

MODELIZACIÓN DE LA TASA NETA DE FOTOSÍNTESIS EN EL REGENERADO DE *PINUS PINEA* EN FUNCIÓN DE LA LUZ Y DE PARÁMETROS AMBIENTALES

Marta Pardos Minguez¹, Jaime Puértolas Simón², Carolina Mayoral López¹, Mariola Sánchez-González¹ y Rafael Calama Sainz¹

¹Dpto. de Selvicultura y Gestión de los Sistemas Forestales. CIFOR-INIA, crtra Coruña Km 7.5. 28040-MADRID (España). Correo electrónico: pardos@inia.es

²Lancaster Environment Centre. Lancaster University. LANCASTER LA1 4YQ (Gran Bretaña).

Resumen

En este trabajo se presenta una propuesta de modelización de la respuesta de la tasa neta de fotosíntesis del regenerado de *Pinus pinea* a la irradiación incidente, la temperatura y la humedad edáfica. Se han utilizado datos de 36-48 plantas, pertenecientes a cuatro clases de regenerado (regenerado del año, regenerado <20 cm, regenerado 20-50 cm, regenerado >50 cm) localizadas en distintas condiciones de luz, bajo una cubierta de bosque maduro regular. Entre junio de 2007 y octubre de 2009 se realizó un seguimiento del estado fisiológico del regenerado, en 19 fechas, con uno o dos momentos de medición por fecha, lo que supone un total 33 inventarios, que abarcan todos los periodos estacionales. De esta forma se cubren un amplio rango de condiciones ambientales a lo largo de tres años. A partir de los datos anteriores, se propone una parametrización del modelo de hipérbola no rectangular propuesto por THORNLEY & JOHNSON (1990), para el regenerado de *Pinus pinea*. Todos los ajustes del modelo se han realizado mediante técnica de regresión no lineal por mínimos cuadrados ordinarios. El modelo expandido obtenido permite predecir la capacidad fotosintética del regenerado en función de la radiación incidente, para distintas condiciones de humedad y temperatura; parámetros ambientales muy variables en los ambientes mediterráneos según las condiciones climáticas del año considerado.

Palabras clave: Pino piñonero, Radiación incidente, Temperatura, Fotosíntesis, Modelización

INTRODUCCIÓN

La fotosíntesis constituye el proceso primario que define el crecimiento y producción neta de biomasa en los vegetales. La asimilación neta de carbono puede verse limitada por la radiación luminosa incidente sobre la planta, la cantidad de nitrógeno disponible y en medios mediterráneos, por la humedad edáfica y ambiental (KEENAN et al., 2009). Numerosos estudios des-

criben una actividad fotosintética restringida durante el verano, debido al estrés por calor y la sequía (OGAYA Y PEÑUELAS, 2003), pero también durante el invierno, acompañada de la fotoinhibición parcial del PSII (GARCÍA-PLAZAOLA et al., 1997).

Los mecanismos fisiológicos que controlan la respuesta de la tasa fotosintética a las condiciones ambientales son complejos. Aunque existen modelos semi-empíricos que predicen la

respuesta de la fotosíntesis bajo concentraciones de CO₂ y temperaturas crecientes (COLLATZ et al., 1991), también se requieren modelos que describan la actividad fotosintética en respuesta a las variaciones diarias y estacionales de las condiciones ambientales.

El objetivo del trabajo es la modelización de la respuesta de la tasa neta de fotosíntesis del regenerado de *P. pinea* a la irradiación incidente, la temperatura y la humedad edáfica, para lo que se realiza una parametrización del modelo de hipérbola no rectangular de THORNLEY & JOHNSON (1990).

