

# MODIFICACIÓN Y EXTINCIÓN DE LA LUZ A TRAVÉS DE LA COPA EN CUATRO ESPECIES DE MATORRAL EN EL PARQUE NACIONAL DE DOÑANA

M.<sup>ª</sup> Cruz DÍAZ BARRADAS<sup>1</sup>  
Francisco GARCÍA NOVO<sup>1</sup>

**RESUMEN.**—Se ha estudiado la extinción de la luz a través de *Halimium halimifolium*, *Cistus salvifolius*, *Scrophularia frutescens* y *Artemisa crithmifolia*, todas ellas en el matorral mediterráneo del Parque Nacional de Doñana. La capa de *C. salvifolius* absorbe el 95% de la luz incidente, mientras que *S. frutescens* y *A. crithmifolia*, más laxas, sólo absorben el 50%. *H. halimifolium* absorbe el 76% en las dunas móviles y el 89% en las arenas estabilizadas. *Halimium halimifolium* es de color menos verde que las demás especies y su reflexión foliar es mayor. Además, el contenido de las hojas en pigmentos fotosintetizadores de las especies mencionadas no se halla correlacionado, ni con su color ni con su reflexión a la luz. Finalmente, los autores discuten el papel de la luz como factor ecológico en el matorral de Doñana.

**SUMMARY.**—In the mediterranean scrub of Doñana National park, the light extinction through the canopies of *Halimium halimifolium*, *Cistus salvifolius*, *Scrophularia frutescens* and *Artemisia crithmifolia* has been studied. The results show that *C. salvifolius* exhibits monolayer canopy structure with high light extinction (absorption of 95% incident P.A.R. through the canopy). *S. frutescens* and *A. crithmifolia* present a lax canopy and a overall extinction of 50% incident P.A.R. through the canopy. *Halimium halimifolium* shows a multilayer canopy although it adjusts the canopy structure and light extinction to the light environment (average Leaf area index is 2.0 and light extinction 75% in the mobile dune system and 4.3 and 89% light extinction in the Monte Blanco of the stabilized sands). The analysis of leaf reflectance and leaf colour shows that *Halimium halimifolium* is less green and presents higher leaf reflectance, when compared with the other species. The analysis of leaf photosynthetic pigments content of the above species shows no correlation with either colour or light reflectance of leaves. The light as an ecological factor in Doñana scrub is discussed.

## INTRODUCCIÓN

Es ampliamente reconocido que la productividad en los ecosistemas mediterráneos es función de la duración de la estación de crecimiento, determinada por la disponi-

<sup>1</sup> Departamento de Ecología. Facultad de Biología. Universidad de Sevilla. Apartado 1.095. 41080 SEVILLA (Spain).

bilidad de agua (BAUER, 1936; MOONEY *et al.*, 1975; MERINO *et al.*, 1976; MILLER y POOLE, 1979; SCHLESINGER *et al.*, 1982).

Recientemente, sin embargo, se ha tenido en cuenta que la disponibilidad de luz puede provocar importantes efectos en la estructura y función de las comunidades de matorral y chaparral mediterráneos (MAHALL y SCHLESINGER, 1982). La disponibilidad de luz puede ser la fuente determinante de la estructura vertical de las comunidades de matorral, y al afectar a la superficie foliar, puede también modificar el flujo de agua y nutrientes (GRAY, 1981), así como el flujo de energía (OECHEL y MUSTAFA, 1979) en esos ecosistemas.

Las características espectrales de las hojas poseen importancia, tanto en el balance energético, como en la fotosíntesis de las plantas (EHLERINGER, 1981). La temperatura y el balance energético dependen de la absorbancia foliar en el espectro solar (300-3.000 nm), mientras que su capacidad fotosintética, sólo de la absorbancia en el espectro visible (400-700 nm). Sin embargo, ambas se hallan estrechamente correlacionadas. EHLERINGER (1981) ha demostrado que pueden relacionarse ambas absorbancias (en 37 especies de los desiertos de Mohave y Sonora) mediante la siguiente expresión<sup>2</sup>:

$$Ab (400-3.000 \text{ nm}) = 0.73 Ab (400-700 \text{ nm}) - 11.9$$

En dicho trabajo, EHLERINGER demuestra que la absorbancia típica para las hojas verdes oscila alrededor del 85% para el espectro visible y alcanza sólo un 50% para el espectro solar. Esto sugiere que se trata de adaptaciones destinadas a reflejar específicamente la fracción espectral, que aporta calor pero no es aprovechable en los procesos fotosintéticos.

En *Halimium halimifolium*, cuyas hojas se hallan desamente cubiertas por pelos estrellados, podría darse una situación semejante. De ahí que resultaba interesante medir las propiedades ópticas de sus hojas y compararlas con las de las demás especies estudiadas.

## MÉTODOS

Este trabajo se ha realizado en el Parque Nacional de Doñana en dos zonas contrastadas. La primera, Corral Largo, corresponde al sistema de dunas móviles; la segunda, Santa Olalla, a las arenas estabilizadas.

Las especies estudiadas en la primera zona son: *Artemisia crithmifolia* y *Scrophularia frutescens* (corresponden a especies pioneras); en la segunda zona se ha elegido *Cistus salvifolius*, mientras que *Halimium halimifolium* se ha estudiado en ambas áreas de muestreo.

Para estudiar la estructura vertical del matorral se han aplicado dos tipos de métodos: unos destructivos (cortando la planta por niveles de cinco pulgadas y midiendo la biomasa de órganos, índice de área foliar y contenido en clorofila); otro no destructivo, basado en la distribución de la frecuencia de órganos en una rejilla colocada enfrente de la planta. Este método ha sido descrito con detalle en DÍAZ BARRADAS y GARCÍA Novo (1987).

