

# COMPETENCIA POR LOS RECURSOS EDÁFICOS ENTRE ESTRATOS VEGETALES (ÁRBOL-PASTO-MATORRAL): IMPLICACIONES PARA EL FUNCIONAMIENTO Y PRODUCTIVIDAD DE DEHESAS DE *QUERCUS ILEX*

Gerardo Moreno Marcos\*, Víctor Rolo Romero y María Lourdes López-Díaz

Grupo Investigación Forestal. Universidad de Extremadura. 10600-PLASENCIA (España). \*Correo electrónico: gmoreno@unex.es

## Resumen

El matorral se está extendiendo en numerosos sistemas silvopastorales debido fundamentalmente al abandono del pastoreo. En sistemas como la dehesa, donde la persistencia del estrato arbóreo está comprometida por el ganado, el matorral puede favorecer la regeneración natural del arbolado. En este estudio analizamos los efectos de 2 especies de matorral, *Cistus ladanifer* y *Retama sphaerocarpa*, sobre el funcionamiento y productividad de la dehesa. Se ha caracterizado el sistema radicular de la encina, el pasto y las 2 especies arbustivas, el efecto de cada uno de ellos en la disponibilidad de agua y nutrientes en el suelo, y la productividad de los estratos herbáceos y arbóreos en dehesas de la provincia de Cáceres. Los resultados muestran que tanto la jara, con sistema radicular superficial, como la retama, con sistema radicular profundo, reducen significativamente la densidad de raíces de pasto y en menor medida del árbol. La jara reduce la humedad del suelo y el contenido de N, afectando negativamente a la productividad del pasto y del arbolado. En cambio la retama, incrementa la humedad de suelo y la disponibilidad de N, y aunque reduce el P disponible, favorece la productividad del pasto y es neutra para la productividad del arbolado.

Palabras clave: *Bellota*, *Cistus*, *Humedad edáfica*, *Matorralización*, *Pasto*, *Retama*

## INTRODUCCIÓN

En los ambientes semiáridos la disponibilidad de agua y nutrientes configuran los sistemas vegetales y controlan su actividad fotosintética y productividad, aunque las interacciones intra e interespecíficas (competencia vs facilitación) pueden ser igualmente importantes para la composición de las comunidades vegetales (BROOKER, 2006). Concretamente las interacciones por los recursos edáficos son fundamentales en los sistemas silvopastorales de baja densidad

arbórea. Diversos trabajos han mostrado la mejora del estado nutricional, la actividad fotosintética y la productividad con la disminución de la densidad arbórea en las dehesas ibéricas (GOUVEIA & FREITAS, 2008; JOFFRE et al., 1999; MORENO Y CUBERA, 2008).

La sostenibilidad del sistema dehesa ha sido denunciada por numerosos autores en las últimas décadas, recomendando la presencia de un estrato arbustivo para asegurar la regeneración del arbolado, y así la persistencia del sistema (RAMÍREZ & DÍAZ, 2008). Por tanto, estudios que

clarifiquen el papel del matorral en el funcionamiento de la dehesa, y sistemas sabanoides similares, son necesarios. El hecho de que muchos ambientes pastorales están experimentando un rápido proceso de matorralización en las últimas décadas también justifica la necesidad de estos estudios. El objetivo del presente trabajo es dilucidar el papel del matorral en el funcionamiento y productividad de la dehesa, considerando la dinámica y el uso competitivo de los recursos edáficos. Se sintetizan resultados recientemente publicados en congresos y revistas científicas sobre la productividad de los diferentes componentes del sistema (pasto, bellota y ramón) y la regeneración de la encina, explicados mediante la caracterización de la variabilidad de la humedad edáfica, nutrientes disponibles y perfiles radiculares de diferentes microhábitats de la dehesa (pasto, árbol, jara y retama).

## MATERIAL Y MÉTODOS

El estudio se realizó en 40 dehesas del Norte de Extremadura (40°01'N, 06°05'W), con clima estacional tipo mediterráneo (valores medios anuales de precipitación y temperatura de 568 mm·año<sup>-1</sup> y 15.7°C). Los suelos son Cambisoles Dúricos, moderadamente profundos (80 – 150 cm) y con pH ácido (5,0-5,5). La vegetación es típicamente de dehesas de encinas dispersas (*Quercus ilex* subsp *ballota*, 10 a 40 árboles ha<sup>-1</sup>) con pastos anuales naturales, con zonas colonizadas con matorral formando un patrón espacial en mosaico.

