



## 6º CONGRESO FORESTAL ESPAÑOL

---

**6CFE01-063**

---

Montes: Servicios y desarrollo rural  
10-14 junio 2013  
Vitoria-Gasteiz



---

Edita: Sociedad Española de Ciencias Forestales  
Vitoria-Gasteiz, 10-14 junio de 2013  
ISBN: 978-84-937964-9-5  
© Sociedad Española de Ciencias Forestales

## Estudio comparativo de la disposición de las hojas y su eficiencia en la captura de la luz en la copa de tres especies arbóreas mediterráneas

DEL RÍO-GARCÍA, T., GONZÁLEZ-ZURDO, P., MEDIAVILLA, S., ESCUDERO, A.<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Área de Ecología, Facultad de Biología, Universidad de Salamanca. Campus Unamuno s/n, 37071 Salamanca.

### Resumen

Las variaciones en cantidad de radiación en la copa de las especies arbóreas condicionan numerosos aspectos en morfología y fisiología foliar, lo que hace imprescindible contar con buenas mediciones que informen de cambios en las condiciones lumínicas. Por ello, a partir de ramas recolectadas en el campo, y empleando el programa Y-plant, se construyeron modelos tridimensionales de las partes aéreas de tres especies (*Quercus ilex*, *Q. suber* y *Q. faginea*) con el objetivo de evaluar la diferente arquitectura del dosel y la captura de luz por parte de hojas con distinta disposición y duración. El procedimiento permitió: identificar las hojas con mayor incidencia luminosa y calcular la integral del flujo de fotones a lo largo del día; identificar las hojas del interior de la copa que reciben una cantidad de luz limitante para la fotosíntesis; por último, estimar el ritmo de deterioro de la luz entre las hojas con distintas posiciones a lo largo de un eje en función de su edad. A través de toda la información suministrada, el método se reveló como útil y eficaz para la predicción y comparación de los patrones de extinción y uso de la luz en especies con distintas estrategias en fenología foliar.

### Palabras clave

Arquitectura del dosel, autosombreado, filotaxia, longevidad foliar, *Quercus*, Y-plant

### 1. Introducción

La radiación solar es uno de los factores clave para las plantas por su implicación en el proceso fotosintético, de modo que diferencias en la capacidad de absorción de luz pueden determinar también importantes diferencias en crecimiento y reproducción y, por tanto, en la capacidad competitiva de las distintas especies. La arquitectura de la copa y la disposición de las hojas son dos parámetros básicos condicionando las diferencias entre especies en la eficiencia en la captura de la luz y rendimiento fotosintético (KUULUVAINEN 1992). Diferencias en aspectos como la filotaxia (disposición de las hojas en el tallo), ángulo y tamaño foliar, longitud de los pecíolos, distancia entre nodos consecutivos y orientación de las hojas, permiten explicar el amplio espectro de eficiencias que en relación a la luz se obtienen en distintas especies (VALLADARES & BRITES 2004), en función entre otras cosas de los mayores o menores niveles de autosombreado que todos estos aspectos determinen en la copa. Distintas especies pueden modificar o reducir los niveles de autosombreado a través de cambios en cualquiera de estos aspectos citados. Sin embargo, los cambios en el ambiente lumínico de las hojas a lo largo de su vida son inevitables, fundamentalmente en aquellas especies en las que la formación de las nuevas cohortes va desplazando a las hojas viejas a posiciones más internas y por tanto menos iluminadas (ACKERLY & BAZZAZ 1995). Y es evidente que el deterioro en el ambiente lumínico a medida que ocupan posiciones más internas debe afectar de algún modo a la disminución en

la ganancia de carbono de estas hojas más viejas. Resulta indispensable entonces analizar estas diferencias estructurales a nivel de la copa para comprender las diferencias que también se observan a nivel interespecífico en rendimiento fotosintético. El empleo de modelos de reconstrucción tridimensionales, como el que ofrece el programa YPLANT (PEARCY & YANG 1996), se ha revelado como una herramienta de gran utilidad para el estudio comparativo de la arquitectura vegetal, permitiendo simular el ambiente lumínico y, de esta manera, analizar la captura de luz por parte de las hojas y relacionarla con la asimilación potencial de carbono a nivel de la planta.