Para medir la absorción de luz a través del dosel vegetal, se realizaron perfiles verticales de radiación fotosintéticamente activa en las cuatro especies, para lo que se utilizó un sensor cuántico LI-190SB. Las medidas se tomaron con un medidor de la misma marca LI-185B. El aparato ofrece lecturas directas de radiación en  $\mu\text{Einstein/m}^2\text{s}$ , para el espectro de 400-700 nm.

---

<sup>2</sup> En la que ambas absorbancias están expresadas en porcentajes.

En cada individuo, las medidas de luz se realizaron a lo largo de un perfil vertical con intervalos de cinco pulgadas (aproximadamente 12.5 cm) hacia las 12 horas solares. Dentro de cada nivel, se tomaron medidas puntuales en la parte central de la planta mediante un soporte graduado que contenía el sensor y se deslizaba a través de la planta. Cuando estas medidas presentaban oscilaciones a causa del viento, se repetía cada medida de 10 a 30 veces para obtener un valor medio y su correspondiente dispersión.

En octubre de 1986, se midió el color en las hojas (haz y envés) de *H. halimifolium*, *S. frutescens* y *C. salvifolius*, utilizando un colorímetro triestímulo Hunterlab (modelo D25M-2) para el espectro visible.

Las hojas se colocan sobre un patrón de referencia y el aparato proporciona tres medidas diferentes, que permiten definir en el color tres variables: L (luminosidad o reflectancia), a (gama de rojo a verde) y b (gama de azul a amarillo).

En todas las muestras en que se tomaron medidas de color, se hicieron asimismo análisis de pigmentos fotosintéticos, realizando espectros de 400-750 nm con el espectrofotómetro SPECTRONIC 2000 (Bauch Lomb).

## RESULTADOS

Las especies pioneras *Artemisia crithmifolia* y *Scrophularia frutescens* presentan una estructura laxa, con un bajo índice de área foliar (alrededor de 0.3) y extinción muy débil; entre un 40 y 50% de la radiación exterior alcanza la base de la planta (tabla I).

En estas especies, el perfil de extinción de luz en el dosel vegetal no presenta una forma monótonica; la absorción máxima tiene lugar por debajo del estrato foliar. En los niveles inferiores, la radiación vuelve a aumentar debido a las entradas laterales de luz.

En las arenas estabilizadas, *Cistus salvifolius*, con un índice de área foliar medio de 2.3 (s 0.4), presenta una estructura foliar en monocapa de HORN (1971), muy eficiente en la absorción de radiación. Sólo un 5% de la radiación visible exterior alcanza la base de la planta (tabla I).

En la fig. 1 se comparan los perfiles de absorción en las tres especies. Se aprecia cómo en las especies pioneras la extinción es muy débil y existen importantes entradas laterales de luz. En *C. salvifolius*, la extinción se hace de forma particularmente intensa por debajo del estrato foliar, pero la mínima intensidad de luz tiene lugar en la base de la planta.

*Halimium halimifolium* muestra una estructura foliar en multicapa de HORN (1971) y se caracteriza por una notable plasticidad. En el Corral Largo, se asemeja a las especies pioneras, con bajo índice de área foliar (2.02) y amortiguación de luz débil (75%). En Santa Olalla, presenta un mayor desarrollo foliar (I.A.F. 4.4) y una fuerte extinción de luz (89%) (tabla I).

En el Corral Largo, se encuentran dos tipos de curvas de extinción de luz: curva de extinción monótonica y curvas que presentan algún máximo en niveles intermedios. La primera es la esperada: de arriba abajo, en cada nivel, el porcentaje de luz va siendo progresivamente inferior al del nivel anterior. La segunda obedece a entradas laterales de luz y sólo puede ocurrir en zonas donde la cobertura vegetal es baja.

En Santa Olalla, las curvas de extinción son de tipo monótonico, con el máximo de absorción en la base. En la fig. 2 se representan los perfiles de extinción para individuos de *Halimium halimifolium* en el Corral Largo y en Santa Olalla. Nótese cómo en el Corral Largo el porcentaje de luz en el suelo puede ser mayor que en niveles superiores, debido al efecto de la radiación lateral.

*Ajustes y coeficientes.*

La expresión más general define que la luz se extingue en la cubierta vegetal siguiendo un modelo exponencial, similar al de la ley de Lambert-Beer (MONSI y SAEKI, 1953):

$$I = I_0 \exp(-K \cdot IAF)$$

Utilizando esta expresión, se calcularon los coeficientes de extinción para *Halimium halimifolium* en el Corral Largo y en el Monte Blanco de Santa Olalla mediante análisis de regresión. Los valores hallados son los siguientes:

*Corral Largo:*

Individuos	pequeños	: K = 0.54
Individuos	medios	: K = 0.51
Individuos	grandes	: K = 0.73

*Santa Olalla: Monte Blanco*

$$K = 0.42$$

Resultaba interesante comparar estos valores con el coeficiente de extinción geométrico, calculado según las expresiones de extinción geométrica, calculado según las expresiones enunciadas por MONTEITH (1973) y CAMPBELL (1977), entre otros. Para ello, en la primavera de 1986 (11 de abril), se midió el ángulo con la horizontal de 100 hojas nuevas y la altura del sol en ejemplares de *Halimium halimifolium* en el Corral Largo. En todos ellos se realizaron perfiles de extinción de luz.

