (BOSSARD & REJMANEK, 1992). Por tanto, se puede considerar que los tallos fotosintéticos son buenos sustitutos de las hojas en condiciones de elevado estrés ambiental (NILSEN *et al.*, 1993). En algunos aspectos, los tallos fotosintéticos parecen ser funcionalmente análogos a los braquiblastos. Estas estructuras también permiten obtener una cierta fijación de C durante las épocas desfavorables del año, así como llevar a cabo un reciclaje efectivo de N y C entre las sucesivas cohortes de ramas (PALACIO *et al.*, 2006 a).

Gracias a sus espinas, estas especies pueden evadir el ataque de los herbívoros, lo que parece ser una buena estrategia, ya que muchas se desprenden de sus ramas en sentido acrópeto (de abajo hacia arriba), manteniendo sus yemas de renuevo cercanas al extremo distal (más alejado de la cepa) de sus ramas. Esta disposición de las yemas es arriesgada, ya que se hallan muy accesibles para los herbívoros. Además, la presencia de un periodo de crecimiento de sus ramas reducido y un patrón constreñido de desarrollo de sus brotes, sin duda dificultaría su recuperación tras las perturbaciones.

#### 4. Conclusiones

Los caméfitos leñosos mediterráneos son especies que, por su reducido tamaño y por las condiciones ambientales en las que viven, han desarrollado mecanismos para hacer frente al estrés y las perturbaciones. El análisis combinado de la morfología y la fenología de las especies leñosas mediterráneas puede ayudarnos a comprender mejor sus estrategias ecológicas, es decir, aquellos mecanismos que les permiten tolerar o evadir los estreses y perturbaciones propias de muchos ambientes mediterráneos. Ciertos caracteres de los caméfitos leñosos mediterráneos como el tipo y la ubicación de las yemas, la presencia de braquiblastos o tallos fotosintéticos, o la duración del periodo de desarrollo de los dolicoblastos, informan del carácter oportunista de su crecimiento. Otros, como la presencia de espinas y aceites esenciales o el grado de oscilación estacional de biomasa, permiten conocer su estrategia

ecológica, proporcionando información fundamental acerca de su capacidad de tolerancia o evasión del estrés y las perturbaciones.

### Agradecimientos

Quisiera agradecer especialmente su ayuda a Gabriel Montserrat Martí, sin cuyos comentarios e ideas no habría sido posible este trabajo, a mi madre, Asunción Blasco Martínez, quien dedicó varias horas de su tiempo a corregir este manuscrito, y a Luis Villar, quien me animó a elaborar esta contribución a partir de los resultados de mi Tesis. Este estudio se desarrolló gracias a una beca FPU del Ministerio de Educación y Ciencia.

### Referencias

- ARCHIBOLD, O. W. (1995). *Ecology of world vegetation*, Chapman and Hall, London.
- BARTOLOMÉ, J.; FRANCH, J.; PLAIXATS, J. & SELIGMAN, N. G. (2000). Grazing alone is not enough to maintain landscape diversity in the Montseny Biosphere Reserve. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 77: 267-273.
- BLOOM, A. J.; CHAPIN, F. S. & MOONEY, H. A. (1985). Resource limitation in plants-an economic analogy. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16: 363-392.
- BOSSARD, C. C. & REJMANEK, M. (1992). Why have green stems? *Functional Ecology*, 6: 197-205.
- CHRISTODOULAKIS, N. S.; TSIMBANI, H. & FASSEAS, C. (1990). Leaf structural peculiarities in *Sarcopoterium spinosum*, a seasonally dimorphic subshrub. *Annals of Botany*, 65: 291-296.
- COUGHENOUR, M. B.; COPPOCK, D. L.; ROWLAND, M. & ELLIS, J. E. (1990). Dwarf shrub ecology in Kenya's arid zone: *Indigofera spinosa* as a key forage resource. *Journal of Arid Environments*, 18: 301-312.
- GRAY, J. T. & SCHLESINGER, W. H. (1983). Nutrient use by evergreen and deciduous shrubs in Southern California. II. Experimental investigations of the relationship between growth, nitrogen uptake and nitrogen availability. *Journal of Ecology*, 71: 43-56.
- GUILLÉN, M. D. & CABO, N. (1996). Characterization of the essential oils of some cultivated aromatic plants of industrial interest. *Journal of Science Food and Agriculture*, 70: 359-363.

