

Variación de la pubescencia foliar en plantas y sus implicaciones funcionales a lo largo de gradientes altitudinales

M.A. Molina-Montenegro

ECOBIOISIS, Departamento de Botánica, Universidad de Concepción, Chile, Casilla 160 C - Instituto de Ecología y Biodiversidad (IEB), Santiago, Chile.

➤ Recibido el 21 de marzo de 2007, revisado el 23 de mayo, aceptado el 5 de diciembre de 2007.

Variación de la pubescencia foliar en plantas y sus implicaciones funcionales a lo largo de gradientes altitudinales. Se ha demostrado que a lo largo de gradientes altitudinales o de elevación contrastados, las plantas modifican estructuras externas como el tamaño foliar, la densidad estomática y el grosor de las hojas, lo que les permite mitigar las condiciones estresantes, típicas de estas zonas. Si bien, la disminución en la estatura de las plantas es una de las más conspicuas, otras estructuras como la pubescencia foliar pueden contribuir a esta resistencia al estrés. La pubescencia foliar supone una modificación de la epidermis y varía, tanto en longitud como en densidad con la altitud, atenuando los efectos negativos de condiciones ambientales adversas sobre el estado fisiológico y el crecimiento. En la presente revisión se discute el papel funcional que posee la pubescencia foliar para regular (1) la alta radiación incidente, (2) la economía hídrica y (3) la difusión de gases, a lo largo de un gradiente altitudinal. Si bien las especies modifican su pubescencia foliar produciendo un desacople con las condiciones estresantes del ambiente, existirían compromisos funcionales que restringen una total eficiencia. De esta manera la presencia de pubescencia será favorable si el balance neto entre costes y beneficios, en términos fisiológicos y reproductivos, es positivo.

Palabras claves: variación morfológica, compromisos funcionales, alta radiación, economía hídrica, intercambio de gases.

Variation in leaf pubescence of plants and its functional effects along elevational gradients. It has been shown that on elevational gradients and contrasting elevations plant species may modify external structures like foliar size, stomatal density and leaf thickness, mitigating the effect of adverse climatic conditions. Although the decrease in size is one of the most conspicuous responses to harsh environmental conditions, other traits such as foliar pubescence, may also contribute to increase plant species resistance to climatic stress. Foliar pubescence constitute an epidermal modification, and may vary in longitude and density with altitude, ameliorating the negative effects of climatic extremes on physiological status and growth. In the present review, I discuss the functional role of pubescence in (1) modulating incident radiation, (2) water economy, and (3) gas exchange, along an elevational gradient. Although most species may modify leaf pubescence to decouple their photosynthetic machinery from harsh environment, trade-offs could restrict maximum physiological efficiency. Thus, the presence of pubescence will have a positive effect on plant performance if the net cost-benefit balance, as measured in physiological and reproductive terms, is positive.

Key words: morphologic variation, functional trade-off, high radiation, hydric economy, gas exchange.

Introducción

A lo largo de gradientes altitudinales se presentan condiciones abióticas altamente estresantes para las plantas (Körner, 2003). Dentro de estas condiciones destacan la alta radiación, las bajas temperaturas, la corta estación de crecimiento y la inestabilidad del sustrato (Körner, 2003; Cavieres *et al.*, 2006). La combinación de estas condiciones repercute negativamente sobre la actividad de los vegetales (Molina-Montenegro *et al.*, 2005). Muchos estudios han mostrado que las plantas modifican su morfología a lo largo de estos gradientes altitudinales como estrategia para mitigar las condiciones climáticas limitantes (Filella y Peñuelas, 1999; Rundel *et al.*, 1994; Körner, 2003). Dentro de estas modificaciones, las más comunes son (1) las mecánicas, como la variación en el ángulo foliar (Ehleringer y Forseth, 1980; Ikeda y Matsuda, 2002) y la orientación floral (Patiño y Grace, 2002; Patiño *et al.*, 2002), (2) las estructurales externas, como la variación del área foliar, la

estatura del individuo, y la densidad de estomas (Sandquist y Ehleringer, 1997; Cavieres, 2000; Körner, 2003), y (3) las estructurales internas, que incluyen la variación en las características del tejido meristemático y la variación en el tamaño celular (Körner, 1989; Prock y Körner, 1996).

Los clásicos trabajos de Bonnier (1890, 1894) y Wagner (1892) citados en Körner (1989), y la mayoría de las investigaciones posteriores, han establecido relaciones entre la altitud y las especies vegetales, concentrándose principalmente en la variación morfológica. Sin embargo, en las últimas décadas se ha comenzado a evaluar las consecuencias de estas variaciones morfológicas desde una perspectiva funcional (Chandra, 2003, 2004; Levizou *et al.*, 2004). Estas comparaciones son de gran relevancia, ya que la existencia de plantas en las zonas de climas extremos podría no solamente depender de su especialización estructural, sino también de sus adaptaciones metabólicas (Rundel *et al.*, 1994; Körner, 2003). Condiciones microclimáticas limitantes como las que aparecen a lo largo de un gradiente altitudinal, afectan a la conformación y estructura interna de las hojas que, en conjunto, determinan la actividad fisiológica (Sakai y Sanford, 1980; Rundel *et al.*, 1994; Körner, 2003), repercutiendo finalmente en el éxito reproductivo (McAllister *et al.*, 1998; Arntz *et al.*, 2000).