El ángulo foliar medio es de 66.98° (s 10.5), y la altura del sol, a la hora de realizar los perfiles, de 62.3° (al mediodía). Con estos datos pudo estimarse el coeficiente de extinción de forma geométrica:

- a) Distribución vertical:  $K = 2 (\cot \beta) / \pi$  (K = 0.33).
- b) Distribución esférica:  $K = 0.25 \operatorname{cosec} \beta$  (K = 0.28).
- c) Distribución cónica:  $K = \cos a$  (K = 0.39)

$\beta$  = altura del sol con la horizontal.

a = ángulo foliar con la horizontal.

LEDENT (1977) presenta una tabla que permite calcular el coeficiente de extinción medio en función del ángulo foliar y de la altura del sol, partiendo del supuesto de que todos los elementos de follaje están orientados al azar con respecto a su azimut (supuesto equivalente a la distribución cónica). Utilizando esta tabla, el coeficiente de extinción tiene un valor de 0.41.

Aunque las diferencias entre los coeficientes de extinción son pequeñas, los resultados parecen indicar que el modelo de distribución cónica es el que más se ajusta a *Halimium halimifolium*.

*Discusión y comparación con los datos de la literatura.*

SCHLESINGER y GILL (1980) encuentran que existe una fuerte reducción en la radiación disponible durante la sucesión en *Ceanothus megacarpus* tras el fuego. La radiación fotosintéticamente activa en la base de la planta oscila entre un 61% del exterior en los estadios juveniles, a 12% en estadios maduros. SCHLESINGER *et al.* (1982) indican que esta fuerte reducción en la luz disponible es la que determina la muerte masiva de las ra-

mas inferiores. Estos valores de absorción de luz son similares a los que se encuentran en *H. halimifolium*. En los ejemplares pequeños del Corral Largo, la luz en la base es de un 50.6% del exterior, y en los ejemplares grandes de Santa Olalla, de un 11%; sin embargo, estos individuos grandes de *H. halimifolium* siguen manteniendo hojas en los niveles inferiores, éstas sólo desaparecen en las asociaciones con *C. salvifolius*.

Por simulación, ROBERTS & MILLER (1977) y JACOBSON *et al.* (1981) encuentran un patrón estacional en vegetación mediterránea de California y Chile; la intercepción de luz y el coeficiente de extinción son superiores en invierno e inferiores en verano. Estos autores discuten este patrón como una característica adaptativa al clima mediterráneo.

En *H. halimifolium*, los resultados indican que la intercepción es mayor en las arenas estabilizadas que en el Corral Largo, y, a su vez, en esta zona tiende a aumentar con el tamaño de la planta, pero no parece existir un patrón estacional.

#### Halimium halimifolium como multicapa reflectante

*H. halimifolium* presenta una coloración blanquecina, agrisada, que lo caracteriza y que ha dado origen a su nombre vulgar (monte blanco). Interesaba estudiar si esta coloración tenía algún significado ecológico en relación con la absorción y reflexión de la luz y si estaba ligada al contenido de pigmentos de la planta. Se realizaron medidas comparativas de absorbancia y reflectancia foliares y del espectro de luz reflejada, así como el análisis de los pigmentos fotosintéticos, comparando los resultados con los de otras especies del matorral.

#### Absorbancia foliar.

En octubre de 1985, se realizó una medida de la absorbancia foliar en *H. halimifolium* y *C. salvifolius*, utilizando la esfera integradora de Ulbricht y midiendo con luz monocromática a 625 nm, que se corresponde (EHLERINGER, 1981) con la absorbancia para el espectro visible y puede utilizarse como una estima de la absorbancia en todo el espectro solar. Los resultados se representan en la tabla II.

Existe una notable diferencia entre ambas especies. *C. salvifolius*, con porcentajes de absorbancia de 84/49 (visible/total), se sitúa en el promedio de la literatura. Por su parte, *H. halimifolium* presenta absorbancias menores, 70/39 (visible/total), que sugieren un comportamiento de especie "reflectante".

#### Medidas del color y de los pigmentos.

Con objeto de profundizar más en las propiedades ópticas foliares, en octubre de 1986 se midieron las características ópticas de las hojas de *H. halimifolium*, *C. salvifolius* y *S. frutescens*. Se utilizó un colorímetro triestímulo para el espectro visible, que cuantifica el color en la forma de tres variables que se emplean como "coordenadas" del color de la muestra en un espacio tridimensional.

Las variables medidas fueron las siguientes:

- L = Luminosidad (%) (es una medida de reflectancia).
- a = escala de rojo (+) a verde (-).
- b = escala de amarillo (+) a azul (-).

Las medidas de la muestra se toman de forma relativa en función de un patrón de referencia y se mide la distancia (euclidiana) de cada muestra con respecto al patrón (ver apartado de material y métodos).

Los resultados de las medidas de color (L,a,b, distancia con respecto al patrón y cociente Luminosidad muestra/Luminosidad patrón blanco), junto con las medidas de concentración de clorofila (mg/g) y cociente de Margalef (DO 430/652), se presentan en la tabla III. Las medidas de color se tomaron en ejemplares de *H. halimifolium*, *C. salvifolius* y *S. frutescens*, pero no en *A. campestris*, pues el carácter laciniado de las hojas impedía tapar totalmente la célula del colorímetro de forma homogénea.

Al analizar la tabla III, se observa la mayor reflectancia (luminosidad) de las hojas de *H. halimifolium*, con un valor de especie), frente a *C. salvifolius* y *S. frutescens*, con valores muy inferiores y similares entre sí (36.0 y 36.8%, respectivamente).

Otro punto interesante es la mayor intensidad de verde y amarillo que manifiestan las hojas de *C. salvifolius*.

Comparando las hojas de *H. halimifolium* en el Corral Largo y Olalla, parece que existen algunas diferencias, pues los ejemplares del Corral presentan unos valores de L y b (amarillo) sensiblemente superiores a los de Santa Olalla.