MATERIAL Y MÉTODOS

El estudio se llevó a cabo sobre la regeneración natural de una masa regular de 100-120 años de *Pinus pinea*, en la provincia de Valladolid (41° 28' 23" N, 4° 43' 26" O), dentro de una parcela de 0,48 ha, bajo clima mediterráneo continental, suelos arenosos y a 700 m de altitud. Dentro de la parcela se seleccionaron plantas (48 plantas en 2007 y 36 en 2008 y 2009) pertenecientes a una de las siguientes clases de tamaño del regenerado: regenerado del año, regenerado <20 cm, regenerado de entre 20-50 cm, regenerado >50 cm; localizadas en distintas condiciones de luz, bajo una cubierta de bosque maduro regular. Entre junio de 2007 y octubre de 2009 se midió la tasa neta fotosintética (A_n) sobre el regenerado utilizando un analizador de gases por infrarrojos portátil (IRGA LCpro+ Analytical Development Corporation, UK). Las mediciones se realizaron en 19 fechas, en uno o dos momentos de medición (mañana y mediodía); lo que supone un total 33 inventarios que abarcan todos los periodos estacionales. La luz incidente sobre cada planta en el momento de medición de A_n , así como la temperatura ambiente (mediante registrador de datos HOBO, Pro v2, ONSET, Massachusetts, USA) y la humedad edáfica en los primeros 18 cm (expresada en % en volumen) (mediante TRIME-FM2 TDR, IMKO Micromodultechnik GmbH, Germany) se midieron en paralelo a las mediciones fisiológicas.

A partir de los datos anteriores, se propone una parametrización del modelo de hipérbola no

rectangular propuesto por THORNLEY & JOHNSON (1990), para el regenerado de *Pinus pinea*. El modelo relaciona la tasa bruta de fotosíntesis (A) con la irradiación incidente (I) en un instante, a partir de la siguiente expresión:

$$A = A_n + R_d = \frac{1}{2\theta} \left\{ \alpha I + A_{max} - \left[(\alpha I + A_{max})^2 - 4\theta \alpha I A_{max} \right] \right\} \text{ ec.1}$$

donde A_n es la tasa neta fotosintética; R_d es la tasa de respiración en oscuridad, que se considera función cuadrática de la temperatura T ; A_{max} representa la tasa de fotosíntesis bruta a valores de irradiación saturada, α es la eficiencia fotoquímica; y θ es un parámetro que define el cociente entre la resistencia a la difusión y la resistencia a la carboxilación.

El modelo de fotosíntesis propuesto presenta la ventaja de que, aun teniendo una base bioquímica considerable, permite utilizar datos empíricos para modelizar la relación entre la tasa bruta de fotosíntesis y la luz incidente a través de la estimación de tres parámetros (A_{max} , α y θ) que por un lado definen la respuesta no lineal (asíntota, pendiente inicial y factor de forma, respectivamente), y por otro tienen fácil interpretación biológica.

En una primera fase, el modelo se ha ajustado para cada día e instante de medición, obteniendo una combinación de parámetros para cada condición. En esta fase, se han considerado para el ajuste las dos siguientes asunciones: $R_d = 0,00148 \cdot T^2$ y $\theta = 0,8$, valores obtenidos tras evaluar distintas combinaciones de parámetros. Una vez realizado los ajustes, se obtienen los valores de α y A_{max} , pudiéndose establecer las relaciones gráficas entre esos dos parámetros y variables ambientales como la temperatura y la humedad.

En una segunda fase del ajuste, se expanden los parámetros anteriores, relacionándolos con diferentes variables ambientales.

En una tercera fase, se realiza el ajuste del modelo al conjunto de datos, considerando la expansión de A_{max} y α , obtenida en la fase anterior.

Todos los ajustes del modelo se han realizado mediante técnica de regresión no lineal por mínimos cuadrados ordinarios aplicando el procedimiento NLIN del paquete estadístico SAS® y el algoritmo de convergencia de Gauss Newton.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Fase 1: Ajuste del modelo para cada instante de medición, día y año

Partiendo de las dos asunciones ($R_d = 0,00148 \cdot T^2$ y $\theta = 0,8$) se obtienen los valores de los parámetros α y A_{max} del modelo (1) para cada instante de medición, día y año. La relación entre α y A_{max} con la temperatura (T) y la humedad edáfica (H) aparecen en la Figura 1, identificándose relaciones de tipo cuadrático (con presencia de un máximo) de ambos parámetros con la temperatura y de tipo exponencial creciente entre A_{max} y la humedad edáfica.