La reducción en la estatura de las plantas es la más conspicua alteración morfológica observada a lo largo de gradientes altitudinales (Cavieres, 2000; Körner, 2003). No obstante, otros rasgos de una misma especie, como el área foliar específica, el grosor de las hojas, la densidad estomática y el contenido de pigmentos, pueden variar en el espacio (Körner y Cochrane, 1985; Reich *et al.*, 1997; Filella y Peñuelas, 1999), y en el tiempo (Ehleringer, 1982; Abrams *et al.*, 1994; Wagner, *et al.*, 2004). Sin embargo, existen otras modificaciones morfológicas que permiten a las plantas mitigar las extremas condiciones que se presentan a lo largo de gradientes altitudinales. Estas modificaciones son las pubescencias foliares (Cavieres, 2000; Körner, 2003). Muchos estudios han documentados el papel de estas estructuras en la mitigación de las condiciones estresantes (Körner, 2003). Dentro de sus funciones, destacan la regulación de la economía hídrica (Wagner, 2004), su papel como barrera protectora contra la alta radiación (Levizou *et al.*, 2004) y la regulación de la difusión de gases (Brewer y Smith, 1994).

En la presente revisión se discuten las variaciones morfológicas asociadas a cambios en la pubescencia foliar, y su papel en la mitigación de las condiciones limitantes generadas por la elevada altitud.

Pubescencia foliar

En algunas plantas la epidermis forma modificaciones denominadas “pelos”. Esta pubescencia puede ser unicelular o pluricelular, pero su origen es siempre una sola célula epidérmica (Wagner *et al.*, 2004). Existe pubescencia foliar viva y muerta. La pubescencia denominada “viva” muestra corrientes plasmáticas muy activas, que se pueden observar de manera simple bajo una lupa. La pubescencia viva puede segregar sustancias (e.g., aceites etéricos), denominándose pubescencia glandular (Lüttge *et al.*, 1993). Por otro lado, los pelos denominados “muertos” están vacíos y aparecen con coloración blanquecina, debido a la alta reflexión de la luz incidente. Con frecuencia forman una densa capa sobre las hojas, la cual actúa como barrera protectora de luz, principalmente de onda corta (Lüttge *et al.*, 1993). Las hojas interactúan con su ambiente a través del intercambio energético. Éste se relaciona con la temperatura foliar, la variación en los niveles de hidratación y la dinámica de intercambio gaseoso (Ehleringer y Mooney, 1978; Sakai y Sanford, 1980; Field *et al.*, 1982; Ehleringer y Comstock, 1987; Werker, 2000; Chandra, 2004; Wagner *et al.*, 2004).

Las pubescencias foliares presentan variaciones, tanto espaciales (Sandquist y Ehleringer, 1997), como temporales (Ehleringer, 1982; Maffei *et al.*, 1989). En un estudio realizado en Los Andes de Chile central sobre un gradiente altitudinal, Cavieres (2000) trabajando con la especie *Phacelia secunda* demostró que a medida que se aumentaba la altitud, los individuos presentaban pubescencias de mayor longitud. Meinzer *et al.* (1985) trabajando en un gradiente altitudinal en una zona de alta-montaña tropical, observaron que la densidad de pubescencia en individuos del género *Espeletia* aumentaba con la altitud. Resultados contrarios han sido presentados por otros autores trabajando con *Quercus ilex* (Filella y Peñuelas, 1999).

Las bajas temperaturas y alta radiación caracterizan los límites superiores de distribución de una especie a elevada altitud (Körner, 2003). Se ha sugerido que la principal función de la pubescencia foliar en estas zonas sería la reducción de la radiación incidente (Caldwell *et al.*, 1983; Benzing *et al.*, 1985; Meinzer y Goldstein, 1985; Levizou *et al.*, 2004), protección contra bajas temperaturas (Meinzer y Goldstein, 1985), y contra el efecto abrasivo del viento (Werker, 2000). Mientras que en zonas de menor altitud, el principal papel de la pubescencia radicaría en el mantenimiento de la economía hídrica (Kyparissis y Manetas, 1993; Filella *et al.*, 1995; Werker, 2000).

Protección contra alta radiación

La variación en la densidad y longitud de la pubescencia permitiría atenuar las condiciones ambientales estresantes inducidas por la alta radiación (**Fig. 1**). Sin embargo, algunos estudios realizados en gradientes altitudinales han mostrado que a pesar de co-variación de las condiciones limitantes con la altitud, tanto la densidad como la longitud de la pubescencia no se ven

afectadas (Ehleringer, 1988; Barnes *et al.*, 1996). Filella y Peñuelas (1999), trabajando a dos altitudes contrastadas (200 y 1200 m s.n.m.), en una zona montañosa de España, observaron que la densidad de la pubescencia disminuía con la altitud. Patrón que ha sido asociado a un aumento en los contenidos de pigmentos protectores, ya que éstos suplirían la función de la pubescencia foliar (Levizou *et al.*, 2004).

