

INFLUENCIA DE LA INTENSIDAD LUMINOSA SOBRE LA TASA FOTOSINTÉTICA DE PLANTAS DE UNA SAVIA DE PINOS ESPAÑOLES

M. Fernández y R. Tapias Martín

Universidad de Huelva. Departamento de Ciencias Agroforestales. Escuela Politécnica Superior. Campus de La Rábida. Carretera de Palos de la Frontera s/n. 21819-PALOS DE LA FRONTERA (Huelva, España). Correo electrónico: manuel.fernandez@dcaf.uhu.es; rtapias@uhu.es.

Resumen

El comportamiento de las especies arbóreas en la regeneración depende de varias características anatómicas y fisiológicas, entre las que se encuentra la capacidad de fotosíntesis ante diferentes niveles de radiación. Este trabajo analiza el comportamiento fotosintético de plantas de 4 meses de edad de 7 especies de pinos españoles (*Pinus canariensis*, *P. halepensis*, *P. pinea*, *P. pinaster*, *P. nigra*, *P. sylvestris* y *P. uncinata*) frente a la intensidad luminosa. Las plantas se cultivaron en umbráculo bajo dos intensidades de sombreado: moderado y fuerte (reducción del 50 y el 80 % de la radiación incidente, equivalente a un LAI de 1,1 y 2,6 respectivamente). Se evaluó la tasa fotosintética de las plantas mediante un medidor de fotosíntesis, sometiénolas a intensidades variables de radiación luminosa (niveles de PAR desde 0 a 1950 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) y ajustando, posteriormente, los valores obtenidos a una hipérbola rectangular. Se observaron diferencias entre especies en el comportamiento fotosintético, tanto en el punto de compensación de la luz (valores medios ajustados entre 25 y 51 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ para plantas crecidas a 80 % de sombreado y 48–93 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ para las crecidas al 50 %) como en el de saturación luminosa (que varió desde 1230 hasta valores superiores a 2000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). En general, las plantas crecidas con menor iluminación fueron más eficientes en la asimilación de CO₂ por unidad de biomasa foliar, aunque estas diferencias se reducen si las referimos a área foliar.

Palabras clave: *Pinus*, Punto de compensación de la luz, Radiación luminosa, Tasa de saturación de la luz

INTRODUCCIÓN

Los pinos son considerados como intolerantes a moderadamente tolerantes a la sombra (TESKEY et al., 1994, RUIZ DE LA TORRE, 1978, REGATO-PAJARES Y ELENA-ROSELLÓ, 1995), sin embargo aún no se ha estudiado en profundidad el efecto de la luz sobre la fotosíntesis en las diversas especies de este género. Algunos estudios realizados han puesto de manifiesto una marcada similitud en las curvas de respuesta a la luz de algunas de estas especies, incluso entre

las consideradas de temperamento diferente (TESKEY et al., 1994) encontrándose, además, que factores como el estado fenológico, la temperatura, la nutrición mineral o el estado hídrico influyen considerablemente en la respuesta fotosintética a la luz.

Los pinos son un componente natural destacado en muchos ecosistemas de la Península Ibérica, de los Archipiélagos Canario y Balear y de una amplia área del Hemisferio Norte. Aparte de su representación espontánea, su importancia se debe a que son especies colonizadoras

ampliamente utilizadas en la repoblación forestal. El carácter pionero obliga a una estrategia de regeneración adecuada para colonizar espacios vacíos. En general poseen una marcada heliofilia que impide a sus plántulas establecerse bajo la cubierta del pinar.

A medio o largo plazo, en el curso de la sucesión sus formaciones son etapas seriales que serán sustituidas por otras de mayor nivel evolutivo. Sin embargo, con frecuencia también constituyen la vegetación permanente, lo que ocurre cuando se dan limitaciones severas al crecimiento para otras especies; bien sea por aridez, frío, sustratos geológicos adversos (arenales, rodanales, peridotitas, dolomias) o presencia de perturbaciones; situaciones, todas ellas, unidas a suelos poco evolucionados.