En cada finca se seleccionó un par de parcelas adyacentes, una con presencia de matorral (parcela matorralizada) y la adyacente sin este estrato vegetal (parcela control). De las parcelas matorralizadas, 20 presentaban *Cistus ladanifer* (formaciones densas con sistema radicular profundo) y las otras 20 *Retama sphaerocarpa* (formaciones de baja densidad con sistema radicular profundo). En las parcelas control se definieron dos hábitats, (i) pasto, lejos de los árboles (> 20 m de la copa), y (ii) árbol, bajo la copa de las encinas. En las parcelas matorralizadas se definieron otros dos hábitats, (iii) matorral, lejos de los árboles, y (iv) árbol+matorral, bajo la copa de las encinas.

El sistema radicular se cuantificó mediante la extracción de cilindros de suelo (Ø 10 cm) en 6 dehesas (tres con *Cistus* y tres con *Retama*). En cada dehesa se extrajeron tres cilindros por hábitat durante la primavera de 2008, siguiendo la metodología descrita por MORENO et al. (2005). La profundidad de los cilindros fue de 150 cm en las dehesas con *Cistus* y de 300 cm en las de *Retama* (ROLO et al., 2009).

La disponibilidad de nutrientes (NH<sub>4</sub><sup>+</sup>, NO<sub>3</sub><sup>-</sup>, Ca, K y Mg) se determinó mediante resinas de intercambio iónico (PRS<sup>TM</sup>-probes; Western Ag Innovations Inc, Canada). Las resinas fueron instaladas durante 40 días en la primavera de 2009 en 16 dehesas (8 por tipo matorral), con cuatro réplicas por dehesa y hábitat. Cada réplica consistió en un par de resinas (aniónico y catiónico) instalada a 0-10 cm y otro a 10-20 cm de profundidad (ROLO et al., 2011a).

La humedad del suelo se midió mensualmente de abril '09 a marzo '11 en los cuatro hábitats de dos dehesas (una de jara y otra de retama) en tubos de acceso (PVC, 8 cm Ø) en intervalos de 10 cm hasta 260 cm de profundidad (sólo 160 cm en la finca con jara). Las lecturas se realizaron con la sonda Diviner 2000 (Sentek, Australia) en cuatro tubos por fincas y hábitat (MORENO Y ROLO, 2011). En ocho fincas (cuatro por tipo de matorral) y ocho árboles por finca (cuatro por parcela) se midió el potencial hídrico, la actividad fotosintética y la eficiencia fotoquímica de las hojas de encina (ROLO & MORENO, 2011b).

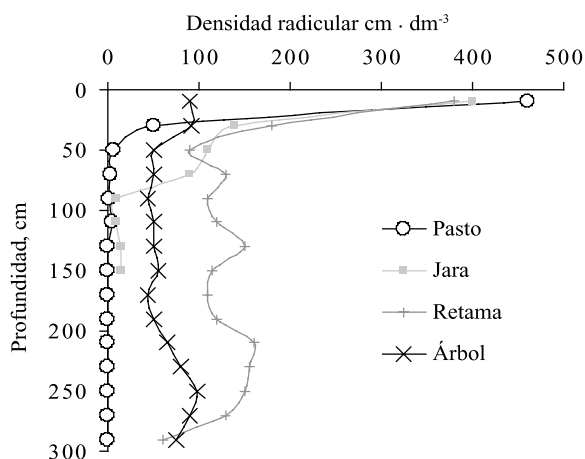
En 20 fincas (10 por tipo matorral) se midió la producción de bellotas en 20 encinas por finca (10 en parcela matorralizada y 10 control). Se recolectaron las bellotas y cúpulas de cuatro cuadrados de 50 x 50 cm bajo la copa de cada árbol en diciembre 2007, 2008 y 2009. La producción de bellotas se cuantificó multiplicando el nº de cúpulas por el peso medio de las bellotas de cada árbol (RIVEST et al., 2011). En los mismos años se midió en julio la elongación anual de brotes de 12 encinas (seis por parcela) en 30 fincas (15 por tipo de matorral). En cada árbol se midió la longitud de 40 brotes del año y se recolectaron sus hojas. Una muestra de hojas por árbol se disolvió (digestión con H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>/H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>) para el posterior análisis del N (Método Kjeldhal) y P, Ca, K y Mg (ICP-Plasma) (ROLO et al., 2011a).