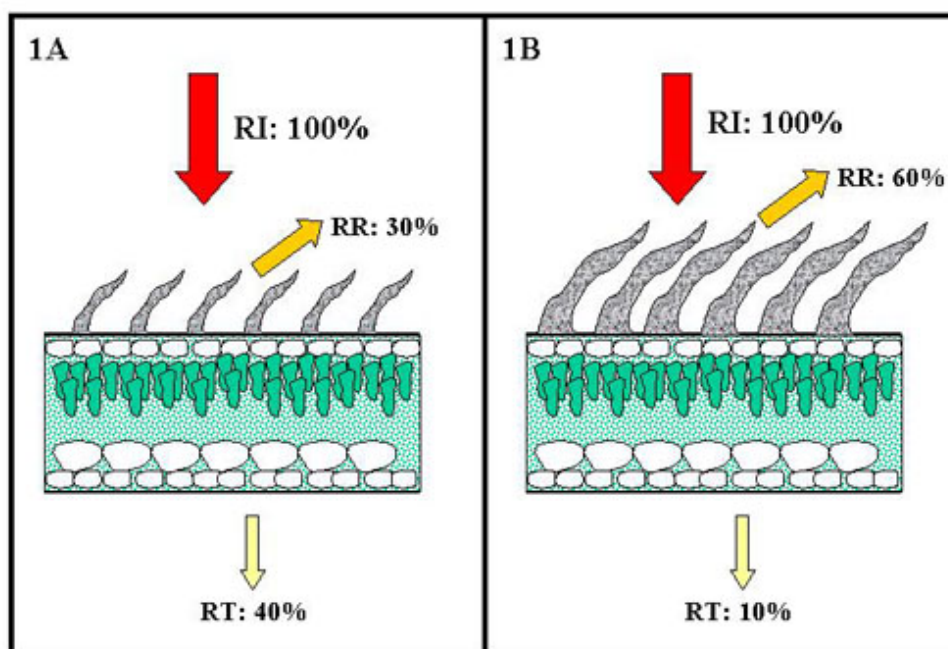


Figura 1. Esquema foliar de *Phacelia secunda* con variación en el porcentaje de luz reflejada (RR) y transmitida (RT) con respecto a la luz incidente (RI), en una planta con presencia de pubescencia corta (1A) y larga (1B) debido a la variación en la distribución altitudinal. Los porcentaje de luz, incidente, reflejada y transmitida han sido calculados con respecto a una fuente de luz artificial de $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y medidas por una cámara térmica infrarroja.

Diversos trabajos han abordado el estudio de la relación entre la pubescencia foliar y protección contra el exceso de radiación ultra-violeta (UV; Karabourniotis *et al.*, 1992; Skaltsa *et al.*, 1994; Filella y Peñuelas, 1999). Debido a que con la altitud aumenta la radiación fotosintéticamente activa y UV, la presencia de filtros mecánicos, como pelos foliares, o fotoquímicos, como pigmentos protectores, se ven aumentados (Levizou *et al.*, 2004). La pubescencia foliar podría actuar como primera barrera frente a la alta radiación solar (Levizou *et al.*, 2004), e incluso se ha sugerido que ésta sería la única adaptación funcional ante el aumento de la radiación UV (Visser *et al.*, 1994). Karabourniotis *et al.* (1992) y Skaltsa *et al.* (1994), han demostrado que la presencia de pubescencia foliar evita la alteración de la actividad del fotosistema II, gracias a la protección contra altas tasas de radiación UV.

En zonas de poca elevación, la reflectancia debido a la presencia de pelos, llega a alcanzar cerca del 20% de la radiación total (Robberecht y Caldwell, 1980), mientras que a mayores altitudes la reflectancia puede sobrepasar sustancialmente estas cifras (Caldwell *et al.*, 1983). No obstante, el control contra la alta radiación puede ser mediado también por variaciones en el ángulo foliar (Ehleringer y Forseth, 1980). Esta estrategia tendría dos ventajas: (1) el variar el ángulo foliar supondría un menor coste en términos de asignación de recursos, y (2) la variación en el ángulo foliar representa una estrategia reversible (Comstock y Mahall, 1985). El hecho de que la pubescencia foliar no sea una estrategia reversible puede tener repercusiones sobre la actividad fisiológica, ya que podría reducir la radiación disponible para la fotosíntesis cuando este recurso sea limitante (Ehleringer y Werk, 1986). La presencia de pubescencia foliar podría, además, afectar de manera indirecta a la actividad fisiológica. Meinzer y Goldstein (1985) observaron que a medida que se asciende en altitud, en individuos del género *Espeletia* aumenta la pubescencia, permitiendo el desacople con la temperatura ambiente, es decir, la presencia de pubescencia actuaría como un regulador térmico en las plantas (Fig. 2).

