

VARIATION SAISONNIÈRE DE LA PRODUCTION DE LA LITIÈRE PAR PLUSIEURS ESPÈCES LIGNEUSES MÉDITERRANÉENNES.

par Alfonso ESCUDERO,
José M. DEL ARCO
et M. Soledad MOREIRO*

INTRODUCTION⁽¹⁾

Une des caractéristiques les plus universelles des végétaux pérennes est l'abscission saisonnière et la chute de leurs organes foliaires. L'intérêt de ce phénomène, ainsi que ses répercussions sur la physionomie et la vitalité des écosystèmes forestiers, ont donné lieu à une ligne de recherches écologiques dans laquelle l'étude de Bray et Gorham (1964) représente une des bases principales. De nombreux forestiers, motivés par le besoin de donner une approche écologique aux problèmes de productivité forestière, collaborent déjà activement dans cette ligne de recherches, toujours très actuelle.

L'étude de l'apport de litière au sol présente deux aspects importants : la quantité totale de cet apport et sa répartition au cours des saisons. La production annuelle dépend des caractéristiques pédoclimatiques du biotope et, par conséquent, elle varie considérablement. Cependant, la phénologie de la chute des divers constituants de la litière est plus ou moins constante pour chaque espèce. Les facteurs qui peuvent conditionner le modèle d'abscission de chaque espèce sont nombreux et très discutés; ceci a donné lieu à une longue polémique qui a commencé par le travail de Monk (1966) et qui s'est poursuivie ultérieurement avec plusieurs auteurs dont Owen et Wiegert (1976), Otto et Nilsson (1981), Wanntorp (1983).

Cependant, indépendamment de l'origine de la phénologie de l'abscission de chaque espèce, son effet sur les propriétés globales du cycle des éléments biogènes est très important. Le taux de décomposition de la litière varie considérablement au cours de l'année sous les climats tempérés. Cette variation, à laquelle s'ajoutent les fluctuations de la quantité des restes frais apportés au sol à chaque moment de l'année, fait varier à un rythme saisonnier et d'une façon complexe (dirigée en dernier lieu par la phénologie de l'abscission) la disponibilité des éléments minéraux édaphiques pour la végétation. Ainsi, la phénologie de l'abscission est un des aspects classiques abordés dans l'étude du cycle des éléments minéraux. Les divers modèles phénologiques connus ont été présentés par Addicott et Lyon (1973). Néanmoins, les espèces ligneuses méditerranéennes n'ont pas reçu assez d'intérêt, et donc beaucoup de modèles phénologiques observés parmi ces espèces n'ont pas été suffisamment pris en considération dans les classifications habituelles. D'autre part, la région méditerranéenne présente une énorme variété de types phénologiques, ce qui la rend particulièrement intéressante. Dans ce travail, sont décrites les caractéristiques phénologiques de certaines espèces ligneuses parmi les plus caractéristiques du bioclimat semi-aride ou subhumide frais du plateau central de la Péninsule Ibérique. L'information fournie laisse entrevoir quelques unes des causes du rythme saisonnier de l'abscission et les raisons pour lesquelles sont adoptées l'une ou l'autre des stratégies observées dans chaque terrain d'étude.

MÉTHODES

Les espèces qui ont été sélectionnées sont les suivantes : *Quercus suber* L., *Q. faginea* Lam., *Q. rotundifolia* Lam., *Q. pyrenaica* Willd., *Q. coccifera* L., *Juniperus thurifera* L., *Pinus pinea* L., *P. halepensis* Miller (introduit), *P. pinaster* Aiton, *Acer monspessulanum* L., *Fraxinus angustifolia* Vahl., *Prunus spinosa* L., *Pyrus bourgaeana* Decne., *Crataegus monogyna* Jacq. et *Populus nigra* L. Nous avons donc choisi des espèces sempervirentes à grande longévité foliaire (*Pinus* spp. et *Juniperus thurifera*), des espèces sempervirentes à courte longévité foliaire (*Quercus suber*, *Q. rotundifolia* et *Q. coccifera*) et d'autres espèces caducifoliées. Cette variété de stratégies traduit le caractère écotonique de notre région.

Ces espèces sont situées sur six parcelles (Fig. 1) situées entre les latitudes 41° 50' N et 40° 35' N et les longitudes 5° 20' W et 6° 25' W. L'altitude varie entre 700 et 880 m s. n. m. environ. Des différences climatiques ont été observées entre les parcelles : les précipitations annuelles moyennes sont comprises entre 430 et 650 mm et les températures annuelles moyennes, entre 12,2 et 13,4 °C. Ces différences, ainsi que les variations édaphiques, permettent le développement d'espèces qui possèdent des besoins différents. Cependant, il existe dans tous les cas

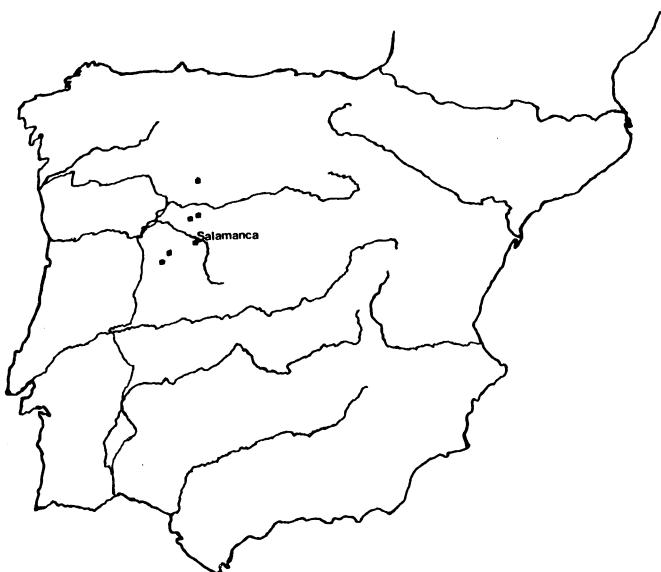


Figure 1. — Situation des six parcelles.

(1) Cet article peut paraître concerter des questions très particulières relevant de la pure connaissance scientifique. Il n'en est rien car le litière joue un rôle fondamental tant dans l'évolution des sols que dans la sensibilité des peuplements aux départs et à la propagation des incendies ou dans la conduite des feux contrôlés. C'est pourquoi il a été décidé de le publier. N.D.L.R.