## 2. Objetivos

En el presente trabajo nos proponemos analizar las características de la copa de tres especies arbóreas que, coexistiendo en un ambiente de clima mediterráneo, presentan hojas claramente diferenciadas tanto en forma y tamaño, como en duración media. Las formaciones que muchas veces ocupan estas regiones presentan predominio de radiación directa (ENDLER 1993), lo que, sumado a las limitaciones hídricas estivales típicas de estos ambientes mediterráneos, en ocasiones origina una intensidad lumínica excesiva que puede causar estrés, redundando negativamente en la fotosíntesis (VALLADARES 2001). Analizando la arquitectura del dosel y las diferencias en la incidencia de la luz en la copa a través del programa YPLANT, pretendemos obtener información que contribuya a explicar las diferencias en productividad y en otros aspectos de la vida de las hojas de las tres especies.

## 3. Metodología

El estudio se realizó en tres especies (*Q. faginea* Lam., *Q. suber* L. y *Q. ilex* L. subsp. *ballota* (Desf.) Samp.), ampliamente representadas en regiones de clima mediterráneo. Las tres especies se caracterizan por presentar hojas claramente diferenciadas no sólo en forma y tamaño, sino también en su duración media (en torno a 7 meses el quejigo, 14 meses el alcornoque y algo superior a dos años en la encina). Representantes de todas ellas fueron seleccionados en una parcela (41°08'49.02"N, 5°47'17.38"W) ubicada en la zona norte de la provincia de Salamanca. El clima es mediterráneo frío, con una temperatura media anual de entre 11-12 °C y una precipitación total anual que oscila entre los 350 y 500 mm. El suelo es cambisol húmico. La parcela es una típica zona de dehesa con ejemplares aislados y áreas de pasto entre ellos. Los árboles, ejemplares adultos en todos los casos, mostraban un diámetro del tronco (tomado a 1.3 m de altura) de entre 40 a 60 cm y una altura de entre 8-10 m.

Para cada especie fueron seleccionados al azar tres ejemplares, de cada uno de los cuales se extrajo una rama, cortada de la zona más alta del dosel y en posición vertical, anotándose la disposición y orientación exacta en la que se encontraba en el árbol. Las ramas eran transportadas al laboratorio, donde se disponían sobre un trípode simulando su posición real de campo, para posteriormente efectuar distintas mediciones que se procesaron después por medio del programa YPLANT. El programa interpreta la planta como un sistema formado por un conjunto de nodos ("nodos madre") que, distribuidos desde la base al extremo a lo largo del tallo principal y de cada una de las ramas, conforman la estructura principal sobre la que se dispondrán después nuevas ramas u hojas. La información requerida por el programa implica mediciones de distintos parámetros en tallo, ramas y pecíolos (diámetro, longitud, azimut, orientación y ángulo vertical), así como en las hojas (longitud, orientación, azimut y ángulo respecto a la horizontal). Las mediciones se llevaron a cabo con calibre digital, brújula e inclinómetro digital respectivamente.

