

LA ECOFISIOLOGÍA EN EL ÁMBITO FORESTAL

José A. Pardos Carrión

E. T. S. de Ingenieros de Montes. UPM. Ciudad Universitaria s/n. 28040-MADRID (España). Correo electrónico: jpardos@montes.upm.es.

Resumen

Tras una alusión a la importancia de la Ecofisiología como interfase entre Fisiología Vegetal y Ecología se muestran algunos resultados de trabajos en los que se evaluaron parámetros fisiológicos y anatómicos de varias especies arbóreas, con objeto de resaltar el papel que puede desempeñar la Ecofisiología, esclareciendo cuestiones y aportando información al técnico en la gestión de los ecosistemas forestales y la repoblación forestal. En el apartado "Uso del agua e intercambio gaseoso" se comparan diversos parámetros hídricos y del flujo de savia en hayas y robles en un rodal mixto, subrayándose sus diferencias. También se muestra el uso de la discriminación isotópica de carbono como herramienta en la caracterización del comportamiento y uso del agua en plantaciones de eucalipto. Bajo el epígrafe "Cubierta arbórea y microclima" se contemplan las respuestas de brinzales de haya plantados bajo el dosel de un fustal de repoblación de pino silvestre, resaltando la influencia que la intensidad de una clara experimental ejecutada en el pinar tuvo sobre las hayas a través de la variación provocada en la irradiancia que recibían y el agua de que disponían en términos de parámetros hídricos y de intercambio gaseoso. En un tercer apartado titulado "Variación inter e intraespecífica" se subraya la influencia de la especie y de taxones de rango inferior sobre el crecimiento y parámetros fisiológicos en trabajos llevados a cabo en una plantación experimental de pinos carrasco y piñonero; y, en condiciones semicontroladas, de varias procedencias de pino rodeno y de clones de eucalipto (*E. globulus*). La respuestas de parámetros foliares de varias especies de frondosas que comparten estación, y la del pino canario sometido a condiciones variables de disponibilidad de luz y agua, sirven de ejemplo en el apartado sobre "Desarrollo y plasticidad fenotípica".

Palabras clave: *Gestión forestal, Ecofisiología aplicada, Uso del agua, Respuestas fisiológicas*

INTRODUCCIÓN

La actividad forestal dedica buena parte de sus miras y esfuerzos a la conservación y gestión de los montes, cuyos diversos usos se ejercitan en un marco ecológico, que los condiciona y debe presidirlos, y en el que los vegetales son actores principales. En su actuación, las plantas interactúan con el ambiente y el estudio de esa interacción constituye el ámbito de la Ecofisiología. Creo, por tanto, acertado la incorporación de tal

disciplina, con nombre propio, en el grupo primeramente llamado de Ecología y Suelos Forestales de la SECF, para constituir el grupo "Ecología, Ecofisiología y Suelos Forestales".

Los procesos vitales, los mecanismos en ellos implicados, la postulación de las funciones que permiten hacer predicciones de los fenómenos vitales, constituyen objeto de la Fisiología Vegetal. Esos mecanismos fisiológicos se dan en un ambiente determinado y la Ecofisiología se sitúa en la interfase Fisiología-Ecología para pre-

guntarse sobre los controles que el ambiente ejerce sobre el crecimiento, la supervivencia, la reproducción, la competencia, abundancia y distribución geográfica, para ayudarnos a entender la significación funcional y la evolución de los caracteres de las plantas. La Ecología "plantea las preguntas y la Fisiología suministra las herramientas para su contestación". Se trata, por tanto, de una ciencia experimental que aplica metodologías comunes con la Fisiología, aunque requiere también la participación de otras propias de la Bioquímica, Biología Molecular y Biofísica, a las que hay que añadir los aspectos aplicados, en nuestro caso vinculados al ámbito forestal y al conjunto de materias integradas en las Ciencias Forestales y disciplinas coadyuvantes.

Las interacciones con los factores bióticos y abióticos pueden considerarse filtros que determinan la presencia de una especie en una estación determinada, que se unen a los filtros históricos que han permitido su llegada, tras la cual se reduce la presencia inicial, que sólo mantienen aquellas especies cuya eficacia biológica les permite llevar a cabo con éxito las funciones vitales (LAMBERS *et al.*, 1998). Y ello, con cambios en el clima y en el suelo, que se unen a los derivados de las acciones antropogénicas, las cuales a su vez contribuyen a la alteración de los primeros.

En el ámbito forestal, la gestión selvícola de las masas arbóreas implica acciones técnicas en condiciones de habitación no siempre óptimas para las plantas. Ello conduce a estrés con reducción de la tasa de los procesos fisiológicos, lo que se traduce en menor crecimiento y otras alteraciones del desarrollo. La evitación y la tolerancia constituyen formas de respuesta ante situaciones de estrés y los términos de endurecimiento, aclimatación y adaptación se usan, con diferente escala temporal y espacial, también de matices en su aplicación, para designar respuestas al estrés (LEVITT, 1980). A ellos se une el concepto de plasticidad fenotípica que amplía y trasciende al de interacción genotipo x ambiente (SULTAN, 2000).

Ante todas estas situaciones, se producen en las plantas cambios complejos que exigen la elaboración y aplicación de modelos ecológicos que permitan predecir comportamientos de las plantas, valorar costes y beneficios (los trade-

offs) para las mismas y dirigir actuaciones de los gestores forestales (DIXON *et al.*, 1990).

En lo que sigue se muestra un abanico de resultados, en su mayor parte ya publicados, todavía lejos de la configuración de modelo alguno, pero que revisten interés porque cubren algunos aspectos ecofisiológicos de especies arbóreas de interés forestal en España y para cuya obtención se han puesto en juego técnicas de uso común en Fisiología Vegetal. Con ello se pretende resaltar el papel de la Ecofisiología en el ámbito de la SECF y poner de manifiesto el interés de sus aportaciones para el técnico forestal español, las cuales pueden ser de gran utilidad en la toma de decisiones inherentes a la gestión de las masas arboladas y a la planificación de la repoblación de terrenos con vocación forestal. Se distinguen cuatro apartados: "Uso del agua e intercambio gaseoso", "Cubierta arbórea y microclima", "Variación inter e intraespecífica" y "Desarrollo y plasticidad fenotípica".