* Departamento de Ecología,
Facultad de Biología.
Universidad de Salamanca,
37008 Salamanca (Espagne).

une sécheresse estivale importante. De plus, certaines espèces présentent une amplitude écologique considérable. Le chêne-vert (*Q. rotundifolia*) se trouve dans cinq parcelles; le pin pignon (*P. pinea*), dans trois; *Q. pyrenaica*, *Q. faginea* et *Q. suber*, dans deux, ainsi que *Pyrus bourgaeana* et *Crataegus monogyna*. Les autres espèces ne se trouvent que dans une des six parcelles. *Q. rotundifolia* a une grande plasticité écologique et se rencontre dans des stations aux caractéristiques très diverses. *Q. pyrenaica* et *Q. faginea*, ainsi que la plupart des espèces caducifoliées, sont limitées aux terrains plus humides. *Pinus spp.*, *Juniperus thurifera* et *Q. coccifera* occupent les endroits les plus xériques. *Pyrus bourgaeana* et *Crataegus monogyna*, enfin, sont également capables de se développer dans les stations aux caractéristiques les plus variées.

Dans chaque parcelle, la production de litière de

chaque espèce a été contrôlée, à un rythme mensuel pendant un an, à l'aide de quatre collecteurs. Les différents types de matériels (feuilles ou aiguilles, branches, fruits, fleurs, etc.) ont été séparés et le poids sec a été déterminé (après séchage à 80 °C pendant 24 heures) et les résultats obtenus depuis le 1^{er} février 1985 sont représentés sur les figures 2-6 par rapport au temps (nombre de jours) écoulé. Nous avons choisi cette date, étant donné qu'elle représente, plus ou moins, le moment où cesse la chute des feuilles des espèces marcescentes, telles que *Q. pyrenaica*; de cette manière la litière recueillie à partir de cette date correspond à la litière produite pendant la même année (sauf pour les espèces sempervirentes). L'espace limité dont nous disposons nous a obligés à ne représenter que les graphiques les plus caractéristiques des principaux modèles phénologiques.

1. — PHÉNOLOGIE DE L'ABSCISSION FOLIAIRE

Les dates de chute des feuilles des espèces étudiées s'échelonnent au cours de l'année. Les chênes sempervirents sont les plus précoces, tandis que, pour les espèces caducifoliées du même genre, la chute des feuilles présente un retard dû à leur caractère marcescent. Les gymnospermes suivent les chênes sempervirents avec, tout d'abord, *J. thurifera*, qui perd ses écailles foliaires le plus tôt. Parmi les espèces à abscission précoce, soulignons le fait que *P. bourgaeana* et *C. monogyna* perdent toutes leurs feuilles en plein été. Il en est de même pour *Fraxinus angustifolia* (fig. 5) et *Prunus spinosa* qui perdent leurs feuilles à la mi-septembre et qui prennent, donc, une avance d'environ un mois, par rapport à d'autres espèces caducifoliées comme *F. pennsylvanica* (Dixon, 1976). Le reste des espèces

a un comportement plus proche à celui qu'on considère habituel chez les caducifoliées. La date d'abscission d'*Acer monspessulanum* se rapproche de celle d'*A. rubrum* (Dixon, 1976) et *A. saccharinum* (Bell et al., 1978). Il en est de même pour *Q. pyrenaica* et *Q. faginea* par rapport à d'autres espèces caducifoliées du même genre décrites par Dixon (1976), Duvigneaud (1971), Bell et al. (1978), etc.

La relation entre l'époque de la chute des feuilles et le statut hydrique des espèces est évidente. L'espèce la plus précoce, parmi celles que nous avons étudiées, est *Q. coccifera*; or, celle-ci est parfaitement adaptée aux conditions les plus xériques (Rambal, 1984). Elle est suivie par *Q. suber*, qui est également typique des emplacements chauds et à sécheresse estivale extrême. Parmi les

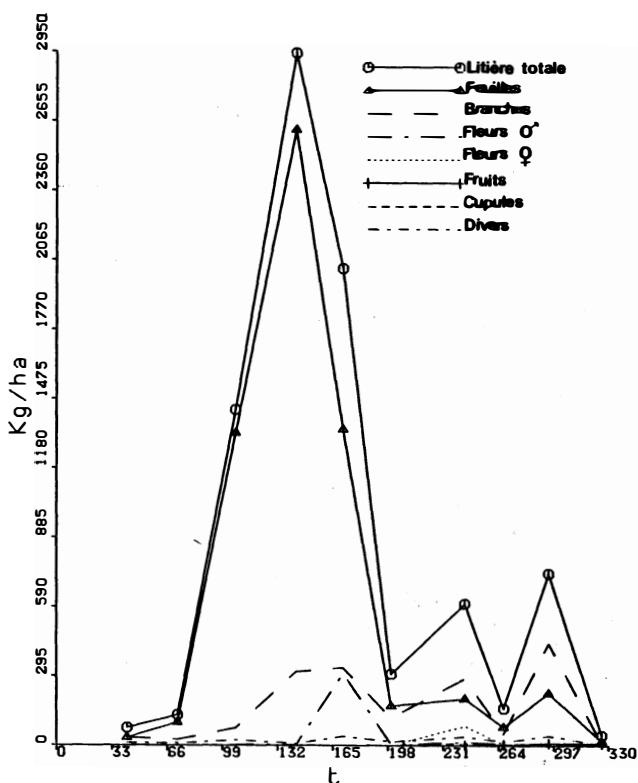
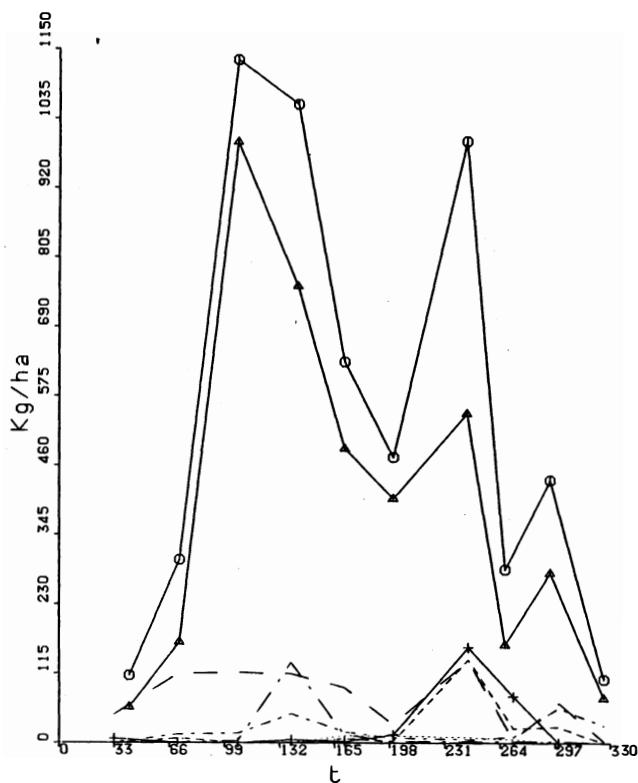


Figure 2. — Variation saisonnière de la contribution à la litière des divers organes chez *Quercus rotundifolia* (à gauche) et *Q. suber* (à droite). (t. en jours).

