

ANÁLISIS DEL CRECIMIENTO DE PLÁNTULAS DE *QUERCUS SUBER* Y *Q. CANARIENSIS*: EXPERIMENTOS DE CAMPO Y DE INVERNADERO

Teodoro Mara¹, R. Villar², Jose Luis Quero^{2,3} y I.M. Pérez-Ramos¹

¹ IRNAS. CSIC. Av. Reina Mercedes 10. 41012-SEVILLA (España). Correo electrónico: teodoro@irnase.csic.es.

² Area de Ecología. Edificio C-4. Campus de Rabanales. Universidad de Córdoba. 14071-CÓRDOBA (España)

³ Dirección actual: Dpto. Biología Animal y Ecología. Facultad de Ciencias. Universidad de Granada. Avda. Fuentenueva s/n. 18071-GRANADA (España)

Resumen

Se presentan resultados preliminares del crecimiento de plántulas en un experimento de campo donde se sembraron semillas en diferentes tipos de micrositios con distinta intensidad luminosa (abierto, bajo árbol y sombra densa), y en un experimento de invernadero donde se aplicaron tratamientos de luz y riego. En el campo, las plántulas de *Q. suber* de los micrositios abiertos fueron mayores que bajo los árboles. En contraste, la supervivencia fue menor en los mismos sitios abiertos, en comparación con la zona bajo los árboles. La zona de sombra densa fue la más adversa: además de ser las plántulas más pequeñas, la supervivencia fue la menor. Existe, por tanto, un desacoplamiento entre la supervivencia y el crecimiento de las plántulas de *Quercus*. En el invernadero, los niveles más altos de luz y de agua determinaron una mayor biomasa de las plántulas, pero las especies respondieron de forma diferente. Las plántulas de *Q. suber* tuvieron mayor biomasa que las de *Q. canariensis*. Se encontró una interacción entre los tratamientos de luz y agua: en la sombra densa no se manifestaron diferencias entre el peso de las plántulas regadas respecto a las que sufrieron la sequía.

Palabras clave: *Alcornocal*, *Nicho de regeneración*, *Sombra*, *Sequía*

INTRODUCCIÓN

El alcornoque (*Q. suber*) y el quejigo (*Q. canariensis*) forman bosques mixtos en las Sierras del Aljibe (Cádiz). La coexistencia entre las dos especies puede estar favorecida por las diferencias que existen en sus nichos de regeneración. Dos de los factores que parecen estar implicados en esas diferencias son la disponibilidad de luz y de agua. Los diferentes niveles de disponibilidad de estos dos factores, así como su interacción, pueden afectar diferencialmente al crecimiento y la supervivencia de las especies de *Quercus*, determinando la

distribución espacial de cada una de ellas y la estructura del rodal.

En este artículo se presentan resultados preliminares del proyecto HETEROMED, cuyo objetivo principal es el estudio de la heterogeneidad ambiental del sotobosque y las características de regeneración de las especies leñosas (MARAÑÓN et al., 2004).

Asumiendo que existe un medio físico heterogéneo en el estrato inferior del bosque, donde emergen, crecen y se desarrollan las plántulas, se exploran dos hipótesis: 1) existen diferencias entre los tipos de micrositios (por ejemplo claros frente a bosque denso) en cuanto a su influencia sobre la

supervivencia y el crecimiento de las plántulas; 2) existen diferencias entre las especies, en concreto entre *Q. suber* y *Q. canariensis*, en sus respuestas biológicas. Estas diferencias entre micrositios y entre especies permitirían una separación en el nicho de regeneración y su coexistencia.

Para interpretar los patrones de respuestas obtenidos en los experimentos de campo, donde las plántulas están sometidas a un efecto combinado de diversos factores (luz, agua, nutrientes, temperatura, etc.), se han explorado dos nuevas hipótesis con experimentos en condiciones controladas en invernadero: 3) existen diferencias entre las dos especies de *Quercus* en su respuesta a la luz; en particular es de esperar que la especie caducifolia *Q. canariensis* sea más tolerante a la sombra (falta de luz); 4) existen diferencias entre las especies a la disponibilidad de agua del suelo; en particular se puede esperar que *Q. suber* sea más tolerante a la sequía (falta de agua).