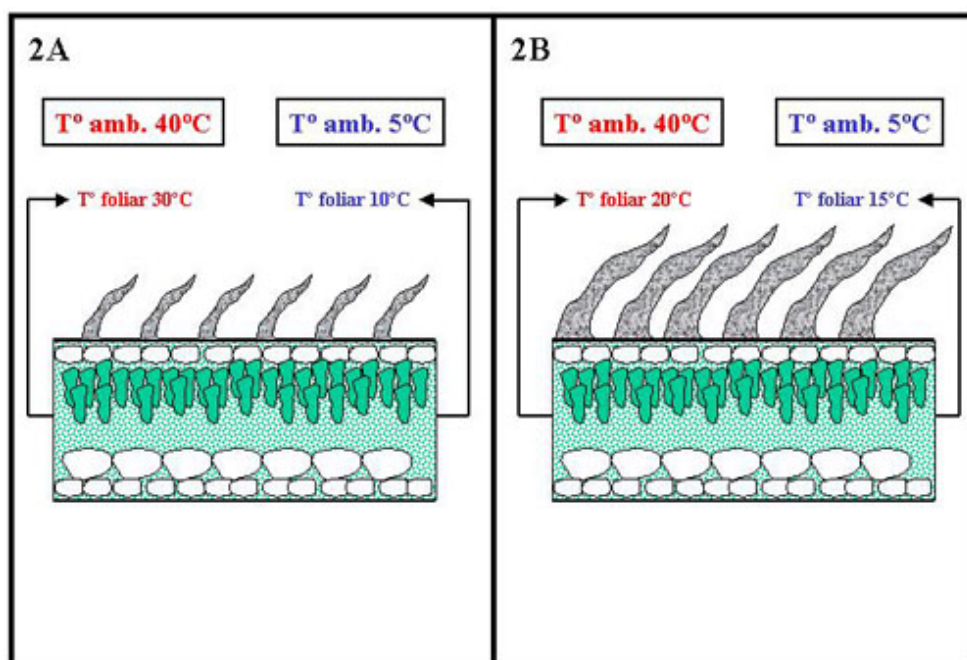


Figura 2. Esquema foliar de *Phacelia secunda* con variación en el desacople de la temperatura foliar con respecto a la ambiental, en una planta con presencia de pubescencia corta (A) y larga (B) debido a la variación en la distribución altitudinal. Los datos corresponden al desacople térmico inducido mediante una cámara de intercambio de gases con un sensor térmico incorporado en condiciones de laboratorio y con una fuente de luz artificial de $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Regulación de la economía hídrica

Como ya se ha mencionado, la presencia de pubescencia modifica las condiciones microclimáticas a escala foliar, pudiendo repercutir sobre el individuo. Una de los principales efectos es la variación en el grosor de la capa límite de la hoja (Meinzer y Goldstein, 1985; Brewer y Smith, 1994). En general, el aumento en la densidad o en la longitud de la pubescencia produce un aumento del grosor de ésta, permitiendo una disminución de la pérdida de calor por convección (Meinzer y Goldstein, 1985), de la pérdida de agua por transpiración (Brewer y Smith, 1994), y una mayor retención de agua (Werker, 2000) (**Fig. 3**).

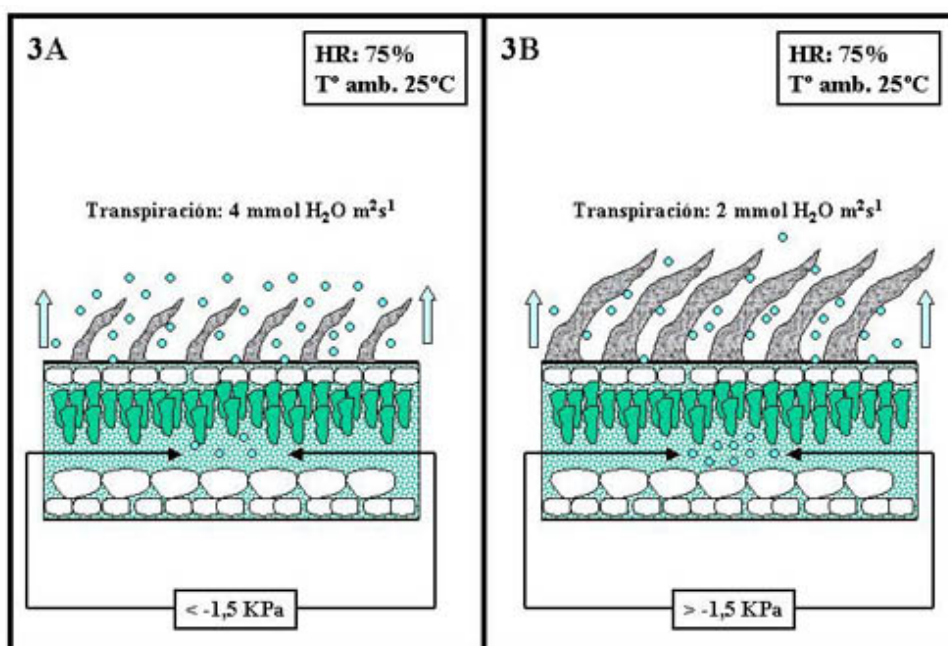


Figura 3. Esquema foliar de una "hoja tipo" con variación en la regulación de la economía hídrica (transpiración) en condiciones de humedad relativa ambiental promedio para zonas de montaña de clima de tipo mediterráneo (70% a 100%) y a una temperatura ambiental a medio día promedio de 25 °C, en una planta con presencia de pubescencia corta (A) y larga (B) debido a la variación en la distribución altitudinal.