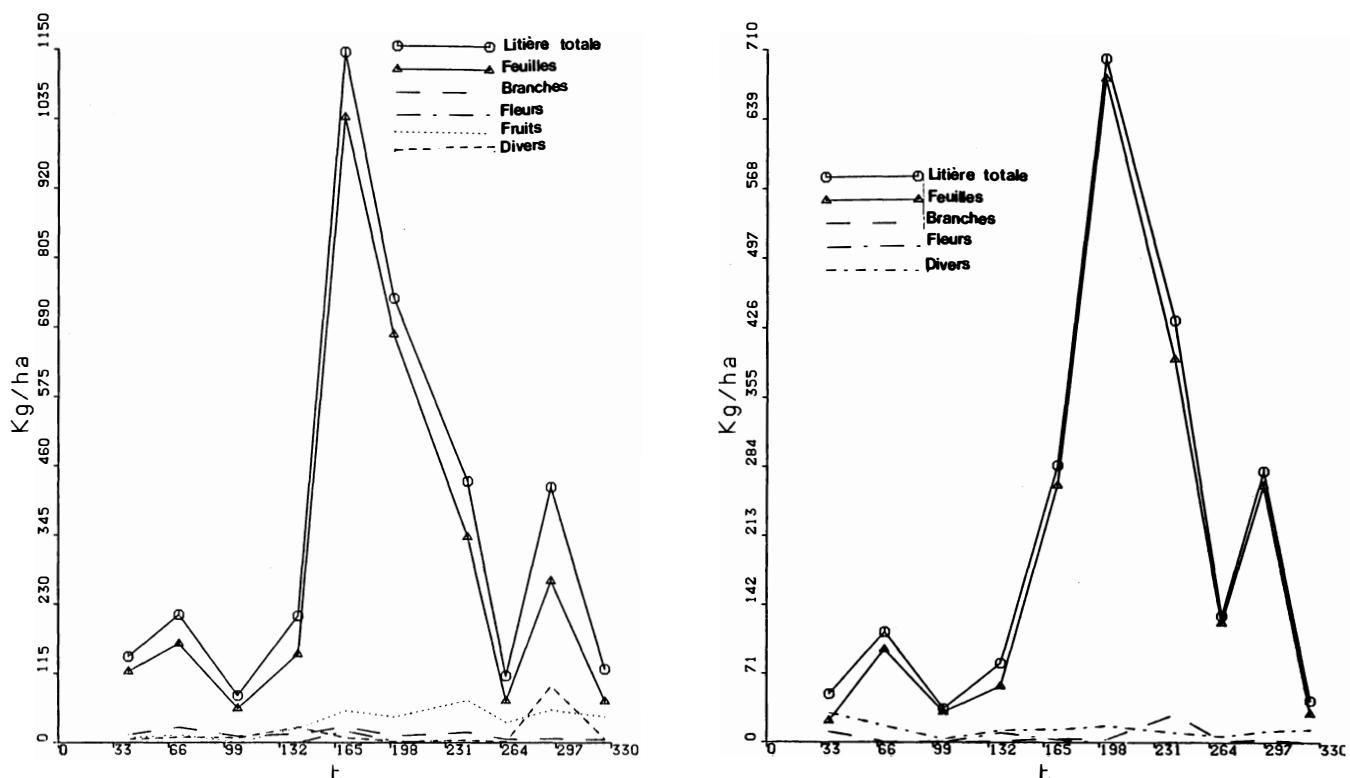


Figure 3. — Variation saisonnière de la contribution à la litière des divers organes chez *Juniperus thurifera* (à gauche) et *Pinus pinaster* (à droite). (t. en jours).

conifères, *J. thurifera* est remarquable par une grande capacité à supporter les conditions d'aridité extrême sur les hauts plateaux calcaires. Sur la fig. 3 on peut observer que cette espèce perd ses feuilles très tôt. Plusieurs des espèces caducifoliées telles que *P. bourgaeana* (fig. 4) et *C. monogyna* qui peuvent résister dans les endroits xériques comme beaucoup d'espèces sempervirentes, perdent leurs feuilles précocement.

Les espèces étudiées peuvent donc être classées suivant les catégories proposées par Addicott et Lyon (1973) dans les groupes suivants :

A. — ESPÈCES À ABSCISSION VERNALE

Elles perdent leurs feuilles au début de l'été, en même temps que surgissent les nouveaux bourgeons. Par conséquent, le mécanisme qui produit l'abscission agit avant que le déficit hydrique devienne manifeste, probablement à cause d'une mobilisation intense des éléments minéraux vers les organes en cours de développement (Kozlowski, 1971). Les trois espèces sempervirentes du genre *Quercus* appartiennent à ce groupe. Le chêne-vert (*Q. rotundifolia*), par ailleurs, présente une période secondaire d'abscission vers la fin de l'été (fig. 2). Ce dernier pic est très caractéristique de cette espèce; on le retrouve aussi chez *Q. ilex* (Rapp, 1969)¹², ce qui reflète la grande affinité phylogénétique des deux espèces. Cette abscission secondaire correspond probablement aux mécanismes du groupe d'espèces qui suit.

B. — ESPÈCES À ABSCISSION ESTIVALE

Elles perdent leurs feuilles, totalement ou partiellement, après une période de sécheresse. Dans ce groupe sont incluses toutes les gymnospermes étudiées, bien que *J. thurifera* (fig. 3) soit apparemment un trait d'union avec le premier groupe, à cause de son habitat plus xérique.

Certaines espèces caducifoliées, particulièrement *P. bourgaeana* et *C. monogyna*, présentent aussi une abscission estivale. Ces deux espèces sont d'un grand intérêt car elles se comportent comme d'authentiques « caducifoliées estivales » (selon la terminologie d'Addicott et Lyon, 1973). Ce comportement est considéré, dans la plupart des cas, comme étant caractéristique exclusivement des espèces tropicales ou, en tout cas, des espèces méditerranéennes se développant dans des conditions très xériques (Martín et Escarré, 1980).

C. — ESPÈCES À ABSCISSION AUTOMNALE

C'est le comportement le plus habituel chez les espèces caducifoliées des régions tempérées. On le retrouve, ici, chez *F. angustifolia*, *P. spinosa*, *A. monspessulanum* et *P. nigra*. Comme nous l'avons noté, les deux premières espèces présentent une période d'abscission précoce. Elles pourraient donc être considérées comme intermédiaire entre ce groupe et le groupe précédent.