Para comprobar si existían diferencias significativas entre las hojas de las distintas especies, o bien entre las de *H. halimifolium* en las dos zonas de muestreo, con respecto a sus coordenadas de color, se aplicó el test t de Student. Los resultados aparecen en la tabla IV. Existen diferencias muy significativas ( $p > 0.999$ ) para L y a (luminosidad y color verde) entre *H. halimifolium* son más luminosas y menos verdes que las de las otras especies en estudio, debido a la densidad de tricomas. En cuanto al parámetro b (color amarillo), existen diferencias significativas  $p > 0.99$  entre *H. halimifolium* y *C. salvifolius*, pero no entre *H. halimifolium* y *S. frutescens*.

Al comparar el color de las hojas de *C. salvifolius* y *S. frutescens*, no se observan diferencias significativas en la luminosidad y color amarillo, pero sí ( $p > 0.95$ ) en la variable a (color verde).

Si se comparan las hojas de *H. halimifolium* en el Corral Largo y Santa Olalla, los resultados indican que sólo existen diferencias significativas en la luminosidad, pues las hojas de las plantas del Corral largo son sensiblemente más luminosas que las de Santa Olalla.

#### *Relación de las medidas de color con los pigmentos foliares.*

Para examinar las relaciones entre los colores y la absorbancia foliar con los pigmentos de la hoja, se tomaron medidas de concentración de clorofila total y el índice de Margalef (DO430/665).

La matriz de correlación entre las distintas variables (para todos los individuos medidos) se presenta en la tabla V. Los resultados indican que no existen correlaciones significativas entre el color verde de la hoja, la clorofila total, el color amarillo y el índice de Margalef.

Esta independencia entre pigmentos y color foliar es debida a la existencia de estructuras superficiales (como los pelos), que modifican el color externo de las hojas y lo hacen independiente de sus características internas. EHLERINGER (1987) describe un fenómeno semejante en especies de clima árido a lo largo de un gradiente entre las Montañas Rocosas y el desierto de Mohave: no aparece correlación entre la absorbancia foliar y la concentración de clorofila, debido al efecto de las estructuras epidérmicas en la hoja.

Para estudiar cómo se comportan los distintos individuos estudiados, en función de sus valores de color, clorofila e índice de Margalef se realizó un Análisis de Componentes Principales, de la matriz de datos de coordenadas de color en haz y envés, clorofila e índice de Margalef en cada individuo analizado. La proyección de los casos (individuos) en los planos I y II (60/22% inercia) se representa en la fig. 3. El eje I opone *H. halimifolium* situado en su parte negativa a las restantes especies. El coeficiente de carga para el eje es alto en las variables de luminosidad (L. haz: -0.96; L. envés: -0.98) y se oponen a ellas las variables de diferencia entre control y muestra (D. haz: +0.96; D. envés: +0.97). Las restantes variables presentan pequeños coeficientes (inferiores a 10.631) para el eje I. Coeficientes elevados para el eje II los presentan las variables amarillo (b. haz: +0.95; b. envés: +0.95) y verde (a. haz: + 0.80; a. envés: 0.72).

El análisis discrimina nítidamente entre plantas "reflectantes", que corresponden al *H. halimifolium*, y las restantes especies, de características no reflectantes. Dentro de ellas opone las de coloración amarillo-verdosa a las rojizas o azuladas. El eje III es poco importante (12% de inercia) y las variables con coeficientes elevados son clorofila total (+0.92) e índice de Margalef (-0.63). Discrimina aparentemente entre hojas de sol y de sombra de una especie o planta. Teniendo presente la época del análisis (otoño), puede reflejar esta separación la diferencia pigmentaria entre hojas de sol y de sombra.

#### DISCUSIÓN

Junto a los morfológicos, las especies de matorral estudiadas en Doñana presentan los caracteres cromáticos en su copa, cuyo análisis revela pautas consistentes. *H. halimifolium* se diferencia como especie "reflectante", presentando mayor reflectancia, menor absorbancia, colores más claros, amarillos y verdes; queda, pues, bien discriminado de las restantes especies. Dentro de cada una de éstas, aparecen divergencias entre hojas de sol y de sombra, que afectan a coloración, contenido de pigmentos e índices de Margalef.

Las modificaciones epidérmicas de la hoja, tales como tricomas, glándulas de sal, etc., pueden crear una superficie reflectiva que protege la hoja de la radiación incidente, reduciendo diferencialmente la calorífica. Esta reducción de la absorbancia puede ser considerada como una adaptación a climas áridos o bien a ambientes de intensa radiación (EHLERINGER, 1981, 1987; EHLERINGER *et al.*, 1976; EHLERINGER y BJORKMAN, 1978; MONTERRAT, 1980; SHAVER, 1978). Se ha interpretado la existencia de pubescencia en la superficie abaxial de la hoja de olivo como una adaptación a las condiciones de sequía (BALDY *et al.*, 1981). Estudiando el balance energético foliar, concluyen que las hojas cuya superficie abaxial se halla al sol absorben un 25% menos de energía gracias a sus notables propiedades reflectantes.

Esta coherencia en la asociación de variables relacionadas con la luz y el color en las copas del matorral sugiere que se trata de caracteres de valor adaptativo, que se han seleccionado en el ambiente de elevada luminosidad de las arenas de Doñana, donde el número de horas de sol es de 3.500 al año y la reflectancia de la arena puede alcanzar el 30%.

Los resultados de este apartado se han limitado al análisis foliar, pero otros componentes de color son asimismo importantes (tallos, palitos, troncos, inflorescencias, infrutescencias). El análisis plástico ha puesto de manifiesto los matices de la luz en el matorral y sus cambios estacionales y diarios, llegando a su caracterización por este medio (ALONSO MIURA, 1985).