USO DEL AGUA E INTERCAMBIO GASEOSO

La existencia de una vía común para la entrada y salida de gases y vapor de agua por difusión estomática enfrenta a las plantas, especialmente en condiciones de estrés hídrico, con el dilema de optimizar la nutrición primaria de carbono con la menor pérdida de agua por transpiración. De ahí la interconexión entre las variables y parámetros implicados en las relaciones hídricas (potencial hídrico y sus componentes, déficit de la presión de vapor, conductancia estomática al vapor de agua, conductividad hidráulica, señales hormonales del status hídrico del suelo) y los relacionados con la absorción y fijación de carbono (irradiancia, conductancia estomática, concentración interna, bioquímica de la fijación), factores todos que inciden directa o indirectamente en la eficiencia en el uso del agua y del carbono en la planta (LANDSBERG & GOWER, 1997).

En un rodal mixto de haya y roble en el Hayedo de Montejo, si bien ambas especies mostraron un patrón similar en la evolución diurna del potencial hídrico, en el haya a media mañana se producía un descenso más acusado y mantenido por más tiempo (Figura 1, izda.).

Valores más altos del potencial al amanecer en roble al final del estío, con bajo contenido en agua del suelo, reflejan una mejor recuperación a la alta demanda evaporativa y limitación estival de agua, que evidencia una menor sensibilidad a la sequía que el haya. Ambas especies mostraron también diferencias en la conductancia estomática al vapor de agua (Figura 1, dcha.) y en la tasa de fotosíntesis (no mostrado) a mediodía con valores mayores en roble, en todas las fechas de medición.

En el mismo rodal mixto se puso de manifiesto el diferente comportamiento de haya y roble en la evolución diaria de la velocidad de la savia medida por el método de flujo de calor constante (GRANIER, 1994), algunos de cuyos valores se muestran en la figura 2. El flujo de savia se redujo al disminuir la eficiencia hidráulica.

En tres plantaciones experimentales de *Eucalyptus globulus*, con árboles de cinco a siete años de edad, pertenecientes a dos familias de dos procedencias y varios clones selectos pertenecientes a ENCE en Huelva (Las Herrumbres, Valdeoscuro y San Sebastián), se

evaluó la supervivencia y el crecimiento en diámetro y se correlacionó con los valores de discriminación isotópica del carbono ($\Delta^{13}C$) medidos en muestras tomadas del tronco a la altura normal (SUN *et al.*, 1996). Se encontró una alta correlación positiva entre el valor de Δ y la supervivencia (Figura 3, izda.), con los valores más bajos en la procedencia Geeveston (9.226) de lugar de origen más húmedo, menos adaptada al clima mediterráneo y más eficiente en transpiración. También el crecimiento en diámetro guardaba buenas correlaciones con Δ en las tres estaciones (Figura 3,dcha). La disponibilidad de agua en las Herrumbres fue menor debido a la existencia de una capa impermeable de arcilla no presente en las otras dos estaciones. Asimismo, el diferente sistema radical de los clones (más superficial) frente a las plantas de semilla podría relacionarse con las diferencias en la eficiencia transpiratoria estimada a través de Δ . Estos resultados sugieren un fuerte efecto de la disponibilidad de agua en los valores de Δ que resultó un buen indicador del agua disponible por la planta.

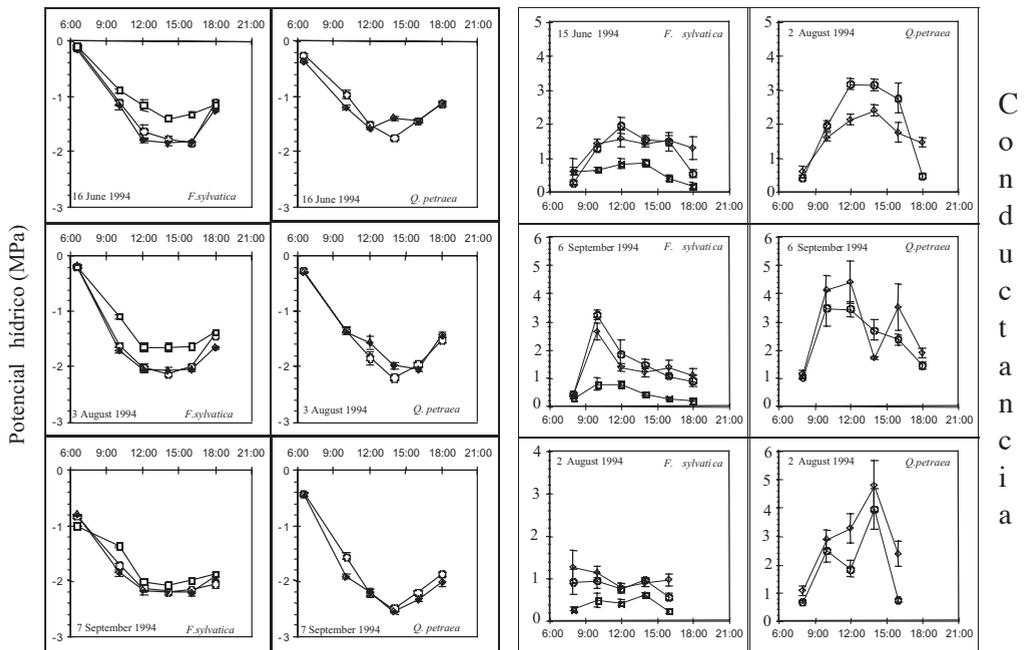


Figura 1. Patrones diarios de potencial hídrico (izda) y conductancia estomática al vapor de agua (dcha) en haya y roble albar a lo largo del periodo vegetativo (tomado de ARANDA *et al.*, 2000)

**CUBIERTA ARBÓREA Y MICROCLIMA:
PLANTACIÓN DE HAYAS EN UN PINAR**

En la interacción medio-plantas, los rodales arbóreos ejercen una marcada influencia sobre el microclima creándose un sistema interactivo en el que cualquier cambio en alguno de sus componentes conduce a un ajuste en el resto. La cubierta arbórea, receptora de la radiación solar reduce la cantidad de radiación que transmite a su través y modifica parcialmente su espectro, el PAR es menor bajo cubierta, más acusadamente en frondosas y más rico en longitudes de onda del rojo lejano, lo cual va a condicionar la presencia y, en su caso, desarrollo de las especies susceptibles de germinar bajo la misma. El dosel arbóreo modifica también el régimen térmico respecto al existente en suelos desnudos, con un aumento de temperatura en invierno y un descenso en verano, circunstancias que afectarán asimismo a la regeneración de la masa arbórea y a la presencia y competencia con especies accesorias (AUSSENAC, 2001). El dosel arbóreo actuará asimismo como pantalla interceptora de las precipitaciones, su densidad será factor influyente en la evaporación potencial; la arquitectura de la copa, la morfología y anatomía de las hojas afectarán no sólo el status hídrico del arbolado y parámetros fisiológicos relacionados con el mismo, sino también condicionarán la disponibilidad de agua para el regenerado; y todo ello implicará adaptaciones fisiológicas a las modificaciones microclimáticas.