D. — ESPÈCES À FEUILLES MARCESCENTES

Les deux chênes caducifoliés (*Q. faginea* et *Q. pyrenaica*) sont de ce type; la chute de leurs feuilles est donc la plus tardive. Cependant, nous observons sur le graphique de *Q. faginea* (fig. 6) l'abscission estivale d'une partie des feuilles en réponse à la sécheresse, ce qui prouve l'effet des mécanismes d'abscission du groupe B, sur cette espèce.

¹² D'après Madjidieh (1985 et 1986) *Q. ilex* et *Q. rotundifolia* ne font qu'un (N.D.L.R.)

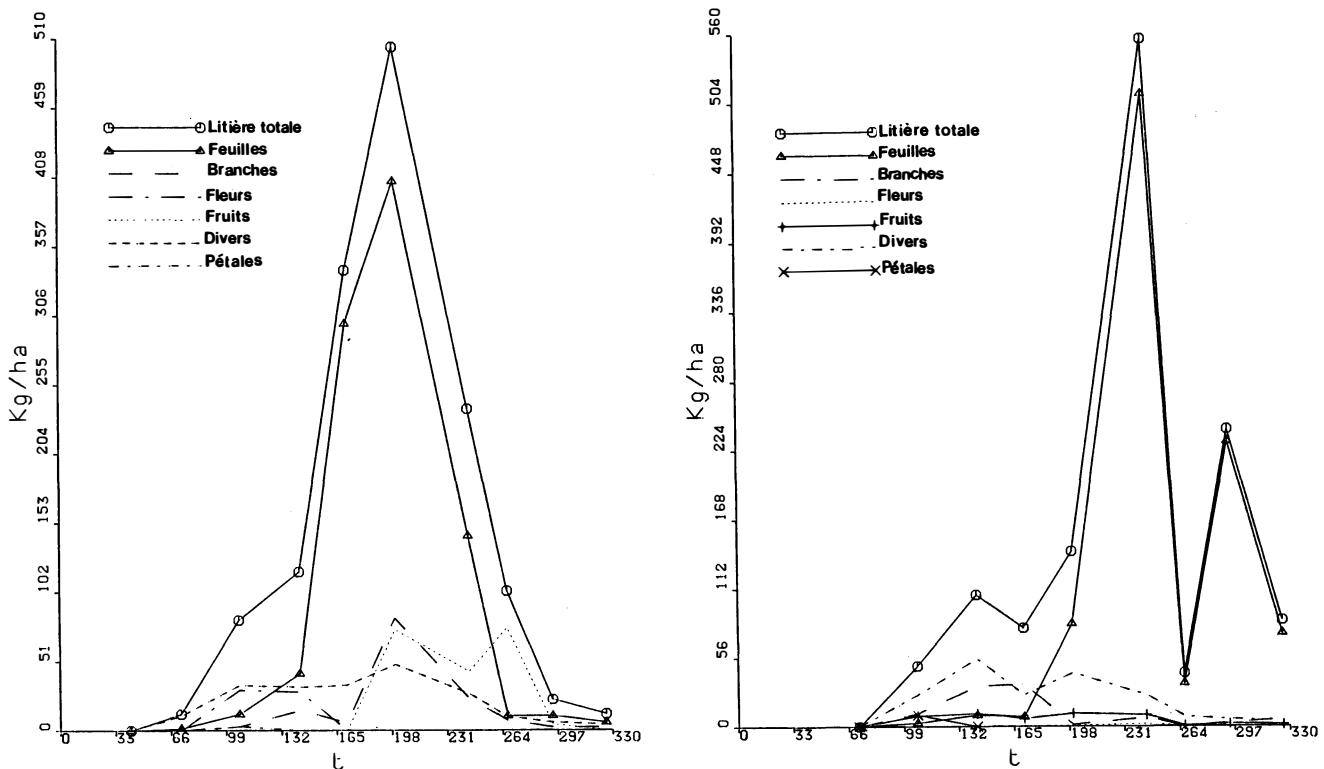


Figure 4. — Variation saisonnière de la contribution à la litière des divers organes chez *Pyrus bourgaeana* (à gauche) et *Prunus spinosa* (à droite). (t. en jours).

2. — PHÉNOLOGIE DE L'ABSCISSION DES PARTIES NON FOLIAIRES

Les composants non foliaires de la litière sont toujours moins abondants que les feuilles. Le pourcentage varie, néanmoins, d'une espèce à l'autre. Chez certaines espèces comme *Q. rotundifolia*, (Fig. 2), l'apport de glands et d'autres matériaux à certaines époques de l'année peut modifier considérablement le graphique de la litière totale par rapport à celui des feuilles. Pour d'autres comme *P. pinaster* (Fig. 3) les matériaux non foliaires jouent un rôle très peu important.

Le modèle phénologique de ces organes est habituellement bien moins régulier que celui des feuilles. Les organes reproducteurs, seuls, présentent un modèle répétitif : les fleurs mâles tombent normalement au printemps et les femelles en automne. D'autre part, les branches, chez certaines espèces, peuvent présenter des mécanismes actifs d'abscission qu'on appelle *cladopose* (Millington et Channey, 1973). Normalement ce phénomène touche surtout les branches ou les brindilles latérales, et présente un grand intérêt pratique car il agit sur le mode de croissance des arbres. Lorsque la *cladopose* se produit, les branches se détachent habituellement à la même époque que les feuilles (voir, par exemple, *Pyrus bourgaeana* sur la Fig. 4). Nous avons observé la *cladopose* chez les espèces suivantes : *Quercus suber*, *Q. faginea*, *Q. rotundifolia*, *Q. pyrenaica*, *Acer monspessulanum* (qui perd ses brindilles en été), *Prunus spinosa* légalement à *cladopose* estivale), *Fraxinus angustifolia*, *Pyrus bourgaeana*, *Crataegus monogyna* et *Populus nigra*. Les gymnospermes (*Pinus* spp. et *Juniperus thurifera*) ne présentent pas en réalité d'abscission foliaire; la chute des aiguilles, chez *Pinus*, est due au détachement des brachyblastes; pour *J. thurifera*, elle est due à la chute des brindilles latérales couvertes d'écaillles foliaires. *Quercus coccifera*, au

contraire, ne présente pas de *cladopose*. Les branches, peu nombreuses, qui ont été recueillies, sont de grande taille et se détachent accidentellement. L'absence de *cladopose* est, sans doute, la raison pour laquelle cette espèce forme des masses impénétrables.

La forme de la courbe de l'apport de litière totale au sol varie souvent considérablement selon le type phénologique de l'abscission foliaire. Ceci traduit donc l'importance de la mesure de la production de litière non foliaire. La complexité de la composition de la litière totale s'accroît du fait que la phénologie de l'abscission des différents organes est très variée, ce qui doit encore augmenter considérablement les niches écologiques réservées aux décomposeurs et, de ce fait, la diversité de ces derniers (Duvigneaud, 1971).

