

VARIACIONES MORFOANATÓMICAS EN LAS
COMUNIDADES DE ENCINAR A LO LARGO
DE UN GRADIENTE CLIMÁTICO EN EL
NE DE LA PENÍNSULA IBÉRICA

P. CASTRO DíEZ¹, P. VILLAR SALVADOR², J. GUERRERO-CAMPO¹,
C. PÉREZ RONTOMÉ¹ & G. MONTSERRAT MARTÍ¹

ABSTRACT

Morpho-anatomical changes of *Quercus ilex* communities along a climatic gradient in the NE Iberian Peninsula

In the NE Iberian Peninsula there is a strong climatic gradient between the Basque Coast and the mid Ebro basin. Holm oak communities growing throughout this area change their floristic composition and thus, their physiognomy and their morpho-anatomical trait distribution. In this study the most common phanaerophytes of these communities were selected and their leaf morphology and wood anatomy traits measured. Trait values were averaged for the communities and their variation along the study area was analysed as a function of precipitation and temperature changes.

Phanaerophytes with larger leaf area, lower specific leaf mass, lower wood density and wider xylem vessels dominate the communities of the oceanic extreme (moist, mild climate), while the contrary features dominate in the opposite extreme (dry, continental climate). Along the studied gradient the frequency of evergreen species is higher than that of deciduous species except in the coldest sites.

The functional meaning of selected traits and their adaptive value to the different environmental conditions of the gradient are discussed.

Key words: *Quercus ilex* communities, Phanaerophytes, Rainfall, Temperature, Mediterranean climate.

RESUMEN

A lo largo del gradiente climático que se establece entre la Costa Vasca y el centro de la Depresión del Ebro (NE de la Península Ibérica), los encinares sufren cambios de composición florística, que se manifiestan en la fisionomía y en la distribución de caracteres morfoanatómicos en la comunidad. En este trabajo se han seleccionado los fanerófitos más frecuentes de los encinares de este gradiente climático y en ellos se han medido variables morfométricas foliares y anatómicas de los tallos. Se analiza la variación de estos valores promediados para toda la comunidad, así como de la frecuencia de los hábitos caduco y perenne, en función

¹ Instituto Pirenaico de Ecología. Aptdo. 202, E-50080 Zaragoza.

² Centro de Mejora Forestal "El Serranillo". Aptdo. 249, E-19004 Guadalajara.

de los cambios de precipitación y temperatura que se producen a lo largo del área de estudio.

En los encinares del extremo oceánico del gradiente (templado y húmedo) dominan fanerófitos de hojas más grandes, menor masa específica, madera menos densa y xilema de vasos más anchos que en los del extremo opuesto (seco y continental). La frecuencia de las especies perennifolias supera a la de caducifolias en todo el gradiente, con excepción de las localidades más frías.

Se discute el significado funcional de los caracteres seleccionados así como su valor adaptativo en las diversas condiciones ambientales del gradiente.

1. Introducción

El clima es uno de los principales factores que actúan sobre la vegetación, afectando tanto a su composición florística (ELLEMBERG, 1963) como a los caracteres morfológicos y funcionales de las especies que la conforman (FLORET *et al.*, 1990; SPECHT, 1969). En el caso de la vegetación mediterránea, se considera que la aridez estival y la baja temperatura de invierno son los principales factores que limitan la actividad de las plantas (MITRAKOS, 1980; TERRADAS & SAVÉ 1992).

Los métodos utilizados para analizar las respuestas de la vegetación a los cambios ambientales pueden ser meramente descriptivos o pueden tratar de explicar las relaciones causá-efecto que se establecen entre las plantas y su entorno. Los primeros describen la vegetación utilizando criterios diversos, ya sea la composición florística (ELLEMBERG, 1963; BRAUN-BLANQUET, 1964), la morfología o la fisionomía de las especies y comunidades (SPECHT, 1969; BARKMAN, 1988). Los segundos se basan en la distribución de frecuencias de caracteres de importancia funcional (ORSHAN, 1982) o de grupos funcionales, esto es, grupos de especies que desempeñan una función similar (ŠKARPE, 1996).

