

VARIACIÓN POBLACIONAL Y FAMILIAR DE LA RESPUESTA DE *PINUS PINASTER* AL ESTRÉS HÍDRICO

Leyre Corcuera Vega*, Eustaquio Gil-Pelegrín y Eduardo Notivol Paíno

Unidad de Recursos Forestales. Centro de Investigación y Tecnología Agroalimentaria CITA. Avda. de Montañana 930. 50059-ZARAGOZA (España). *Correo electrónico: lcorcuera@aragon.es

Resumen

La tolerancia a la sequía de las plantas depende de muchos factores, entre ellos el desarrollo radical, la capacidad del xilema para el transporte de agua y la regulación estomática. Algunos de estos factores condicionan la conductividad hidráulica de las plantas, parámetro que ha sido relacionado con las tasas de crecimiento y la habilidad para competir en un determinado ambiente. La distribución geográfica de *Pinus pinaster* Ait. abarca un amplio rango de condiciones climáticas. Se ha estudiado la variación en la conductividad hidráulica de 25 progenies de polinización abierta de 5 poblaciones de *Pinus pinaster* procedentes de masas naturales, a lo largo de un gradiente de precipitación que comprende Francia, España y Marruecos. Para explicar las diferencias encontradas en las propiedades hidráulicas se analizó el efecto de la morfología del sistema radical y los patrones de asignación de carbono. Las medidas se realizaron en plántulas cultivadas en condiciones controladas de invernadero y sometidas a dos tratamientos: riego y sequía prolongada. Se discute la variación a nivel poblacional y familiar.

Palabras clave: *Conductividad hidráulica, Morfología, Sistema radical, Patrones de asignación de carbono*

INTRODUCCIÓN

El estudio de las adaptaciones fisiológicas de poblaciones de *Pinus pinaster* al estrés hídrico es importante debido a su posible aplicación en los programas de mejora genética y uso de material forestal de reproducción y procedencias. Las diferencias genéticas obtenidas en plántulas en caracteres fisiológicos relacionados con la resistencia al estrés hídrico podrían permitir la selección temprana de procedencias y familias.

La absorción de agua del suelo depende en gran parte de la morfología de las raíces (FITTER et al., 1991). Su transporte dentro de la planta depende, además de la humedad del suelo, de la demanda evaporativa de la atmósfera y de la

regulación estomática, de la conductividad hidráulica en la planta desde el suelo hasta las hojas (GIL-PELEGRÍN et al., 2005). El desarrollo y la morfología de las raíces son aspectos importantes del crecimiento de la plántula. El diámetro, longitud y número de ápices del sistema radical influyen en la capacidad de transporte de agua. Se ha encontrado variación intraespecífica en la morfología del sistema radical de plántulas que crecieron con abundancia de agua en especies de hábitats de baja y alta precipitación (NICOTRA et al., 2000). Sin embargo, en la conductividad hidráulica, TOGNETTI et al. (1997) no observaron diferencias en plántulas de seis poblaciones de *Pinus halepensis* representativas del rango geográfico de la especie, tanto en el

tratamiento de sequía como en el control. En familias de *Pinus contorta*, las diferencias en la conductividad hidráulica se relacionaron positivamente con el crecimiento y permitieron una selección simultánea de resistencia a la sequía y productividad (WANG et al., 2003).

En este trabajo se estudió la variabilidad en la conductividad hidráulica, asignación de carbono y morfología del sistema radical en plántulas de *Pinus pinaster* de 1 savia que crecieron en dos regímenes de humedad diferentes. Las semillas se obtuvieron de masas naturales localizadas a lo largo de un gradiente climático a través del Sur de Francia, España y Marruecos. Aunque se han medido parámetros relacionados con la absorción y transporte de agua en masas de *Pinus pinaster* (MARTÍNEZ-VILALTA & PIÑOL, 2002; DELZON et al., 2004), hasta la fecha no tenemos constancia de la existencia de estudios de morfología del sistema radical o de conductividad hidráulica de *Pinus pinaster* a nivel poblacional y familiar.