La eliminación parcial del arbolado mediante clareos, claras y entresacas, deberá por tanto practicarse sobre bases funcionales teniendo pre-

sente el comportamiento de los árboles y los condicionamientos ambientales. Estos tratamientos no sólo aumentan los niveles de radiación, cualitativa y cuantitativamente, lo que tiene un efecto directo sobre la fotosíntesis, sino que mejoran la disponibilidad de agua y reducen el estrés hídrico en el estío en los árboles que se dejan. Todo ello, unido a la más rápida mineralización del humus, liberándose nitrógeno, derivada de la mayor iluminación y disponibilidad de agua, conduce al aumento de la tasa de crecimiento en diámetro y aumento de la biomasa leñosa producida (KOZŁOWSKY *et al.*, 1991). Todo lo cual además de repercutir en el comportamiento del posible regenerado de la especie principal, reviste importancia en las masas mixtas dada la diferente capacidad de desarrollo de las especies participantes y la competencia por los recursos derivada de la misma; y tiene, si cabe, aun mayor trascendencia si el objetivo pretendido es introducir otra especie más noble bajo el dosel arbóreo de una conífera y acabar formando una masa mixta.

Bajo esta perspectiva, a continuación se muestran algunos de los resultados obtenidos en una plantación de brinzales de haya realizada en la proximidad del Hayedo de Montejo bajo el dosel de un pinar adulto, de repoblación de *Pinus sylvestris*, bajo diferentes condiciones de irradiación tras ser sometido a una clara sistemática, en relación con mediciones de crecimiento, parámetros hídricos y de intercambio gaseoso, con el fin de analizar el grado de influencia de su intensidad en la supervivencia y desarrollo de los brinzales.

Las hayas se plantaron a 2.5 m x 2.5 m en un pinar de 45 años con 55 m² ha⁻¹ de área basimétrica y a los cuatro años se eliminaron filas de

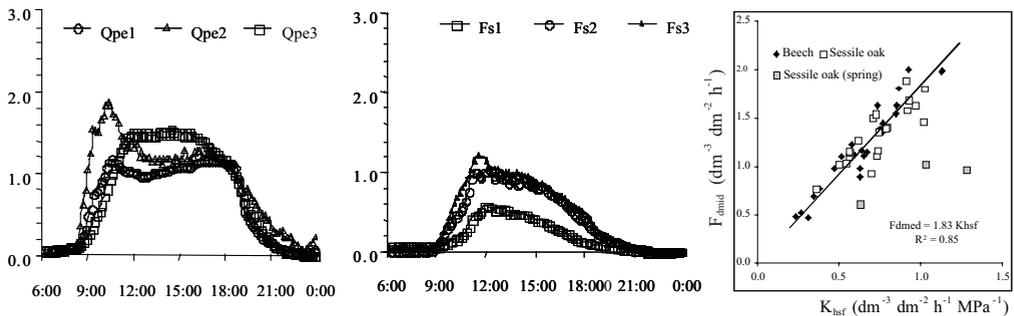


Figura 2. Evolución diaria del consumo de agua referido a todo el árbol, un día de estío, en tres hayas y tres robles, con diferente grado de codominancia- dominancia, (dcha: Fs, hayas, Qpe, robles) y relación flujo de savia y conductividad hidráulica (tomado de ARANDA *et al.* 2004)

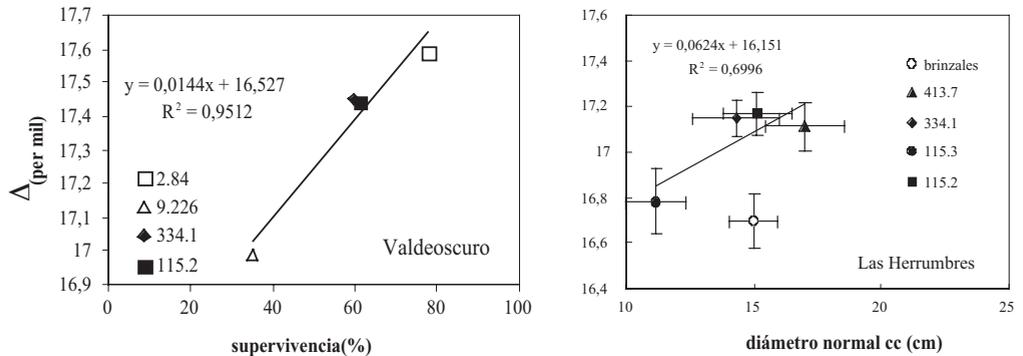


Figura 3. Relación entre discriminación isotópica de carbono y supervivencia en Valdeoscuro (izda) y diámetro normal en Las Herrumbres (dcha) en Jeerland, 2, familia 84 y Geeveston, 9, familia 226 y varios clones seleccionados (tomado de PITA et al., 2001)

pinos manteniendo un 50% y dejando cuatro situaciones de espaciamiento (Figura 4) (véase ARANDA et al., 2001). Se realizaron fotografías hemisféricas del dosel de pinos y con un software Hemiview se calcularon los factores de luz directa, difusa y global. Se llevaron a cabo mediciones morfológicas y anatómicas durante dos años, encontrándose relaciones significativas con el factor de iluminación global, cuyo aumento condujo al de la masa foliar específica. El primer año, el aumento en esta estuvo más relacionado con el grosor de la lámina foliar (Figura 5) mientras que en el segundo la significación se expresó con el del parénquima en empalizada (no mostrado); asimismo la mayor radiación produjo más densidad estomática. Los resultados muestran la capacidad de los brinzales de haya de aclimatarse a la condición de mayor iluminación provocada por la abertura del dosel del pinar que se manifiestan en cambios en la anatomía de la hoja.

La clara realizada afectó también a la **disponibilidad de agua** para las hayas plantadas y, en consecuencia, a los parámetros hídricos. En las cuatro situaciones planteadas, descendió el potencial hídrico al amanecer a lo largo del periodo vegetativo en los dos años de medición. La clara más intensa practicada en el pinar (T2) condujo a los valores mayores de potencial hídrico de base (Tabla 1), mientras que los valores más altos del potencial osmótico a plena turgencia (Figura 6), se obtuvieron en las hayas bajo pinar no aclarado, con una clara relación

negativa entre dicho potencial y la concentración de osmolitos (datos no mostrados). El ajuste osmótico, como mecanismo de tolerancia a la sequía, fue limitado bajo condiciones de sombra (pinar no aclarado), restringiéndose la aclimatación de las hayas a la sequía en tal situación, pudiendo incluso ponerse en peligro la supervivencia de las plantas en años extremadamente secos. Resulta evidente la compleja interacción entre sequía y sombra sobre el potencial de aclimatación de las hayas y se pone de manifiesto que, si bien la presencia de un dosel protector es necesario en los primeros años, transcurrida dicha etapa la reducción del dosel significa menor intercepción de la lluvia y menor consumo de agua, lo que favorece, especialmente en verano, la disponibilidad de recursos a las hayas.