La producción de pastos se midió cortando el pasto (primavera y otoño 2007-2010) en cuadrados de 50 x 50 cm dentro de jaulas de exclusión (1 x 1 m de base x 0,5 m de altura). Se midió en seis fincas (tres por tipo de finca) y en tres hábitats (pasto, árbol y matorral) con cuatro réplicas por finca y hábitat (144 jaulas; RIVEST *et al.*, 2011). El contenido de N, P, Ca, K y Mg se analizó con los métodos indicados para las hojas de encina.

La emergencia de plántulas, su supervivencia y la abundancia de brinzales pequeños (<30 cm altura) y grandes (>30 cm) se cuantificó mediante conteo en transectos realizados en 40 fincas (20 por tipo de matorral) durante las primaveras y otoño de 2007 y 2008. En cada finca se realizaron dos transectos (uno por parcela) de 300 x 2 m (MORENO *et al.*, 2009).

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

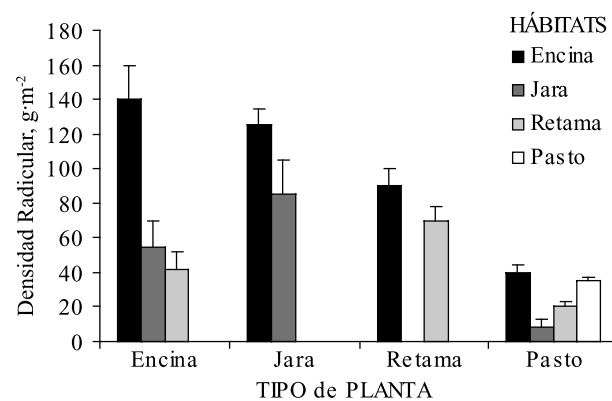
El sistema radicular del pasto, jara y retama decrece exponencialmente desde la superficie hasta los 50, 100 y 300 cm de profundidad, respectivamente. El árbol presenta, con sistema radicular más profundo, presenta escasas raíces en las capas superficiales del suelo (Figura 1a). La presencia de la encina incrementa significativamente la densidad de raíces de pasto, jara y retama, mientras que estos dos últimos reducen significativamente de la densidad de raíces del pasto y de la encina, especialmente la jara (Figura 1b).



El arbolado, y más aún la jara, redujeron la humedad edáfica del suelo respecto al control (pasto abierto), confirmando que la vegetación leñosa más que facilitar, compite con el pasto por la humedad edáfica (CUBERA & MORENO, 2007). La retama, con un sistema radicular profundo, incrementó significativamente la humedad edáfica tanto en la estación seca como en la húmeda (Figura 2), confirmando los resultados de PRIETO *et al.* (2010) que describen el bombeo de agua que realiza la retama en ambientes áridos del SE español.

La jara causó igualmente la disminución del potencial hídrico, apertura estomática y actividad fotosintética de las encinas, y aunque se compensó parcialmente por un aumento en la eficiencia en el uso de agua de la encina, no impidió cierta pérdida de eficiencia fotoquímica ( $F_v/F_m$ ) y deterioro del aparato fotosintético (PI, Performance Index *sensu*, THACH *et al.*, 2007; Tabla 1). La retama, a pesar de aumentar la humedad del suelo, tuvo un efecto ligeramente negativo para al estado fisiológico de la encina (reducción de  $\Psi_{\text{mediodía}}$  y  $C_i$ ), compensado por una mejora en la eficiencia en el uso del agua. No afectó ni a la actividad fotosintética de las encinas ni al estado de su aparato fotosintético (Tabla 1).