CONCLUSIONS

La région méditerranéenne présente une grande diversité d'espèces forestières, non pas à cause du nombre élevé de celles-ci, mais par l'existence d'une grande diversité de stratégies phénologiques. L'échelonnement de l'abscission foliaire maximale est presque continu, ce qui reflète fort bien l'intensité, plus ou moins élevée, de la sécheresse estivale. Celle-ci représente, donc, le principal facteur pour l'adoption de telle ou telle stratégie phénologique. Certaines espèces caducifoliées, qui peuvent également se développer dans des régions non méditerranéennes, présentent dans notre région des caractéristiques

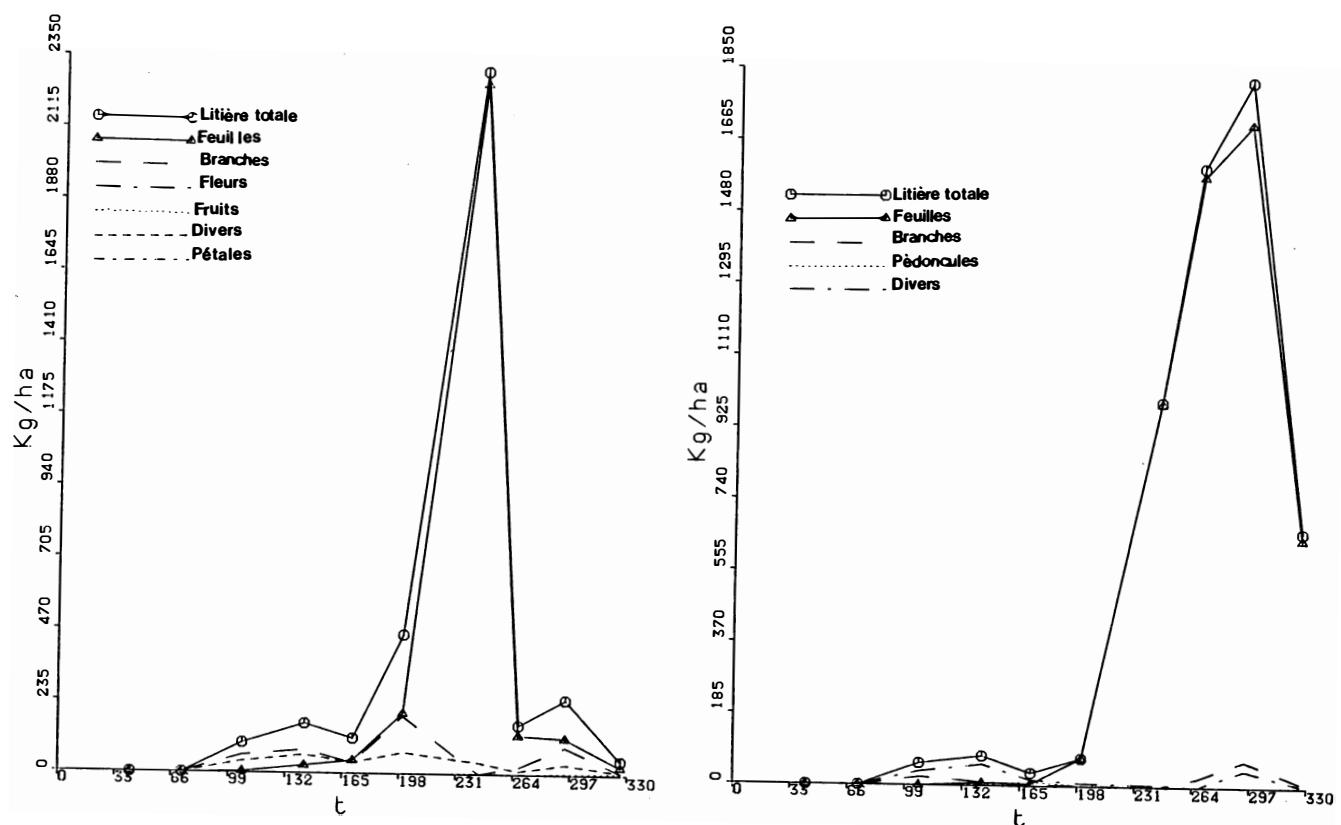


Figure 5. — Variation saisonnière de la contribution à la litière des divers organes chez *Fraxinus angustifolia* (à gauche) et *Populus nigra* (à droite). (t. en jours).