Una vez efectuadas todas las mediciones, la información se completó a través del conjunto de herramientas del paquete YpTools del Programa R, el cual permite visualizar la arquitectura de la planta de manera más exhaustiva. En primer lugar se obtuvo el área foliar proyectada (PA, superficie total de las hojas proyectada hacia la fuente de luz considerando el ángulo y la orientación de las mismas), así como el área desplegada (DA, área foliar total proyectada menos la parte sombreada por el follaje del dosel), las cuales se calcularon para cada uno de los 160 sectores en los que se divide el cielo (8 clases de azimut y 20 ángulos de elevación). Posteriormente se determinó la densidad del flujo fotónico fotosintético (PFD) absorbido por las hojas ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). El PFD incidente sobre la superficie foliar era simulado a intervalos de 30 minutos a lo largo del día, obteniéndose el total absorbido a lo largo del día por cada una de las ramas como el sumatorio del PFD de todas las hojas que integran dicha rama y también el PFD medio por unidad de área foliar recibido por el conjunto de las hojas de la rama. Para estas simulaciones asumimos un cielo claro permanente, con coeficiente de extinción de la atmósfera de 0.79%. Adicionalmente, en cada rama se seleccionaron hojas individuales situadas a lo largo de un mismo eje, con el fin de estudiar los cambios a lo largo de la vida de la hoja en la intensidad de la luz recibida, así como hojas de las zonas profundas del dosel. A todas ellas se les realizaron los mismos cálculos que a la planta completa con la finalidad de predecir las implicaciones respecto a la luz de la posición de las hojas en la copa. Todos los cálculos se efectuaron a una latitud constante de 42° N, a lo largo de una anualidad, lo que nos permitió observar la evolución en el ambiente lumínico en la copa a lo largo del año, siempre asumiendo un cielo libre de nubes.

Otros diversos parámetros, obtenidos a través del programa Y-plant, fueron analizados: la densidad de la copa (área total de hojas/área total del contorno de la rama,  $\text{m}^2 \text{m}^{-2}$ ) la eficiencia de absorción de luz ( $E_a$ , PFD absorbido/PFD incidente sobre una superficie horizontal), eficiencia proyectada ( $E_p$ , área proyectada/área foliar total) y la eficiencia desplegada ( $E_d$ , área desplegada/área foliar total). La fracción de superficie foliar autosombreada en el interior de la copa se calculó como la diferencia entre  $E_p$  y  $E_d$ . Por último, a través de la media ponderada de la masa por unidad de superficie foliar (LMA) de cada una de las especies, teniendo en cuenta las diferentes edades foliares en perennifolias, se pudo calcular la eficiencia de nuestras especies en la inversión de biomasa para la captura de luz,  $\text{LAR}_e$  (PFD absorbido por unidad de masa foliar/ PFD incidente sobre una superficie horizontal,  $\text{m}^2\text{g}^{-1}$ ). Obtenidos todos los datos, se utilizó el análisis de la varianza de una vía (ANOVA) para examinar las posibles diferencias existentes a nivel de cada parámetro entre nuestras especies. A través de regresión lineal se comprobó la relación entre las distintas variables arquitecturales estudiadas. Todos los test se llevaron a cabo con el programa SPSS (SPSS Inc., Chicago, IL, USA).

#### 4. Resultados

Cuando calculamos el valor medio de los distintos parámetros analizados y los sometimos a análisis de varianza, comprobamos que apenas existían diferencias significativas entre las ramas de las tres especies (Tabla 1). Las diferencias únicamente alcanzaban significación para la distancia media entre nodos para hojas de edad uno ( $P = 0.044$ ), y para la longitud media del pecíolo ( $P = 0.032$ ), correspondiendo a *Q. suber* los valores más altos en ambos casos. Entre las otras dos especies, era *Q. faginea* la que mostraba hojas con un pecíolo más largo, pero separadas por nodos más cortos (Tabla 1). *Q. faginea* era la especie que presentaba una copa más ancha y con mayor densidad, probablemente como resultado del

mayor tamaño de sus hojas, que a su vez exhibían una menor distancia entre nodos, aunque, como ya hemos comentado, las diferencias con las otras especies de estudio no resultan significativas. Finalmente, en cuanto a la eficiencia de absorción de la radiación ( $E_a$ ), *Q. suber* alcanzaba los valores más altos, aunque las diferencias entre especies tampoco en este caso resultaban significativas (Tabla 1). Sí se obtenían diferencias acusadas, sin embargo, en la inversión de biomasa para la captura de luz,  $LAR_e$  ( $P < 0.0001$ ), correspondiendo a la especie caducifolia los valores significativamente más altos, mientras que *Q. ilex* era la especie con el valor inferior de  $LAR_e$  (Tabla 1). Finalmente, por lo que respecta a los niveles de autosombreado, se obtenían también diferencias significativas entre especies ( $P = 0.006$ ), las cuales, sin embargo, se limitaban al alcornoque y quejigo, con los valores inferiores y superiores respectivamente (Tabla 1).