GARCÍA NOVO (1987), analizando el color de las especies y de los paisajes de Doñana, describe como los colores del matorral se ordenan en la arquitectura de la vegetación por niveles, situándose los oscuros en la base, los verdes en la zona intermedia y los colores más vivos y heterogéneos en la parte superior, en las inflorescencias e infru-

tescencias. Esta pauta se ve modificada en las especies, en los individuos y, dentro de cada uno, por su estado fisiológico, fenología, estación del año, hora del día, luz imperante, etc.

El intenso estrés ambiental, causado en la vegetación por la radiación y la sequía estival, en un ambiente de saturación luminosa, hacen que las modificaciones superficiales de la epidermis destinadas a cambiar el balance térmico adquieran gran importancia y lleguen a predominar sobre las adaptaciones orientadas a incrementar la absorción de radiación destinada a fotosíntesis.

#### BIBLIOGRAFÍA

- ALONSO MIURA, R. (1985). *Análisis plástico de la flora y paisaje en Doñana*. Tesis Doctoral. Universidad de Sevilla.
- BALDY, C.; GUYOT, G.; MERELLE, F. (1981). Contribution à l'étude des propriétés optiques des feuilles d'Olivier (*Olea europaea* L.). *C. R. Acad. Sc. Paris.*, 293: 253-256.
- BAUER, H. L. (1936). Moisture relations in the chaparral of the Sta. Monica mountains, *Ecol. Monogr.*, 6: 409-454.
- CAMPBELL, G.S. (1977). *An introduction to environmental biophysics*. Springer-Verlag. New York. Heidelberg. Berlin. 159 p.
- DÍAZ BARRADAS, M.C.; GARCÍA NOVO, F. (1987). Vertical structure of *Halimium halimifolium* shrub in Doñana National Park (sw Spain), en *Plant response to stress*. Editado por: CATARINO, F.; LANGE, O.; OECHEL, W.; TENHUNEN, J. Springer-Verlag. Berlin. Heidelberg. New York. London. Paris. Tokyo: 531-545.
- EHLERINGER, J. R. (1981). Leaf absorptance of Mohave and Sonoran desert plants. *Oecologia.*, 49: 366-370.
- EHLERINGER, J. R.; BJORKMAN, O. (1978). Pubescence and leaf characteristics in a desert shrub, *Encéfalia farinosa*. *Oecologia.*, 36: 151-162.
- EHLERINGER, J.; COMSTOCK, J. (1987). Leaf absorptance and leaf angle: Mechanisms for stress tolerance, *Plant response to stress*. Editado por CATARINO, F.; LANGE, O.; OECHEL, W.; TENHUNEN, J. Springer-Verlag. Berlin. Heidelberg. New York. London. Paris. Tokyo: 55-76.
- GARCÍA NOVO, F. (1987). Los paisajes de Doñana, en *Flora y Paisaje en Doñana*. ALONSO MIURA, R. Agencia de Medio Ambiente. Junta de Andalucía: 13-55.
- GRAY, J. T. (1981). *Production, nutrient resource use in Ceanothus chaparral and coastal sage scrub of southern California*. Ph. D. dissertation, Univ. California, Sta. Bárbara.
- HORN, H. (1971). *The adaptive geometry of trees*. Princeton University Press.
- JACOBSON, M.B.; STONER, W.A.; RICHARDS, S.P. (1981). Models of plant and soil processes, en *Resource use by chaparral and matorral*. Editado por: MILLER, P.C. Springer-Verlag. New York, Heidelberg, Berlin: 287-368.
- LEDENT, J. F. (1977). Sur le calcul du coefficient d'extinction du rayonnement solaire incident direct dans un couvert végétal. *Oecol. Plant.*, 12: 291-300.



- MAHALL, B.E.; SCHLESINGER, W. H. (1982). Effects of irradiance on growth, photosynthesis, and water use efficiency of seedlings of the chaparral shrub *Ceanothus megacarpus*. *Oecologia*, 54: 291-299.
- MERINO, J.; GARCÍA NOVO, F.; SÁNCHEZ DÍAZ, M. (1976). Annual fluctuation of water potential in the xerophytic shrub of the Doñana Biological Reserve (Spain). *Oecol. Plant.*, 11: 1-11.
- MILLER, P. C.; POOLE, D. K. (1979). Patterns of water use by shrubs in southern California. *Forest Science*, 25: 84-98.
- MONSI, M.; SAEKI, T. (1953). Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. *Jap. J. Bot.*, 14: 22-52.
- MONTEITH, J. L. (1973). *Principles of environmental physics*. Arnold. London.
- MONTERRAT, P. (1984). Dinámica de las zonas áridas. *Seminario sobre zonas áridas*. Instituto de Estudios Almerienses: 75-89.
- MOONEY, H. A.; HARRISON, A. T.; MORROW, P. A. (1975). Environmental limitations of photosynthesis on a California evergreen shrub. *Oecologia*, 19: 293-301.
- OECHEL, W.; MUSTAFA, J. (1979). Energy utilization and carbon metabolism in mediterranean scrub vegetation of Chile and California. II. The relationship between photosynthesis and cover in chaparral evergreen shrubs. *Oecologia*, 41: 305-315.
- ROBERTS, S. W.; MILLER, P. C. (1977). Interception of solar radiation affected by canopy organization of two mediterranean shrubs. *Oecol. Plant.*, 12: 273-290.
- SCHLESINGER, W. H.; GILL, D. S. (1980). Biomass, production and changes in the availability of light, water and nutrients during the development of pure stands of the chaparral shrub *Ceanothus megacarpus* after fire. *Ecology*, 61: 781-789.
- SCHLESINGER, W. H.; GRAY, J. T.; GILL, D. S.; MAHALL, B. E. (1982). *Ceanothus megacarpus* chaparral: a synthesis of ecosystem processes during development and annual growth. *Bot. Rev.*, 48: 71-117.
- SHAVER, G. R. (1978). Leaf angle and light absorptance of *Arctostaphylos* species (*Ericaceae*) along environmental gradients. *Madroño*, 25: 133-138.
- YATES, D. J. (1981). Optical properties of heathlands, en *Heathlands and related shrublands*. Editado por SPECHAT, R. L. Ecosystems of the World. Analytical Studies. Elsevier, Amsterdam: 91-97.