MATERIAL Y METODOS

Lugar de estudio y material vegetal

Se cultivaron las progenies de polinización abierta de 5 procedencias de *Pinus pinaster* de un transecto norte-sur de la distribución natural de la especie. La identificación de las poblaciones, según su región de procedencia son: Arenas

(A) y Coca (C), centro de España; Oria (O) sureste de España; Tamrabta (T), Marruecos; San Cipriano (S), norte de España. Su localización, suelos y datos climáticos aparecen en la tabla 1. Las plántulas crecieron en invernadero (CITA, Zaragoza) bajo condiciones uniformes de nutrición e iluminación, sin restricciones de agua. Los contenedores, alvéolos móviles con sistemas de autorrepicado y antiespiralización de 305 cc, se llenaron con un sustrato enriquecido, una mezcla de turbas que incorporaban todos los fertilizantes necesarios para el desarrollo, pH 5,5-6,5. El diseño experimental original fue un alfa látice de 2 repeticiones, 5 bloques incompletos, con 5 unidades experimentales por bloque y 5 plantas por unidad experimental. En cada tratamiento (sequía/control) se incluyeron 5 poblaciones y 5 familias, lo que hizo un total de 250 plantas. Las plántulas de 9 meses se regaron hasta capacidad de campo. Una repetición se mantuvo sin limitación de agua regando cada 2 días (tratamiento control) y a otra se le aplicó una restricción total de agua (tratamiento sequía). La superficie del sustrato se cubrió con perlita para minimizar la evaporación de agua y prolongar la sequía. El tratamiento de sequía comenzó a principios de septiembre y se mantuvo durante dos meses hasta que las plantas alcanzaron un potencial hídrico antes del amanecer de -3 MPa, medido con una cámara de presión Scholander. Posteriormente fueron rehidratadas.

	A	C	O	T	S
Localidad	Arenas de San Pedro (Avila)	Coca (Segovia)	Oria (Almería)	Tamrabta (Marruecos)	San Cipriano (Pontevedra)
Latitud (N)	40° 30'	41° 14'	37° 30'	33° 20'	42° 07'
Longitud (W)	4° 24'	3° 30'	2° 20'	5° 00'?	8° 22'
Elevación (m)	800-1200	810	1200-1400	1750	364
P (mm)	692	434	351	850	1334
T (°C)	14,6	12,0	14,4	20,5	12,4
TM (°C)	34,2	31,0	30,0	29,1	25,9
Tm (°C)	0,3	-2,3	3,0	1,2	1,8
Substrato	silíceo	silíceo	calizo	arenisca	silíceo
Textura	arenoso	arenoso	franco, franco-arenoso		franco bastante arenoso

Tabla 1. Localización, datos climáticos y edáficos de las procedencias. P: precipitación anual media (mm); T: temperatura anual media (°C); TM: media de las temperaturas máximas del mes con temperatura media más alta (°C); Tm: media de las temperaturas mínimas del mes con temperatura media más baja (°C)

Conductividad hidráulica total

La conductividad hidráulica total, desde el suelo hasta las hojas, se estimó con el método de flujo evaporativo en las 250 plantas (5 poblaciones, 5 familias por población, 5 plantas por familia, 2 tratamientos). Debido a un error metodológico, se eliminó 1 familia de 3 poblaciones posteriormente, por lo que se presentan los resultados de 5 familias en 2 poblaciones y 4 familias en 3 poblaciones. Las plántulas fueron regadas hasta capacidad de campo el día anterior a la realización de las medidas. Los contenedores se cubrieron con film plástico para evitar pérdidas de agua por evaporación del suelo y se pesaron con balanza digital con precisión de 0,001 mg. La parte aérea se iluminó con una lámpara halógena de 1500 W que produjo 864 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ de radiación fotosintéticamente activa (PAR) y 33°C de temperatura ambiente a nivel de las acículas. Las plántulas permanecieron en estas condiciones durante dos horas, posteriormente se pesaron y cortaron para la obtención del potencial hídrico con una cámara de presión Scholander. La conductividad hidráulica del recorrido suelo-raíz-tallo-hojas se determinó con la expresión $Kh = E/\Delta\psi$ ($\text{Kg}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$), donde $\Delta\psi$ es la diferencia entre el potencial hídrico del suelo (0, al encontrarse a capacidad de campo) y el potencial hídrico de la planta y E es la cantidad de agua perdida por transpiración en el momento en que el potencial hídrico fue determinado.

