

# EL ESTUDIO ECOFISIOLÓGICO DE ADULTOS Y PLÁNTULAS DE QUERCÍNEAS COMO HERRAMIENTA PARA LA ELECCIÓN DE ESPECIES DE REPOBLACIÓN

## The ecophysiological characterization of adults and seedlings of oak species as a tool for species selection in afforestation

S. Mediavilla y A. Escudero

Area de Ecología. Facultad de Biología, Universidad de Salamanca. Campus Miguel de Unamuno. 37071-SALAMANCA (España)

### Resumen

El éxito de toda repoblación forestal requiere una adecuada selección de las especies empleadas, lo que, a su vez, exige el estudio de los efectos de los factores ambientales sobre su productividad y supervivencia. Los primeros años de vida de las plantas requieren especial atención, debido a la fuerte mortalidad frecuentemente observada en estas etapas. No obstante, distintos aspectos de la morfología y fisiología foliar pueden variar con la edad del árbol, puesto que son distintas las presiones que operan en distintas etapas del ciclo de vida. En el presente estudio, efectuamos un análisis de atributos foliares y parámetros de intercambio gaseoso en plántulas y ejemplares maduros de dos especies con diferentes longevidades foliares: *Quercus ilex* subsp. *ballota* y *Quercus faginea*. Efectivamente, las plántulas de ambas especies adoptaban una estrategia común y claramente diferente a la desplegada por los adultos. La información sobre el rendimiento y resistencia a la sequía en diferentes estadios puede contribuir a mejorar los diagnósticos sobre el futuro de las repoblaciones y su capacidad para el almacenamiento de carbono, así como ayudar a la selección del material vegetal de repoblación.

Palabras clave: *Estadios de crecimiento, Intercambios gaseosos, Quercus mediterráneos, Rasgos foliares*

### Abstract

An adequate species selection is a necessary previous step to any afforestation programme, which requires studying the effects of environment on plant productivity and survival. The first years after the afforestation demand an especial attention because of the high mortality rate typical of this phase of the plant's life cycle. However, several morphological and physiological traits of the leaves may change with tree age, because different selective pressures operate during the different phases of the tree's life. We measured gas-exchange rates and studied several leaf traits in seedlings and mature specimens of two tree species differing in leaf life span: *Quercus ilex* subsp. *ballota* and *Quercus faginea*. The seedlings of both species exhibited a common resource-use strategy, clearly

different to that of the adults. The study of the productivity and drought resistance mechanisms at different growth stages may improve our predictive capability of the future of the afforestation programmes and may help in the selection of the species used in the afforestation.

Key words: *Gas exchange, Growth stages, Leaf traits, Mediterranean oaks.*

## INTRODUCCIÓN

El papel de las masas forestales en la regulación de la concentración atmosférica de CO<sub>2</sub>, junto al abandono progresivo de tierras agrícolas han propiciado amplios programas de reforestación. El éxito de dichos programas requiere, lógicamente, una adecuada selección de especies, lo que a su vez implica un estudio detallado de la ecofisiología de las mismas. La elevada longevidad de las especies arbóreas hace necesario conocer el efecto de las condiciones ambientales sobre la productividad y supervivencia de los individuos en estado adulto para predecir la evolución de una repoblación. No obstante, también las etapas iniciales constituyen periodos críticos en el ciclo de vida de las especies leñosas (KOZLOWSKI et al., 1991).

*Quercus ilex* subsp. *ballota* y *Q. faginea* son dos especies de distinta longevidad foliar típicamente empleadas en las repoblaciones efectuadas en la meseta norte. En el presente estudio hemos comparado los patrones de intercambio gaseoso y algunas características de las hojas de plántulas y ejemplares maduros de ambas especies para comprobar las posibles diferencias al respecto. Nuestra predicción es que las hojas de las plántulas deberían mantener una mayor conductancia estomática y, por tanto, una estrategia en el uso del agua menos conservativa que las de los individuos en estado adulto, debido a la intensa competencia que han de soportar durante las etapas iniciales tras la plantación. Esta estrategia contribuiría a reducir las diferencias interespecíficas en las etapas iniciales del ciclo de vida de las especies arbóreas.