**Tabla I.** Índice de Área foliar y porcentaje de luz en la base en las cuatro especies estudiadas.

Especie	Índice de área %	Follar s	% de luz en la base x	s
<i>A. crithmifolia</i>	0.32	0.37	41.1	8.2
<i>S. frutescens</i>	0.29	0.19	54.5	7.5
<i>C. salvifolius</i>	2.33	0.44	5.0	0.5
<i>H. halimifolium</i>				
Corral Largo	2.02	0.75	24.5	0.8
Sta. Olalla	4.35	1.66	11.0	4.1

**Tabla II.** Medidas de absorbancia foliar con la esfera de Ulbricht, en *H. halimifolium* y *C. salvifolius*.

	<i>H. halimifolium</i>	<i>C. salvifolius</i>
% Absorbancia espectro visible	69.67 (1.70)	84.00 (2.16)
% Absorbancia espectro solar	38.96 (1.24)	49.42 (1.58)
% reflectancia + transmitancia espectro visible	30.33	16.00
% reflectancia + transmitancia espectro solar	61.04	50.58

% absorbancia + % transmitancia + % reflectancia = 100%

**Tabla III.** Coordenadas de color, concentración de clorofila e índice de Margalef, para *Halimium halimifolium*, *Cistus salvifolius* y *Scrophularia frutescens*.

	<i>Halimium</i> (Total) N = 12	<i>Cistus</i> N = 6	<i>Scrophularia</i> N = 4	<i>Halimium</i> (Corral) N = 8	<i>Halimium</i> Santa Olalla N = 4
L	51.39	36.04	36.83	53.42	47.39
Luminosidad	(3.87)	(4.26)	(1.43)	(2.97)	(1.62)
a	-2.92	-7.07	-4.77	-3.08	-2.57
verde	(0.49)	(1.10)	(0.31)	(0.42)	(0.43)
b	8.52	11.48	8.70	8.91	6.99
amarillo	(1.58)	(2.00)	(0.87)	(1.65)	(0.21)
Diferencia color	14.08 (1.95)	21.88 (2.76)	21.63 (0.98)	13.09 (1.49)	16.05 (1.07)
Clorofila mg/g	2.05 (0.80)	2.71 (0.29)	1.27 (0.22)	1.89 (0.40)	2.38 (1.19)
Margalef	1.80 (0.15)	1.99 (0.17)	2.09 (0.04)	1.79 (0.10)	1.82 (0.21)
L. Muestra/L. Blanco	0.56 (0.04)	0.39 (0.05)	0.40 (0.02)	0.58 (0.03)	0.51 (0.02)

**Tabla IV.** Comparación de las coordenadas de color entre las distintas especies, y en *H. halimifolium* en el Corral Largo y Santa Olalla, mediante la t de Student.

	Luminosidad (L)	Verde (a)	Amarillo (b)
<i>Halimium</i> <i>Cistus</i>	p > 0.999	p > 0.999	p > 0.99
<i>Halimium</i> <i>Scrophularia</i>	p > 0.999	p > 0.999	No significativo
<i>Cistus</i> <i>Scrophularia</i>	No Significativo	p > 0.95	p > 0.90
<i>Halimium</i> Corral Santa Olalla	p > 0.99	No significativo	p > 0.90

**Tabla V.** Matriz de correlación entre las medidas de color y el contenido en pigmentación fotosintéticos.

	LHZ	LEN	aHZ	aEN	bHZ	bEN	DIH	DIE	CLR	MAR
LHZ	1.000									
LEN	0.958	1.000								
aHZ	-0.706	-0.548	1.000							
aEN	-0.796	-0.647	0.966	1.000						
bHZ	-0.121	-0.019	0.609	0.546	1.000					
bEN	-0.489	-0.294	0.858	0.841	0.868	1.000				
DIH	-0.998	-0.955	0.688	0.787	0.116	0.490	1.000			
DIE	-0.935	-0.996	0.494	0.598	-0.060	0.247	0.936	1.000		
CLR	-0.181	0.012	0.355	0.362	0.140	0.267	0.161	-0.083	1.000	
MAR	-0.545	-0.585	0.519	0.403	0.154	0.283	0.522	0.587	-0.334	1.000

- LHZ = luminosidad del haz
- LEN = luminosidad del envés
- aHZ = coordenada a (verde) haz
- aEN = coordenada a (verde) envés
- bHZ = coordenada b (amarillo) haz
- bEN = coordenada b (amarillo) envés
- DIH = diferencia de color haz
- DIE = diferencia de color envés
- CLR = clorofila total
- MAR = Índice de Margalef