El árbol afectó positivamente al contenido de N, P, K y Mg disponible en el suelo que sólo se tradujo en un aumento significativo de la concentración de K en el pasto, y una disminución también significativa en la concentración de P (Tabla 2). La presencia de retama sólo favoreció



**Figura 1.** (a) Perfil radicular del pasto, árbol y matorral creciendo en hábitat árbol-matorral, y (b) su densidad de raíces promediada todo el perfil cuando estos crecen en los diferentes hábitats señalados. Adaptado de ROLO *et al.* (2009)

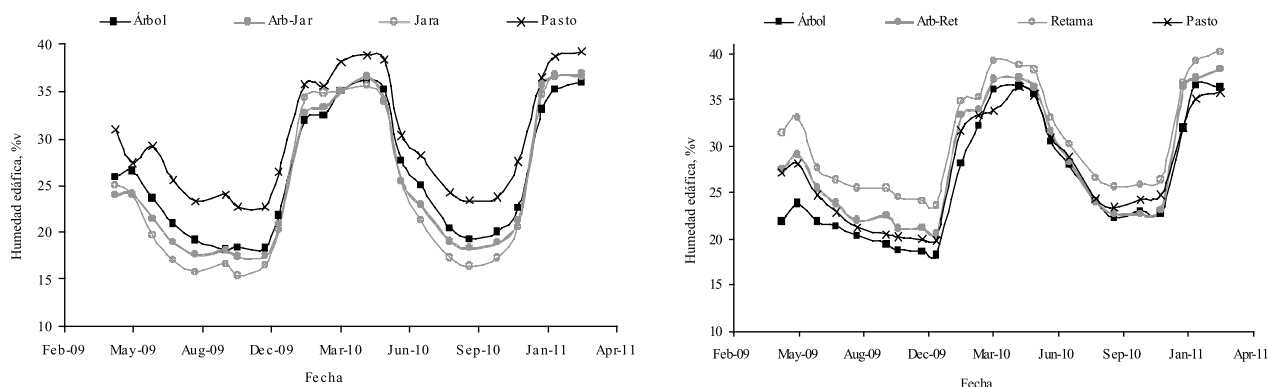


Figura 2. Patrón estacional de humedad edáfica en dehesas con jaras (izda) y retama (dcha). Se presentan los valores medios de 4 perfiles para cada tipo de hábitats. Adaptado de MORENO Y ROLO (2011)

| Hábitat | $\Psi_{alba}$ | $\Psi_{mediodía}$ | A         | gs          | Ci      | WUEi    | EF, Fv/Fm   | PI         |
|---------|---------------|-------------------|-----------|-------------|---------|---------|-------------|------------|
| Jara    | -1,9±0,1      | -2,9±0,0          | 6,1±0,3   | 0,06±0,01   | 264±8   | 106±3** | 0,78±0,00   | 20,4±0,6   |
| Control | -1,4±0,1*     | -2,8±0,1*         | 8,4±0,3** | 0,10±0,01** | 284±7*  | 90±2    | 0,80±0,00** | 28,0±0,9** |
| Retama  | -1,8±0,1      | -2,8±0,1          | 6,7±0,4   | 0,07±0,01   | 257±9   | 110±3** | 0,78±0,00   | 22,5±0,8   |
| Control | -1,7±0,1      | -2,6±0,1*         | 6,6±0,4   | 0,08±0,01   | 293±8** | 97±3    | 0,78±0,00   | 22,8±0,8   |

Tabla 1. Valores medios (± error estándar) de potencial hídrico de las hojas de encina ( $\Psi_{alba}$  y  $\Psi_{mediodía}$  MPa), su actividad fotosintética (A, mol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>), apertura estomática (gs, mol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>), concentración interna de CO<sub>2</sub> (Ci, mol·mol<sup>-1</sup>), eficiencia en el uso interno del agua (WUEi, mol CO<sub>2</sub> mol<sup>-1</sup>H<sub>2</sub>O), eficiencia fotoquímica (EF, Fv/Fm) e indicador de estado del aparato fotosintético (PI). Diferencias entre pares de hábitats encinas con (jara o retama) o sin matorral se señalan con \* (P<0,05) y \*\* (P<0,01). Adaptado de ROLO et al. (2011b)

