

EFFECTO DE LA LUZ Y LA SEQUÍA SOBRE LA ANATOMÍA FOLIAR DE PLANTAS DE ALCORNOQUE (*QUERCUS SUBER* L.)

Ismael Aranda², A. Aldea¹, Marta Pardos Míguez², J. Puértolas¹, M.D. Jiménez¹ y José Alberto Pardos Carrión¹

¹ ETSI Montes. UMP Madrid. 28040-MADRID (España). Correo electrónico: pardos@inia.es.

² INIA. Ap. Correos 8.111. 28080-MADRID (España). Correo electrónico: aranda@inia.es.

Resumen

Se estudió el efecto conjunto de la disponibilidad de luz y agua, a lo largo de dos ciclos de sequía, sobre la estructura y anatomía foliares en plantas de alcornoque (*Quercus suber* L.) cultivadas en vivero. Los brinzales se mantuvieron bajo la combinación de cuatro niveles de luz y dos contenidos hídricos en el suelo, con los tratamientos replicados en tres bloques. La densidad de flujo fotosintético (PPFD) bajo cada régimen lumínico fue T68: 66-70%, T50: 44-50%, T15: 13.5-16% y T5: 5-6%, respecto a pleno sol. La mitad de las plantas se regaron a capacidad de campo dos veces por semana (R+: 25-35% de humedad, medido con TDR), y la otra mitad se sometió a dos ciclos de sequía de 51 y 38 días, respectivamente (R-: sin riego, hasta alcanzar una humedad entre 7 y 10% al final del primer ciclo). Se observó una clara influencia de la luz sobre la estructura foliar, con una disminución significativa del área foliar específica (SLA) y un aumento del grosor de la lámina foliar (GL) con el progresivo incremento en los niveles relativos de PPFD. La disminución de SLA estuvo determinada por un mayor desarrollo del parénquima en empalizada (PE) y lagunar (PL), si bien éste aumentó en menor medida que el primero; lo que quedó confirmado por una relación negativa entre la densidad de la lámina y el SLA. El efecto del riego no fue estadísticamente significativo. En cuanto a la epidermis del haz y el envés, no se observó ningún patrón claro debido a las disponibilidades de luz o agua. Se discuten las posibles implicaciones ecológicas en los patrones anatómicos y estructurales foliares observados.

Palabras clave: Estructura foliar, Área foliar específica, Stress hídrico, Irradiancia relativa, Plasticidad fenotípica

INTRODUCCIÓN

La plasticidad fenotípica en respuesta a ambientes variables, resulta clave para entender las estrategias adaptativas de las especies forestales. En este contexto, la plasticidad marcaría el potencial de modificación de los caracteres funcionales y estructurales que definen el comportamiento de la planta ante un cambio en la disponibilidad de recursos como la luz o el agua.

Este potencial cabe pensar que sea elevado en organismos como las especies forestales, con largos ciclos vitales.

La luz es uno de los factores que en mayor medida condiciona los patrones de crecimiento y regeneración de las especies forestales (CANHAM, 1988; KOBE *et al.*, 1995). Su efecto sobre la modificación de variables fisiológicas claves como la capacidad fotosintética o la conductancia estomática al vapor de agua (BAZZAZ

& CARLSON, 1982), y morfológicas como la arquitectura de la planta (VALLADARES & PEARCY, 1998; VALLADARES et al., 2000) o la anatomía y estructura foliares (ASHTON et al., 1998; ARANDA et al., 2001), han sido objeto de numerosos estudios en los últimos 30 años.

El papel del agua como factor de selección, ha sido también el centro de atención de numerosos trabajos. En ocasiones, se ha llegado a considerar como objeto de estudio, la modificación de ciertos parámetros en respuesta a la sequía, que se pueden ver también alterados por un cambio en el ambiente lumínico. Esta visión unidimensional ha dado lugar a no considerar la posible interacción que se puede establecer entre ambos factores bajo condiciones naturales. Los brinzales en ocasiones deben de afrontar situaciones ambientales en las que la luz y la disponibilidad de agua se combinan de diversas formas (SACK & GRUBB, 2002). Un ejemplo, que en principio podría considerarse atípico aunque no infrecuente

bajo ambientes mediterráneos, es la concurrencia de situaciones de sequía bajo condiciones de sombra (GEBRE et al., 1998; TSCHAPLINSKI et al., 1998; VALLADARES & PEARCY, 2002). Esta cuestión es clave para entender el potencial de supervivencia de las especies forestales a largo plazo, en donde los dos factores se pueden combinar en una amplia casuística de condiciones ambientales.