La regeneración se produce mediante cohortes regulares en los espacios abiertos por las perturbaciones, o como en *Pinus nigra*, porque prosperan bajo la cubierta de los viejos pinos, gracias a la relativa tolerancia a la sombra de las plántulas (REGATO-PAJARES Y ELENA-ROSELLÓ, 1995) y permanecen en espera para acceder al estrato superior. El crecimiento libre durante las primeras etapas y su hábito monopódico permite a los pinos superar con rapidez la competencia de otras especies, en particular, de las rebrotadoras. Un rápido crecimiento y la consecución de altas tallas son esenciales para aquellas especies que deben alcanzar un tamaño que las sitúe en el dosel por encima de las frondosas más tolerantes a la sombra.

El mencionado carácter pionero va unido a que los pinos sean especies frugales y muy eficientes en el uso del agua. Son capaces de vivir en suelos minerales; lo que es posible, entre otras razones, por ser especies con un coste de mantenimiento bajo. Frente a otras especies, los

periodos adversos los superan gracias a poseer un reducido porcentaje de células vivas en sus diferentes órganos; también por su capacidad para acumular agua en tallos y hojas.

MATERIAL Y MÉTODOS

En abril-mayo de 2004 se transplantaron plántulas de las 7 especies de pinos españolas (Tabla 1) a envases forestales Super Leach 300 cm³ con un sustrato de mezcla de turbas (Klassman®) al que se añadió un fertilizante de liberación lenta (Nitrofoska, Basf 12-12-17 + 2 Mg + micros) a razón de 1,5 kg.m⁻³. A partir del 1 de julio se les aplicó, adicionalmente, una solución nutritiva (8-8-6 + micros, 1,5 ml.l⁻¹) una vez por semana. Las plantas se cultivaron bajo dos umbráculos con distinta atenuación de la luz (Tabla 2), manteniéndose en condiciones de capacidad de campo durante toda la experiencia.

Tras cuatro-cinco meses de cultivo se seleccionaron aleatoriamente 3 plantas de cada especie y tratamiento de iluminación para medir el efecto de la luz sobre la asimilación de CO₂ con un analizador de gases por infrarrojos (LCi, ADC®). Las mediciones se realizaron en la parte superior del tallo principal de cada planta (7 cm como máximo desde el ápice), utilizando una cámara para coníferas (PLC-3, ADC®). Para ello, las porciones de tallo eran sometidas a intensidades de radiación crecientes. La variación de la intensidad se consiguió gracias a un regulador de un iluminador de luz fría (Leica® K250) estableciendo 10 niveles, desde 0 a 1950 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ de radiación fotosintéticamente activa (PAR). Todas las mediciones se hicieron entre 30 y 33°C. Mediante un espectroradiómetro total (GER 2600), se comparó el espectro de

Especie	Procedencia	Inicio de la germinación
<i>Pinus canariensis</i> Sweet.	Isla de Tenerife	25-05-2004
<i>Pinus halepensis</i> Mill.	Levante Interior	30-04-2004
<i>Pinus nigra</i> Arn.	Sistema Ibérico Meridional	31-05-2004
<i>Pinus pinaster</i> Ait.	Serranía de Cuenca	30-04-2004
<i>Pinus pinea</i> L.	Meseta Norte	30-04-2004
<i>Pinus sylvestris</i> L.	Desconocida	30-04-2004
<i>Pinus uncinata</i> Mill.	Pirineos	25-05-2004

Tabla 1. Especies y procedencias utilizadas, indicando las fechas del inicio de la germinación

Tratamiento	% de radiación exterior	% de radiación directa	LAI equivalente
Sombra intensa (<i>sombra</i>)	21,91	91	2,64
Sombra moderada (<i>sol</i>)	50,79	81	1,13

Tabla 2. Tratamientos de iluminación durante el cultivo de las plantas

emisión del iluminador (los 10 niveles) junto con el espectro de la luz solar de un día de verano moderadamente nuboso (neblina) resultando que, para el rango 400-700 nm de longitud de onda, el grado de similitud era alto, diferenciándose básicamente en la intensidad de radiación.

Una vez medida la fotosíntesis se caracterizaron morfológicamente las plantas y acículas. Para ello se cortaron los trozos de tallo que se habían utilizado en las mediciones y se arrancaron las acículas, que por ser primarias eran más o menos rectas, a las cuales se les midió la superficie foliar proyectada y el peso seco. Con estos últimos parámetros se determinó la superficie foliar específica (SLA = superficie/peso seco). Una muestra de acículas se utilizó, previamente, para medir la reflectancia y transmitancia con el espectroradiómetro total, con objeto de determinar qué proporción de la radiación incidente era absorbida por la hoja.