Tabla 1. Valores medios (error típico,  $n=3$  ramas por especie) de distintos parámetros arquitecturales de las tres especies de estudio. Distintas letras en la misma fila representan diferencias significativas entre especies para  $P < 0.05$ .

| Parámetros                       | <i>Q. suber</i> | <i>Q. ilex</i> | <i>Q. faginea</i> |
|----------------------------------|-----------------|----------------|-------------------|
| Nº total nodos                   | 462 (101) a     | 518 (84) a     | 440 (141) a       |
| Nº total hojas                   | 417 (88) a      | 478 (72) a     | 381 (131) a       |
| Superficie ramas ( $cm^2$ )      | 318 (35) a      | 265 (39) a     | 278 (70) a        |
| Área foliar total ( $m^2$ )      | 0.11 (0.01) a   | 0.08 (0.02) a  | 0.11 (0.02) a     |
| Distancia media entre hojas (cm) | 2.10 (0.10) a   | 1.53 (0.09) a  | 1.82 (0.31) a     |
| Densidad copa ( $m^2 m^{-2}$ )   | 0.33 (0.07) a   | 0.38 (0.09) a  | 0.39 (0.14) a     |
| Longitud copa (m)                | 0.46 (0.06) a   | 0.37 (0.06) a  | 0.44 (0.08) a     |
| Ancho copa (m)                   | 0.37 (0.08) a   | 0.27 (0.03) a  | 0.38 (0.08) a     |
| Distancia media entre nodos (mm) | 7.15 (0.88) a   | 4.78 (0.99) b  | 2.91 (0.84) c     |
| Nº hojas/brote                   | 6 (0.88) a      | 8 (0.33) a     | 7 (0.67) a        |
| Longitud foliar (cm)             | 2.86 (0.13) a   | 1.92 (0.15) a  | 3.73 (0.82) a     |
| Ángulo foliar ( $^\circ$ )       | 47 (5.58) a     | 34 (1.20) a    | 34 (3.09) a       |
| Longitud media peciolo (mm)      | 7.48 (0.60) a   | 2.72 (0.14) c  | 6.25 (1.57) b     |
| $E_a$                            | 0.40 (0.02) a   | 0.36 (0.05) a  | 0.36 (0.04) a     |
| $LAR_e$ ( $m^2 kg^{-1}$ )        | 2.22 (0.21) b   | 1.57 (0.18) c  | 3.01 (0.39) a     |
| Autosombreado (Ep-Ed)            | 0.23 (0.01) b   | 0.28 (0.05) ab | 0.31 (0.04) a     |

Para comprobar los efectos que las distintas variables analizadas relativas a la arquitectura de la copa pudieran ejercer sobre la eficiencia de absorción luminosa, recurrimos al análisis de regresión lineal (Figura 1). Tanto la distancia entre nodos, como entre hojas, mostraban una relación positiva con la eficiencia en la absorción de la luz de nuestras especies, relación que, sin embargo, no alcanzaba la significación (Figura 1a y b). Por lo que respecta a las características globales de la copa, tampoco su anchura mostraba ningún efecto significativo sobre  $E_a$  (relación no mostrada). Lo contrario ocurre con la longitud y densidad, las cuales condicionan de forma significativa el valor de la eficiencia, aunque con un efecto distinto en ambos casos (Figura 1c y e). Así, mientras que una mayor longitud de la copa aumenta la captación de la luz, copas más densas registran valores inferiores de  $E_a$ , correspondiendo a esta variable (densidad de la copa), entre todas las analizadas, el mayor