Debido a que la pubescencia foliar regula la pérdida de agua por transpiración, podría modular la economía hídrica de algunas plantas (Ehleringer, 1982). Algunos estudios han demostrado que, tanto la presencia como la abundancia de pubescencia foliar, son mayores en zonas con menor disponibilidad hídrica (Sandquist y Ehleringer, 1997). De manera similar, en un experimento de invernadero Ehleringer (1982) demostró que la absorbancia foliar en *Encelia farinosa* -relacionada de manera negativa con la densidad de pubescencia- era menor en plantas afectadas por la sequía, y esta condición demodificaba al regar nuevamente las plantas. Ehleringer (1982) propuso que cuando disponibilidad hídrica es elevada, la presencia de pubescencia no sería vital debido a que las plantas podrían modular la temperatura mediante transpiración foliar.

Regulación de la difusión de gases

Se ha propuesto que la presencia de pubescencia foliar haría disminuir la difusión de CO₂ (Ehleringer y Cook, 1990) hacia el interior de la cavidad estomática (**Fig. 4**). Este efecto, sumado al aumento de la reflexión de la radiación -a veces limitante para la fotosíntesis en estos medios- podría causar una reducción de la actividad fisiológica. Por tanto, el beneficio de estructuras externas como la pubescencia dependería del balance neto, en términos de actividad fisiológica y adecuación de la actividad biológica (Ehleringer y Cook, 1990).

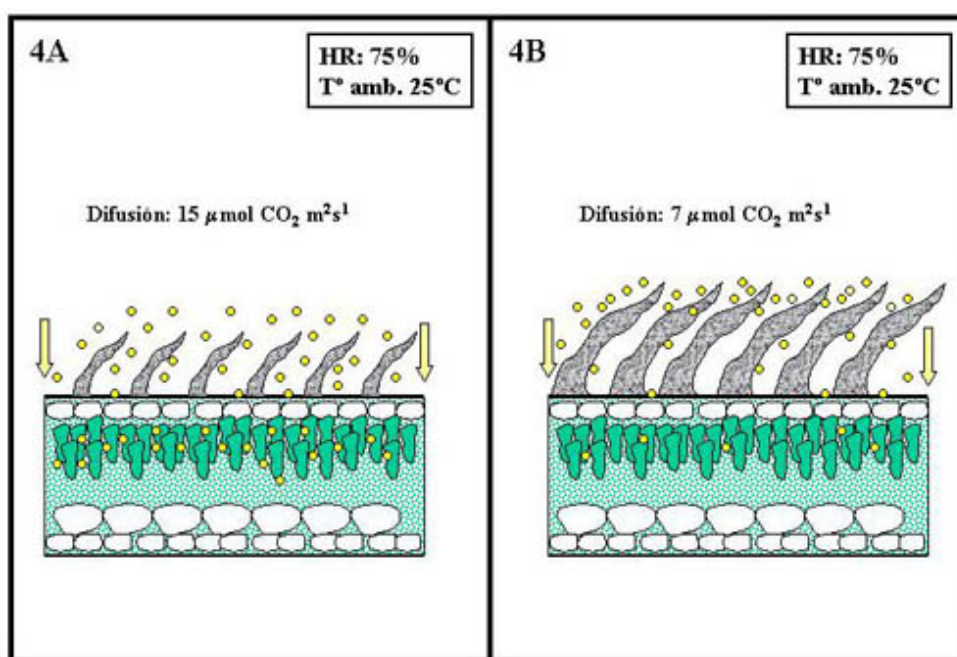


Figura 4. Esquema foliar de *Phacelia secunda* con variación en la capacidad de intercambio de gases (difusión de CO₂) en condiciones de 75% de humedad relativa y una temperatura ambiental de 25°C, en una planta con presencia de pubescencia corta (A) y larga (B) debido a la variación en la distribución altitudinal. Los datos corresponden al intercambio de gases obtenido mediante un medidor infrarrojo de gases con un sensor térmico incorporado en condiciones de laboratorio y con una fuente de luz artificial de 2000 μmol m⁻² s⁻¹.

El aumento de la capa límite debido a la presencia de la pubescencia foliar, será beneficiosa de acuerdo a las condiciones microclimáticas locales que dominen (Rundel *et al.*, 1994; Sandquist y Ehleringer, 1997). Sobre un gradiente altitudinal la temperatura disminuye con la altitud y la presencia de pubescencia podría mitigar tal disminución, acercando a la hoja a las temperaturas óptimas para la fotosíntesis (Ehleringer, 1982). Sin embargo, la presencia de pubescencia foliar limita la difusión de CO₂ hacia el interior de la cámara estomática, lo cual sumado a la natural disminución de la presión parcial de los gases con la altitud podría provocar una disminución en las tasas de fotosíntesis. No obstante, las plantas pueden poseer