Con los valores de fotosíntesis de cada especie/tratamiento (3 plantas/especie/trat. x 10 intensidades = 30 observaciones) se estimaron los parámetros de regresión a una hipérbola rectangular de ecuación $A = (A_{max} \times Q)/(K_m + Q)$ (COOMBS *et al.*, 1985). Donde A es la fotosíntesis de cada planta a las distintas intensidades de luz ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$); Q la intensidad de radiación ($\mu\text{mol m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$); A_{max} el valor de asimilación máxima; y K_m el valor de Q en el que se alcanza $1/2 A_{max}$. Se empleó el procedimiento de regresión no lineal del programa estadístico SSPS12 que por iteraciones sucesivas estima los parámetros de la ecuación. Previamente, el valor de asimilación de CO_2 se transformó (A') restando a cada uno el valor de A cuando $Q = 0$ ($A_0 = \text{respiración}$), ($A' = A - A_0$) dado que la expresión anterior sólo proporciona valores positivos. También se calculó la pendiente inicial de la curva ($\varphi = A_{max}/2K_m$) que representa la máxima captura aparente de fotones es decir la eficiencia del proceso con valores bajos de radiación. Con los datos de absorbancia obtenidos con el espectroradiómetro se puede estimar el

valor real de φ multiplicando Q por la proporción de radiación utilizada. El punto de compensación de la luz se calculó a partir de las curvas ajustadas, al igual que se hizo con el punto en el que se alcanza el 80 % de A_{max} .

RESULTADOS

El efecto de la intensidad de la luz sobre la morfología de la planta queda reflejado en la tabla 3. Las plantas cultivadas en condiciones de menor iluminación son más altas, de menor ramificación, siendo sus acículas más ligeras. Su superficie foliar específica es del orden del doble que el de las plantas cultivadas con más luz.

Los valores de A individuales de cada planta se ajustan muy bien a una hipérbola rectangular (R^2 ajustado $> 0,98$). Cuando se consideran las 30 observaciones procedentes de cada especie/tratamiento (sus correspondientes tres plantas) disminuye ligeramente el coeficiente de regresión (R^2 entre 0,84 y 0,99) pero sigue siendo muy alto (Tabla 4, figura 1). La tasa máxima de asimilación referida al peso de hojas, A_{max} (g), ($\text{nmol CO}_2 \text{ g}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$) muestra una marcada diferencia (significativa en todos los caso) entre los dos tratamientos de iluminación. Las plantas cultivadas con menor radiación (*sombra*) asimilan por unidad de masa foliar el doble que las plantas crecidas a media sombra (*sol*) debido a la distinta morfología de las hojas. Estas diferencias son especialmente acusadas en *P. nigra* con un factor de 2,75 y menores en *P. halepensis* y *P. uncinata* con un factor de 1,5 (Tabla 4). Sin embargo, la tasa de asimilación máxima referida a la superficie de hojas, A_{max} (m^2), mostró una menor variación (entre 5,1 y 9,3 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) que la referida a masa foliar. Considerando las especies, A_{max} (m^2) resultó más alta en las hojas de sombra para *P. nigra*, *P. pinaster*, *P. sylvestris* y *P. uncinata*, y menor en *P. halepensis*. En *P. canariensis* y *P. pinea* las diferencias no fueron significativas (Tabla 4). Las diferencias entre