Alocación de biomasa

Se secaron las acículas, tallos y raíces en estufa a 70°C durante 72 h para obtener el peso seco de acículas (LDW), tallos (SDW) y raíces (RDW). Los ratios de peso seco de acículas, tallos y raíces se estimaron como $\text{LWR} = \text{LDW}/\text{peso seco total}$, $\text{SWR} = \text{SDW}/\text{peso seco total}$ y $\text{RWR} = \text{RDW}/\text{peso seco total}$, respectivamente.

Morfología del sistema radical

Se separó cuidadosamente la turba de las raíces con agua. El sistema radical se extendió entre 2 superficies de cristal evitando el solapamiento de las raíces laterales. Con una cámara digital acoplada a un trípode se tomaron imágenes bidimensionales que se analizaron mediante un procesador de análisis de imágenes digitali-

zado para la obtención de parámetros como la superficie absorbente total de raíces (SUP, cm^2).

Análisis estadístico

Se realizaron análisis de la varianza (ANOVA) y tests de separación de medias ajustadas Tukey-Kramer. En la variable Kh se realizó una transformación logarítmica para normalizar los datos.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Las diferencias de Kh en los dos tratamientos control/sequía fueron muy significativas (Tabla 2) (TOGNETTI et al., 1997). Todas las poblaciones disminuyeron su conductividad tras la sequía, excepto la población del extremo sur latitudinal, T, que mostró una alta resistencia al estrés hídrico (Figura 1). Esta reducción de Kh varía entre 3 (A) y 1,5 veces (S) (resultados no mostrados). Dentro de las poblaciones más continentales, A y C, todas sus familias muestran una reducción de Kh con la sequía. Los parámetros relacionados con la arquitectura hidráulica, y otros factores como el cierre de estomas, que confieren resistencia al estrés hídrico, no fueron suficientes para prevenir el desarrollo de tensiones muy negativas en el sistema conductor. Los valores de potencial hídricos alcanzados durante el experimento fueron lo suficientemente bajos como para causar unos altos niveles de cavitación en el xilema de *P. pinaster* (MARTÍNEZ-VILALTA & PIÑOL, 2002). Por el contrario, el número de familias en las que la conductividad no disminuye después de haber sido sometidas a un estrés hídrico elevado es de 4 en T y 3 en O, las poblaciones de climas más xéricos, y de 2 en S, la población de clima más méxico. Esto permitirá definir estrategias de mejora. Aunque dentro del tratamiento sequía las poblaciones no mostraron diferencias en la conductividad hidráulica, sí que las presentaron en el tratamiento control, destacando A por su Kh más alta (valores menos negativos) y T, O y S por su similar y más baja conductividad. En estudios previos no hubo diferencias significativas entre poblaciones con aporte de agua (TOGNETTI et al., 1997) y las diferencias en la conductividad hidráulica a nivel poblacional no fueron consis-

tentes con el gradiente climático de la especie (SHUMWAY et al., 1991).

No hubo diferencias según los tratamientos aplicados en el crecimiento ni en los patrones de alocaación de biomasa. Probablemente debido al fotoperiodo, las plantas habían cesado el crecimiento vegetativo cuando se inició el experimento a principios de septiembre (Tabla 2). Sin embargo, las diferencias entre poblaciones y familias, considerando ambos tratamientos juntos, fueron altamente significativas. Las poblaciones más meridionales, O y T, mostraron los ratios más pequeños de peso seco de hoja y tallo y la población más septentrional, T, el mayor ratio (Figura 2). Por el contrario, O y T presentaron la mayor asignación de carbono al sistema radical y S la menor. CREGG & ZHANG (2001) también encontraron una mayor asignación de carbono a las raíces en las procedencias de *P. sylvestris* de climas más áridos. La

mayor asignación de biomasa al sistema radical en detrimento del tallo y hojas en los climas áridos permite disminuir las tasas de transpiración y aumentar la superficie de suelo explorada. Este factor probablemente ha contribuido a la disminución de la formación de embolia y cavitación de estas dos poblaciones. La mayor alocaación a las raíces en las 4 familias resistentes de la población T y las 3 de O lo constatan. Sin embargo, en la población de S, las 2 familias resistentes a la sequía destinan muchos más recursos de carbono a la parte aérea que a la subterránea. Por tanto, son otros parámetros los que les confieren resistencia, como podrían ser diferencias anatómicas y estructurales. Las poblaciones del interior, A y C, presentaron ratios de raíz y hojas intermedios y similares en valor absoluto. WANG et al. (2003) no observaron una relación entre la resistencia a la cavitación y la partición de biomasa entre parte aérea y subte-