Fase 2: Expansión de los parámetros

A partir de los gráficos anteriores, se propone la expansión de los parámetros α y A_{max} para relacionarlos con las variables ambientales temperatura y la humedad edáfica, mediante las expresiones siguientes:

$$A_{max} = [p_0 + p_1(T - T_{ref})^2] e^{p_2 H} \quad \text{ec.2}$$

$$\alpha = p_3 + p_4(T - T_{ref})^2 \quad \text{ec.3}$$

$$R_d = p_5 \cdot T^2 \quad \text{ec.4}$$

donde T_{ref} es la temperatura para obtener una tasa fotosintética óptima. Comparando distintos valores de temperatura se obtiene un valor de T_{ref} de 25°C. p_i ($i=1, \dots, 5$) son parámetros a estimar. T es la temperatura foliar (°C), H es la humedad edáfica.

Fase 3: Ajuste de un modelo único con seis parámetros a estimar

La expansión de los parámetros A_{max} y α en función de los factores ambientales temperatura y humedad edáfica permite el ajuste de un modelo único (ecuación 5), con seis parámetros a estimar:

$$A_n = 1/2\theta \{ [p_3 + p_4(T - T_{ref})^2] * 1 + [(p_0 + p_1(T - T_{ref})^2) * e^{(p_2 H)} - [(p_3 + p_4(T - T_{ref})^2) * 1 + [(p_0 + p_1(T - T_{ref})^2) * e^{(p_2 H)}]]^2 - 4 * \theta * [p_3 + p_4(T - T_{ref})^2] * 1 * [p_0 + p_1(T - T_{ref})^2] * e^{(p_2 H)}] \} \quad \text{ec.5}$$

La Tabla 1 muestra el valor de los estimadores de los parámetros del modelo 5, siendo todos