MATERIAL Y MÉTODOS

El estudio de campo ha tenido lugar en una parcela experimental, cercada, de aproximadamente 1 ha de superficie, en La Saucedá (Cortes de la Frontera, Málaga), que forma parte de la Sierra del Aljibe. Se han dispuesto semillas de dos especies de *Quercus* (*Q. suber* y *Q. canariensis*) en un diseño factorial. Se han seleccionado tres tipos de micrositios: 1) sitios abiertos, 2) sitios con sombra parcial, bajo árboles relativamente aislados y sin matorral y 3) sitios en zonas densas de matorral y árboles. Para cada tipo de micrositio se han elegido aleatoriamente 20 replicados, donde se han establecido unidades de estudio. Cada unidad consistía de cuatro jaulas de exclusión de 20 x 30 cm donde se sembraron cinco semillas de *Quercus* en diciembre de 2002. En dos jaulas se sembraron semillas de *Q. suber* y en las otras dos de *Q. canariensis*; en total se colocaron 1200 semillas. La mitad de las jaulas de cada unidad (elegidas al azar) y de cada especie se regaron en el verano, con un litro de agua cada tres semanas.

Se realizó un seguimiento periódico para documentar la emergencia, la supervivencia y en caso de mortalidad, la causa probable de la muerte. En otoño 2003, a los 10 meses después de la

siembra, se recolectaron las plántulas supervivientes. Se midió el área foliar (con fotocopia de la hoja y análisis de imagen posterior), se separó la raíz, tallo y hojas, se secaron en estufa (al menos 48 horas a 70°C), se pesaron y se calculó la proporción de biomasa en cada órgano.

El experimento en condiciones controladas se realizó en el invernadero de la Universidad de Córdoba, que dispone de sistemas de riego por goteo automatizado y regulación de la temperatura del aire. Las semillas de las dos especies de *Quercus*, con la misma procedencia (Sierra del Aljibe, Cádiz-Málaga), fueron sembradas en diciembre de 2002, en contenedores individuales de cinco litros y 50 cm de alto (para evitar en lo posible las interferencias durante el crecimiento de la raíz). También se sembraron semillas de otras dos especies de *Quercus* (*Q. ilex* y *Q. pyrenaica*) procedentes de Sierra Nevada, pero sus resultados no serán presentados en este artículo (véase MARAÑÓN et al., 2004), por falta de espacio.

Las plántulas fueron sometidas a tres tratamientos de luz: 1) luz completa, con el 100% de la luz disponible en el interior del invernadero, 2) sombra parcial, cubiertas por una malla de sombreo verde que permitía el paso de un 25% de la radiación disponible, y 3) sombra densa, cubiertas por una tela verde que sólo dejaba pasar el 3% de la radiación disponible. Al comienzo del experimento las plántulas se regaban semanalmente. Después de los cuatro primeros meses de crecimiento, se instaló en la mitad de los contenedores un sistema de riego por goteo (tratamiento de riego), mientras que la otra mitad se dejó de regar (tratamiento de sequía), simulando la sequía veraniega.

Se cosecharon las plántulas en marzo, mayo y julio 2003. Se tomaron 16 replicados por cada especie y tratamiento, resultando un total (para las dos especies consideradas aquí) de 96 plántulas en la primera y segunda cosecha, y de 192 plántulas en la tercera cosecha, cuando ya se había incluido el tratamiento de riego. Se midió el área foliar de cada planta (mediante fotocopia de la hoja fresca y posterior análisis de imagen), se separaron en raíz, tallo y hojas, se pesaron (al menos 48 horas a 70°C) y se calcularon las proporciones de biomasa en cada órgano. Se han utilizado las técnicas de análisis de crecimiento para calcular las tasas relativas de crecimiento

(RGR), y las influencias respectivas del componente fisiológico (tasa de asimilación neta, NAR) y morfológico (cociente de superficie foliar, LAR) (véanse métodos en VILLAR *et al.*, 2004). También se midieron las tasas instantáneas de fotosíntesis, con un analizador de gases infrarrojo (IRGA, Ciras-2, PP-System); calculándose la ganancia de carbono y la eficiencia en el uso del agua. En este artículo, dado el breve espacio disponible, sólo se presentan algunos de los resultados obtenidos; aquéllos que son más ilustrativos.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Supervivencia y crecimiento en campo

En general, la emergencia de plántulas de *Q. suber* fue mayor que para *Q. canariensis* ($F=34,5$; $p<0,0001$). No se encontró un efecto significativo del micrositio, pero sí una interacción especie x micrositio ($F=4,3$; $p=0,016$). Las plántulas de *Q. suber* emergieron en mayor proporción en la sombra densa que en las zonas abiertas, mientras que el porcentaje fue intermedio en las zonas de sombra parcial. Por otro lado, no se encontró efecto significativo del tipo de micrositio sobre la emergencia de *Q. canariensis*.