El objetivo de este trabajo consiste en analizar los cambios que se producen en los encinares del NE de la Península Ibérica a lo largo de un gradiente climático y explorar su relación con la variación de precipitación y de temperatura. El área de estudio se extiende desde la Costa Vasca hasta el centro de la Depresión del Ebro, dando lugar a una transición gradual entre el clima oceánico de la primera y el mediterráneo continental de la segunda. La composición florística de las comunidades de este territorio ha sido descrita en diversos estudios (BOLÒS, 1987; LOIDI, 1987; CASTRO, 1996). En este trabajo se estudian los cambios de las comunidades por medio de la caracterización morfoanatómica de los principales fanerófitos, analizando la segregación de caracteres en función de los factores climáticos. A partir de esta información se trata de dar una explicación funcional a las relaciones que se establecen entre las comunidades de encinar y el clima mediterráneo.

2. Material y métodos

2.1. Área de estudio

Se extiende a lo largo de unos 350 km, entre la costa de Vizcaya y el embalse de Mequinenza (Zaragoza), ascendiendo por el Prepirineo y por el Sistema Ibérico hasta el límite de distribución del encinar (figura 1).

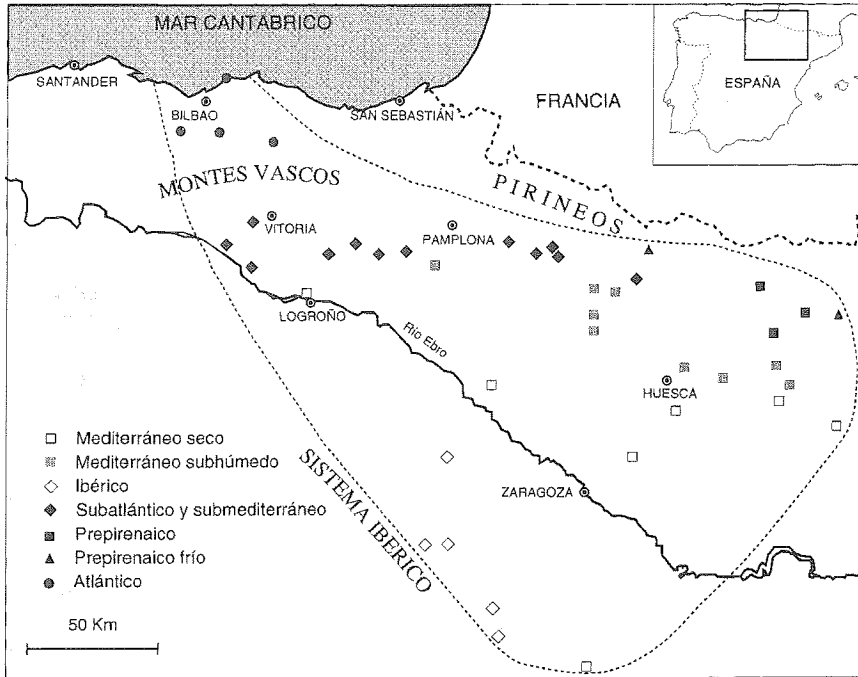


Figura 1. Área de muestreo en la que se realizaron los inventarios de vegetación. Los símbolos representan los puntos de muestreo con información climática, que han sido clasificados según su precipitación y temperatura por medio de técnicas multivariantes (tomado de Castro 1996).

Location of the area sampled, with the sites identified according their climatic data.

2.2. Vegetación y clima

Durante los veranos de 1992 y 1993 se realizaron 155 inventarios en comunidades dominadas por *Quercus ilex* L. (subespecies *ilex* y *ballota* (Desf.) Samp.) o por los arbustos característicos de sus primeras etapas de degradación. Se inventariaron superficies cuadradas de 10×10 m según el método de la escuela de Zurich-Montpellier, en zonas de vegetación homogénea que excluían las condiciones extremas de topografía y microclima.

Para cada inventario se estableció un perfil climático con los datos termopluiométricos de la estación más próxima de la red del Servicio Meteorológico Nacional. Cuando no había ninguna cercana se extrapolaron los datos de preci-

pitación y temperatura de las cuatro más próximas, a partir de regresiones con la altitud.