estrategias como aumento en la densidad estomática lo cual les permitirían aumentar el intercambio gaseoso (Körner, 1989) evitando que la presencia de pubescencia sea un aspecto negativo. De manera opuesta, Meinzer y Goldstein (1985) han sugerido que la presencia de pubescencia foliar incrementa la capa límite mejorando la difusión de los gases debido a que previenen la obstrucción estomática por agua o polvo (Gates, 1980). Adicionalmente, Brewer y Smith (1994), trabajando en un sistema controlado tanto de invernadero como de campo, demostraron que la presencia de pubescencia foliar evita la formación de una película continua de agua sobre la lamina foliar. Considerando que la difusión de gases es 10.000 veces más lenta a través del agua que del aire (Weast, 1979), la presencia de pubescencia foliar evitaría la disminución de la fotosíntesis en una situación de aumento de precipitaciones (Brewer y Smith, 1994). Sobre un gradiente altitudinal se ha demostrado que la probabilidad de precipitaciones aumenta con la altitud, de la misma manera que aumenta la longitud de la pubescencia foliar (Cavieres, 2000). De esta manera la presencia de pubescencia foliar será un aspecto beneficioso para las plantas ya que a pesar de disminuir la difusión de CO_2 le permite a la planta mantener tasas de fotosíntesis altas, debido a la regulación térmica y evitando la oclusión estomática.

Comentarios finales

Una de las estrategias más importantes para garantizar la supervivencia elevada altitud se basa en un acople óptimo entre el microambiente foliar y el ambiente que las rodea. La presencia de la pubescencia proporcionaría condiciones más benignas para las plantas, acercando las condiciones microambientales a sus óptimos fisiológicos (Ehleringer, 1982).

La variación de los atributos foliares a lo largo de gradientes altitudinales, representarían un conjunto de estrategia que permitirían mejorar la actividad fisiológica de las plantas. Estudios recientes han sugerido una relación entre el aumento en la actividad fisiológica y la eficiencia biológica (McAllister *et al.*, 1998; Arntz *et al.*, 2000). Si bien, la modificación de los atributos morfo-funcionales de las plantas permiten, en el mejor de los casos, alcanzar un mayor éxito reproductivo, la presencia de condiciones limitantes a elevada altitud obliga a las plantas a mantener compromisos funcionales (Sandquist y Ehleringer, 1997) (**Fig. 5**). De esta manera, las variaciones en los atributos morfológicos serían exitosos funcionalmente si el balance fisiológico y/o reproductivo se viera mejorado.

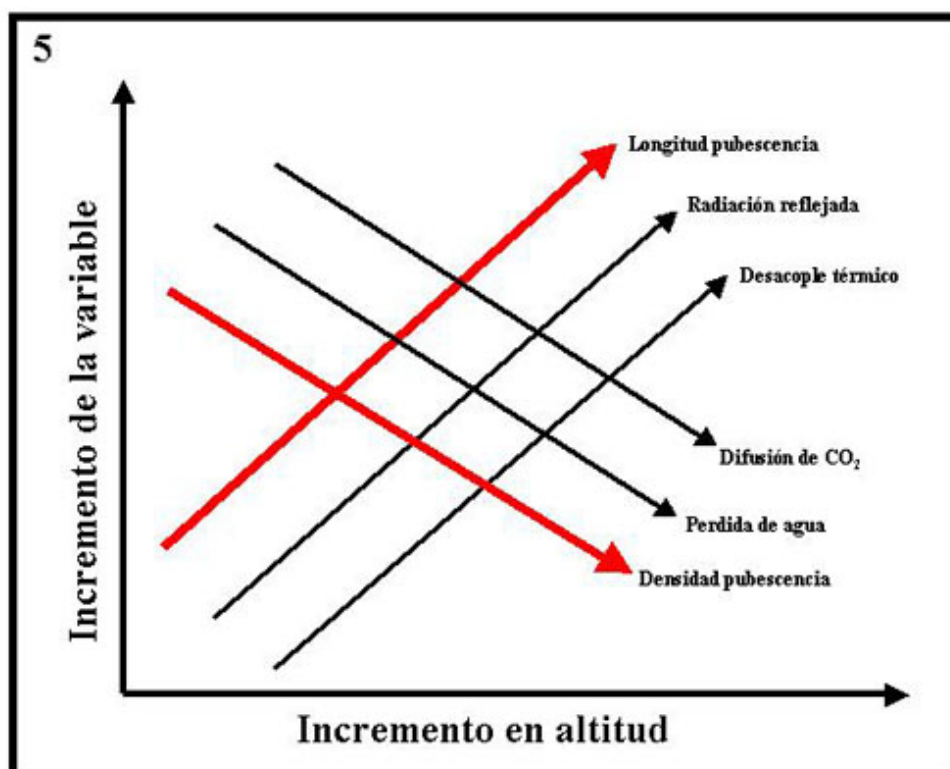


Figura 5. Compromisos morfológicos y funcionales que presenta la especie modelo *Phacelia secunda* creciendo sobre un gradiente de altitud. La variación en la longitud y densidad de la pubescencia foliar (flechas rojas) determina las respuestas funcionales a lo largo del gradiente donde se distribuye (flechas negras).