La clara condujo a la postre a un mayor crecimiento en altura y diámetro de las hayas (Figura 7), en paralelo con un aumento de la fotosíntesis neta a saturación de luz (A_{sat}) y un máximo en la conductancia estomática al vapor de agua (Figura 8). Asimismo la masa específica foliar y el contenido en nitrógeno referido a masa aumentaron en el rodal aclarado con una relación positiva entre (A_{sat}) y el contenido en nitrógeno referido a superficie foliar (datos no mostrados). La ausencia de significación para la limitación no estomática de A se confirmó por la falta de descenso de F_v/F_m , consecuencia de la fotoinhibición tras la abertura del dosel de pinos; y en el rodal aclarado se encontró un valor mayor de la eficiencia cuántica máxima de

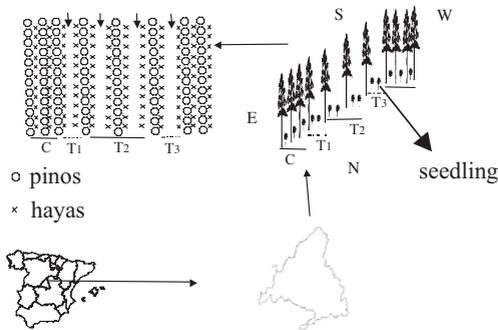


Figura 4. Distribución de la plantación de hayas (tomado de ARANDA et al., 2001)

los centros de PSII abiertos (Fv/Fm). Estos resultados (no mostrados, véase ARANDA et al., 2004) subrayan la eficacia de reducir la cubierta (COLLET et al., 2001) y evidencian que la reducción de la competencia por luz y agua favorece los parámetros de intercambio gaseoso y las condiciones de crecimiento de las hayas, lo que permitirá la transformación con éxito del pinar en una masa mixta de frondosa y conífera.

VARIACIÓN INTER E INTRAESPECÍFICA

La información obtenida en los ensayos tradicionales en campo, en términos de supervivencia y crecimiento, a nivel de especie, procedencia y, en ocasiones, familia y genotipo, aunque muy útil para la valoración y posterior elección del material de uso en repoblación forestal, requiere esperas estimadas en un tercio a la mitad del turno de la especie. Con el fin de acortar dicho tiempo y predecir un comportamiento futuro, aun con las siempre problemáticas correlaciones genotipo x edad, se ponen en juego parámetros morfológicos, nutricionales, hídricos y de intercambio gaseoso entre otros, medidos en plántulas de corta edad que se someten a unas condiciones que simulan alguno de los factores ecológicos a que van a estar sometidas en

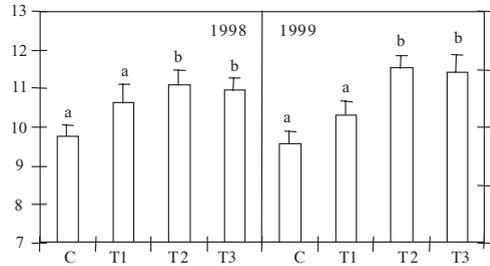


Figura 5. Grosor de la lámina foliar

campo y que pueden servir para vaticinar comportamientos futuros.

Se presentan resultados de las respuestas de varias especies a diferentes situaciones ambientales, en términos de crecimiento y parámetros fisiológicos en pino carrasco y pino piñonero en una misma plantación; en seis procedencias de *Pinus pinaster* bajo diferentes regímenes de disponibilidad de agua en condiciones parcialmente controladas; finalmente, la variación entre clones de eucalipto en situación de limitación de agua.

La forestación de tierras marginales de antiguo uso agrícola plantea la necesidad de conocer bajo una perspectiva ecofisiológica la capacidad de adecuación de las especies utilizables. Con tal fin, en Arganda (Madrid) en un terreno de cultivo agrícola de secano, bajo un clima mesomediterráneo seco, con un suelo rancker aluvial, de textura franca, ligeramente básico, con escasa materia orgánica y contenido aceptable en nutrientes para coníferas, se instaló una **plantación experimental de *Pinus halepensis* y *P. pinea***. El mayor crecimiento del pino carrasco se justifica por su mayor eficacia en primavera, con tasas de fotosíntesis y transpiración mas altas, que propiciaron un tercer ciclo de crecimiento al final de esta estación, frente a la existencia de un solo ciclo anual en el piñonero; y, si bien ambas especies se adaptaron bien a

Tratamiento	1998			1999		
	10 jun	29 jul	2 sept	11 junio	29 julio	9 sept
C	-0.16 ± 0.02 a	-0.79 ± 0.05 b	-1.51 ± 0.16 a	-0.21 ± 0.03 a	-1.38 ± 0.28 b	-1.27 ± 0.21 b
T2	-0.14 ± 0.02 a	-0.50 ± 0.09 a	-1.29 ± 0.17 a	-0.17 ± 0.03 a	-0.46 ± 0.06 a	-0.37 ± 0.04 a

Tabla 1. Potencial hídrico de base en hayas (C, control; T, tratamiento con alta irradiancia)

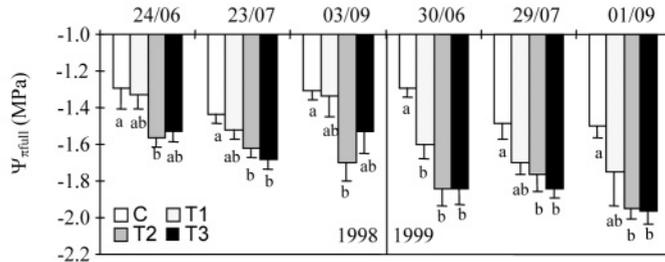


Figura 6. Variación del potencial osmótico $\Psi\pi_{100}$ (tomado de ARANDA et al., 2001)

la sequía estival, lo hizo con más éxito el pino carrasco. En la figura 9 se muestran la evolución del crecimiento, las tasas de fotosíntesis y transpiración y la eficiencia máxima del fotosistema II (Fv/Fm), cuyas diferencias justifican una parte del diferente temperamento de ambas especies y ratifican la necesidad de una adecuada elección de especie en función de los condicionantes ecológicos del lugar de plantación.