porcentaje de la variación explicada en el valor de la eficiencia. Este resultado probablemente responde a los mayores niveles de autosombreado que, cuando buscamos la relación entre densidad de la copa y fracción de sombra en el dosel, se obtenían en las copas más densas ( $R^2 = 0.81$ ,  $P = 0.001$ , relación no mostrada). De este modo, una relación negativa y altamente significativa se obtenía cuando contrastamos los niveles de autosombreado con los valores de eficiencia (Figura 1f), de modo que, como era de esperar, esta se reduce marcadamente a medida que aumenta  $E_p-E_d$ . Finalmente, la última de las variables consideradas, superficie de las ramas, ejercía también un efecto positivo sobre  $E_a$ , aunque entre las que alcanzaban la significación, esta era la variable que conseguía explicar un menor porcentaje de la variación en el valor de la eficiencia (Figura 1d).

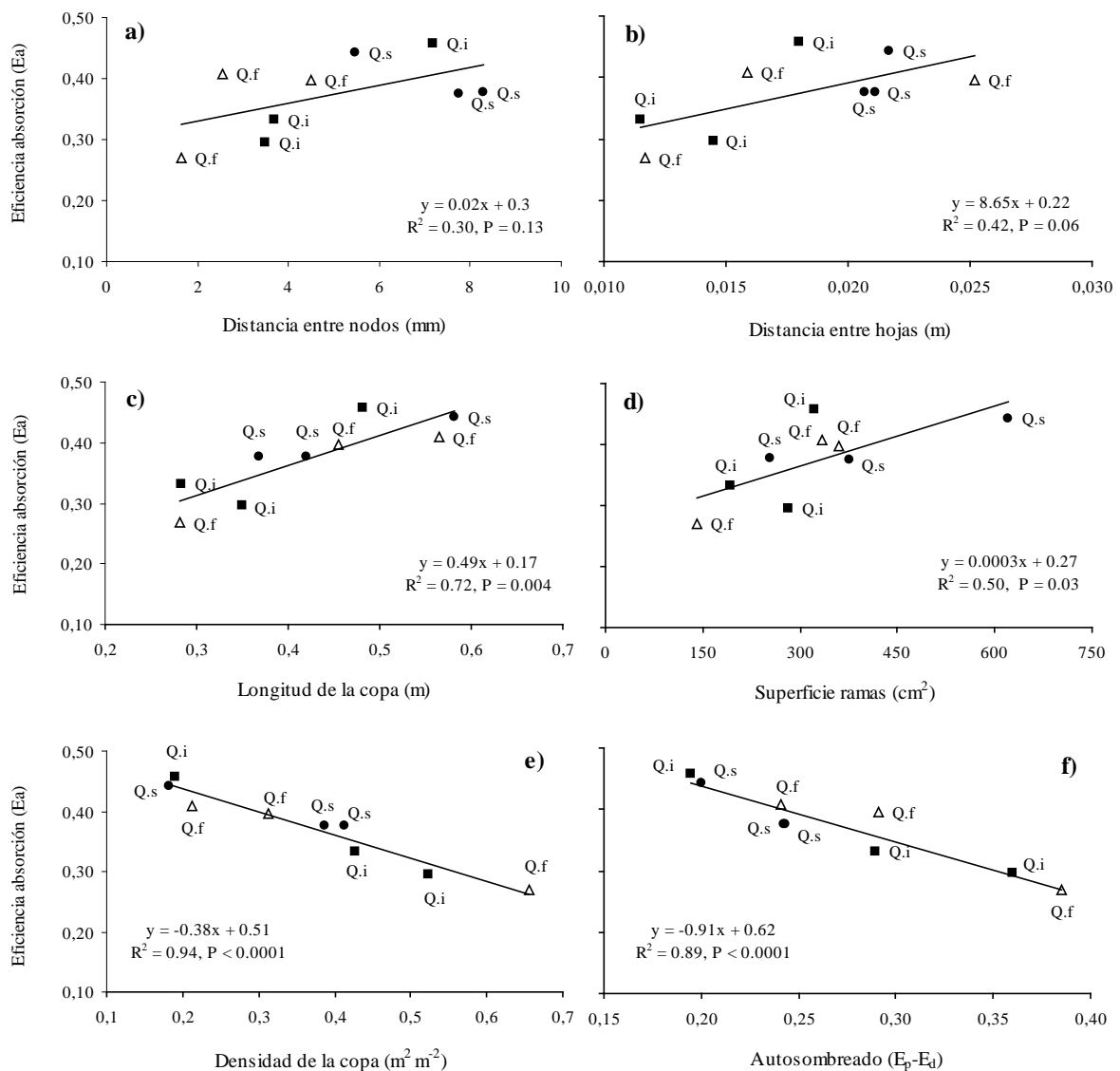


Figura 1. Relación entre distintas características de la copa y la eficiencia de absorción de la luz ( $E_a$ ).

( $Q.i = Quercus ilex$ ,  $Q.s = Q. suber$ ,  $Q.f = Q. faginea$ )

## 5. Discusión

Las tres especies de estudio fueron seleccionadas en la misma parcela, por lo que todas ellas estaban sometidas a la misma intensidad de radiación solar incidente por encima de la copa. Por lo tanto, nuestro objetivo era el análisis de las posibles diferencias que, en función únicamente de las características estructurales de la copa, pudieran existir entre ellas en su capacidad para absorber la radiación.