En los últimos años se ha observado variaciones a escala global en las condiciones ambientales (IPCC, 2001). Dentro de estas variaciones, destaca el calentamiento global, variaciones en el volumen y distribución de las precipitaciones, y el

aumento de la concentración de CO₂ atmosférico. Hasta la fecha, muchos estudios han evaluado la respuesta de las plantas bajo escenarios futuros de cambio climático. Si bien este fenómeno afectará a la mayoría de los ecosistemas, se ha sugerido que algunos se verán más afectados que otros (Welker *et al.*, 2004). Dentro de los ambientes más susceptibles a los efectos del cambio climático están los ambientes de alta montaña, que se caracterizan por bajas temperaturas, estrés hídrico y baja concentración de CO₂ (Körner, 2003; Cavieres *et al.*, 2005). La presencia de estructuras, como la pubescencia foliar, que permitan a las plantas hacer frente a condiciones climáticas estresantes y desacoplarse de estas variaciones ambientales, será crucial para su futuro. Como se ha discutido en la presente revisión, las plantas que se desarrollan sobre gradientes de alta montaña poseen la capacidad de adaptarse a la variación ambiental que las rodea. De esta manera, bajo un escenario futuro de cambio climático global, las especies vegetales de alta montaña podrían sobrellevar tales alteraciones climáticas.

Agradecimientos

Marco A. Molina-Montenegro agradece a la beca doctoral de la Comisión Nacional de Investigación Científica y Tecnológica (CONICYT). Este trabajo forma parte de las actividades de investigación del Instituto Milenio en Ecología y Biodiversidad.

Referencias

- Abrams, M., Kubiske, M., Mostoller, S. 1994. Relating wet and dry year ecophysiology to leaf structure in contrasting temperate tree species. *Ecology* 75: 123-133.
- Arntz, A.M., de Lucia, E.H., Jordan, N. 2000. From fluorescence to fitness: variation in photosynthetic rate affects fecundity and survivorship. *Ecology* 81: 2567-2576.
- Barnes, J., Percy, K., Paul, N., Jones, P., Mclaughlin, K., Mullineaux, P., Creissen, G., Wellbur, A. 1996. The influence of UV-B radiation in the physicochemical nature to tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) leaf surfaces. *Journal of Experimental Botany* 47: 99-109.
- Benzing, D., Givnish, T., Bermudes, D. 1985. Absorptive trichomes in *Brocchinia reducta* (Bromeliaceae) and their evolutionary and systematic significance. *Systematic Botany* 10: 81-91.
- Brewer, C., Smith, W. 1994. Influence of simulated dewfall on photosynthesis and yield in soybean isolines (*Glycine max* (L.) merr. cv Williams) with different trichome densities. *International Journal of Plant Science* 155: 460-466.
- Caldwell, M.M., Robberecht, R., Flint, S.D. 1983. Internal filters: prospects of UV-acclimation in higher plants. *Physiologia Plantarum* 58: 445-450.
- Cavieres, L.A. 2000. Variación morfológica de *Phacelia secunda* J.F. GMEL. (Hydrophyllaceae) a lo largo de un gradiente altitudinal en Chile central. *Gayana Botánica* 57: 89-96.
- Chandra, S. 2003. Effects of leaf age on transpiration and energy exchange of *Ficus glomerata*, a multipurpose tree species of central Himalayas. *Physiological Molecular Biology and Plants* 9: 255-260.
- Chandra, S. 2004. Effects of altitude on energy exchange characteristics of some alpine medicinal crops from central Himalayas. *Journal of Agronomy & Crops Science* 190: 13-20.
- Comstock, J. Mahall, B. 1985. Drought and Changes in leaf orientation for two California chaparral shrubs: *Ceanothus megacarpus* and *Ceanothus crasifolius*. *Oecologia* 65: 531-535.
- Ehleringer, J. 1982. The influence of water stress and temperature on leaf pubescence development in *Encelia farinosa*. *American Journal of Botany* 69: 670-675.
- Ehleringer, J. 1988. Comparative ecophysiology of *Encelia farinosa* and *Encelia frutescens*. I. Energy balance considerations. *Oecologia* 76: 553-561.
- Ehleringer, J., Mooney, H. 1978. Leaf hairs: effects on physiological activity and adaptive value to a desert shrubs. *Oecologia* 37: 183-200.
- Ehleringer, J., Forseth, I. 1980. Solar tracking by plants. *Science* 1094-1098.