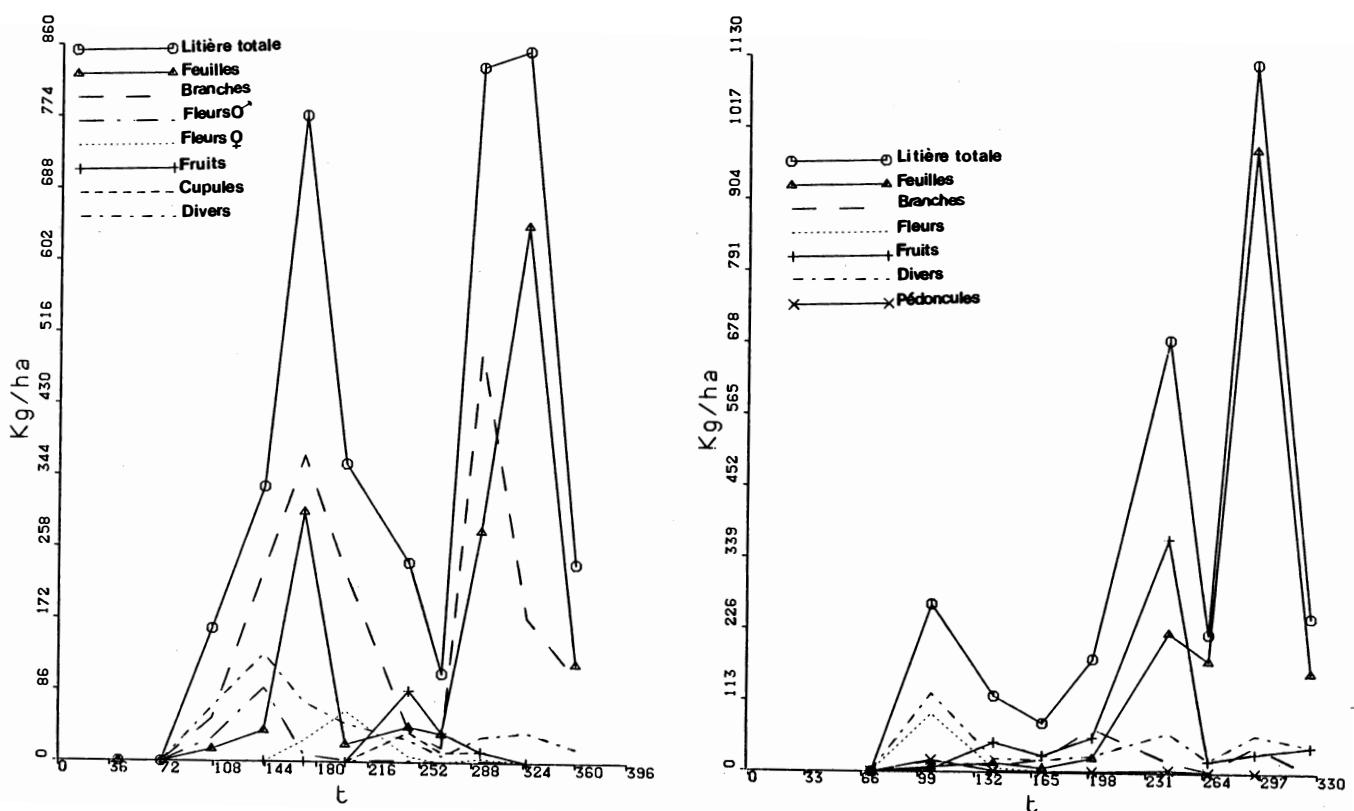


Figure 6. — Variation saisonnière de la contribution à la litière des divers organes chez *Quercus faginea* (à gauche) et *Acer monspessulanum* (à droite). (t. en jours).

phénologiques très spéciales : elles se comportent comme des caducifoliés estivales. Les chênes caducifoliés que nous avons étudiés sont caractéristiques de l'écotone entre l'Aestilignosa et la Durilignosa. Le type phénologique de ces deux espèces se rapproche du modèle qu'on considère habituel pour l'Aestilignosa. Elles perdent, néanmoins, des petites quantités de feuilles pendant l'été, ce qui reflète sans aucun doute l'effet de la sécheresse estivale. Le modèle phénologique du chêne-vert est également variable : il se caractérise par l'existence de deux époques d'abscission maximale. Il semble, donc, que ces espèces sont capables d'adopter simultanément deux des quatre stratégies d'abscission foliaire décrites précédemment. Elles sont donc plus aptes à faire face aux conditions diverses du milieu. Ces espèces sont précisément celles qui possèdent une distribution plus importante (en particulier, *Q. rotundifolia*). Ainsi, l'acquisition de ces modes d'abscission foliaire semble avoir une valeur adaptative très importante.

A.E.
J.-M.D.-A.
M.-S.M.

BIBLIOGRAPHIE

- ADDICOTT, F.T. and LYON, J.L. (1973). — Physiological ecology of abscission. In : *Shedding of plant parts* (T.T. Kozlowski, ed.). Academic Press, New York and London, 85-124.
- BELL, D.T.; JOHNSON, F.L. and GILMORE, A.R. (1978). — Dynamics of litter fall, decomposition and incorporation in the streamside forest ecosystem. *Oikos* 30, 76-82.
- BRAY, J.R. and GORHAM, E. (1964). — Litter production of forests of the world. *Adv. Ecol. Res.* 2, 101-157.
- DIXON, F.R. (1976). — Analysis of seasonal leaf fall in north temperate deciduous forests. *Oikos* 27, 300-306.
- DUVIGNEAUD, P. (1971). — Concepts sur la productivité primaire des écosystèmes forestiers. In : *Productivité des écosystèmes forestiers*. Actes Coll. Bruxelles, Unesco.
- KOZLOWSKI, T.T. (1971). — *Growth and development of trees*. Academic Press, New-York and London.
- MARTIN, J. and ESCARRÉ, A. (1980). — Datos de fenología, reducción de hojarasca y variaciones estacionales de la composición foliar en cuatro especies del matorral costero del Mediterráneo meridional ibérico. *Mediterránea* 4, 69-88.
- MILLINGTON, W.F. and CHANNEY, W.R. (1973). — Shedding of shoots and branches. In : *Shedding of plant parts* (T.T. Kozlowski, ed.). Academic Press, New York and London, 149-204.
- MONK, C.D. (1966). — An ecological significance of evergreenness. *Ecology* 47, 504-505.
- OTTO, C. and NILSSON, L.M. (1981). — Why do beech and oak trees retain leaves until spring ? *Oikos* 37, 387-390.
- OWEN, D.F. and WIEGERT, R.G. (1976). — Do consumers maximize plant fitness ? *Oikos* 27, 488-492.
- RAMBAL, S. (1984). — Water balance and pattern of roof water plate by a *Quercus coccifera* L. evergreen scrub. *Oecologia* (Berl.) 62, 18-25.
- RAPP, M. (1969). — Production de litière et apport au sol d'éléments minéraux dans deux écosystèmes méditerranéens : la forêt de *Quercus ilex* L. et la garrigue de *Quercus coccifera* L. *Oecol. Plant.* 4, 377-410.
- WANNTORP, H.E. (1983). — Historical constraints in adaptation theory : traits and non-trait. *Oikos* 41, 157-160.

SUMMARY

Introduction

One of the most universal characteristics of perennial plants is the recurrent abscission of their organs. This phenomenon is a previous and indispensable step for the recycling of plant nutrients, and has thus become one of the most classical topics in forest ecology.

Important aspects of this phenomenon are the amount of litter fall and its seasonal distribution. The levels of annual production are extremely variable, depending on the soil and climate of the different biotopes. However, the phenology of the shedding of the different litter parts shows a great constancy in individual species and reflects the strategies selected for each species very well.

The different phenological patterns of abscission were summarized by Addicott and Lyon (1973). However, Mediterranean woody species have not received much attention and hence many of the phenological patterns observed among these species are not adequately reflected in the usual classifications. Furthermore, the Mediterranean region shows a great diversity of phenological patterns, which make it specially interesting. In the present work, a description is offered of the phenological characteristics of some of the woody species most representative of the semiarid and subhumid bioclimates of the central plateau of the Iberian Peninsula. The information obtained has allowed us to elucidate certain causes of the seasonality of abscission and the reasons for the selection of one or another of the strategies observed in each of the study areas.

Methods

The species selected were the following : *Quercus suber* L., *Q. faginea* Lam., *Q. rotundifolia* Lam., *Q. pyrenaica* Willd., *Q. coccifera* L., *Juniperus thurifera* L., *Pinus pinea* L., *P. halepensis* Miller (introduced), *P. pinaster* Aiton, *Acer monspessulanum* L., *Fraxinus angustifolia* Vahl., *Prunus spinosa* L., *Pyrus bourgaeana* Decne, *Crataegus monogyna* Jacq. and *Populus nigra* L. They therefore include evergreen species with prolonged leaf longevity (*Pinus* spp. and *Juniperus thurifera*), evergreen species with short leaf longevity (*Quercus rotundifolia*, *Q. coccifera* and *Q. suber*) and deciduous species (the rest).