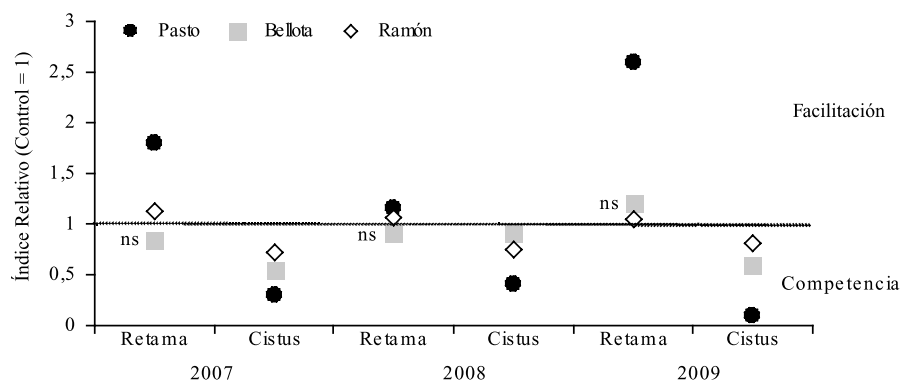
la disponibilidad del N y Mg en el suelo, y redujo la disponibilidad del P, además de reducir la concentración de Ca en pasto y de P en las hojas de encina. La jara reforzó significativamente la disponibilidad de P y K en el suelo, pero redujo significativamente la disponibilidad de N y Mg. En cambio redujo significativamente la concentración de N, P, Mg y Ca del pasto, y el N y el Ca en las hojas de encina (Tabla 2).

La presencia de la jara produjo una disminución muy acusada de la producción de pasto todos los años estudiados (valor medio anual de 942 kg MS·ha<sup>-1</sup> frente a los 3114 kg·MS·ha<sup>-1</sup> de las zonas control; RIVEST et al. (2011) y Figura 3). Aunque de forma menos acusada, la jara también redujo significativamente la producción de bellotas y el crecimiento de las ramas de encina (equivalente a producción de ramón) (Figura 3). Esta disminución en la productividad del pasto y arbolado se justifica principalmente por la disminución de la humedad edáfica y N foliar del pasto y la encina.

La retama, en cambio, tuvo un efecto muy positivo en la producción de pasto (3.520 kg MS

kg·ha<sup>-1</sup> frente a 2.466 kg MS kg·ha<sup>-1</sup> de la zona control, Figura. 3, RIVEST et al., 2011), causado tanto por el aumento de la humedad del suelo como por el aumento de la disponibilidad en el suelo de N y sobre todo Mg. Este efecto positivo se tradujo también en un crecimiento ligeramente mayor de las ramas de las encinas con sotobosque de retama que en las encinas control, aunque no hubo efecto sobre la producción de bellotas (Figura 3).

Los resultados de los transectos muestran que la jara favorece tanto la emergencia como la supervivencia de las plántulas de encina durante el primer verano, pero a largo plazo la jara parece ejercer más bien un papel negativo en la supervivencia de los brinzales, de forma que la densidad de brinzales tiende a igualarse en las zonas con y sin jara (Tabla 3). La retama, en cambio, no ejerce ningún efecto positivo sobre la emergencia y supervivencia de las plántulas, pero si parece ejercer un papel facilitador a largo plazo, de forma que para brinzales y plántulas mayores de un año, la densidad es mucho mayor con que sin retama (Tabla 3).



**Figura 3.** Índice relativo de producción de pasto, bellota y ramón en parcelas de dehesas matorralizadas con Retama o Cistus, durante tres años consecutivos. Los índices se expresan en relación a los valores obtenidos en las parcelas adyacentes control, sin presencia del estrato arbustivo (valor medio de producción en parcela matorraliza / valor medio de producción en parcela control). En todos los casos se establecieron diferencias significativas entre encinas con y sin matorral, excepto donde se indica lo contrario (ns) (RIVEST et al., 2011)