Aproximadamente el 20% de las plántulas emergidas, de cualquiera de las dos especies en los tres tipos de micrositios, sobrevivió hasta final del verano (Septiembre 2003). Para *Q. suber*, la supervivencia fue bastante mayor en las condiciones de sombra parcial, bajo árboles aislados (53%), que en los sitios abiertos (17%) o en el interior del bosque y matorral denso (25%) ($F=3,9$, $p=0,026$). En el caso de *Q. canariensis*, como la emergencia fue baja, no se disponía de un número suficiente de plántulas para analizar el efecto del tipo de micrositio sobre la supervivencia.

El crecimiento de las plántulas de *Q. suber* fue mayor en los espacios abiertos (peso seco medio de la parte aérea 0,47 g, para $n=15$), que bajo sombra parcial (media de 0,19 g, $n=26$) o en el bosque denso (media de 0,16 g, $n=11$) ($F=19,6$, $p<0,000001$).

La heterogeneidad de las condiciones del sotobosque (representada por los diferentes tipos de micrositios) afecta de forma diversa a la emergencia, la supervivencia y el crecimiento de las

plántulas. Existen conflictos demográficos o desacomplamiento entre las diversas etapas de la regeneración (SCHUPP, 1995; BATTAGLIA *et al.*, 2000). Por ejemplo, en este estudio de campo se ha encontrado que el alcornoque (*Q. suber*) tiene una mayor tasa de emergencia en el interior del bosque; aunque hay que tener en cuenta que este patrón se cumple en condiciones de exclusión de depredadores de semillas (sobre todo roedores). Cuando las semillas se diseminan sin protección, sufren las mayores pérdidas precisamente en las zonas más cubiertas, donde los roedores están más activos (PÉREZ-RAMOS *et al.*, 2004). Por otro lado, las tasas de supervivencia de las plántulas son mayores en condiciones de sombra parcial, bajo árboles aislados, donde evitan, por una parte el desecamiento extremo de las zonas abiertas en verano, y por otra el déficit extremo de radiación en las zonas muy sombreadas. Por último, el mayor crecimiento, y por tanto la mayor biomasa de las plántulas del primer año, se ha observado en las zonas abiertas (Figura 1). Existe una literatura abundante sobre la regeneración natural de *Q. suber* (véase revisión de TORRES, 2003).

Crecimiento en invernadero

Las diferencias entre especies y micrositios, en cuanto a la biomasa de las plántulas crecidas en condiciones de campo responden al efecto combinado de una serie de factores ambientales, principalmente de luz, humedad, temperatura y nutrientes, y de sus variaciones con el tiempo. Para conocer la importancia relativa de cada factor sobre el crecimiento de la plántula es necesario realizar experimentos en condiciones controladas.

Las plántulas cultivadas en condiciones de invernadero mostraron diferencias entre especies y respondieron de forma diferente a los tratamientos de luz y de agua (MARAÑÓN *et al.*, 2004). Los componentes de la varianza del peso seco de la planta se deben mayoritariamente al factor especie (que absorbe un 35% de la varianza) y al factor luz (con un 48% de varianza absorbida), mientras que el factor agua no parece tener un efecto significativo sobre la biomasa de las plántulas, en las condiciones de este experimento.

En general, las plántulas de *Q. suber* crecieron más rápido que las de *Q. canariensis*, durante los seis meses del experimento. La biomasa final de las plántulas fue más del triple para *Q. suber* que

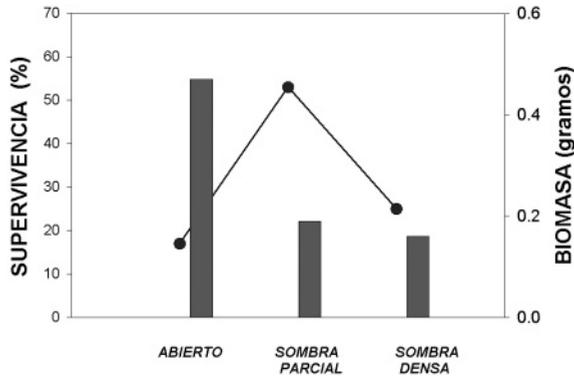


Figura 1. Valores medios del porcentaje de supervivencia (círculos) tras la sequía de verano (septiembre 2003) y biomasa media (barras; expresada como peso seco de parte aérea) en la misma fecha, de plántulas de *Quercus suber* en tres tipos de micrositio

para *Q. canariensis* ($6,97 \pm 5,42$ g de peso seco frente a $1,99 \pm 1,44$ g, combinando los distintos tratamientos de luz y agua, figura 2 a y b).