2.3. Características de las plantas

Asumimos que el valor promedio de un determinado carácter en una comunidad representa un punto de convergencia para dicho carácter y, por tanto, cabe esperar que refleje una adaptación al ambiente (TURNER, 1994). Ello justifica que se analice la variación de los caracteres promediados para cada inventario en función de los factores climáticos. Para ello caracterizamos los fanerófitos presentes al menos en el 5% de los inventarios (tabla 1) con variables referidas a la morfología foliar (área, espesor de lámina y masa específica), a la anatomía del tallo (diámetro medio de los vasos más grandes del xilema, longitud de los elementos de los vasos, densidad de los mismos y densidad de la madera) y hábito foliar. Todos estos caracteres poseen un reconocido valor funcional: la morfología foliar influye en los procesos de captación de luz e intercambio gaseoso (GIVNISH, 1979; PARKHURST & LOUCKS, 1972), la anatomía del tallo condiciona las propiedades hidráulicas del sistema conductor (ZIMMERMANN, 1978) y el hábito foliar determina la periodicidad del proceso de asimilación de carbono (KIKUZAWA, 1991).

Tabla 1. Fanerófitos seleccionados para realizar medidas morfoanatómicas y sus porcentajes de presencias y coberturas en el conjunto de los inventarios.

Selected phanaerophytes to measure morpho-anatomical traits and to calculate the percentages of presence and cover in the relevés.

Especies	Pres.	Cob.	Especies	Pres.	Cob.
<i>Acer monspessulanum</i>	5,16	0,28	<i>Lonicera implexa</i>	16,77	0,35
<i>Amelanchier ovalis</i>	23,23	0,36	<i>Phillyrea latifolia</i>	27,74	3,41
<i>Arbutus unedo</i>	26,45	3,14	<i>Pistacia lentiscus</i>	7,10	0,43
<i>Buxus sempervirens</i>	39,35	13,22	<i>Pistacia terebinthus</i>	9,68	0,21
<i>Cistus albidus</i>	5,16	0,06	<i>Prunus spinosa</i>	14,84	0,17
<i>Cistus laurifolius</i>	5,16	0,67	<i>Quercus coccifera</i>	38,06	9,48
<i>Clematis vitalba</i>	7,74	0,16	<i>Quercus faginea</i>	32,90	3,41
<i>Cornus sanguinea</i>	9,68	0,18	<i>Quercus ilex</i> subsp. <i>ballota</i>	76,13	40,96
<i>Coronilla emerus</i>	7,10	0,10	<i>Quercus ilex</i> subsp. <i>ilex</i>	18,06	8,64
<i>Crataegus monogyna</i>	34,84	0,66	<i>Rhamnus alaternus</i>	47,10	2,08
<i>Erica arborea</i>	5,16	0,30	<i>Rhamnus lycioides</i>	10,32	0,32
<i>Genista scorpius</i>	58,06	1,70	<i>Rhamnus saxatilis</i>	18,06	0,17
<i>Hedera helix</i>	25,81	2,61	<i>Rosa</i> spp.	49,68	0,68
<i>Juniperus communis</i>	25,16	1,07	<i>Rosmarinus officinalis</i>	16,13	2,04
<i>Juniperus oxycedrus</i>	28,39	1,06	<i>Sorbus domestica</i>	8,39	0,06
<i>Juniperus phoenicea</i>	10,32	0,14	<i>Spiraea hypericifolia</i> subsp. <i>obovata</i>	8,39	0,54
<i>Ligustrum vulgare</i>	14,19	0,22	<i>Viburnum lantana</i>	12,26	0,22
<i>Lonicera etrusca</i>	26,45	0,34	<i>Viburnum tinus</i>	9,03	0,55

Los caracteres cuantitativos se midieron en un mínimo de tres poblaciones por especie y en un individuo por población.

Caracteres foliares.- De cada planta se recolectaron entre 10 y 50 hojas de las dos últimas cohortes, en la cara sur de la copa y a media altura. El área foliar se midió con un sistema de análisis de imagen Delta-T, considerando el área de los folíolos en las especies de hoja compuesta. El espesor de la lámina se midió con un calibre centesimal, evitando los nervios principales. La masa específica foliar se calculó como el cociente entre el peso seco de cada hoja y su área foliar.