El estudio comparativo entre las tres especies dio como resultado valores de PFD medio incidente por unidad de superficie foliar muy similares entre ellas, lo que se traduce en valores de eficiencia de absorción de luz no significativamente diferentes. No obstante, *Q. suber* obtuvo los valores más altos en eficiencia de captación luminosa, mientras que a *Q. faginea* le correspondieron los mayores niveles de autosombreado. Estas diferencias lógicamente deben venir determinadas por las características del dosel, que son las que esencialmente influyen en la capacidad para absorber la radiación incidente en el conjunto de la planta (KUULUVAINEN 2003). Inevitablemente, las hojas de más edad van ocupando sucesivamente posiciones peor iluminadas dentro de la cubierta vegetal (VALLADARES & PUGNAIRE 1999). Por tanto, tradicionalmente, se ha considerado que existen dos gradientes verticales desde la parte más alta del dosel a la zona más baja de la planta, los cuales se manifiestan simultáneamente: por un lado, el descenso de la capacidad fotosintética (máxima intensidad de la fotosíntesis bajo luz saturante) y, por otro, el descenso en disponibilidad de PFD (HIKOSAKA et al. 2003). En estas circunstancias, la máxima longevidad foliar vendría determinada por el ritmo de reducción de la fotosíntesis con el incremento de la profundidad en la copa (ACKERLY & BAZZAZ 1995) y, en principio, especies con mayor longevidad foliar deberían experimentar una mayor intensidad de autosombreado (REICH et al. 2009).