**Niveles de significación:**

- r > 0.872      p > 0.999
- r > 0.765      p > 0.99
- r > 0.632      p > 0.95

RADIACION FOTOSINTETICAMENTE ACTIVA

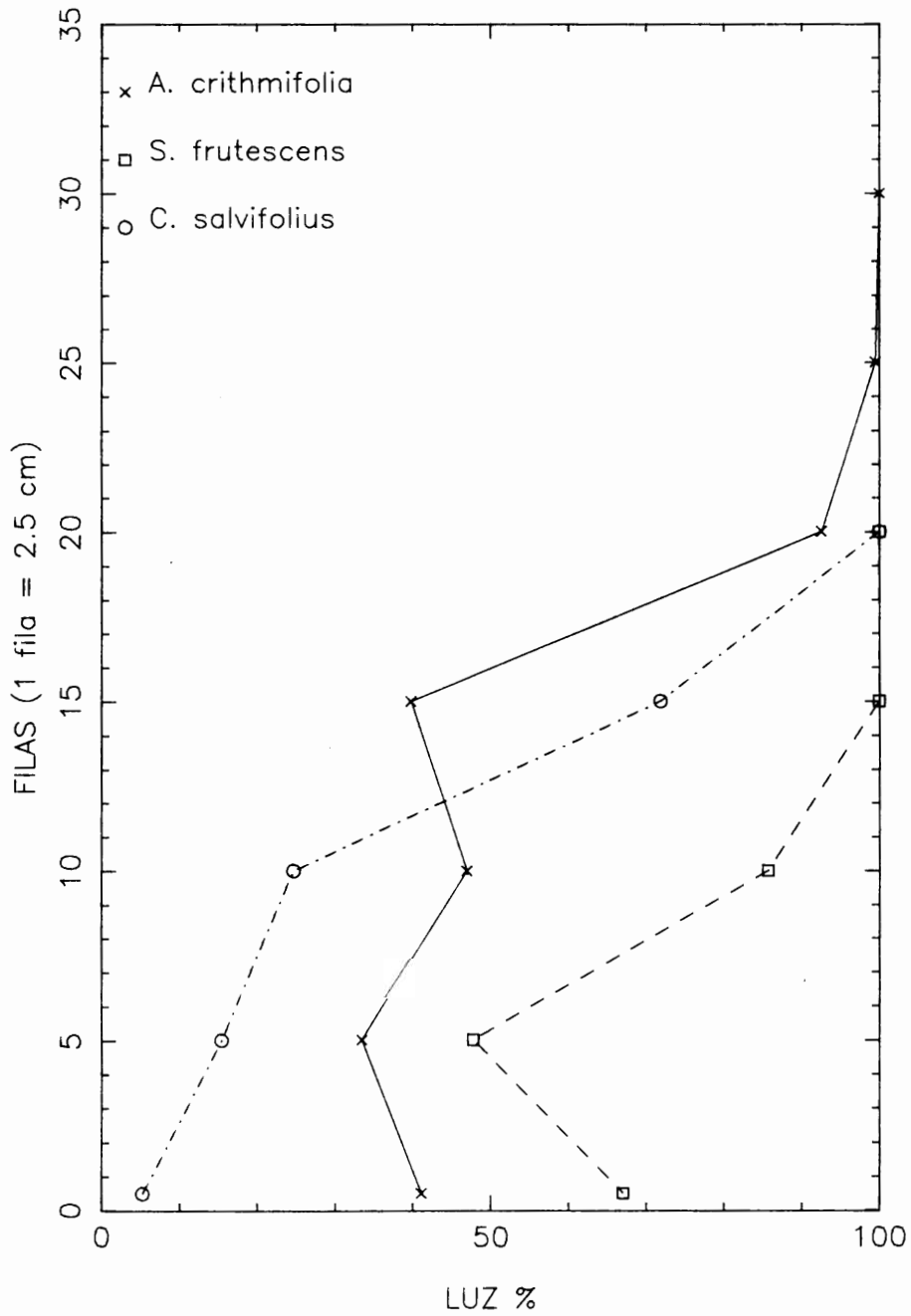


Figura 1. Perfiles de extinción de radiación fotosintéticamente activa en *Artemisia crithmifolia*, *Scrophularia frutescens* y *Cistus salvifolius*.

RADIACION FOT. ACTIVA (H. halimifolium)