Las diferencias intraespecíficas, a nivel de procedencias, pueden ser de igual importancia que las interespecíficas. Varias **procedencias ibéricas y de Landas (Francia) de *Pinus pinaster*** se sometieron a riego a capacidad de campo, cada una o dos semanas, poniéndose en juego variables y parámetros de crecimiento, hídricos y de intercambio gaseoso. Cabe subrayar que las diferencias más acusadas entre procedencias se encontraron bajo limitación de agua (R2) y en pleno verano, como se muestra en la figura para el potencial osmótico a turgencia plena, tiempo en que descendió en algunas procedencias (Oria y Arenas) 0.4 MPa (figura 10), en contraste con las plantas con buen suministro de agua, en las que no se produjo ajuste osmótico alguno. El descenso en los potenciales

osmóticos a plena turgencia y pérdida de turgencia al alcanzar el pleno estío, así como el del módulo de elasticidad máximo y el de la relación peso turgente a peso seco, parámetros derivados de las curvas P-V, se produjeron en paralelo al descenso del potencial osmótico (FERNÁNDEZ et al., 1999).

En un experimento con las mismas procedencias y condiciones experimentales se encontraron diferencias en parámetros de intercambio gaseoso entre regímenes de agua. Las tasas de intercambio gaseoso en respuesta al potencial hídrico sólo descendieron en conjunto para potenciales inferiores a -13 MPa, como se muestra en la figura 11 para la fotosíntesis, sin diferencias apreciables entre procedencias. Las procedencias Ibéricas, en contraste con Landas, mostraron tendencia a economizar agua al final de la primavera evidenciando una adaptación al estío seco de sus localidades de origen. Las diferencias de crecimiento entre procedencias no se expresaron en los valores de la tasa de fotosíntesis, dependiente de otros factores no controlados y podrían explicarse por diferencias en el uso del agua y diferente productividad de nitrógeno (datos no mostrados).

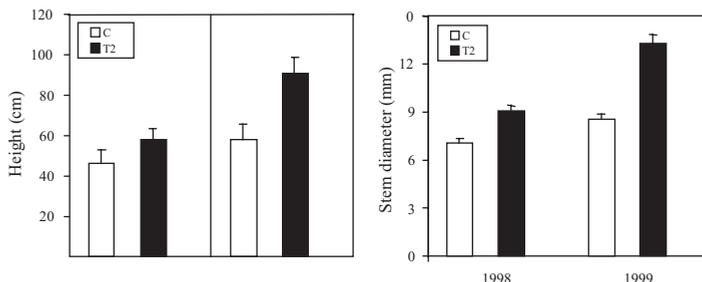


Figura 7. Crecimiento tras la clara (tomado de ARANDA et al., 2004)

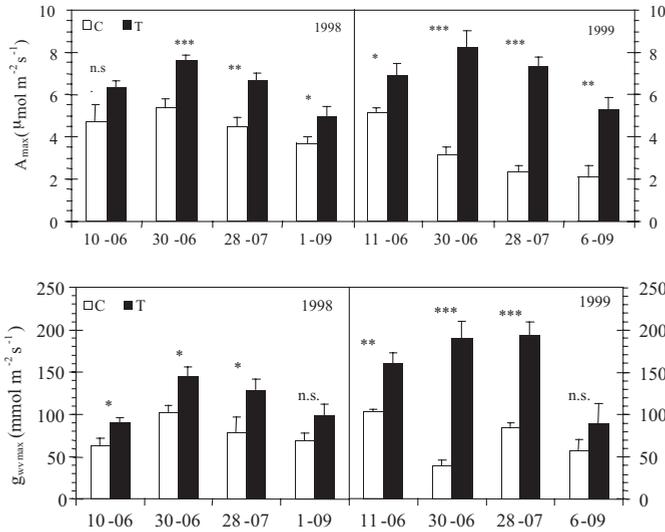


Figura 8. Tasas de fotosíntesis neta máxima (A_{max}) y conductancia estomática al vapor de agua (g_{wvmax})

Estaquillas enraizadas de material clonal de *Eucalyptus globulus* se sometieron a dos niveles de estrés hídrico manteniendo en 9,5 y 8,6 % (peso seco) el contenido en agua del sustrato de cultivo, que permitió alcanzar potenciales de -0.5 y -1.0 MPa respectivamente, frente a un control a un 30% (peso seco) de contenido en agua, mediante adición periódica

de agua. Se cosecharon las plantas a los 60 y 95 días, se realizaron mediciones morfológicas, de transpiración y se constituyeron curvas P-V. Se encontraron diferencias significativas entre clones en la expansión foliar y en la transpiración (figura 12); también la interacción clon x tratamiento fue significativa en el área foliar específica. El estrés hídrico condujo a la reducción de

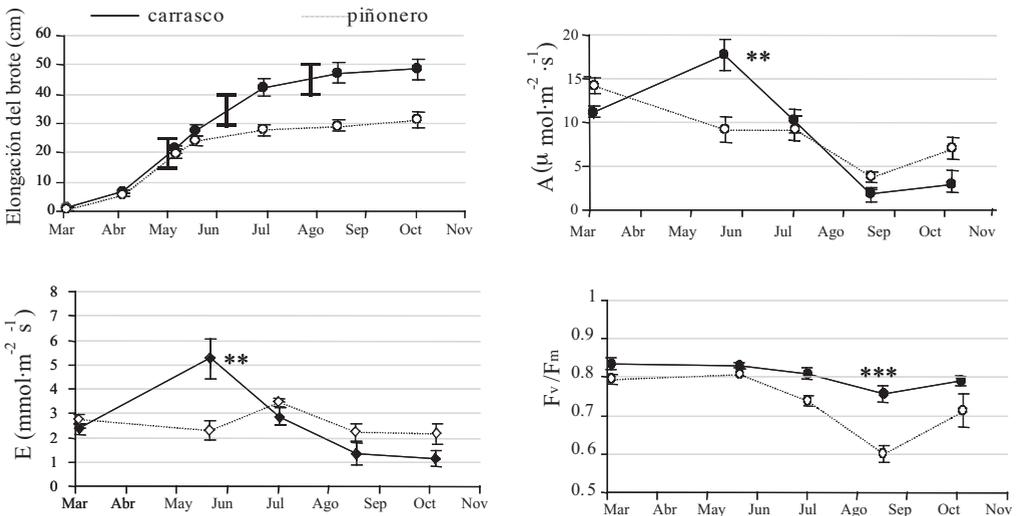


Figura 9. Evolución de la elongación del brote, tasas de fotosíntesis (A) y transpiración (E) y eficiencia máxima del fotosistema II (F_v/F_m) en el periodo vegetativo (tomado de SIERRA, 2003)