Sin embargo, hay otros aspectos relacionados con la disposición de las hojas en el tallo que afectan a la captación luminosa, contribuyendo a que las hojas consigan mayores o menores tasas de asimilación. La captura eficiente de la luz requiere una disposición de las hojas que minimice el autosombreado y mantenga un eficiente ángulo de despliegue con respecto a la dirección de la luz predominante. Así, la eficiencia de absorción disminuye con la elevación del ángulo foliar, y aumenta con la longitud entre nodos (BRITES & VALLADARES 2005). La distancia entre nodos constituye la estructura de soporte primaria para minimizar la superposición de las hojas. Una mayor longitud entre nodos sucesivos puede reducir el sombreado creado por una ineficiente filotaxia (NIKLAS 1998), especialmente cuando existe luz lateral significativa. Sin embargo, la inversión en el aumento de la longitud entre nodos supone un coste adicional en términos de C que se asigna a los tallos en lugar de a las hojas (PEARCY & YANG 1998). Entre nuestros *Quercus*, la especie que destinaba mayor gasto estructural en aumentar la distancia de un nodo al siguiente era el alcornoque y, efectivamente, entre las ramas medidas, la eficiencia de absorción tendía a aumentar con la longitud de los entrenudos, aunque la relación no llegaba a alcanzar el nivel de significación. Coincidiendo con los resultados obtenidos por BRITES & VALLADARES 2005, también en nuestro caso el rango natural de variación de la longitud de los internodos encontrado en los brotes e individuos de cada especie estudiada tuvo mayor efecto sobre  $E_a$  que el ángulo de elevación del área de la hoja (datos no mostrados). Se ha demostrado que el ángulo de elevación de la hoja influye significativamente en la captura de la luz en una serie de especies y condiciones ambientales, pero solo se ha comparado ocasionalmente con otros parámetros arquitecturales (VALLADARES & PEARCY 1998).

Otros parámetros cruciales que influyen en la arquitectura de la copa son el tamaño de las hojas, área total del dosel, densidad de la copa y distancia entre hojas en cualquier dirección del espacio. Algunos autores indican que un aumento del área foliar disminuye la eficiencia en la absorción de radiación (POSADAS et al. 2012). Sin embargo, en las ramas de nuestras especies no se encontró relación directa entre el área foliar total de la rama ni la longitud de las hojas y  $E_a$  (datos no mostrados). Por el contrario, el aumento de la densidad en los doseles en las tres especies provocó una disminución significativa en la eficiencia de absorción y, lógicamente, la distancia entre hojas en el interior de la rama afectaba positivamente a  $E_a$ . La disposición más espaciada de las hojas posibilita un dosel más abierto, que permite mayor entrada de luz al interior de la copa, lo cual reduce el autosombreado y aumenta  $E_a$ . Es por este motivo, por lo que también la longitud de las ramas e, incluso, la superficie total de la parte leñosa de la rama, afectaban positivamente a la eficiencia de captación.

Los efectos de las diferencias en longevidad foliar sobre la fotosíntesis integrada a lo largo de la vida de la hoja han sido objeto de largo debate. El declive de la fotosíntesis instantánea con la edad de las hojas es un componente esencial en la estimación del balance integrado de C a lo largo de la vida de la hoja, puesto que en especies de larga longevidad foliar, una parte sustancial del área foliar total corresponde a hojas viejas, que han perdido parte de su potencial para la fotosíntesis (MEDIÁVILLA & ESCUDERO 2003). A su vez, el declive de la asimilación de  $CO_2$  con la edad de la hoja obedece en parte a un deterioro de la capacidad fotosintética y en parte al deterioro del ambiente lumínico de las hojas más viejas a medida que quedan cubiertas por las hojas más jóvenes (REICH et al. 2009). Era de esperar en principio que especies de hojas más longevas tuviesen mayor biomasa foliar en áreas profundas de la copa fuertemente autosombreadas, lo que contribuiría a reducir más el balance de carbono integrado de dichas especies. Sin embargo, en función de los resultados del presente trabajo, la intensidad del autosombreado parece poco afectada por las diferencias en longevidad foliar, que en todo caso son compensadas por las diferencias en diferentes rasgos arquitecturales, como la distancia entre hojas, la densidad de la copa o la longitud de las ramas.

## 6. Conclusiones

La eficiencia de captación de la luz por el follaje parece determinada fundamentalmente por rasgos arquitecturales como la longitud de los entrenudos, la distancia entre las hojas en las tres dimensiones del espacio, la longitud total de las ramas y la superficie de los tejidos leñosos de sostén. Por el contrario, el efecto de las diferencias en el ángulo foliar con la horizontal resultó no significativo. Las diferencias en rasgos arquitecturales entre las tres especies fueron suficientemente elevadas como para compensar los efectos de las diferencias en longevidad foliar, de modo que la iluminación promedio de la superficie foliar no era significativamente menor en especies de hojas más longevas, como inicialmente se habría esperado.