All the species studied were distributed in six sites situated between latitudes 41° 50' N and 40° 35' N and longitudes between 5° 20' W and 6° 25' W. Altitudes ranged between

approximately 700 and 880 m a.s.l. Some climatic differences existed between the plots, with mean annual rainfalls ranging between 430 and 650 mm and mean annual temperatures between 12.2°C and 13.4°C. These differences, together with certain variations in soil composition, permit the existence of species with different requirements. In all cases, however, a prolonged summer drought occurs. Some of the species are present at more than one site, showing a great capability for survival under contrasting conditions.

At each site and for each species the monthly litter fall was controlled over one year using four littertraps. The different kinds of litter materials were separated and the dry weight of each was then determined.

1. — Phenology of leaf abscission

The species studied show a gradation of the times of leaf shedding and, according to Addicott and Lyon (1973), can be classified in the following groups :

A. — Species with vernal abscission

They shed their leaves in early summer, at the time of the emergence of the new shoots. Therefore, the mechanism promoting abscission acts before the water deficit becomes apparent, possibly as a consequence of an intense mobilization of nutrients towards the growing parts. The three evergreen oaks belong to this group of species. However, *Quercus rotundifolia* shows a secondary period of abscission towards late summer, which probably reflects the action of the mechanisms characteristic of the group of species described below.

B. — Species with summer abscission

These shed their leaves after a period of drought. In this group are included all the conifers studied in this work, though *Juniperus thurifera*, because of its more xerophillous character, occupies an intermediate position in relation with the former group. Some deciduous species (*Pyrus bourgaeana* and *Crataegus monogyna*) also show summer abscission.

C. — Species with autumnal abscission

This is the usual behaviour of the deciduous species of temperate regions; in this case, *Fraxinus angustifolia*, *Prunus spinosa*, *Acer monspessulanum* and *Populus nigra*. However, the first two species also have a very early abscission period and could be considered as intermediate between this group and the former one.

D. — Species with abscission of marcescent leaves.

The two deciduous oaks show this

behaviour and therefore shed their leaves later than the remaining species. However, *Quercus faginea* shows summer abscission of part of its leaves as a response to drought, which demonstrates the action of the abscission mechanisms of the group of species B.

2. — Abscission phenology of non-leaf litter

The other constituents of the litter are always less abundant than the leaves, though their relative importance varies considerably depending on the species.

The phenological pattern of these materials is usually much less regular than that of the leaves. Only the reproductive organs show repetitive patterns : the male flowers are usually shed towards the spring, and the female organs in the autumn. In some species the branches can show active abscission mechanisms, which are referred to as cladoptosis (Millington and Channey, 1973). This process mainly affects the lateral branches and twigs. When cladoptosis exists, the branches are usually shed at the same time as the leaves. Cladoptosis has been observed in the following species : *Quercus suber*, *Q. faginea*, *Q. rotundifolia*, *Q. pyrenaica*, *Acer monspessulanum*, *Prunus spinosa*, *Fraxinus angustifolia*, *Pyrus bourgaeana*, *Crataegus monogyna* and *Populus nigra*. The conifers (*Pinus* and *Juniperus*) do not really show leaf abscission : leaf fall is due to the shedding of brachyblasts in *Pinus* and the lateral branchlets with attached leaves in the case of *Juniperus*. By contrast, *Quercus coccifera* does not show cladoptosis.

3. — Conclusions

The Mediterranean region appears to be very diverse in phenological strategies. The gradation in the time of maximum leaf fall is almost continuous, reflecting the differences in the intensity of summer drought. Summer drought thus appears as the prevailing factor in the selection of the phenological strategy. Certain deciduous species that are even represented in non-Mediterranean areas show very special phenological characteristics in our region, behaving as summer deciduous species. The deciduous oaks studied in this work are characteristic of the Aestilignosa — Durilignosa ecotones. The phenological pattern of these species is more similar to the usual pattern found in the Aestilignosa. However, both of them show shedding of a small part of the leaves throughout the summer as well, which is no doubt a consequence of the summer drought. Also *Quercus rotundifolia* shows a certain eclecticism in its phenological pattern, with two periods of maximum leaf fall. These species therefore appear to be capable of following two of the four strategies of leaf abscission, and thus show greater « plasticity » with respect to the environment. These are also the species which have the broadest areas of distribution, in particular *Quercus rotundifolia*, which points to the great adaptive value of the acquisition of these habits of leaf abscission.

RESUMEN

Introducción

Una de las características más universales de los vegetales perennes es la abscisión recurrente de sus órganos. Este fenómeno es un paso previo e indispensable para el reciclado de los nutrientes vegetales y por ello se ha convertido en uno de los temas de estudio más clásicos en ecología forestal.

Aspectos importantes de este fenómeno son la cuantía del aporte de mantillo y su reparto estacional. Los niveles de producción anual son extremadamente variables, en función de las características edafoclimáticas de los diferentes biotopos. Sin embargo, la fenología del desprendimiento de los diferentes constituyentes del mantillo presenta una gran constancia específica, reflejando muy bien las estrategias seleccionadas para cada especie.

Las diversas pautas fenológicas de la abscisión han sido resumidas por Addicott y Lyon (1973). Sin embargo, las especies leñosas mediterráneas no han recibido la suficiente atención, y, como consecuencia, muchas de las pautas fenológicas observadas entre estas especies no se ven adecuadamente reflejadas en las clasificaciones usuales. Por otra parte, la región mediterránea muestra una variedad enorme de patrones fenológicos, que la hacen especialmente interesante. En este trabajo se describen las características fenológicas de algunas de las especies leñosas más características de los bioclimas semiárido y subhúmedo fresco en la meseta central de la Península Ibérica. La información obtenida permite inducir algunas causas de la estacionalidad de la abscisión y las razones de la selección de una u otra de las estrategias observadas en cada una de las áreas de estudio.

Métodos

Las especies seleccionadas son las siguientes : *Quercus suber* L., *Q. faginea* Lam., *Q. rotundifolia* Lam., *Q. pyrenaica* Willd., *Q. coccifera* L., *Junipe-*

rus *thurifera* L., *Pinus pinea* L., *P. halepensis* Miller (introducidol), *P. pinaster* Aiton. *Acer monspessulanum* L., *Fraxinus angustifolia* Vahl., *Prunus spinosa* L., *Pyrus bourgaeana* Decne, *Crataegus monogyna* Jacq. y *Populus nigra* L. Hay, por tanto, especies sempervirentes con gran longevidad foliar (*Pinus* y *Juniperus*), especies sempervirentes con escasa longevidad foliar (*Quercus rotundifolia*, *Q. coccifera* y *Q. suber*) y especies caducifolias (el resto).