La luz fue el principal factor determinante de los cambios de crecimiento; las plántulas con mayor disponibilidad de luz crecieron más de 6 veces que las sometidas a sombra densa ($7,90 \pm 6,07$ g frente a $1,27 \pm 0,72$ g, combinando todas las especies y tratamientos de agua; figura 2 a y b). Comparando las dos especies, el alcornoque (*Q. suber*) parece tener una respuesta más rápida a la luz y por tanto ser capaz de aprovechar las oportunidades que ofrece un ambiente con abundancia de recursos, en este caso de energía radiante; por otra parte, el quejigo (*Q. canariensis*) parece menos sensible en su respuesta a la luz y debe comportarse de una forma más consistente en el gradiente de recursos (ver ejemplos de estrategias contrastadas en BECKAGE & CLARK, 2003).

En general, el déficit en la disponibilidad de agua no tuvo un efecto significativo sobre la biomasa de las plántulas, aunque entre las plántulas de *Q. suber* en condiciones de luz completa, sí se observó una menor biomasa para aquellas que dejaron de ser regadas a los 4 meses. Tal vez el uso de macetas relativamente grandes (más de 5 litros de volumen) en este experimento ha permitido que se almacene humedad suficiente para que las plantas sin regar no hayan sufrido un efecto fuerte de estrés hídrico (a los 6 meses) que le reduzca el crecimiento de una forma significativa.

La proporción de biomasa dedicada a raíz, con respecto a la biomasa de la parte aérea, mos-

tró diferencias entre las dos especies, así como entre los tratamientos de luz y de agua. A diferencia de la biomasa total, el factor más importante explicando las variaciones en esta asignación de recursos a raíces fue la luz (con un 23% de la varianza absorbida), seguido del agua (con un 10% de la varianza absorbida), y por último la especie de plántula que absorbió solamente un 3%. En general, al disminuir la disponibilidad de luz se observó una disminución de la proporción raíz/parte aérea; este efecto fue más acusado en el tratamiento de riego suprimido. En los tratamientos con luz completa, pero sin riego, la proporción de raíz/ parte aérea llegó a alcanzar un valor próximo a 2; es decir, la biomasa de raíz fue casi el doble que la de parte aérea. En cambio, en situaciones de riego continuado, la distribución de biomasa entre raíz y parte aérea estuvo más balanceada, con valores próximos a la unidad; aunque en condiciones de sombra fue aún menor.

Las técnicas de análisis del crecimiento nos permiten separar la componente morfológica (LAR) y la fisiológica (NAR) en la obtención de la tasa relativa de crecimiento (RGR) de la plántula (VILLAR et al., 2004). El análisis detallado de las variaciones en la asignación de la biomasa a raíces, tallos y hojas, en la superficie foliar y en su relación con la masa foliar (superficie foliar específica, SLA), y en el incremento de biomasa por unidad de superficie foliar, nos permitirá dilucidar las posibles causas de la variación entre las dos especies, así como de los efectos diferenciales de los tratamientos de luz y