Caracteres de la madera.- La densidad de la madera se estimó en segmentos de ramas de más de 6 años de edad; la longitud de los elementos de los vasos fue medida a partir de maceraciones de la parte externa de las mismas ramas; el diámetro de los vasos más grandes del xilema se estimó como la media de los 25 vasos de mayor diámetro que aparecían en la sección transversal de una rama de tres años. Por último, en estas mismas secciones se determinó el número de vasos por unidad de superficie transversal de xilema (CASTRO, 1996).

2.4. Tipificación del clima

El clima se estudió mediante un análisis de componentes principales (PCA, SPSS 6.0), realizado con los datos climáticos de las localidades inventariadas (temperatura media anual, media de las máximas de julio, media de las mínimas de enero y precipitaciones estacionales). Los dos primeros ejes que resultaron de este análisis se correlacionaron respectivamente con las precipitaciones y con las temperaturas, especialmente la mínima de enero. Los puntos de muestreo se clasificaron en 4 grupos de precipitación y 4 de temperatura, según la posición en que aparecieron en cada uno de los dos primeros ejes del PCA. Los grupos de numeración más baja incluyen las localidades de precipitación y temperatura invernal más bajas, mientras que los de numeración más alta contienen las de precipitación y temperatura más altas (CASTRO, 1996).

2.5. Análisis de la variación de los caracteres de la vegetación en función del clima

Los valores de cada variable morfoanatómica se promediaron entre los fanerófitos que componían cada inventario. Este cálculo se hizo considerando sólo la presencia de las especies (matriz de presencias) y considerando también sus coberturas (matriz de coberturas). Mediante análisis de varianza (ANOVA) se valoró en qué medida los factores climáticos explicaban la variabilidad de los caracteres considerados. Con un ANOVA bifactorial se exploraron las interacciones entre los dos factores y, cuando existía interacción, se analizaba el efecto de un factor en cada uno de los niveles del otro. Para hacer comparaciones múltiples se utilizó el test LSD de Fisher (ZAR, 1984).

3. Resultados: variación de los caracteres de la vegetación en función del clima

El análisis de varianza de caracteres promedio, calculados en función de la cobertura de las especies, generó resultados de difícil interpretación, ya que los cambios de frecuencia o cobertura de las especies más dominantes se manifiestan con mucha más intensidad que los cambios de las especies de menor cobertura. Por ello presentamos los resultados de los análisis de las matrices de presencias y sólo comentamos los de coberturas cuando muestran tendencias muy claras.

Los dos factores climáticos considerados (precipitación y temperatura) explican significativamente la variación de alguno de los caracteres de las comunidades, siendo frecuente la interacción entre ambos (tabla 2).

Tabla 2. Fuentes de variación de los caracteres morfoanatómicos, según un ANOVA bifactorial. Los resultados entre paréntesis corresponden a análisis realizados sobre la matriz de coberturas (ver texto). Abreviaturas: AF: área foliar; MEF: masa específica foliar; DMx: media de los diámetros máximos de los vasos xilemáticos; LEV: longitud de los elementos de los vasos; DM: densidad de la madera.

Sources of variation of the morpho-anatomical traits obtained by a bifactorial ANOVA. Data in parentheses correspond to analysis performed using the cover matrix. Abbreviations: AF: leaf area MEF: specific leaf mass; DMx: mean maximum vessel diameter; LEV: vessel element length; DM: wood density.

	AF	MEF	DMx	LEV	DM
Precipitación (P)	**	n.s. (**)	n.s.	*	*
Temperatura (T)	n.s.	n.s. (*)	n.s.	n.s.	*
P × T	*	n.s. (n.s.)	*	*	**

* $0.01 < P \leq 0.001$; ** $P < 0.001$.

Tendencias foliares.- Las especies perennifolias son más frecuentes que las caducifolias en el conjunto del área de estudio, predominando estas últimas sólo en los inventarios de las zonas más frías (figura 2). El área foliar alcanzó los valores más altos en las localidades más húmedas y templadas, mientras que la masa específica foliar mostró un aumento gradual desde las comunidades más húmedas a las más secas solamente cuando este parámetro fue calculado en función de la cobertura de especies. Ninguno de los factores considerados explicó las variaciones que se producen en el espesor foliar (tabla 3).