|                                      |    | Encina        | Control     | Retama      | Control      | Jara         | Control       |
|--------------------------------------|----|---------------|-------------|-------------|--------------|--------------|---------------|
| <b>Suelo<sup>1</sup></b>             | N  | 31 ± 6**      | 22 ± 4      | 54 ± 8 **   | 38 ± 7       | 12 ± 3       | 16 ± 2 **     |
|                                      | P  | 1,5 ± 0,4 **  | 1,0 ± 0,2   | 0,7 ± 0,1   | 1,1 ± 0,2 *  | 2,1 ± 0,5 ** | 0,8 ± 0,2     |
|                                      | Mg | 180 ± 12**    | 140 ± 10    | 220 ± 11 ** | 140 ± 11     | 125 ± 9      | 140 ± 11 *    |
|                                      | Ca | 460 ± 70      | 460 ± 60    | 510 ± 30    | 490 ± 80     | 440 ± 60     | 470 ± 60      |
|                                      | K  | 150 ± 15**    | 40 ± 7      | 50 ± 5      | 48 ± 7       | 85 ± 10 **   | 30 ± 4        |
| <b>Pasto<br/>mg . g<sup>-1</sup></b> | N  | 4,3 ± 0,7     | 14,1 ± 0,6  | 12,8 ± 0,4  | 13,3 ± 0,6   | 13,7 ± 0,5   | 14,8 ± 0,5 *  |
|                                      | P  | 2,0 ± 0,2     | 2,5 ± 0,2 * | 1,6 ± 0,3   | 2,0 ± 0,3    | 2,0 ± 0,3    | 3,1 ± 0,4 *   |
|                                      | Mg | 0,8 ± 0,06    | 0,9 ± 0,04  | 1,0 ± 0,05  | 0,9 ± 0,05   | 0,6 ± 0,04   | 0,8 ± 0,04 *  |
|                                      | Ca | 5,1 ± 0,2     | 5,4 ± 0,2   | 3,9 ± 0,3   | 4,8 ± 0,4 *  | 4,6 ± 0,8    | 6,0 ± 0,6 **  |
|                                      | K  | 20,6 ± 0,7 ** | 17,3 ± 0,7  | 14,4 ± 0,5  | 14,9 ± 0,7   | 20,2 ± 0,8   | 19,7 ± 0,9    |
| <b>Árbol<br/>mg . g<sup>-1</sup></b> | N  | ---           | ---         | 13,6 ± 0,1  | 13,4 ± 0,1   | 12,9 ± 0,1   | 13,8 ± 0,1 ** |
|                                      | P  | ---           | ---         | 0,9 ± 0,02  | 1,0 ± 0,02 * | 1,0 ± 0,03   | 1,0 ± 0,03    |
|                                      | Mg | ---           | ---         | 1,2 ± 0,03  | 1,2 ± 0,03   | 1,3 ± 0,1    | 1,3 ± 0,1     |
|                                      | Ca | ---           | ---         | 3,0 ± 0,2   | 3,2 ± 0,1    | 3,1 ± 0,2    | 3,4 ± 0,2 *   |
|                                      | K  | ---           | ---         | 5,5 ± 0,1   | 5,6 ± 0,1    | 6,3 ± 0,1 ** | 5,9 ± 0,1     |

**Tabla 2.** Valores medios (± error estándar) de retención de nutrientes en resinas de intercambio iónico (µg·10 dm<sup>-2</sup>·40 d<sup>l</sup>) en suelo (0-20 cm) bajo 3 tipos de vegetación leñosa y sus respectivos controles (zonas de pasto abierto adyacente). También se presentan los valores medios de la concentración de nutrientes en pasto y hojas de encina. Diferencias entre pares de hábitats se señalan con \* (P<0,05) y \*\* (P<0,01). Adaptado de ROLO et al. (2011a)

| Habitat | Plántulas emergidas | Plántulas supervivientes | Plántulas > 1 año | Brinzales    |
|---------|---------------------|--------------------------|-------------------|--------------|
| Control | 4,4 ± 1,1           | 1,4 ± 0,4                | 1,0 ± 0,2         | 2,2 ± 0,3    |
| Jara    | 7,3 ± 1,9*          | 4,0 ± 1,2**              | 4,0 ± 0,8***      | 3,0 ± 0,4*   |
| Control | 2,5 ± 1,1           | 1,2 ± 0,7                | 0,3 ± 0,1         | 1,5 ± 0,2    |
| Retama  | 2,5 ± 1,0           | 0,8 ± 0,3                | 0,8 ± 0,2***      | 3,9 ± 0,5*** |

**Tabla 3.** Densidad (nº / 100 m<sup>2</sup> ± error estándar) de plántulas emergidas en primavera, plántulas supervivientes tras el primer verano, plántulas > 1 año (<30 cm altura) y brinzales (>30 cm altura) de encina. Diferencias significativas entre las parcelas con matorral (jara o retama) y en sus correspondientes parcelas adyacentes para cada grupo se indican como \*\*\* P<0.001, \*\* P<0.05 y \* 0.10>P>0.05. Adaptado de MORENO et al. (2009)

## CONCLUSIONES

La presencia del estrato arbustivo en la dehesa modifica el funcionamiento y persistencia de la dehesa, pero sus efectos son dependientes del tipo de matorral. A partir del conjunto de resultados obtenidos cabe esperar un efecto netamente negativo por parte de la jara para la productividad de la dehesa, y dudosamente negativo para su persistencia (regeneración del arbolado). En cambio, por parte de la retama cabe esperar un efecto muy positivo para la productividad del pasto, de moderado a nulo para la productividad del arbolado, y de nuevo positivo para la regeneración del arbolado.