Como ya se ha mencionado, entre los parámetros sujetos a modificación como consecuencia en un cambio en la disponibilidad de luz y/o agua, se observan cambios en la estructura y anatomía foliares. Estos cambios pueden ser básicos a la hora de interpretar la maximización de la fijación del carbono al condicionar los procesos de difusión y los gradientes tanto de CO₂ como de PPFd que se establecen dentro de las hojas (VOGELMANN, 1993; PARKHURST, 1994; SMITH et al., 1997; TERASHIMA et al., 2001). El presente trabajo pretende evaluar el efecto conjunto de la luz y la sequía

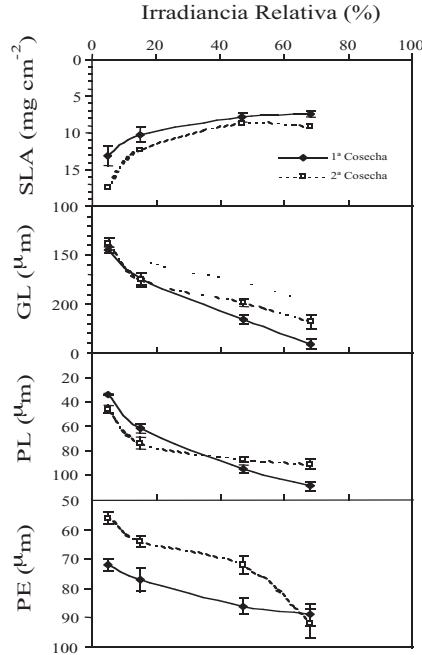


Figura 1. Respuesta del área foliar específica (SLA - $\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$), del grosor de la lámina (GL), parénquima lagunar (PL) y parénquima esponjoso (PE), para los distintos niveles de disponibilidad de luz (irradiancia relativa - % respecto a condiciones de completa exposición a la luz). Los puntos blancos y negros representan la primera y segunda cosecha respectivamente. Se consideraron conjuntamente los tratamientos de riego

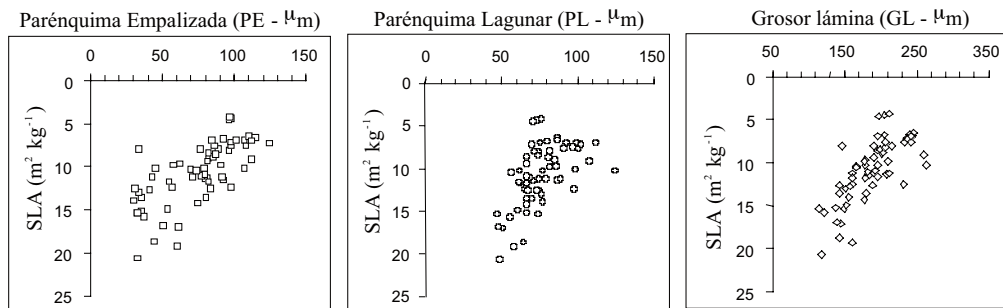


Figura 2. Modificaciones del área foliar específica ($SLA - m^2 kg^{-1}$) en función de los cambios en el grosor de la lámina ($GL - \mu m$), parénquima lagunar ($PL - \mu m$) y parénquima en empalizada ($PE - \mu m$)

sobre las características morfo-anatómicas en hojas de alcornoque. Es parte de un estudio más amplio en donde se evaluó el potencial de aclimatación de la especie, en términos funcionales y de morfología foliar, a niveles variables de ambos recursos.

MATERIAL Y MÉTODOS

En un experimento factorial se cultivaron plantas de alcornoque (*Quercus suber* L.) bajo dos niveles de disponibilidad hídrica (R+; R-), y cuatro de luz: T68, T50, T15 y T5, correspondiendo cada tratamiento a plantas crecidas bajo unas condiciones ambientales de un 68, 50, 15 y 5 % respecto a pleno sol. Las plantas se dispusieron en el invernadero en un diseño en bloques completos replicado tres veces. El experimento se prolongó desde finales de Mayo de 2002 en el que se sembraron las plantas, hasta

comienzos de Octubre en que se realizó la última cosecha.

Las plantas se sometieron a dos ciclos de sequía; el primero se prolongó desde la nascencia de las plantas hasta comienzos de Septiembre, y el segundo hasta mediados de Octubre. En cada cosecha se muestrearon cinco plantas por cada combinación de riego y tratamiento lumínico.