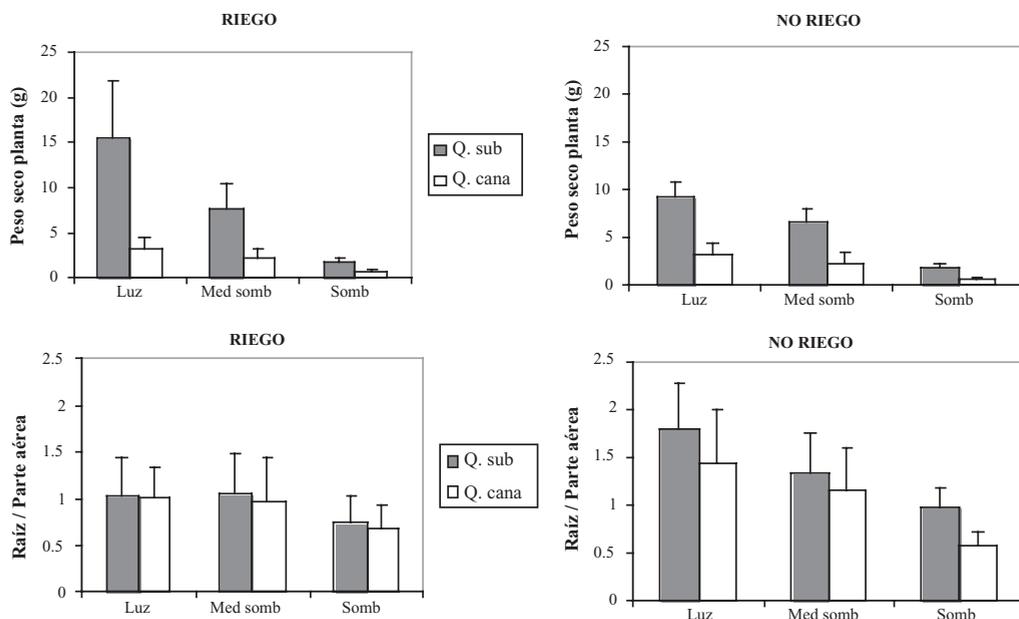


Figura 2. A y B. Diferencias en la biomasa (peso seco) de plántulas crecidas en invernadero, entre las dos especies *Q. suber* y *Q. canariensis*, y entre los tratamientos de luz (ver texto para los niveles de luz) y de agua (riego continuo y riego interrumpido después de 4 meses). C y D. Proporción de biomasa dedicada a raíz con respecto a la parte aérea para las dos especies, tres tratamientos de luz y dos niveles de agua

agua. Dada la ingente cantidad de datos generados por este experimento de crecimiento, su procesamiento aún está en curso y aquí se presentan resultados preliminares.

Por otra parte, las medidas de actividad ecofisiológica de las plántulas, en particular de fotosíntesis, ganancia de carbono, conductancia estomática, etc., nos permitirán explicar los procesos que determinan las diferencias de crecimiento, tanto en las condiciones controladas de invernadero, como en las condiciones naturales en el campo. En un estudio de campo, en condiciones similares al aquí descrito, se midieron tasas de fotosíntesis medias de $4,1 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ para las plántulas de *Q. suber*, sin que existieran diferencias significativas entre micrositos. Sin embargo, el punto de compensación a la luz (la cantidad de luz necesaria para equilibrar las pérdidas de carbono por respiración con las ganancias de carbono por fotosíntesis) fue bastante menor en el microsito de sombra densa (ca. $10 \mu\text{moles de fotones m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) que en el abierto o con sombra parcial (ca. $25 \mu\text{moles de fotones m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$). Las plántulas que han crecido con déficit de luz

estarían por tanto aclimatadas a la menor radiación (QUERO et al., 2005).

Agradecimientos

Este trabajo ha sido financiado por la CICYT al proyecto HETEROMED (REN2002-04041-C02). IMPR ha disfrutado de una beca FPU, y JLQ de una beca FPI. Gracias al Director-Conservador y al personal del Parque Natural Los Alcornocales, por las facilidades para el trabajo de campo; al personal técnico del invernadero de la Universidad de Córdoba por su asistencia. Esta investigación forma parte de las redes de ecología forestal REDBOME (en Andalucía) y GLOBIMED (en España).

BIBLIOGRAFÍA

BATTAGLIA, L.L.; FORÉ, S.A. & SHARITZ, R.; 2000. Seedling emergence, survival and size in relation to light and water availability in

- two bottomland hardwood species. *J. Ecol.* 88: 1041-1050.
- BECKAGE, B. & CLARK, J.S.; 2003. Seedling survival and growth of three forest tree species: the role of spatial heterogeneity. *Ecology* 84: 1849-1861.
- MARAÑÓN, T.; ZAMORA, R.; VILLAR, R.; ZAVALA, M.A.; QUERO, J.L.; PÉREZ-RAMOS, I.; MENDOZA, I. & CASTRO, J.; 2004. Regeneration of tree species and restoration under contrasted Mediterranean habitats: field and glasshouse experiments. *Int. J. Ecol. Environ. Sci.* 30: (en prensa).
- PÉREZ RAMOS, I.M.; DOMÍNGUEZ, M.T. Y MARAÑÓN, T.; 2004. Depredación de semillas de alcornoque (*Quercus suber*) y quejigo (*Q. canariensis*): una aproximación experimental. *Rev. Soc. Gadit. Hist. Nat.* 4: 177-182.
- QUERO, J.L.; MARAÑÓN, T. Y VILLAR, R.; 2005. Tasas de fotosíntesis en plántulas de alcornoque y roble en distintos micrositios. *Almoraima* (en prensa).
- SCHUPP, E.W.; 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *Am. J. Bot.* 82: 399-409.
- TORRES, E.; 2003. Experiencias sobre regeneración natural de alcornoque (*Quercus suber*). *Cuad. Soc. Esp. Cienc. For.* 15: 37-47.
- VILLAR, R.; RUÍZ-ROBLETO, J.; QUERO, J.L.; POORTER H.; VALLADARES, F.; MARAÑÓN, T.; 2004. Tasas de crecimiento en especies leñosas: aspectos funcionales e implicaciones ecológicas. En: F. Valladares (coord.), *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*: 191-227. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.