Todas las especies se encuentran en seis parcelas (Fig. 1) situadas entre las latitudes 41° 50' N y 40° 35' N y las longitudes 5° 20' W y 6° 25' W. El rango altitudinal varía entre aproximadamente 700 y 880 m s. n.m. Entre estas parcelas hay algunas diferencias climáticas, con precipitaciones anuales medias comprendidas entre 430 y 650 mm y temperaturas anuales medias entre 12,2 y 13,4°C. Estas diferencias, junto a algunas variaciones edáficas, permiten la implantación de especies con diferentes requerimientos. En todos los casos, sin embargo, hay una profunda sequía estival. Algunas de las especies, además, muestran una considerable amplitud ecológica, hallándose en más de una de las parcelas estudiadas.

En cada parcela la producción de restos de cada especie fue controlada mensualmente a lo largo de un año mediante cuatro colectores. Se separaron los diferentes tipos de materiales, determinándose posteriormente el peso seco de cada uno de ellos.

1. Fenología de la abscisión foliar

Las especies estudiadas muestran una gradación en las fechas de desprendimiento de sus hojas, pudiéndose clasificar, con arreglo a las categorías propuestas por Addicott y Lyon (1973), en los grupos siguientes:

A. — Especies con abscisión vernal

Pierden sus hojas a comienzos del verano, en coincidencia con la salida de los nuevos brotes. En consecuencia, el mecanismo desencadenante de la abscisión actúa antes de haberse manifestado el déficit hídrico, quizás como consecuencia de una movilización intensa de nutrientes hacia las partes en crecimiento. A este grupo pertenecerían las tres quercíneas perennifolias. Sin embargo, la encina presenta un período secundario de abscisión hacia los meses finales del verano, que responde probablemente a los mecanismos propios del grupo de especies que se describen a continuación.

B. — Especies con abscisión estival

Pierden sus hojas, total o parcialmente, tras un período de sequía. En este grupo se incluyen todas las

gimnospermas estudiadas en este trabajo, aunque *Juniperus thurifera*, a causa de su pertenencia a hábitats más xéricos, constituye aparentemente un nexo de unión con el grupo anterior. También con abscisión estival se presentan algunas especies caducifolias, en particular *Pyrus bourgaeana* y *Crataegus monogyna*.

C. — Especies con abscisión otoñal

Es el comportamiento más habitual entre las especies caducifolias de las regiones templadas. Lo comparten, en este caso, las especies *Fraxinus angustifolia*, *Prunus spinosa*, *Acer monspessulanum* y *Populus nigra*. No obstante, las dos primeras son también muy tempranas en su período de abscisión y podrían ser tomadas como nexo de unión entre este grupo y el anterior.

D. — Especies con abscisión de hojas marcescentes

Presentan este comportamiento las dos quercíneas caducifolias, que a causa de ello son las más tardías en el desprendimiento de las hojas. No obstante, en *Quercus faginea* se observa abscisión estival de parte de las hojas como respuesta a la sequía, lo que demuestra la incidencia en esta especie de los mecanismos de abscisión propios del grupo de especies B.

2. Fenología de la abscisión del mantillo no foliar

Los otros componentes del mantillo son siempre menos abundantes que las hojas, aunque su importancia relativa varía mucho de unas especies a otras.

El patrón fenológico de estos otros materiales es habitualmente mucho menos regular que el de las hojas. Únicamente los órganos reproductivos muestran pautas repetitivas: las flores masculinas se desprenden habitualmente hacia la primavera y los órganos femeninos en el otoño. Las ramas, por otra parte, pueden presentar en algunas especies mecanismos activos de abscisión, que reciben el nombre de cladoptosis (Millington y Chaney, 1973). Habitualmente el proceso afecta sobre todo a las ramas y ramillas laterales. Cuando existe cladoptosis, las ramas se desprenden usualmente en las mismas épocas que las hojas. Hay cladoptosis en las siguientes especies: *Quercus suber*, *Q. faginea*, *Q. rotundifolia*, *Q. pyrenaica*, *Acer monspessulanum*, *Prunus spinosa*, *Fraxinus angustifolia*, *Pyrus bourgaeana*, *Crataegus monogyna* y *Populus nigra*. Las gimnospermas (*Pinus* y *Juniperus*) no presentan en realidad abscisión foliar: la caída de las hojas se debe al desprendimiento de los braquiblastos en *Pinus* y al de las ramillas laterales cubiertas de escamas

foliares en *Juniperus*. Por el contrario, *Quercus coccifera* no muestra cladoptosis.

3. — Conclusiones

La región mediterránea se muestra enormemente diversa en especies leñosas, no tanto por el número elevado de éstas como por la gran variedad de estrategias fenológicas presentes. La gradación en el tiempo de la máxima abscisión foliar es casi continua, reflejando muy bien la mayor o menor intensidad de la sequía estival. Esta, por tanto, se revela como el factor predominante en la selección de la estrategia fenológica adoptada. Algunas especies caducifolias, con representantes incluso en áreas no mediterráneas, muestran características fenológicas muy especiales en nuestra región, comportándose como deciduos estivales. Las quercíneas caducifolias estudiadas aquí son propias de las ecorregiones Aestilignosa — Durilignosa. El patrón fenológico de ambas especies se aproxima más a lo habitual en la Aestilignosa. Sin embargo, ambas presentan también pequeños desprendimientos de hojas a lo largo del verano, que son sin duda reflejo de la sequía estival. También la encina muestra cierto eclecticismo en su pauta fenológica, manteniendo dos épocas de máximo desprendimiento de hojas. Estas especies, por tanto, parecen ser capaces de adoptar simultáneamente dos de las cuatro estrategias de la abscisión foliar descritas en este trabajo, revelándose así más «plásticas» ante condiciones ambientales diversas. Estas especies son también, precisamente, las que ocupan áreas de distribución más amplias, particularmente *Quercus rotundifolia*, lo que revela el gran valor adaptativo de la adquisición de estos hábitos de abscisión foliar.

RÉSUMÉ

Les auteurs décrivent la phénologie de l'abscission des organes de diverses espèces ligneuses caractéristiques de la région méditerranéenne. Les patrons phénologiques peuvent être classifiés en plusieurs groupes selon que la tombée des feuilles se produise au printemps, en été ou en automne. Néanmoins, certaines espèces adoptent plusieurs des stratégies possibles. Ces espèces sont, normalement, celles qui présentent une distribution plus grande; ceci reflétant la haute valeur adaptative que possèdent leurs caractéristiques phénologiques.