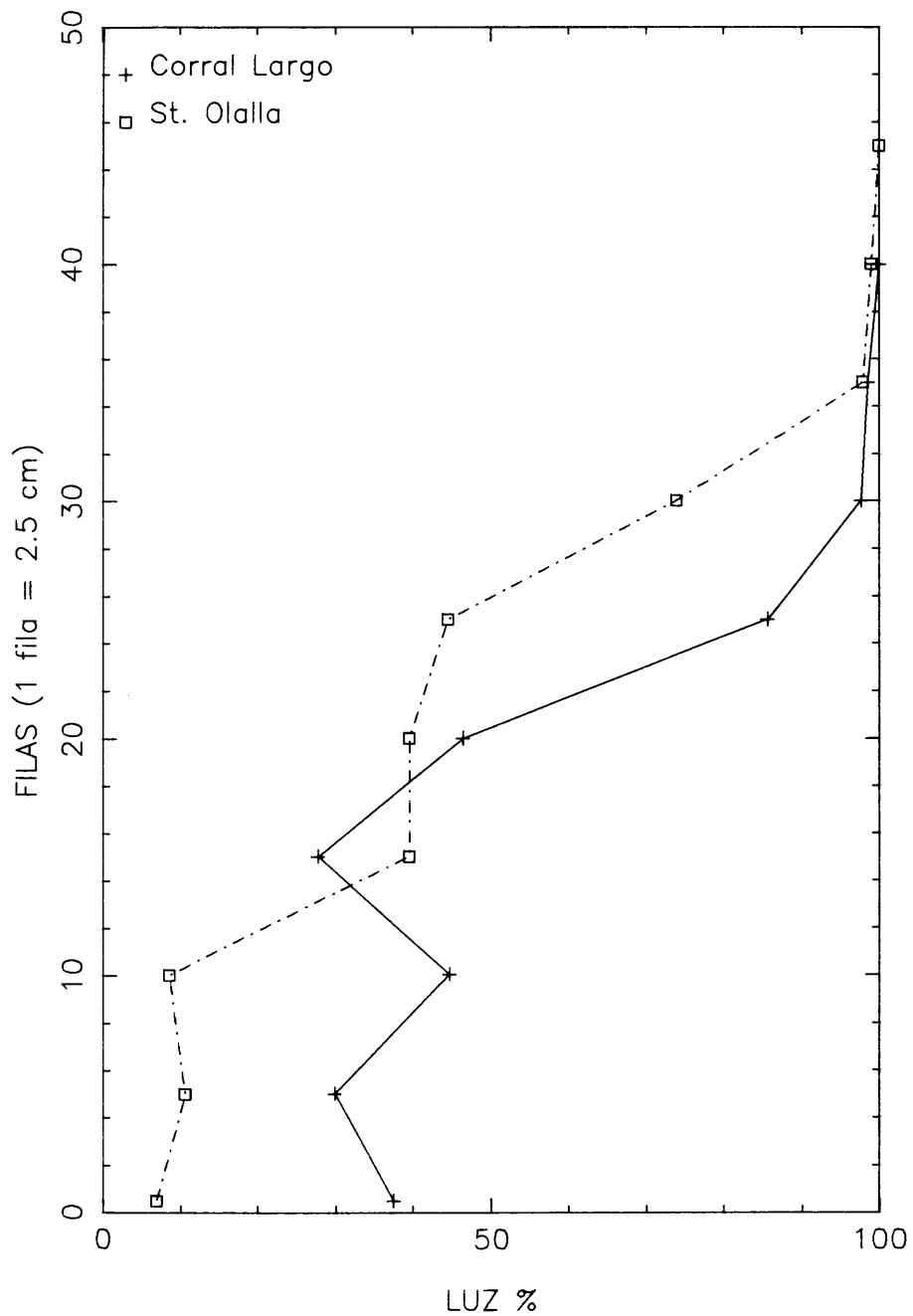
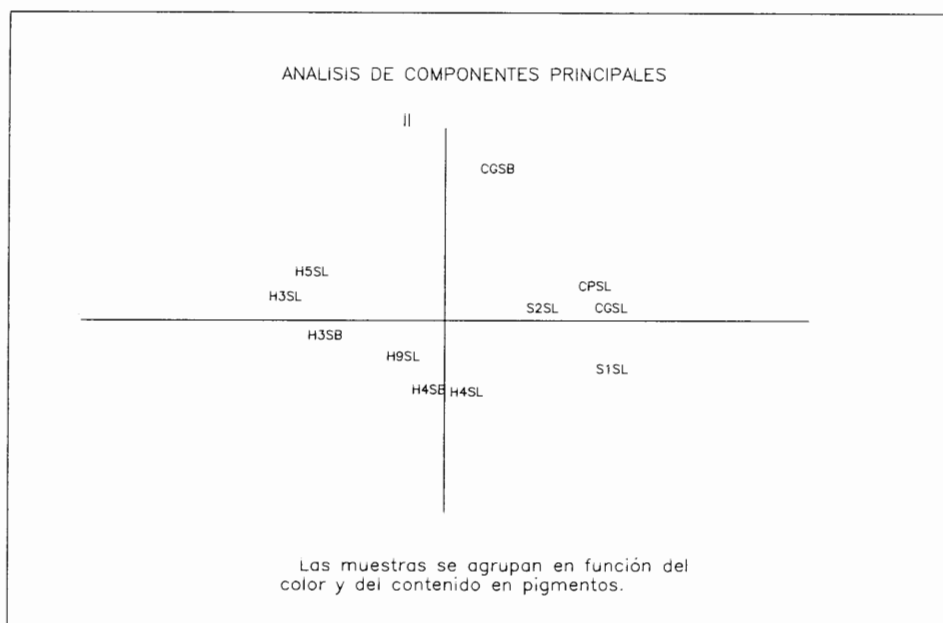


Figura 2. Perfiles de extinción de radiación fotosintéticamente activa en *Halimium halimifolium* del Corral Largo y Santa Olalla.



**Figura 3.** Análisis de Componentes Principales de la matriz de datos de coordenadas de color en haz y envés, clorofila e índice de Margalef en cada individuo analizado.

Explicación de la figura 3.

H3SL:	<i>H. halimifolium</i>	N.º 13.	Corral Largo. Hojas de sol
H3SB:	<i>H. halimifolium</i>	N.º 13.	Corral Largo. Hojas de sombra
H5SL:	<i>H. halimifolium</i>	N.º 5.	Corral Largo. Hojas de sol
H9SL:	<i>H. halimifolium</i>	N.º 9.	Corral Largo. Hojas de sol
H4SL:	<i>H. halimifolium</i>	N.º 4.	Santa Olalla. Hojas de sol
H4SB:	<i>H. halimifolium</i>	N.º 4.	Santa Olalla. Hojas de sombra
CGSL:	<i>C. salvifolius</i>	Grande	Santa Olalla. Hojas de sol
CGSB:	<i>C. salvifolius</i>	Grande	Santa Olalla. Hojas de sombra
CPSL:	<i>C. salvifolius</i>	Pequeño	Santa Olalla. Hojas de sol
S1SL:	<i>S. frutescens</i>	N.º 1	Corral Largo. Hojas de sol
S2SL:	<i>S. frutescens</i>	N.º 2	Corral Largo. Hojas de sol