Especie	Tratamiento	Tallos				Acículas				
		Altura (cm)	Diámetro (mm)	BRQ	RMF (n°)	S ₁₀ (cm ²)	PS ₁₀ (mg)	Longitudes s (mm)	E.T.	SLA (m ² /kg)
<i>P. canariensis</i>	Sombra	16,2	1,8	No	0,0	2,45	12,0	37,7	0,83	20,37
	Sol	9,5	2,6	No	0,0	3,88	28,4	35,8	1,47	13,66
<i>P. halepensis</i>	Sombra	14,4	2,0	No	4,8	2,45	9,6	25,3	0,79	25,46
	Sol	11,8	1,9	No	6,4	2,14	16,6	23,7	0,70	12,91
<i>P. nigra</i>	Sombra	6,3	2,2	No	0,0	3,62	13,5	32,6	1,65	26,81
	Sol	5,8	2,0	No	0,1	4,26	36,7	34,4	1,00	11,62
<i>P. pinaster</i>	Sombra	19,4	2,0	Sí	2,0	2,70	10,7	34,5	0,60	25,23
	Sol	13,1	2,3	Sí	5,1	4,11	25,8	30,7	0,90	15,92
<i>P. pinea</i>	Sombra	18,8	3,1	No	4,2	2,60	9,7	23,8	0,88	26,76
	Sol	14,3	3,0	No	5,2	2,15	18,0	19,72	0,51	11,97
<i>P. sylvestris</i>	Sombra	8,1	2,3	Sí	0,0	3,19	15,3	34,5	0,63	20,83
	Sol	7,4	2,3	Sí	0,0	3,72	23,8	36,2	1,28	15,63
<i>P. uncinata</i>	Sombra	4,6	1,7	No	0,0	2,03	15,8	24,6	1,07	18,90
	Sol	4,0	1,6	No	0,1	3,56	20,0	24,9	0,96	17,82

Tabla 3. Características de las plantas y de sus acículas, cultivadas en los dos tratamientos de iluminación. BRQ: presencia de braquiblastos. RMF: ramificaciones. S₁₀ y PS₁₀ son los valores para 10 acículas. E.T. = error típico de las longitudes de las acículas

especies resultaron pequeñas tanto si se refiere a peso como a superficie foliar.

La forma de las curvas son muy parecidas entre especies y tratamientos. No se observaron diferencias significativas del parámetro Km (nivel de radiación para 1/2 de Amax) entre especies y solo para *P. halepensis* entre tratamientos. La pendiente inicial de la curva (φ), que representa el rendimiento del proceso con niveles bajos de radiación, mostró valores muy parecidos entre especies y fue mayor para las plantas cultivadas en la sombra, menos en *P. sylvestris*. El Punto de compensación de la luz resultó el doble en las plantas cultivadas con mayor radiación (entre 48 y 93 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) que en las de sombra (entre 25 y 51). Las diferencias fueron más acusadas en *P. canariensis* y *P. halepensis* (el triple) y menores en *P. nigra*, *P. pinaster* y *P. uncinata* (1,2-1,4 veces). *Pinus nigra* y *P. uncinata* son las especies que mostraron un menor punto de compensación en las hojas de sol.

El espectro de reflectancia (radiación reflejada/radiación incidente) mostró unos valores entre el 5 y 18 % para la región del visible con un marcado pico en la zona del verde, provocado por la absorción de la clorofila en el azul y el

rojo. Podemos considerar un valor medio de reflectancia para la radiación relacionada con la fotosíntesis del 8 %. Lo mismo ocurrió con la transmitancia, dando un valor medio de 7 % para la zona del visible. La proporción de radiación visible absorbida por la hoja será, por tanto, $\text{Abs} = 100 - 8 - 7 = 85 \%$, por lo que el valor de φ , que aparece en la tabla 4, debería incrementarse al introducir este último coeficiente de ajuste de la absorción: $Q/0,85$.

DISCUSIÓN

El nivel de radiación luminosa durante el cultivo de las plantas afectó significativamente tanto a la estructura de los tallos como a la de las propias hojas. Las plantas crecidas bajo mayor grado de sombreado (*sombra*) desarrollaron, a los 4-5 meses de edad, tallos más alargados, con menor densidad de hojas pero siendo éstas más ligeras (casi el doble de SLA) que las crecidas bajo mayor radiación luminosa (*sol*). *Pinus uncinata* se separó de esta tónica general al no presentar diferencias importantes entre tratamientos para este último parámetro. Las mencionadas modificaciones en la estructura de tallos y acículas es