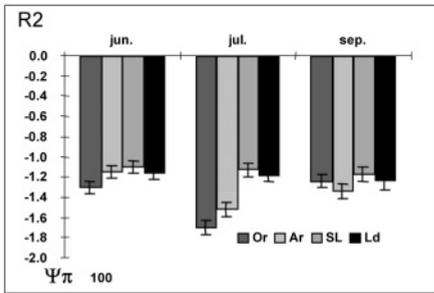


Figura 10. Variación estacional de π_{100} en plantas bajo estrés hídrico, con ajuste osmótico

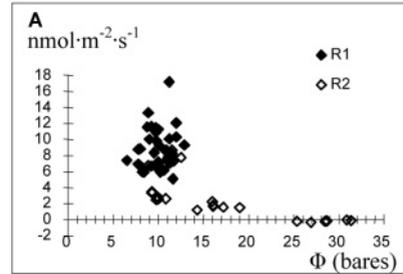


Figura 11. Tasa de fotosíntesis respecto a ψ (tomado de FERNÁNDEZ et al., 1999 y 2000)

los potenciales osmóticos a pérdida de turgencia y turgencia plena y aumentó el contenido hídrico relativo a pérdida de turgencia y el módulo de elasticidad máximo (no mostrado). Las diferencias entre clones respecto a relaciones hídricas sólo fueron significativas en el tratamiento de sequía más moderada. Se aprecia un cierto ordenamiento clonal en los parámetros hídricos en respuesta al estrés hídrico (Figura 13) consistente con las diferencias encontradas en la expansión foliar y, también, con las observaciones hechas en campo.

La construcción de curvas P-V permitió determinar los principales parámetros hídricos (tabla con sus valores en PITA Y PARDOS, 2001)

Dada la importancia de la cavitación durante el estrés hídrico (TOGNETTI et al., 1998), con una metodología de cultivo semejante, en clones de *Eucalyptus globulus* sometidos a estrés

se midió la conductividad hidráulica y otros parámetros (evolución de la superficie foliar, evapotranspiración por planta y, potencial hídrico de base).

La conductividad hidráulica se midió en segmentos de tallo escindidos de plantas sometidas a diverso grado de estrés, calculando la pérdida de conductividad hidráulica, y ajustándose después una sigmoide exponencial a la curva de vulnerabilidad para los diferentes valores de potencial hídrico que experimentaron las plantas. La sequía redujo la evapotranspiración hasta un 70-80% respecto a las plantas con buen suministro de agua y también el crecimiento de las hojas, con una relación significativa entre ambos parámetros (Figura 14). Los clones ensayados perdieron hasta un 70% de conductividad hidráulica para valores de potencial hídrico menos negativos de -1 MPa y se alcanzaron pér-

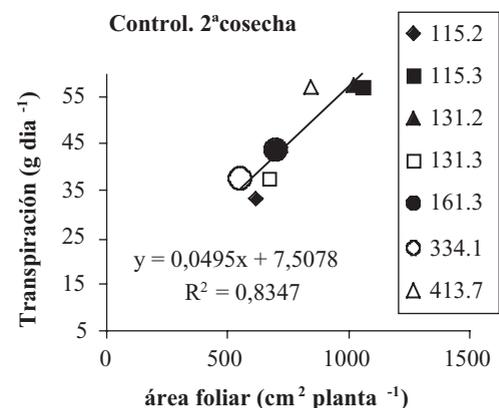
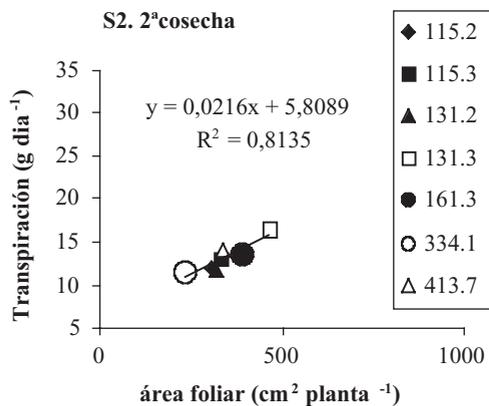


Figura 12. Relación entre tasa de transpiración y la superficie de hoja media de siete clones de *E. globulus*, en plantas con un contenido en agua del sustrato del 30% (C), y 8.6% (S2)

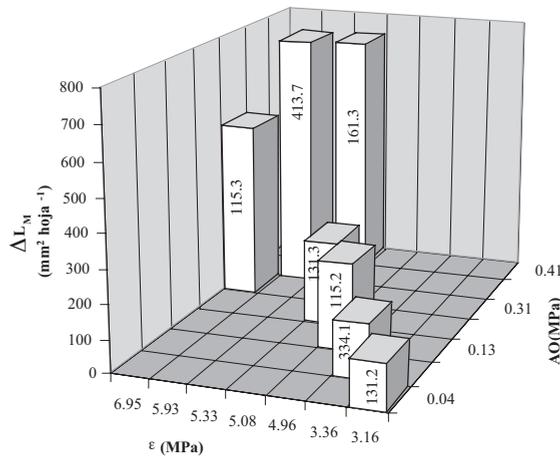


Figura 13. Clasificación clonal de acuerdo con el ajuste osmótico (OA, MPa) y el módulo de elasticidad (ϵ_{max} , MPa) medido en plantas estresadas los días 49-59, e incremento del tamaño de la hoja media (ΔL_M) entre días 60 y 95

didadas del 85 % sin producirse caída de hojas El coeficiente de la pendiente de la curva varió apreciablemente entre los clones mas y menos vulnerables (véase PITA et al., 2003).

DESARROLLO Y PLASTICIDAD FENOTÍPICA

Tema de gran interés actual, se ejemplifica con la respuesta a la irradiancia en la anatomía

foliar de ocho frondosas y con el comportamiento del pino canario.