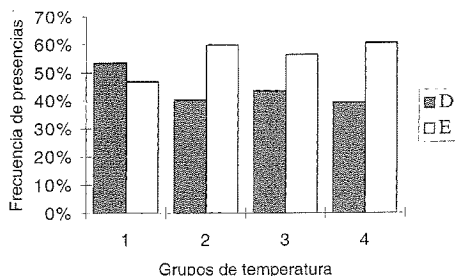


Figura 2. Variación de la frecuencia de especies deciduas (D) y perennes (E) en los grupos de temperatura.

Frequency of deciduous (D) and evergreen (E) species in each temperature groups.

Tabla 3. Valores medios de los caracteres para las combinaciones de los grupos de precipitación con los de temperatura. Las combinaciones sólo se detallan para los pares de factores que interaccionan significativamente. Las letras a la derecha de los datos muestran diferencias significativas entre los grupos de precipitación y las de la izquierda diferencias entre grupos de temperatura (LSD $\alpha = 0.01$). Los valores medios de las variables se calcularon sobre la matriz de presencias, excepto para MEF, en la que se usó la de coberturas (valores entre paréntesis). Abreviaturas como en la tabla 2.

Mean trait values for the combination of precipitation groups with temperature groups. Combinations are only shown for the pairs of factors that interacted significantly. Letters on the right side of the data show significant differences between precipitation groups and on the left side differences between temperature groups (LSD $\alpha=0.01$). Analysis was performed on the presence matrix except for SLM, where cover was used (values in parentheses). Abbreviations as in table 2.

Carácter	Grupos de temperatura	Grupos de precipitación			
		1	2	3	4
AF	1	319	371	282	a 297
	2	291	330	437	ab 411
	3	233	275	295	ab 429
	4	290 ^a	296 ^a	286 ^a	b 638 ^b
MEF	todos	(18.85 ^c)	(17.97 ^b)	(17.72 ^{ab})	(16.95 ^a)
DMx	4	38.47 ^a	40.99 ^a	40.77 ^a	55.94 ^b
LEV	1	218 ^a	327 ^b	306 ^b	325 ^b
DM	1	690	665	679	b 694
	2	678	687	648	b 684
	3	702	688	678	b 675
	4	688 ^b	668 ^b	692 ^b	a 616 ^a

Tendencias de la madera.- Los diámetros de los vasos del xilema alcanzaron valores máximos en las localidades más húmedas y cálidas, coincidiendo con los valores mínimos de densidad de la madera. Los elementos de los vasos más cortos aparecieron en las localidades más frías y secas. La variación de la densidad de vasos no se relacionó con los factores considerados (tabla 3).

4. Discusión

Los resultados de nuestro trabajo demuestran que parte de la variabilidad morfoanatómica observada en las comunidades de *Quercus ilex* se relaciona con los cambios de precipitación y temperatura que se producen a lo largo del gradiente. Los altos valores de área foliar y diámetro de los vasos xilemáticos y los bajos de densidad de la madera que han aparecido en el extremo más húmedo y templado

del gradiente, son consecuencia de la desaparición en el extremo oceánico de muchas especies de hoja pequeña, madera densa y xilema de vasos estrechos (por ej. *Rhamnus lycioides*, *Genista scorpius*, *Rosmarinus officinalis* y *Juniperus* spp.) y de la aparición de otras con caracteres opuestos (por ej. *Q. ilex* subsp. *ilex*, *Hedera helix*, *Clematis vitalba* y *Viburnum lantana*). El hecho de que los cambios de masa específica foliar media de la comunidad sólo se hayan relacionado con la precipitación cuando se calculaban en función de la cobertura de las especies, puede significar que, con el aumento de precipitación, no desaparecen las especies de masa específica foliar alta, aunque su dominancia disminuye en favor de las que presentan valores más bajos.