## MATERIAL Y MÉTODOS

El estudio fue llevado a cabo a lo largo de tres años (1995-1997) en cuatro parcelas de la

provincia de Salamanca. Los ejemplares adultos, de edad superior a los 100 años, fueron seleccionados en dos parcelas adhesionadas. Las plántulas, por su parte, fueron estudiadas en otras dos parcelas repobladas en 1994, de modo que probablemente las plantas se habrían recuperado del estrés de plantación cuando fue efectuado el estudio. Antes de la plantación, las plántulas habían crecido en vivero a lo largo de su primera estación de crecimiento, a partir de bellotas obtenidas en zonas próximas a nuestro área de trabajo, por lo que el estudio fue efectuado a lo largo de su tercer, cuarto y quinto año de vida. Las parcelas de estudio fueron seleccionadas con vistas a garantizar que las condiciones de crecimiento fueran similares para los dos estadios estudiados. Las características climáticas eran bastante homogéneas para las cuatro parcelas seleccionadas. El clima es mediterráneo frío, con inviernos fríos y húmedos y un periodo de sequía estival siempre presente. Los suelos, cambisoles dístricos en todos los casos, son pobres en materia orgánica y en contenido de nutrientes, mostrando un bajo pH y una capacidad de retención de agua media/baja (DORRONSORO, 1992). Por lo que se refiere a la granulometría, cada uno de los estadios de crecimiento aparecía representado en una parcela predominantemente arcillosa y otra arenosa (datos no mostrados), con lo que adultos y plántulas fueron estudiados en los dos tipos de suelo.

Para calcular la longevidad foliar en los ejemplares adultos, realizamos mensualmente a lo largo de los tres años de estudio un muestreo de ramas con hojas en diferentes posiciones en la copa sobre cuatro especímenes de cada especie seleccionados al azar en cada parcela. Las ramas recolectadas se separaron en segmentos (brotes) de diferentes clases de edad, calculándose a continuación el número medio de hojas por brote de las diferentes clases de edad. En las plántulas contamos directamente sobre 10 ejem-

plares de cada especie en cada parcela el número total de hojas de cada clase de edad a intervalos mensuales a lo largo de tres años.

La medición de intercambios gaseosos se llevó a cabo mediante un equipo Li 6200 (LiCor Inc, Lincoln, NE, USA) a lo largo de la primavera y verano de los tres años. Las determinaciones tuvieron lugar durante la mañana, evitando así las horas de mayor estrés térmico. En cada parcela y jornada de muestreo se seleccionaron dos o tres especímenes de cada especie, y se midió la fotosíntesis (A), la conductancia estomática (gs) y la tasa de transpiración en hojas del año en curso. El cociente fotosíntesis/transpiración se utilizó como estimación de la eficiencia instantánea en el uso del agua (WUE). Las hojas eran después trasladadas al laboratorio, donde se medía su superficie, se desecaban a 70 °C hasta peso constante y se calculaba el peso seco por unidad de superficie (LMA). Las concentraciones de nitrógeno fueron determinadas mediante un autoanalizador CE-Instruments NA-2100 (ThermoQuest, Milán, Italia).

## RESULTADOS

La longevidad foliar media fue de sólo nueve meses en las plántulas de *Q. ilex* frente a casi dos años en los árboles adultos (Tabla 1). En cambio, en *Q. faginea* la longevidad foliar de las plántulas superaba a la de los adultos en aproximadamente un mes (Tabla 1). LMA y el contenido de N foliar eran significativamente menores en las plántulas que en los adultos de la misma especie (Tabla 1). Dentro de cada uno de los estadios de crecimiento, *Q. ilex* mostraba siempre mayor LMA y menor contenido de N por unidad de masa foliar ( $N_{masa}$ ). En cambio, las plántulas de *Q. ilex* mantenían un mayor conte-

nido de N por unidad de superficie foliar ( $N_{area}$ ) que las de *Q. faginea*.

Las dos especies mantenían muy alta gs en las fechas iniciales de muestreo (Figura 1). No obstante, el declive estival era asimismo muy acusado y las diferencias entre especies tendían a atenuarse durante la estación seca. Una evolución estacional similar se encontró para A. Se observaban fuertes diferencias en la máxima gs al comienzo de la estación entre estadios de crecimiento (Figura 1). Estas diferencias eran particularmente acusadas en *Q. ilex*, cuyas plántulas mostraban gs máximas mucho más elevadas que los adultos de su misma especie y muy similares a las de las plántulas de *Q. faginea*. En el estadio adulto, por el contrario, *Q. faginea* mostraba una gs claramente superior a la de *Q. ilex*. Sin embargo, los fuertes incrementos de gs en las plántulas de *Q. ilex* se traducían en tan solo un ligero incremento de A en comparación con los adultos de su misma especie. En el caso de *Q. faginea*, A resultaba incluso inferior en las plántulas en comparación con los adultos, a pesar de las mayores conductancias de las plántulas. Consecuentemente, las plántulas de las dos especies mostraban una eficiencia instantánea en el uso del agua inferior a la de los adultos durante la mayor parte de la estación de crecimiento (Figura 1).