## 7. Agradecimientos

El presente trabajo ha recibido financiación del Ministerio de Ciencia e Innovación-EU-FEDER (Proyectos No. CGL2006-04281 y CGL2010-21187).



## 8. Bibliografía

ACKERLY, D.D.; BAZZAZ, F.A.; 1995. Leaf dynamics, self-shading and carbon gain in seedlings of a tropical pioneer tree. *Oecologia* 101, 289-298

BRITES, D.; VALLADARES, F.; 2005. Implications of opposite phyllotaxis for light interception efficiency of Mediterranean woody plants. *Trees* 19, 671-679

ENDLER, J.A.; 1993. The color of light in forests and its implications. *Ecol. Monog.* 61, 1-27

HIKOSAKA, K.; YAMANO, T.; NAGASHIMSA, H.; HIROSE, T.; 2003. Light acquisition and use of individuals as influenced by elevated CO<sub>2</sub> in even-aged monospecific stands of *Chenopodium album*. *Funct. Ecol.* 17, 786-795

KUULAUVAJINEN, T.; 1992. Tree architecture adapted to efficient light utilization: is there a basis for latitudinal gradients? *Oikos* 65, 275-284

MEDIAVILLA, S.; ESCUDERO, A.; 2003. Photosynthetic capacity, integrated over the lifetime of a leaf, is predicted to be independent of leaf longevity in some tree species. *New Phytol.* 159, 203-211

NIKLAS, K.J.; 1998. Light harvesting “fitness landscapes” for vertical shoots with different phyllotactic patterns. En: JEAN, R.V.; BARABÉ, D. (eds); *Symmetry in plants*. World Scientific Publishing Co. Pte. Ltd., Singapore, pp 759-773

PEARCY, R.W.; YANG, W.; 1996. A three-dimensional crow architecture model for assessment of light capture and carbon gain by understory plants. *Oecologia* 108, 1-12

PEARCY, R.W.; YANG W.; 1998. The functional morphology of light capture and carbon gain in the redwood-forest understory plant, *Adenocaulon bicolor* Hook. *Funct. Ecol.* 12, 543-552

POSADA, J.M.; SIEVANEN, R.; MESSIER, CH.; PERTTUNEN, J.; NIKINMAA, E.; LECHOWICZ, M.J.; 2012. Contributions of leaf photosynthetic capacity, leaf angle and self-shading to the maximization of net photosynthesis in *Acer saccharum*: a modeling assessment. *Annals Bot.* 106, 1-11

REICH, P.B.; FALSTER, D.S.; ELLSWORTH, D.S.; WRIGHT, I.J.; WESTOBY, M.; OLEKSYN, J.; LEE, T.D.; 2009. Controls on declining carbon balance with leaf age among 10 woody species in Australian woodland: do leaves have zero daily net carbon balances when they die? *New Phytol.* 183, 153-66

VALLADARES, F.; 2001. Características mediterráneas de la conversión fotosintética de la luz en biomasa: de órgano a organismo. En: Zamora, R.; Pugnaire, F.I (eds): *Aspectos funcionales de los ecosistemas mediterráneos*. 67-94. CSIC-AEET. Granada.

VALLADARES, F.; BRITES, D.; 2004. Leaf phyllotaxis: does it really affect light capture? *Plant Ecol.* 174, 11-17

VALLADARES, F.; PEARCY, R.W.; 1998. The functional ecology of shoot architecture in sun and shade plants of *Heteromeles arbutifolia* M. Roem., a Californian chaparral shrub. *Oecologia* 114, 1-10

VALLADARES, F.; PUGNAIRE, F.I.; 1999. Tradeoffs between irradiance capture and avoidance in semi-arid environments assessed with a crown architecture model. *Annals Bot.* 83, 459-469