- IWASA, Y. & KUBO, T. (1997). Optimal size of storage for recovery after unpredictable disturbances. *Evolutionary Ecology*, 11: 41-65.
- MILLA, R.; CASTRO-DÍEZ, P.; MAESTRO-MARTÍNEZ, M. & MONTSERRAT-MARTÍ, G. (2005). Environmental constraints on phenology and internal cycling in the Mediterranean winter-deciduous shrub *Amelanchier ovalis* Medicus. *Plant Biology*, 7: 182-189.
- MONTSERRAT-MARTÍ, G.; PALACIO-BLASCO, S. & MILLA-GUTIÉRREZ, R. (2004). Fenología y características funcionales de las plantas leñosas mediterráneas. In VALLADARES, F. (Ed.) *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Ministerio de Medio Ambiente, Organismo Autónomo Parques Nacionales, pp. 129-162. Madrid.
- MOONEY, H. A. (1981). Primary production in Mediterranean-climate regions. In DI CASTRI, F., GOODALL, D. W. & SPECHT, R. L. (Eds.) *Mediterranean-type shrublands*. Elsevier, pp. 249-255. Amsterdam
- NILSEN, E. T.; KARPA, D.; MOONEY, H. A. & FIELD, C. (1993). Patterns of stem photosynthesis in two invasive legumes (*Spartium junceum*, *Cytisus scoparius*) of the California coastal region. *American Journal of Botany*, 80: 1126-1136.
- NITTA, I. & OHSAWA, M. (1998). Bud structure and shoot architecture of canopy and understorey evergreen broad-leaved trees at their northern limit in East Asia. *Annals of Botany*, 81: 115-129.
- ORSHAN, G. (1986). Plant form as describing vegetation and expressing adaptation to environment. *Annali di Botanica*, 44: 7-38.
- PALACIO, S.; MILLARD, P.; MAESTRO, M. & MONTSERRAT-MARTÍ, G. (2006a). Non-structural carbohydrates and nitrogen dynamics in Mediterranean sub-shrubs: an analysis of the functional role of overwintering leaves. *Plant Biology* (en prensa). [DOI: 10.1055/s-2006-924224].
- PALACIO, S.; MILLARD, P. & MONTSERRAT-MARTÍ, G. (2006b). Aboveground biomass allocation patterns within Mediterranean sub-shrubs: a quantitative analysis of seasonal dimorphism. *Flora*, 201: 612-622.
- PALACIO, S. & MONTSERRAT-MARTÍ, G. (2005). Bud morphology and shoot growth dynamics in two species of Mediterranean sub-shrubs co-existing in gypsum outcrops. *Annals of Botany*, 95: 949-958.
- PALACIO, S. & MONTSERRAT-MARTÍ, G. (2006). Comparison of the bud morphology and shoot growth dynamics of four species of Mediterranean sub-shrubs growing along an altitude gradient. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 151: 527-539.
- PÉREZ-CABELLO, F. & IBARRA, P. (2004). Procesos de regeneración vegetal en comunidades incendiadas (Prepirineo oscense). In PEÑA, J. L.; LONGARES, L. A. & SÁNCHEZ, M. (Eds.) *Geografía física de Aragón. Aspectos*

- generales y temáticos*. Universidad de Zaragoza e Institución Fernando el Católico, pp. 153-162. Zaragoza.
- PIISPANEN, R. & SARANPÄÄ, P. (2001). Variation of non-structural carbohydrates in silver birch (*Betula pendula* Roth) wood. *Trees-Structure and Function*, 15: 444-451.
- PUNTIERI, J.; BARTHÉLÉMY, D.; MAZZINI, C. & BRION, C. (2002). Periods of organogenesis in shoots of *Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oersted (Nothofagaceae). *Annals of Botany*, 89: 115-124.
- SHMIDA, A. & BURGESS, L. (1988). Plant growth-form strategies and vegetation types in arid environments. In WERGER, M. J. A.; AART, P. J. M. V. D.; DURING, H. J. & VERHOEVEN, J. T. A. (Eds.) *Plant Form and Vegetation Structure*. SPB Academic Pub., pp. 211-241. The Hague.
- VILLAR, L.; SESÉ, J. A. & FERRÁNDEZ, J. V. (1997). *Atlas de la Flora del Pirineo Aragonés, I*. Instituto de Estudios Altoaragoneses y Consejo de Protección de la Naturaleza de Aragón. Huesca.
- VILLAR, L., SESÉ, J. A. & FERRÁNDEZ, J. V. (2001). *Atlas de la Flora del Pirineo Aragonés, II*. Instituto de Estudios Altoaragoneses y Consejo de Protección de la Naturaleza de Aragón. Huesca.
- VV. AA. (2000). Lista Roja de la Flora vascular española. *Conservación Vegetal*, 6 (extra): 11-38.