Los patrones de variación morfoanatómica que muestran estas comunidades en relación con el clima son similares a los descritos en la bibliografía. Por ejemplo, GOBLE-GARRATT *et al.* (1981) y WITKOWSKI & LAMONT (1991) también encuentran en otras comunidades una tendencia a reducir el área y a aumentar la masa específica de las hojas cuando la precipitación disminuye. Dichas tendencias se relacionan con un uso más eficiente del agua, como muestran los modelos de GIVNISH (1979) y PARKHURST & LOUCKS (1972). La reducción del área foliar cuando disminuye la temperatura ha sido descrita por KÖRNER & PELAEZ MENENDEZ-RIEDL (1989), que relacionan esta respuesta con una selección de genotipos con meristemos de menor número de células a medida que el descenso de la temperatura acorta el período de actividad vegetal.

La tendencia de los diámetros de los vasos xilemáticos a aumentar hacia las regiones de mayor precipitación también ha sido descrita previamente (BARAJAS-MORALES, 1985; CARLQUIST, 1988) y relacionada con el incremento de la conductividad hidráulica, en función de la ley de Hagen-Poiseuille (ZIMMERMANN, 1983). Tradicionalmente, se ha considerado que los conductos xilemáticos más estrechos tienen menor probabilidad de sufrir embolias, tanto por estrés hídrico como por bajas temperaturas. Sin embargo, recientemente se ha demostrado que esta interpretación sólo es válida cuando el factor que induce la embolia es el frío, mientras en el caso del estrés hídrico, la susceptibilidad del xilema se relaciona más con el radio de los poros de las punteaduras que comunican conductos adyacentes (SPERRY & TYREE, 1988). En nuestro estudio, podemos interpretar la reducción del diámetro de los vasos a medida que se acentúa la aridez como un mecanismo para limitar la tasa de consumo de agua y evitar que este recurso se agote. Por el contrario, en las zonas de precipitación abundante, la competencia por la captación de recursos puede ser un importante factor de selección en favor de las especies de vasos xilemáticos más anchos, capaces de mantener una alta conductividad hidráulica en los tallos. La densidad de la madera depende de la porosidad del xilema y, por tanto, también del diámetro de los vasos. De hecho, en las especies estudiadas existe una correlación negativa entre ambos parámetros ($r = -0.54$ $P < 0.001$), lo que explica que sigan tendencias opuestas respecto a la precipitación.

Por último, el predominio de fanerófitos con vasos xilemáticos constituidos por elementos cortos en las localidades más secas y frías, se puede relacionar

con una mayor seguridad de la conducción por el xilema. CARLQUIST (1988) considera que este tipo de vasos soporta mejor las fuertes presiones negativas que se generan en condiciones de aridez y, de hecho, encuentra que las especies que viven en zonas áridas muestran elementos de vasos más cortos que las que viven en zonas méxicas. Este mismo autor señala que las constricciones que existen entre los elementos de los vasos limitan el paso de las burbujas de aire desde un elemento cavitado hacia otro funcional, lo que puede aumentar la seguridad del xilema en las zonas de inviernos fríos.

Los resultados del estudio avalan la utilidad del análisis de los caracteres funcionales medios de las comunidades vegetales para explicar las relaciones que se establecen entre las comunidades vegetales y su entorno.

Agradecimientos

Los autores agradecen a Luis Villar Pérez y Melchor Maestro Martínez su colaboración en la realización de este estudio. Este trabajo se ha realizado con el apoyo de los proyectos de la Comisión Interministerial de Ciencia y Tecnología FOR91-0689, AGF96-0399 y del proyecto de la Diputación General de Aragón P-38/96.