Especie	Tratam.	Ao *			Amax *			Km (1)		R ²	f (x10 ⁻³)	PCL	PAR (80)
		(1)	E.T.	(2)	(1)	(2)	E.T.	media	E.T.				
<i>Pinus canariensis</i>	Sombra	-11,4	1,4	-0,43	138,1	6,78	0,29	307,6	43,5	0,96	9,1	25,5	1230
	Sol	-14,4	1,5	-0,81	79,2	5,80	0,69	410,8	123,1	0,84	6,4	74,7	1645
<i>Pinus halepensis</i>	Sombra	-11,5	1,9	-0,45	167,0	6,56	0,26	361,3	43,4	0,97	9,7	24,6	1445
	Sol	-17,8	2,4	-1,30	106,6	8,25	0,25	553,7	38,7	0,99	8,2	92,5	2210
<i>Pinus nigra</i>	Sombra	-13,3	4,4	-0,50	216,2	8,06	0,27	540,5	46,3	0,99	7,9	33,5	2170
	Sol	-8,9	1,4	-0,56	79,2	6,82	0,42	431,0	69,7	0,95	6,4	48,4	1725
<i>Pinus pinaster</i>	Sombra	-17,0	3,2	-0,82	163,2	6,47	0,72	488,9	142,6	0,86	8,9	51,0	2200
	Sol	-11,0	2,9	-0,92	81,7	5,13	0,18	448,1	40,2	0,98	8,6	60,5	1790
<i>Pinus pinea</i>	Sombra	-19,2	5,2	-0,94	164,4	6,14	0,49	424,8	93,7	0,91	10,6	49,5	1940
	Sol	-14,0	3,3	-1,21	66,4	5,55	0,24	438,5	45,9	0,98	7,9	92,6	1750
<i>Pinus sylvestris</i>	Sombra	-12,6	4,0	-0,50	160,6	7,71	0,34	409,1	51,8	0,97	8,4	32,2	1635
	Sol	-13,6	3,1	-1,06	90,4	5,78	0,60	440,3	115,7	0,88	9,1	66,4	1760
<i>Pinus uncinata</i>	Sombra	-14,9	6,6	-0,79	176,3	9,33	0,56	495,1	78,5	0,95	10,2	41,9	1980
	Sol	-9,9	2,0	-0,64	115,3	6,47	0,61	602,6	132,8	0,92	6,6	51,9	2410

* (1) nmol CO₂ g⁻¹ s⁻¹; (2) μmol CO₂ m⁻² s⁻¹; E.T.: error típico; PCL: punto de compensación de la luz; PAR(80): nivel de PAR para el 80 % de Amax.

Tabla 4. Parámetros característicos de las curvas de fotosíntesis en función de la intensidad luminosa ajustadas a la ecuación $A = (Amax \times Q)/(Km + Q)$

bien conocida (STENBERG *et al.*, 1995; TESKEY *et al.*, 1994; STENBERG *et al.*, 2001), probablemente debido al desarrollo de capas adicionales de células mesofílicas en las hojas de *sol*. Esto último favorece la eficiencia fotosintética por unidad de superficie, posiblemente motivado por una mayor concentración de clorofilas por unidad de superficie foliar (STENBERG *et al.*, 1995).

Las curvas de respuesta a la luz pusieron de manifiesto que las plantas crecidas a la *sombra* presenta una mayor tasa fotosintética por unidad de biomasa foliar (A (g)), reduciendo por ello los costes de producción de tejido fotosintetizante. Sin embargo, estas diferencias entre tratamientos se reducen considerablemente al considerar las tasas fotosintéticas por unidad de superficie foliar (A (m²)). Para este último parámetro, *P. uncinata*, *P. sylvestris*, *P. nigra* y *P. pinaster* siguieron el mismo patrón que para A (g), mientras que *P. halepensis* respondió con mayor A (m²) en las plantas crecidas al sol, no habiendo diferencias para *P. canariensis* y *P. pinea*. A pesar de todo ello, las diferencias entre especies no resultaron importantes, aunque significativas en algún caso concreto, coincidiendo con la similitud de respuesta a la luz entre especies de pinos que señalan otros autores (TESKEY