	Kh	LWR	SWR	RWR	SUP
Tratamiento	***	n.s.	n.s.	n.s.	***
Población	n.s.	***	***	***	***
Pob x tratamiento	**	n.s.	***	n.s.	*
Familia (Pob)	***	***	***	***	***
Fam (Pob x Stat)	**	n.s.	n.s.	n.s.	**

Tabla 2. Tabla ANOVA de las variables: conductividad hidráulica total (Kh), ratios de peso seco de hojas (LWR), tallos (SWR) y raíces (RWR), y superficie absorbente total de raíces (SUP). Nivel de significación: *** $P < 0.01$, ** $0.01 < P < 0.05$, * $0.05 < P < 0.1$, ns $P > 0.1$

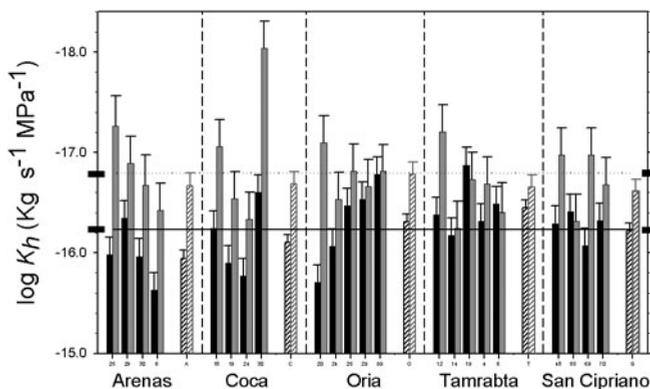


Figura 1. Logaritmo de la conductividad hidráulica teórica total, K_h ($\text{Kg.s}^{-1}.\text{m}^{-2}$) en distintas familias y poblaciones de *P. pinaster* cultivadas bajo dos regímenes hídricos. Media familiar \pm error estándar (s.e.) en el tratamiento control (barras negras) y de sequía (barras grises). Media poblacional \pm s.e. en el tratamiento control (barras con rayas negras) y de sequía (barras con rayas grises). Media de todos los individuos en el tratamiento control (línea continua) y de sequía (línea de puntos) y errores estándar (rectángulos negros)

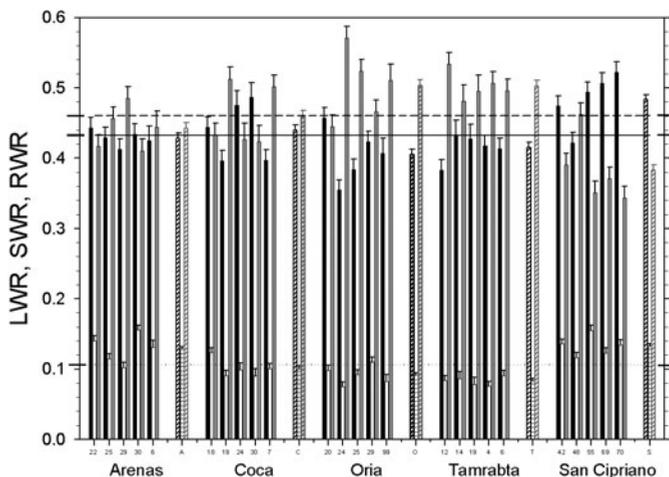


Figura 2. Media familiar del ratio de peso seco foliar (LWR, barras negras), de tallo (SWR, barras blancas) y de raíces (RWR, barras grises). Media poblacional del ratio de peso seco foliar (barras con rayas diagonales negras), de tallo (barras con rayas horizontales negras) y de raíces (barras con rayas diagonales grises). Media de todos los individuos en el tratamiento control (línea continua) y de sequía (línea de puntos) y errores estándar (rectángulos negros)

ránea en poblaciones de *Pinus contorta*. No obstante sus resultados deberían tomarse con precaución ya que se obtuvieron diferencias significativas entre tratamientos y poblaciones en la biomasa total y sin embargo, no hubo diferencias en la biomasa asignada a las raíces, debido probablemente al pequeño tamaño de los contenedores.