## DISCUSIÓN

En las dos especies se observaron fuertes diferencias en morfología y fisiología foliar entre los dos estadios de crecimiento. Las plántulas de *Q. faginea* se comportaban incluso en muchos casos como perennifolias, en tanto que en *Q. ilex* la longevidad foliar de las plántulas resultaba notablemente más corta que en los adultos. Las diferencias en la duración de las hojas entre adul-

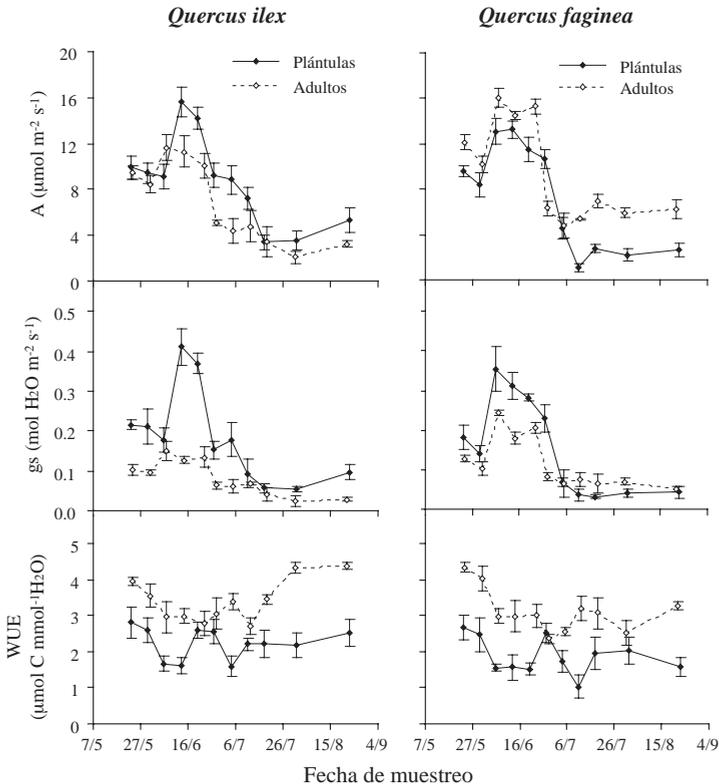
Especie	Estadio crecimiento	Longevidad días	LM (g m <sup>-2</sup> )	N/mas (mg <sup>-1</sup> )	N/área (g m <sup>-2</sup> )
<i>Quercus</i>	Adulto	723	228±	14,4±	3,10±
<i>Quercus</i>	Plántula	275	209±	13,9±	2,60±
<i>Quercus</i>	Adulto	204	135±	23,9±	3,20±
<i>Quercus</i>	Plántula	229	126±	17,9±	2,25±

**Tabla 1.** Longevidad y valores medios (+E.S.), a lo largo de todo el periodo de estudio, de diferentes rasgos foliares en plántulas y adultos de las dos especies estudiadas (n= 40 para los adultos y 80 para las plántulas)

tos y plántulas de *Q. ilex* se corresponden además con otras diferencias que habitualmente están asociadas a las diferencias en longevidad foliar, tales como un menor LMA y mayor  $g_s$  en las hojas de más corta vida (GOWER et al., 1993; REICH et al., 1992; REICH et al., 1997). Las concentraciones de N resultaron en cambio significativamente menores en el estadio de plántula para las dos especies, lo que no concuerda con lo normalmente observado en otros estudios, en los que  $N_{masa}$  tiende a ser mayor en las hojas de menor longevidad (ESCUADERO et al., 1992; REICH et al., 1992). A partir de nuestros datos no podemos concluir si las diferencias entre estadios se deben simplemente a diferencias en la disponibilidad de N en las distintas parcelas o revelan diferentes estrategias en el uso del N, lo mismo que las diferencias en longevidad y  $g_s$  parecen

corresponder a distintas estrategias de empleo de los recursos entre ambas etapas de crecimiento. En todo caso, las bajas concentraciones de N tienen un fuerte efecto sobre la capacidad asimilatoria de las hojas de las plántulas, como lo sugiere la reducida A de las plántulas de *Q. ilex*, a pesar de su elevada  $g_s$ , lo que necesariamente se traduce en también una menor eficiencia en el uso del agua respecto a los adultos.