Al final de cada uno de los ciclos de sequía, se recogieron 2-3 hojas del tercio superior de la planta, se fijaron con FAA durante 24 horas, y se conservaron posteriormente en alcohol hasta realizar el estudio anatómico. En cada muestra foliar, se realizaron tres cortes con un microtomo de 5 μm , previo tratamiento del material vegetal con hipoclorito. Con la ayuda de un ocular micrométrico y un microscopio (x600), se midieron los espesores del parénquima en empalizada y lagunar, así como de la epidermis del haz y el envés.

Adicionalmente, se evaluó el área foliar específica (SLA) a partir de submuestras tomadas en la misma planta, y próximas al verticilo de las usadas para el estudio anatómico. Tras determinar el área foliar de una hoja por planta con un analizador de imágenes (Delta-T), se evaluó su peso seco después de mantener la muestra 48 horas en estufa. El SLA se calculó como el cociente entre la superficie foliar y el peso seco.

El análisis estadístico de los datos se abordó mediante un análisis de la varianza, considerando la cosecha, el tratamiento de riego y la luz como factores principales (Statgraphics 5.1).

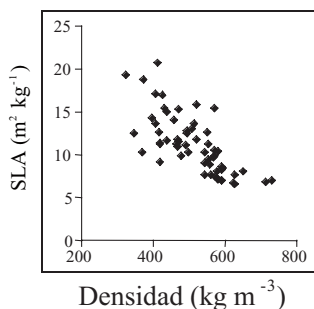


Figura 3. Relación entre la densidad foliar y el área foliar específica ($SLA - m^2 kg^{-1}$)

RESULTADOS

Todos los parámetros morfológicos estudiados mostraron un aumento con la disponibilidad de luz, salvo el SLA que presentó una tendencia opuesta ($P < 0.05$). No obstante, las mayores modificaciones en SLA, GL, PE y PP se produjeron entre los tratamientos T5 y T15 (figura 1). El valor de SLA disminuyó como consecuencia del incremento del grosor y la densidad de la lámina. Ambas variables fueron máximas en las hojas de las plantas crecidas en T68. No obstante se observó cierta tendencia a la estabilización de SLA entre los tratamientos T50 y T68. El riego no mostró un efecto significativo sobre la morfología foliar.

La disminución en SLA se produjo como consecuencia de un aumento en el grosor de la lámina (Figura 2), y en la densidad foliar (Figura 3). El aumento del grosor de la lámina es consecuencia de un mayor desarrollo tanto de PE como de PL a medida que SLA disminuye (figura 2). Sin embargo, se observó una tendencia hacia un mayor aumento del PE con la disminución del SLA, aspecto que estuvo en parte confirmado por una correlación negativa entre SLA y la relación PE/PL ($r^2 = -0.42$, $P < 0.009$; correlación - *Pearson product moment*). No hubo una tendencia clara en el grado de desarrollo de la epidermis del haz y el envés, ni en relación con el ambiente lumínico ni con la disponibilidad de agua.

DISCUSIÓN

Los mayores cambios en la morfología foliar del alcornoque se observaron entre las plantas crecidas bajo un 5 % de luz, y las sometidas a un 15 %. En los tratamientos de mayor irradiancia relativa (T68 y T50), si bien SLA disminuyó, se observó una tendencia a la saturación tanto de SLA como de las variables anatómicas que explican su variación (grosor de lámina foliar y distintos tejidos). La disminución de SLA con la luz se debió a un incremento en el grosor total de la lámina y a su densidad; en este último caso como consecuencia de un mayor desarrollo del PE que del PL con el aumento de la luz. La disponibilidad hídrica no tuvo ningún efecto sobre

las modificaciones anatómicas, tal vez como consecuencia de haberse aplicado unos niveles moderados de estrés hídrico.

Estos resultados, se ajustarían a los obtenidos previamente en el estudio de las tasas de intercambio gaseoso, en donde la plasticidad fenotípica mostrada por el alcornoque tuvo su mayor expresión en el rango inferior de irradiancias (datos no mostrados). La modificación en la anatomía foliar en respuesta a la luz debe llegar a un compromiso en donde la planta obtenga el máximo beneficio en términos de aumento en la capacidad de fijar carbono por unidad de superficie hasta unos determinados umbrales de luz (GIVNISH, 1988). Sobre pasado dicho umbral, los costes metabólicos y las limitaciones a la difusión del CO_2 a través de las fases líquida y gaseosa de la hoja asociados con un crecimiento bajo mayores niveles de luz (SYVERTSEN et al., 1995; TERASHIMA et al., 2001), limitarían una nueva disminución de SLA. De los resultados obtenidos, puede concluirse que el alcornoque muestra su máximo potencial de plasticidad fenotípica frente a la luz en la morfología y anatomía foliares, hasta niveles de irradiancia del 50 % respecto a condiciones de crecimiento a pleno sol.