- Ehleringer, J., Werk, K. 1986. Modifications of solar-radiation absorption patterns and implications for carbon gain at the whole leaf level. En *On the Economy of Plant Form and Function* (ed. Givnish, T.), pp. 57-82, Cambridge University Press, Cambridge.
- Ehleringer, J., Comstock, J. 1987. Leaf absorptances and leaf angle: mechanism for stress avoidance. En *Plant Responses to Stress-Functional Analysis in Mediterranean Ecosystems* (eds. Tenhunen, J., Catarino, F., Lange, O. y Oechel, W.). Springer-Verlag, New York.
- Ehleringer, J. & Cook, C. 1990. Characteristics of Encelia species differing in leaf reflectance and transpiration rate under common garden conditions. *Oecologia* 82: 484-489.
- Field, C., Chiarello, N., Williams, W. 1982. Determinants of leaf temperature in California Mimulus species at different altitudes. *Oecologia* 55: 414-420.
- Filella, I., Serrano, L., Serra, J., Peñuelas, J. 1995. Evaluating wear nitrogen status with canopy reflectance indices and discriminant analysis. *Crop Science* 35: 1400-1405.
- Filella, I., Peñuelas, J. 1999. Altitudinal differences in UV absorbance, UV reflectance and related morphological traits of Quercus ilex and Rhododendron ferrugineum in the Mediterranean region. *Plant Ecology* 145: 157-165.
- Gates, D. 1980. Biophysical Ecology. Springer-Verlag, New York.
- Ikeda, T., Matsuda, R. 2002. Effects on soyabean leaflet inclination on some factors related to photosynthesis. *Journal of Agriculture Science* 138: 367-373.
- IPCC. 2001. Intergovernmental panel on climate change. <http://www.ipcc.ch>
- Karabourniotis, G., Papadopoulos, K., Papamarkou, M., Manetas, Y. 1992. Ultraviolet-B radiation absorbing capacity of leaf hairs. *Physiologia Plantarum* 86: 414-418.
- Körner, C. 1989. Functional morphology of mountain plants. *Flora* 182: 353-383.
- Körner, C. 2003. Plant Alpine Life. Springer-Verlag, Berlin.
- Körner, C., Cochrane, P. 1985. Stomatal responses and water relations of Eucalyptus pauciflora in summer along an elevational gradient. *Oecologia* 66: 443-455.
- Kyparissis, A., Manetas, Y. 1993. Seasonal leaf dimorphism in a semi-deciduous Mediterranean shrubs –ecophysiological comparisons between winter and summer leaves. *Acta Oecologica* 14: 23-32.
- Levizou, E., Drilias, P., Psaras, G., Manetas, Y. 2004. Nondestructive assessment of leaf chemistry and physiology through spectral reflectance measurements may be misleading when changes in trichome density co-occur. *New Phytologist* 165: 463-472.
- Lüttge, U., Kluge, M., Bauer G. 1993. Botánica. McGraw-Hill, Madrid.
- McAllister, C., Knapp, A., Maragni, L. 1998. I leaf-Level photosynthesis related to plant success in a highly productive grassland? *Oecologia* 117: 40-46.
- Maffei, M., Chialva, F., Sacco, T. 1989. Glandular trichomes and essential oils in developing peppermint leave. *New Phytologist* 111: 707-716.
- Meinzer, F., Goldstein, G. 1985. Some Consequences of leaf pubescences in the Andean Giant rosette plant Espeletia timotensis. *Ecology* 66: 512-520.
- Meinzer, F., Goldstein, G., Rundel, P. 1985. Morphological changes along an altitude gradient an their consequences for an Andean giant rosette plant. *Oecologia* 65: 278-283.

- Molina-Montenegro, M.A., Badano, E.I., Inostroza, P., Cavieres, L.A. 2005. Intercambio gaseoso en dos especies alto andinas de Chile central: efecto de la asociación a plantas en cojín. *Ecología Austral* 15: 49-58.
- Patiño, S., Grace, J. 2002. The cooling of convolvulaceous flowers in a tropical environments. *Plant, Cell and Environment* 25: 41-51.
- Patiño, S., Jeffree, C., Grace, J. 2002. The ecological role of orientation in tropical convolvulaceous flowers. *Oecologia* 130: 373-379.
- Prock, S. Körner, C. 1996. A cross-continental comparison of phenology, leaf dynamics and dry matter allocation in artic and temperate zone herbaceous plant from contrasting altitudes. *Ecological Bulletins* 45: 93-103.
- Reich, P., Walters, M., Ellsworth, D. 1997. From tropics to tundra. Global convergence in plant functioning. *Proceedings of the USA National Academy of Science* 94: 13730-13734.
- Robberecht, R., Caldwell, M.M. 1980. Leaf ultraviolet optical properties of phenolic compounds. *Trends in Plant Science* 2: 152-159.
- Rundel, P., Smith, A., Meinzer, F. 1994. Tropical Alpine Environments. Cambridge University Press, UK.
- Sakai, W., Sanford, W. 1980. Ultrastructure of the water-absorbing trichomes of pineapple (*Ananas comosus*, Bromeliaceae). *Annals of Botany* 46: 7-11.
- Sandquist, D., Ehleringer, J. 1997. Intraspecific variation of leaf pubescence and drought response in Encelia farinose associated with contrasting desert environments. *New Phytologist* 135: 635-644.
- Skaltsa, H., Verykokidou, E., Harvala, C., Karabourniotis, G., Manetas, Y. 1994. UV-B protective potential and flavonoid content of leaf hair of Quercus ilex. *Phytochemistry* 37: 987-990.
- Visser, A., Tosserams, M., Groen, M., Kalis, G., Kwant, R., Magendans, G., Rozema, J. 1994. The combined effects CO₂ concentration and enhanced UV-B radiation of Faba bean. 3. Leaf optical properties, pigments, stomatal index and epidermal cell density. *Plant Ecology* 128: 208-222.
- Wagner, G., Wang, E., Shepherd, R. 2004. New approaches for studying and exploiting an old protuberance, the plant trichome. *Annals of Botany* 93: 3-11.
- Weast, R. 1979. Handbook of Chemistry and Physics. CRC Press, Boca Raton.
- Welker, J.M., Fahnestock, J.C., Henry, G.H.R., O'Dea, K.W., Chimners, R.A. 2004. CO₂ exchange in three Canadian High Arctic ecosystems: response to long-term experimental warming. *Global Change Biology* 10: 1981-1995.
- Werker, E. 2000. Trichome diversity and development. *Advances in Botanical Research* 31: 1-35.