et al., 1994), apuntando a que, a pesar de producirse cambios fisiológicos, los cambios en la estructura y distribución foliar cobran una importancia mayor (PALMROTH & HARI, 2001; STENBERG *et al.*, 1995). Redundando en la similitud de respuesta a la luz, las diferencias entre especies y tratamientos para Km (valor de radiación para 1/2 de Amax), φ (eficiencia en la captura de fotones), reflectancia y transmitancia no resultaron de gran importancia (excepto para Km en *P. halepensis*). No obstante, sí se encontraron diferencias significativas entre tratamientos para el punto de compensación de la luz (PCL), siendo éste de menor cuantía para las hojas de *sombra*. Asimismo, se detectaron diferencias importantes en la interacción especie-tratamiento para PCL que, junto al patrón de respuesta de Amax (m²), pudieran hacer pensar en un mayor grado de heliofilia para *P. halepensis*, seguido de *P. canariensis* y *P. pinea*. No obstante, el carácter tolerante o no a la sombra no puede explicarse exclusivamente con el comportamiento a la luz en los primeros meses, debiendo tenerse en cuenta otros parámetros (grado de xeromorfía de las acículas, transpiración, eficiencia en el uso del agua, coste de respiración, posible comportamiento distinto en acículas

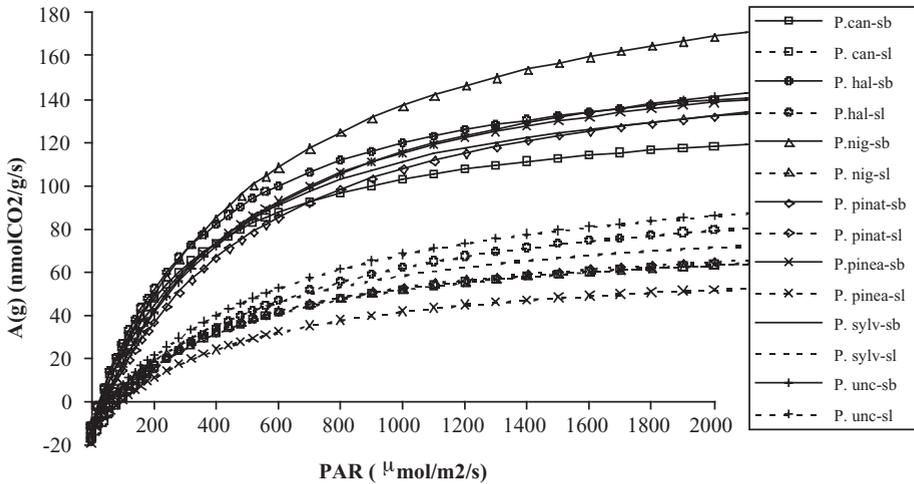


Figura 1. Curvas ajustadas de respuesta a la luz para las siete especies de pinos y los dos tratamientos de cultivo (sombra = líneas continuas, sol = líneas discontinuas)

secundarias, etc.) y el efecto añadido de otros factores limitantes del crecimiento (estrés hídrico, nutrición mineral, temperatura, etc.) interactuando entre sí.

BIBLIOGRAFÍA

- COOMBS, J.; SCURLOCK, J.M.; LONG, S.P. & HALL, D.O.; 1985. *Techniques in bioproduction and photosynthesis*. Elsevier Science & Technology Books.
- PALMROTH, S. & HARI, P.; 2001. Evaluation of the importance of acclimation of needle structure, photosynthesis, and respiration to available photosynthetically active radiation in a Scots pine canopy. *Can. J. For. Res.* 31: 1235-1243.
- REGATO-PAJARES, P. Y ELENA-ROSSELLÓ, R.; 1995. Natural black pine (*Pinus nigra* subsp *salzmannii*) forests of the iberian eastern mountains: development of the phytoecological basis for their site evaluation. *Ann. Sci. For.* 52: 589-606.
- RUIZ DE LA TORRE, J. Y CEBALLOS, L.; 1979. *Árboles y arbustos*. Fundación Conde del Valle de Salazar, E.T.S. de Ingenieros de Montes, Madrid.
- STENBERG, P.; DELUCIA, E.H.; SCHOETTLE, A.W. & SMOLANDER, H.; 1995. Photosynthetic light capture and processing from cell to canopy. In: W.K. Smith & T.M. Hinckley (eds.), *Resource physiology of conifers*:3-38. Academic Press. San Diego, USA.
- STENBERG, P.; PALMROTH, S.; BOND, B.J.; SPRUGEL, D.G. & SMOLANDER, H.; 2001. Shoot structure and photosynthetic efficiency along the light gradient in a Scots pine canopy. *Tree Physiol.* 21:805-814.
- TESKEY, R.O.; WHITEHEAD, D. & LINDER, S.; 1994. Photosynthesis and carbon gain by pines. *Ecol. Bull.* 43:35-49.