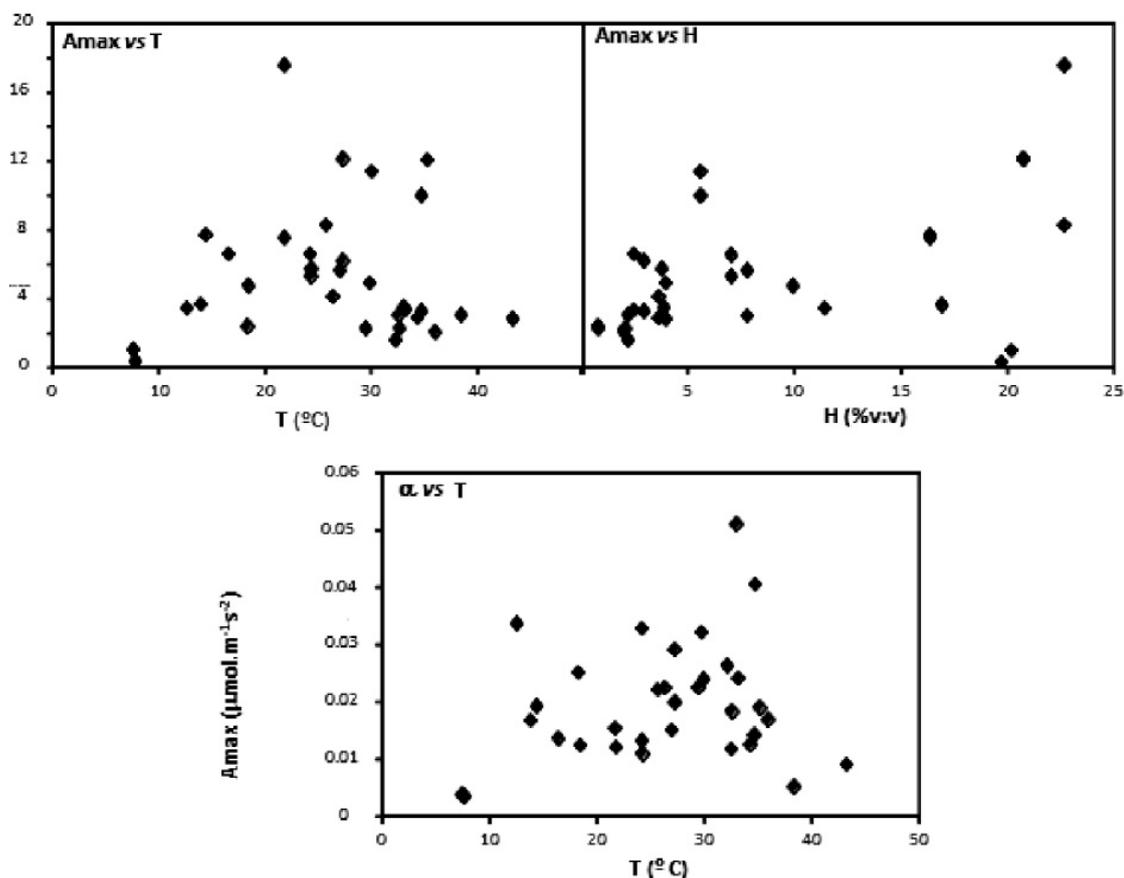


Figura 1. Relación de α y A_{max} con la temperatura (T) y la humedad edáfica (H)

significativos. La Tabla 2 presenta los valores de los estadísticos de bondad del ajuste, siendo el error medio 0,0210 $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, no significativo. El R^2 alcanza un valor de 0.40.

El modelo desarrollado permite definir la relación entre la fotosíntesis neta y la irradiación en función de la temperatura y la humedad edáfica.

La Figura 2 muestra un ejemplo de aplicación del modelo única, definiendo el patrón de respuesta en el valor de fotosíntesis neta (A_n) a la irradiación (I) en dos momentos del año -primavera y verano- bien fijando la temperatura (T) (20°C en primavera, 35°C en verano) y variando la humedad en el rango de valores

| Parámetro | Estima | IC (95%) |
|-----------|----------|---------------------|
| p_0 | 3,8347 | [3,3552;4,3143] |
| p_1 | -0,00569 | [-0,00821;-0,00317] |
| p_2 | 0,0459 | [0,0390;0,0528] |
| p_3 | 0,0179 | [0,0154;0,0203] |
| p_4 | -0,00004 | [-0,00005;-0,00003] |
| p_5 | -0,00103 | [-0,00141;-0,00065] |

Tabla 1. Estimación e intervalo de confianza de los parámetros del ajuste del modelo único expandido (Ec.5)

| \bar{e} | P-valor | R^2 |
|-----------|---------|-------|
| 0,021036 | 0,7619 | 0,40 |

Tabla 2. Estadísticos de la bondad de ajuste del modelo único expandido (Ec. 5). representa el valor medio del error