## Agradecimientos

Plan Nacional de Investigación (AGL 2006-09435) y Plan Extremeño de Investigación (PRI07C044) financiaron este estudio. Junta de Extremadura y Fondo Social Europeo financiaron la beca de Víctor Rolo.

## BIBLIOGRAFÍA

- BROOKER, R.W.; 2006. Plant-plant interactions and environmental change. *New Phytol.* 171: 271-284.
- CUBERA, E. & MORENO, G.; 2007. Effect of single *Quercus ilex* trees upon spatial and seasonal changes in soil water content in dehesas of central western Spain. *Ann. For. Sci.* 64: 355-364.
- GOUVEIA, A.C. & FREITAS, H.; 2008. Intraspecific competition and water use efficiency in *Quercus suber*: evidence of an optimum tree density? *Trees* 22: 521-530.
- JOFFRE, R.; RAMBAL, S. & RATTE, J.; 1999. The dehesa system of southern Spain and Portugal as a natural ecosystem mimic. *Agrofor. Syst.* 45: 57-79.
- MORENO, G.; OBRADOR, J.J.; CUBERA, E. & DUPRAZ, C.; 2005. Root distribution in dehesas of Central-Western Spain. *Plant & Soil* 277: 153-162.
- MORENO, G. & CUBERA, E.; 2008. Impact of stand density on water status and leaf gas exchange in *Quercus ilex*. *Forest Ecol. Manage.* 254: 74-84.
- MORENO, G.; ROLO, V. Y LÓPEZ-DÍAZ, M.L.; 2009. Consecuencias de la matorralización de la dehesa para la regeneración natural de la encina. En: S.E.C.F.- Junta de Castilla-León (Eds.), *Actas del 5º Congreso Forestal Nacional*. CD-Rom. SCFE01, 140: 2-13. Sociedad Española de Ciencias Forestales. Pontevedra.
- MORENO, G. Y ROLO, V.; 2011. Dinámica del uso del agua edáfica entre estratos vegetales en dehesas matorralizadas del suroeste de la península ibérica. *Zona no Saturada del Suelo X*: (en prensa).
- PRIETO, I.; KIKVIDZE, Z. & PUGNAIRE, F.; 2010. Hydraulic lift: soil processes and transpiration in the Mediterranean leguminous shrub *Retama sphaerocarpa* (L.) Boiss. *Plant & Soil* 329: 447-456.
- RAMÍREZ, J. & DÍAZ, M.; 2008. The role of temporal shrub encroachment for the maintenance of Spanish holm oak *Quercus ilex* dehesas. *Forest Ecol. Manage.* 255: 1976-1983.
- RIVEST, D.; ROLO, V.; LÓPEZ-DÍAZ, M.L. & MORENO, G.; 2011. Shrub encroachment in Mediterranean silvopastoral systems: *Retama sphaerocarpa* and *Cistus ladanifer* induce contrasting effects on pasture and *Quercus ilex* production. *Agr. Ecosyst. Environ.* 141: 447-454.
- ROLO, V.; LÓPEZ-DÍAZ, M.L. & MORENO, G.; 2011a. Shrubs affect soil nutrients availability with contrasting consequences for pasture understory and tree overstory production and nutrient status in Mediterranean grazed open woodlands. *Nutr. Cycl. Agroecosyst.* (en revision).
- ROLO, V. & MORENO, G.; 2011b. Shrub species affect distinctively the functioning of scattered *Quercus ilex* trees in Mediterranean open woodlands. *Forest Ecol. Manage.* 261: 1750-1759.
- THACH, L.B.; SHAPCOTT, A.; SCHMIDT, S. & CRITCHLEY, C.; 2007. The OJIP fast fluorescence rise characterizes *Graptophyllum* species and their stress responses. *Photosynth. Res.* 94: 423-436.