La superficie absorbente total del sistema radical mostró diferencias significativas entre tratamientos, poblaciones y familias (Tabla 2). Las poblaciones de climas áridos O y T no disminuyen la superficie de raíces con la sequía (Figura 3). Esta capacidad de continuar asignando recursos a las raíces incluso en condiciones

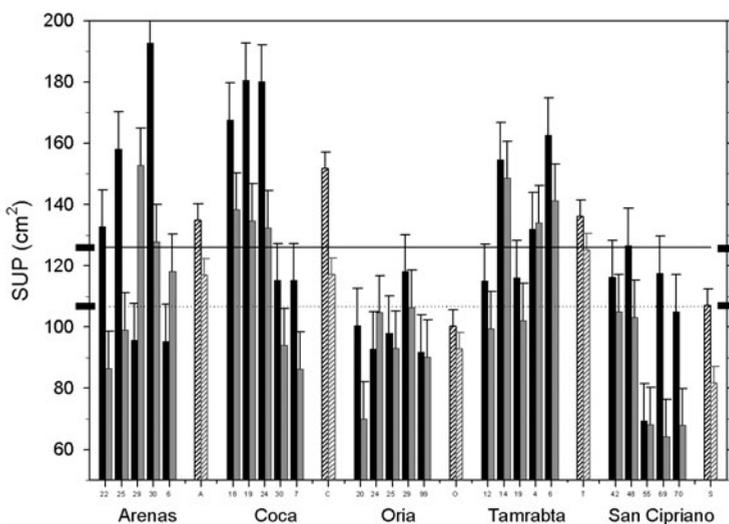


Figura 3. Superficie absorbente total de raíces (SUP, cm²). Barras y errores estándar como en figura 1

extremas de sequía ha podido ser otro de los factores contribuyentes a su resistencia al estrés hídrico. Lo contrario ocurre con el resto de poblaciones. Esta reducción es mayor en la población del interior C, lo que muestra su plasticidad debido a las condiciones climáticas extremas bajo las que crece.

BIBLIOGRAFÍA

- CREGG, B.M. & ZHANG, J.W.; 2001. Physiology and morphology of *Pinus sylvestris* seedlings from diverse sources under cyclic drought stress. *Forest Ecol. Manage.* 154(1-2): 131-139.
- DELZON, S.; SARTORE, M.; BURLETT, R.; DEWAR, R. & LOUSTAU, D.; 2004. Hydraulic responses to height growth in maritime pine trees. *Plant Cell Environ.* 27(9): 1077-1087.
- FITTER, A.H.; STICKLAND, T.R.; HARVEY, M.L. & WILSON, G.W.; 1991. Architectural analysis of plant root systems 1. Architectural correlates of exploitation efficiency. *New Phytol.* 118: 375-382.
- GIL-PELEGRÍN, E.; ARANDA, I.; PEGUERO-PINA, J.J. & VILAGROSA, A.; 2005. El continuo suelo-planta-atmósfera como un modelo integrador de la ecofisiología forestal. *Inv. Agrar.: Sist. Rec. For.* 13(3): 358-370.
- MARTINEZ-VILALTA, J. & PINOL, J.; 2002. Drought-induced mortality and hydraulic architecture in pine populations of the NE Iberian Peninsula. *Forest Ecol. Manage.* 161(1-3): 247-256.
- NICOTRA, A.B.; BABICKA, N. & WESTOBY, M.; 2002. Seedling root anatomy and morphology: an examination of ecological differentiation with rainfall using phylogenetically independent contrasts. *Oecologia* 130(1): 136-145.
- SHUMWAY, D.L.; STEINER, K.C. & ABRAMS, M.D.; 1991. Effects of drought stress on hydraulic architecture of seedlings from five populations of green ash. *Can. J. Bot.* 69: 2158-2164.
- TOGNETTI, R.; MICHELOZZI, M. & GIOVANNELLI, A.; 1997. Geographical variation in water relations, hydraulic architecture and terpene composition of Aleppo pine seedlings from Italian provenances. *Tree Physiol.* 17(4): 241-250.
- WANG, T.L.; AITKEN, S.N. & KAVANAGH, K.L.; 2003. Selection for improved growth and wood quality in lodgepole pine: effects on phenology, hydraulic architecture and growth of seedlings. *Trees* 17(3): 269-277.