La disminución de  $g_s$  con la edad del árbol ha sido explicada como una consecuencia de la disminución de la conductancia hidráulica a medida que aumenta la distancia que el agua ha de recorrer a través del xilema (RYAN & YODER, 1997). Sin embargo, la hipótesis de la limitación hidráulica también ha recibido críticas (BECKER et al., 2000). La principal razón es que si la conductancia hidráulica realmente limitara  $g_s$ , se podría



**Figura 1.** Variación de la velocidad de asimilación de  $\text{CO}_2$  (A), de la conductancia estomática ( $g_s$ ) y de la eficiencia instantánea en el uso del agua (WUE), a lo largo de la estación de crecimiento de 1996. Los valores representados corresponden a la media ( $\pm$ E.S.) de seis a ocho mediciones efectuadas por la mañana en cada jornada de muestreo

esperar la aparición de mecanismos compensatorios que trataran de minimizar la reducción de conductancia asociada al incremento de longitud de la planta (MCDOWELL et al., 2002). Es posible que parte de la disminución de gs con la edad se deba más bien a la modificación de las condiciones ambientales de las especies arbóreas a lo largo de su crecimiento. Durante la etapa de plántula, los árboles se enfrentan con una fuerte competencia por parte del estrato herbáceo (BRAGG et al., 1993). En estas condiciones, conservar las reservas de agua del suelo mediante un control estomático estricto contribuiría, en realidad, a incrementar la disponibilidad de agua para posibles competidores (DE LUCIA & SCHLESINGER, 1991) e implicaría una reducción en la velocidad de crecimiento. En ambientes semiáridos, las poblaciones tienden a "ahuecarse" a medida que los árboles crecen, dando lugar a formaciones abiertas, tales como las típicas dehesas. Esto contribuye a reducir la competencia por el agua en las etapas maduras. En estas condiciones, el ahorro de reservas de agua del suelo por medio de una baja gs puede contribuir a alargar la estación de crecimiento y a reducir el riesgo de desecación.

Una consecuencia importante de los cambios de estrategia en el empleo de los recursos a lo largo de la vida de los árboles es que las diferencias interespecificas tienden a variar dependiendo del estadio de crecimiento considerado. En el estadio adulto, las dos especies estudiadas mantienen las diferencias ecofisiológicas esperables en función de sus diferentes longevidades foliares (REICH et al., 1992). Sin embargo, en el estadio de plántula las diferencias entre las dos especies tienden a atenuarse o incluso a desaparecer. Esto sugiere que predecir adecuadamente el desarrollo de las repoblaciones requiere analizar los cambios ecofisiológicos a lo largo de la ontogenia, y que resulta aventurado y probablemente erróneo utilizar las respuestas ecofisiológicas en uno solo de los estadios de crecimiento como criterio para la selección de las especies de repoblación utilizables en un ambiente particular.

### Agradecimientos

Este trabajo ha recibido financiación del Ministerio de Ciencia y Tecnología (Proyecto N°

AMB95-0800) y de la Junta de Castilla y León (Proyectos N° SA 47/95 y SA 72/00B).

### Bibliografía

- BECKER, P., MEINZER, F.C. & WULLSCHLEGER, S.D.; 2000. Hydraulic limitation of tree height: a critique. *Functional Ecology* 14: 4-11.
- BRAGG, W.K., KNAPP, A.K. & BRIGGS, J.M.; 1993. Comparative water relations of seedling and adult *Quercus* species during gallery forest expansion in tallgrass prairie. *For. Ecol. Manage.* 56: 29-41.
- DE LUCIA, E.H. & SCHLESINGER, W.H.; 1991. Resource-use efficiency and drought tolerance in adjacent Great Basin and Sierran plants. *Ecology* 72: 81-88.
- DORRONSORO, F. 1992. El medio físico-químico: suelos. En: J.M. Gómez Gutiérrez (ed.), *El Libro de las Dehesas Salmantinas*: 71-124. Junta de Castilla y León. Salamanca.
- ESCUADERO, A., DEL ARCO, J.M., SANZ, I.C. & AYALA, J.; 1992. Effects of leaf longevity and retranslocation efficiency on the retention time of nutrients in the leaf biomass of different woody species. *Oecologia* 90: 80-87.
- GOWER, S.T., REICH, P.B. & YOWHAN, S.; 1993. Canopy dynamics and aboveground production of five tree species with different leaf longevitys. *Tree Physiol.* 12: 327-345.
- KOZLOWSKI, T.T., KRAMER P.J. & PALLARDY, S.G.; 1991. *The Physiological Ecology of Woody Plants*. Academic Press. New York.
- MCDOWELL, N.G., PHILLIPS, N., LUNCH, C., BOND, B.J. & RYAN, M.G.; 2002. An investigation of hydraulic limitation and compensation in large, old Douglas-fir trees. *Tree Physiol.* 22: 763-774.
- REICH, P.B., WALTERS, M.B. & ELLSWORTH, D.S.; 1992. Leaf life-span in relation to leaf, plant and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecol. Monog.* 62: 365-392.
- REICH, P.B., WALTERS, M.B. & ELLSWORTH, D.S.; 1997. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. *Proc. Nac. Acad. Sci. USA* 94: 13730-13734.
- RYAN, M.G. & YODER, B.J.; 1997. Hydraulic limits to tree height and tree growth. *BioScience* 47: 235-242.