La realización de fotografías hemisféricas y el cálculo de GSF (global site factor) como subrogado de la irradiancia relativa y la determinación de caracteres morfoanatómicos, permitió establecer relaciones entre las ocho especies (**haya, roble albar, melojo, acebo, serbal, cerezo y espino**) presentes en el Hayedo de Montejo y los parámetros medidos. Se puso de manifiesto la existencia de un mismo patrón para la relación

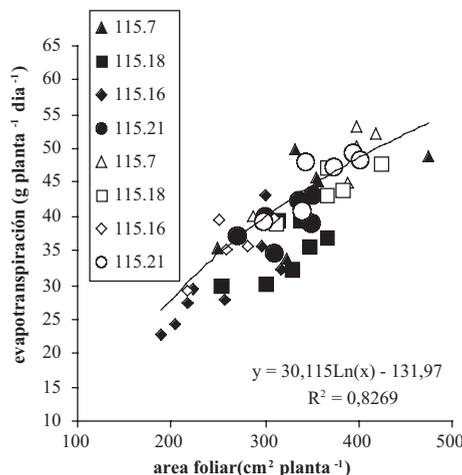


Figura 14. Relación entre superficie foliar (d.41) y transpiración de la planta (2 semanas después de la imposición de la sequía (d.40-44). Símbolos en blanco, bien regados (tomado de PITA et al., 2003)

positiva entre irradiancia (GSF) y masa foliar específica (LMA) y contenido en nitrógeno referido a superficie foliar (cuya variación se muestra en la figura 15) derivadas del cambio producido en la anatomía de las hojas, en las que se produjo un aumento de LMA al aumentar el grosor de la lámina foliar. Estos cambios morfológicos se interpretan como mecanismos de aclimatación a la luz en los diferentes niveles del dosel arbóreo, reflejando los valores de LMA una respuesta muy plástica en las ocho especies con independencia a su tolerancia a la sombra.

El pino canario, como la mayoría de las plantas Mediterráneas muestra tolerancia a la sequía, siendo capaz de crecer en áreas con menos de 300 mm de lluvia, aunque incapaz de regenerarse en masas forestales en ausencia de perturbaciones significativas. Para confirmar la

existencia de limitaciones en la capacidad de las plántulas de *Pinus canariensis* para soportar el estrés hídrico en condiciones de baja irradiancia, se llevó a cabo un experimento en invernadero combinando dos niveles de luz muy contrastados (plena luz y 5 % de la luz incidente) y dos niveles de disponibilidad hídrica (90 % y 22,4 % de la capacidad de campo) con análisis destructivos a los 66, 114 y 158 días.

La interacción entre ambos factores resultó significativa para casi todas las variables consideradas (crecimiento, proporciones de biomasa y morfología foliar) (Figura 16). En concreto, mientras que las plantas bien regadas aumentaron sustancialmente su LAR (área foliar por unidad de biomasa total) bajo sombreado, respuesta típica, las plantas sombreadas con estrés hídrico tuvieron que reducir su inversión en área foliar e

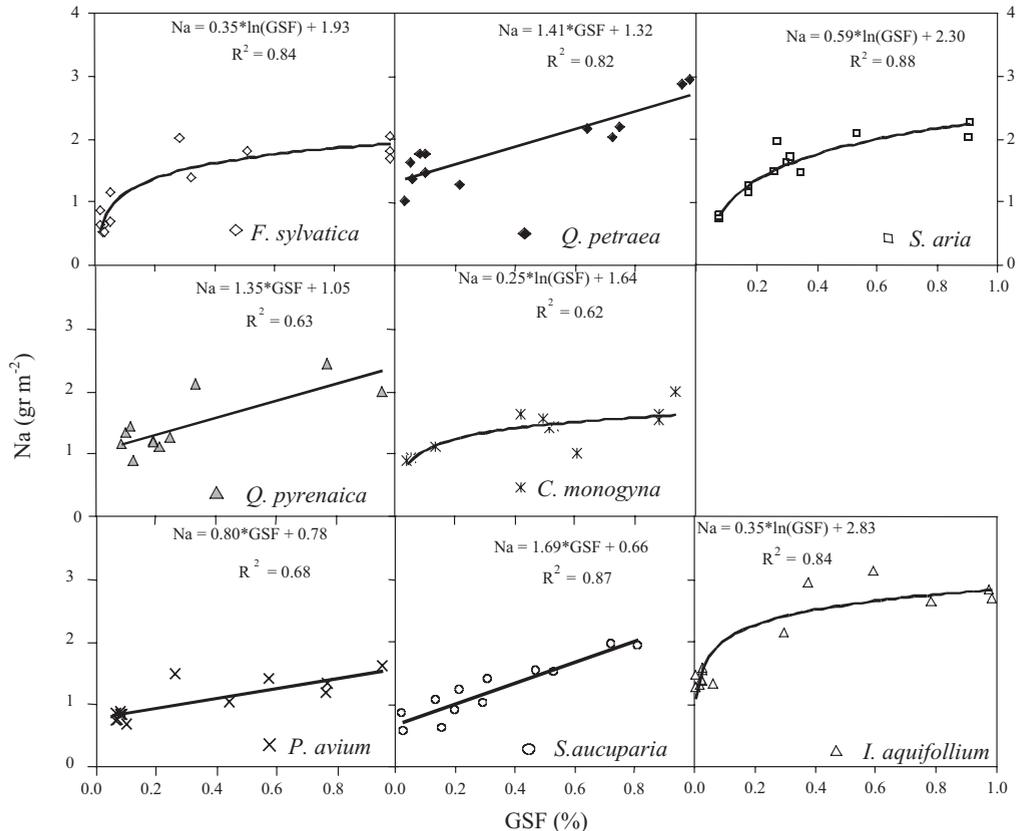


Figura 15. Relación entre irradiancia relativa y concentración de N referida a superficie foliar (tomado de ARANDA et al., 2004)