Bibliografía

- BARAJAS-MORALES, J. 1985 - Wood structural differences between trees of two tropical forests in Mexico. *IAWA Bulletin n. s.*, 6 : 355-364.
- BARKMAN, J.J. - 1988. New systems of plant growth forms and phenological plant types. In *Plant form and vegetation structure*. (Werger, M.J.A., v. d. Aart, P.J.M., During, H.J. & Verhoeven, J.T.A., eds.): 9-44. SPB Academic Pub. The Hague.
- BOLÓS I CAPDEVILA, O. 1987 - Cataluña y la Depresión del Ebro. In *La vegetación de España*. (Peinado, M. & Rivas-Martínez, S., eds.): 309-347. Universidad de Alcalá de Henares.
- BRAUN-BLANQUET, J. 1964 - *Pflanzensoziologie*. 3ª Ed. Aufl. Springer. Wien-New York.
- CARLQUIST, S. 1988 - *Comparative wood anatomy. Systematic, ecological and evolutionary aspects of dicotyledon wood*. Springer-Verlag. Berlin.
- CASTRO DÍEZ, P. 1996 - *Variaciones estructurales y funcionales de los fanerófitos dominantes en las comunidades de encinar a lo largo de un gradiente climático atlántico-mediterráneo*. Tesis Doctoral, Universidad de León.
- ELLENBERG, H. 1963 - *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen*. Fishcher. Jena.
- FLORET, C., GALAN, M.J., LEFLOC'H, E., ORSHAN, E. & ROMANE, F. 1990 - Growth forms and phenomorphology traits along an environmental gradient: tools for studying vegetation? *J. Veget. Sci.*, 1 : 71-80.
- GIVNISH, T.J. 1979 - On the adaptive significance of leaf form. In *Topics in plant population biology*. (Solbrig, O.T., Jain, S., Johnson, G.B. & Raven, P.H., eds.): 375-407. Columbia Univ. Press. New York.
- GOBLE-GARRATT, E.M., BELL, D.T. & LONERAGAN, W.A. 1981 - Floristic and leaf structure patterns along a shallow elevational gradient. *Aust. J. Bot.* 29: 329-347.
- KIKUZAWA, K. 1991 - A cost-benefit analysis of leaf habit and leaf longevity of trees and their geographical pattern. *Am. Nat.*, 138: 1250-1263.

- KÖRNER, C., & PELAEZ MENENDEZ-RIEDL, S. 1989 - The significance of developmental aspects in plant growth analysis. In *Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of high plants*. (Lambers, H., Cambridge, M.L., Konings, H. & Pons, T.L., eds.): 141-157. SPS Academic Publishing BV, The Hague.
- LOIDI AGUERRI, J. 1987 - El País Vasco. In *La vegetación de España*. (Peinado, M. & Rivas-Martínez, S., eds.): 47-75. Universidad de Alcalá de Henares.
- MITRAKOS, K.A. 1980 - A theory for Mediterranean plant life. *Acta Oecologica*, 1: 245-252.
- ORSHAN, G. 1982 - Monocharacter growth form types as a tool in an analytic-synthetic study of growth forms in Mediterranean type ecosystems. A proposal for an inter-regional program. *Ecologia Mediterranea*, 8: 159-171.
- PARKHURST, D.F. & LOUCKS, O.L. 1972 - Optimal leaf size in relation to environment. *J. Ecol.*, 60: 505-537.
- SKARPE, C. 1996 - Plant functional types and climate in a southern African savanna. *J. Veget. Sci.*, 7: 397-404.
- SPECHT, R.L. 1969 - A comparison of the sclerophyllous vegetation characteristic of the Mediterranean type climates in France, California, and Southern Australia. *Aust. J. Bot.*, 17: 293-308.
- SPERRY, J.S. & TYREE, M.T. 1988 - Mechanism of water stress-induced xylem embolism. *Plant Physiol.* 88: 581-587.
- TERRADAS, J., & SAVÉ, R. 1992 - The influence of summer and winter stress and water relationships on the distribution of *Quercus ilex* L. *Vegetatio*, 99-100: 137-145.
- TURNER, I.M. 1994 - A quantitative analysis of leaf form in woody plants from the world's major broadleaved forest types. *Journal of Biogeography*, 21: 413-419.
- WITKOWSKI, E.T.F. & LAMONT, B.B. 1991 - Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. *Oecologia*, 88: 486-493.
- ZAR, J.H. 1984 - *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall International, Inc.
- ZIMMERMANN, M.H. 1978 - Structural requirements for optimal water conduction in tree stems. In *Tropical trees as living systems*. (Tomlinson, P.B. & Zimmermann, M.H., eds): 517-532. Cambridge Univ. Press. Cambridge.
- ZIMMERMANN, M.H. 1983 - *Xylem structure and the ascent of sap*. Springer Series in Wood Science. Springer-Verlag. Berlin.

Rebut / Received: IV-1997