Agradecimientos

Este trabajo se realizó en el marco del proyecto (AGL2000-1545) financiado por el Ministerio de Educación y Ciencia.

BIBLIOGRAFÍA

- ARANDA, I.; BERGASA, L.F.; GIL, L. & PARDOS, J.A.; 2001. Effects of relative irradiance on the leaf structure of *Fagus sylvatica* L. seedlings planted in the understory of a *Pinus sylvestris* L. stand after thinning. *Ann. For. Sci.* 58: 673-680.
- ASHTON, P.M.S.; OLANDER, L.P.; BERLYN, G.P.; THADANI, R. & CAMERON, I.R.; 1998. Changes in leaf structure in relation to crown position and tree size of *Betula papyrifera* within fir-origin stands of interior cedar-hemlock. *Can. J. Bot.* 76: 1180-1187.

- BAZZAZ, F.A. & CARLSON, R.W.; 1982. Photosynthetic acclimation to variability in the light environment of early and late successional plants. *Oecologia* 54: 313-316.
- CANHAM, C.D.; 1988. Growth and canopy architecture of shade-tolerant trees: response to canopy gaps. *Ecology* 69: 786-795.
- GEBRE, G.M.; TSCHAPLINSKI, T.J. & SHIRSHAC, T.L.; 1998. Water relations of several hardwood species in response to throughfall manipulation in an upland oak forest during a wet year. *Tree Physiol.* 18: 299-305.
- KOBE, R.K.; PACALA, S.W.; SILANDER, J.A. JR & CANHAM, C.D.; 1995. Juvenile tree survivorship as a component of shade tolerance. *Ecol. Appl.* 5: 517-532.
- PARKHURST, D.F.; 1994. Diffusion of CO₂ and other gases in leaves. *New Phytol.* 126: 449-479.
- SACK, L. & GRUBB, P.J.; 2002. The combined impacts of deep shade and drought on the growth and biomass allocation of shade-tolerant woody seedlings. *Oecologia* 131: 175-185.
- SMITH, W.K.; VOGELMANN, T.C.; DELUCIA, E.H.; BELL, D.L. & SHEPHERD, K.A.; 1997. Leaf form and photosynthesis. Do leaf structure and orientation interact to regulate internal light and carbon dioxide? *BioScience* 47: 785-792.
- SYVERTSEN, J.P.; LLOYD, J.; MCCONCHIE, C.; KRIEDEMANN, P.E. & FARQUHAR, G.D.; 1995. On the relationship between leaf anatomy and CO₂ diffusion through the mesophyll of hypostomatous leaves. *Plant Cell Environ.* 18: 149-157.
- TERASHIMA, I.; MIYAZAWA, S.-I. & HANBA, Y.T.; 2001. Why are sun leaves thicker than shade leaves? - Consideration based on analyses of CO₂ diffusion in the leaf. *J. Plant Res.* 114: 93-105.
- TSCHAPLINSKI, T.J.; GEBRE, G.M. & SHIRSHAC, V.; 1998. Osmotic potential of several hardwood species as affected by manipulation of throughfall precipitation in an upland oak forest during a dry year. *Tree Physiol.* 18: 291-298.
- VALLADARES, F. & PEARCY, R.; 2002. Drought can be more critical in the shade than in the sun: a field study of carbon gain and photo-inhibition in a Californian shrub during a dry El Niño year. *Plant Cell Environ.* 25: 749-759.
- VALLADARES, F. & PEARCY, R.W.; 1998. The functional ecology of shoot architecture in sun and shade plants of *Heteromeles arbutifolia* M. Roem, a California chaparral shrub. *Oecologia* 114: 1-10.
- VALLADARES, F.; WRIGHT, S.L.; LASSO, E.; KITAJIMA, K. & PEARCY, R.W.; 2000. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest. *Ecology* 81: 1925-1936.
- VOGELMANN, T.C.; 1993. Plant tissue optics. *Ann. Rev. Plant Physiol. Mol. Biol.* 44: 231-251.