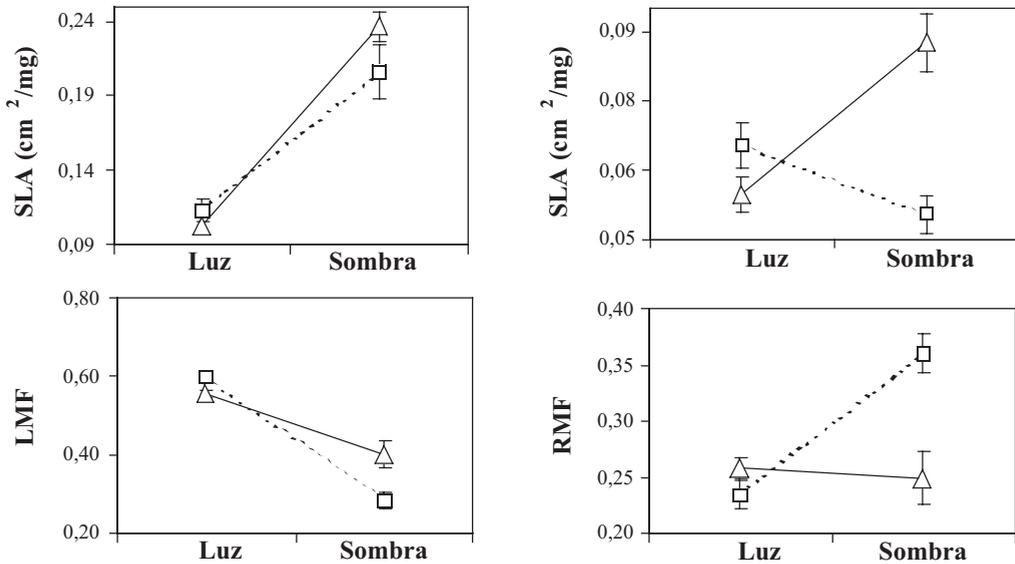


Figura 16. Interacción entre factores (triángulos: 90 % capacidad de campo; cuadrados: 22,4 % de la cc.) La respuesta de plantas sombreadas y bien iluminadas es aparentemente opuesta (ver análisis alométrico). Además, la amplitud de la diferencia entre ambos niveles de riego es siempre más acusada bajo sombreado. SLA: área foliar específica; LAR: área foliar por unidad de biomasa total; LMF y RMF, proporciones de biomasa foliar y radical, respectivamente (tomado de CLIMENT *et al.*, 2004)

incrementar su proporción de biomasa radical (RMF). La poca viabilidad de este fenotipo se confirmó por la extrema reducción del alargamiento del tallo e incluso la muerte de algunas plántulas (CLIMENT *et al.*, 2004).

Estos resultados confirman que la sequía puede acentuar los efectos negativos de la sombra en la regeneración del pino canario en condiciones secas, las cuales predominan en gran parte del área natural de la especie.

Agradecimientos

Agradezco la ayuda prestada para la confección de este trabajo a Pilar Pita, Ismael Aranda, José M^o Climent, Jaime Puértolas y Jesús Alonso.

BIBLIOGRAFÍA

ARANDA, I.; GIL, L. & PARDOS, J.A.; 2000. Water relations and gas exchange in *Fagus sylvatica* and *Quercus petraea* in a mixed stand at

their southern limit of distribution in Europe. *Trees* 14: 344-352.

ARANDA, I.; BERGASA, L.F.; GIL, L. & PARDOS, J.A.; 2001. Effects of relative irradiance on the leaf structure of *Fagus sylvatica* seedlings planted in the understory of a *Pinus sylvestris* stand after thinning. *Ann. For. Sci.* 58: 673-680.

ARANDA, I. ; GIL, L. & PARDOS, J.A.; 2001. Effects of thinning in a *Pinus sylvestris* stand on foliar water relations of *Fagus sylvatica* seedlings planted within the pine-wood. *Trees* 15: 358-364.

ARANDA, I.; GIL, L. & PARDOS, J.A.; 2004. Improvement of growth conditions and gas exchange of *Fagus sylvatica* seedlings planted below a recently thinned *Pinus sylvestris* stand. *Trees* 18: 211-220.

ARANDA, I.; PARDO, F.; GIL, L. & PARDOS, J.A., 2004. Anatomical basis of the change in leaf mass per area and the investment with relative irradiance within the canopy of eight temperate tree species. *Acta Oecol.* 25: 187-195.

AUSSENAC, G.; 2001. Interactions between forest stands and microclimate: Ecophysiological

- aspects and consequences for silviculture. *Ann. For. Sci.* 57: 287-301.
- CLIMENT, J.M.; ALONSO, J.; PARDOS, J.A.; GIL, L. & ARANDA, I.; 2004. Irradiance affects developmental plasticity for contrasting water availability in Canary Island pine. *Simposium Creta*.
- COLLET, C.; LANTER, O. & PARDOS, M.; 2001. Effect of canopy opening on the morphology and anatomy of naturally regenerated beech seedlings. *Ann. For. Sci.*, 58: 127-134.
- FERNANDEZ, M.; GIL, L. & PARDOS, J.A.; 1999. Response of *Pinus pinaster* provenances at early age to water supply. I Water relation parameters. *Ann. For. Sci.* 56: 179-187.
- FERNÁNDEZ, M.; GIL, L. & PARDOS, J.A.; 2000. Effects of water supply on gas exchange in *Pinus pinaster* Ait provenances during their first growing season. *Ann. For. Sci.* 57: 9-16.
- FITTER, A.H. & HAY, R.; 2002. *Environmental Physiology of Plants*. 3rd edit., Academic Press, 367 pp.
- GRANIER, A. et al.; 1994. Axial and radial water flow in the trunks of oak trees: a quantitative and qualitative analysis. *Tree Physiol.* 14:1383-1396.
- KOZLOWKI, T.T. & PALLARDY, S.G.; 1998. *Physiology of Woody Plants*. Academy Press, pp 411.
- LAMBERS, H.; STUART, F. & PONS, T.L.; 1998. *Plant Physiological Ecology*. Springer, 540 pp.
- LANDSBERG, J.J. & GOWER, S.T.; 1997. *Applications of Physiological Ecology to Forest Management*. Academic Press, 354 pp.
- LEVITT, J.; 1980. *Responses of Plants to Environmental Stresses*. Vol. 1, Academic Press, 497 pp.
- PITA, P.; SORIA, F.; CAÑAS, I.; TOVAL, G. & PARDOS, J.A.; 2001. Carbon isotope discrimination and its relationship to drought resistance under field conditions in genotypes of *Eucalyptus globulus*. *Forest Ecol. Manag.* 141: 211-221.
- PITA, P. & PARDOS, J.A.; 2001. Growth, leaf morphology, water use and tissue water relations of *Eucalyptus globulus* clones in response to water deficit. *Tree Physiol.* 21, 599-607.
- PITA, P.; GASCÓ, A. & PARDOS, J.A.; 2003. Xylem cavitation, leaf growth and leaf water potential in *Eucalyptus globulus* clones under well-watered and drought conditions. *Funct. Plant Biol.* 30: 891-899.
- SULTAN, S.E.; 2000. Phenotypic plasticity for plant development, function and life-history. *Trends Plant. Sci.* 5: 537-542.
- SUN, Z.J. et al.; 1996. Stable carbon isotopes as indicators of increased water use efficiency in white spruce (*Picea glauca*) seedlings. *Plant Cell Environ.* 19, 887-894.
- TOGNETTI, R.; LONGOBUCCO, A. & RASCHI, A.; 1998. Vulnerability of xylem to embolism in relation to plant hydraulic resistance in *Quercus pubescens* and *Quercus ilex* co-occurring in a Mediterranean coppice stand in central Italy. *New Phytol.* 139: 437-447.