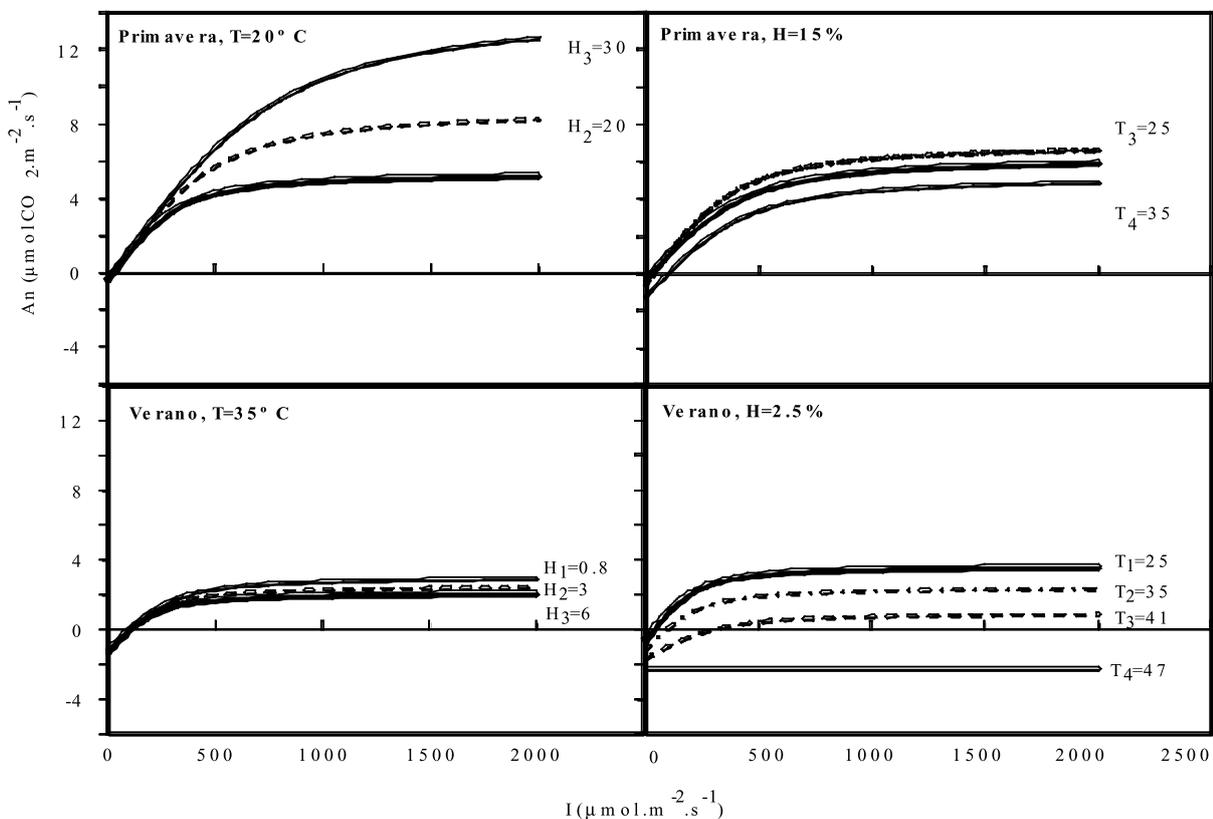


Figura 2. Relación entre la tasa de fotosíntesis neta (A_n) y la radiación (I), en primavera y verano, para condiciones variables de humedad edáfica (H , % v:v) y temperatura (T , °C)

observados en esos periodos, o bien fijando la humedad (H) (2.5% en primavera, 15% en verano) y variando temperatura.

Los cambios de humedad edáfica durante la primavera, cuando la temperatura media es de 20°C, producen una variación notable en la respuesta de la tasa fotosintética a la radiación incidente, de forma que An aumenta con la humedad edáfica. Los periodos, como la primavera, en los que no hay estrés hídrico o estrés por frío están descritos en la bibliografía como los más favorables para el desarrollo de la actividad fotosintética en ambientes mediterráneos (SAVÉ *et al.*, 1999; OGAYA Y PEÑUELAS, 2003). Por su parte, la respuesta de la tasa fotosintética a la radiación incidente frente a cambios de humedad es inapreciable en verano, cuando las altas temperaturas medias (35 °C), unido a la sequía estival producen el cierre estomático, principal limitante de la actividad fotosintética (PARDOS *et al.*, 2010).

Como se obtiene en la Fase 2, para una humedad constante, la temperatura de 25°C marca la tasa fotosintética óptima. Temperaturas superiores disminuyen An, de forma más marcada en verano, cuando la humedad es muy baja.

La modelización de la actividad fotosintética del regenerado de diferentes edades de *P. pinea* en función de los parámetros ambientales supone un primer paso en la modelización de la fisiología de la especie. El modelo expandido permite predecir la capacidad fotosintética del regenerado en función de la radiación incidente, para distintas condiciones de humedad y temperatura; parámetros ambientales muy variables en los ambientes mediterráneos según las condiciones climáticas del año considerado. Este modelo puede resultar de gran utilidad en la predicción de la capacidad fotosintética de *P. pinea* en los arenales de la Meseta norte frente a distintos escenarios de cambio climático (aumento de las temperaturas y disminución de las precipitaciones, sobre todo estivales).

Agradecimientos

Queríamos agradecer al Servicio Forestal de la Junta de Castilla y León y al Ayuntamiento de

El Portillo los permisos para realizar el trabajo de campo. El presente trabajo se ha financiado con los proyectos RTA2007-00044 y AGL2010-15521.

BIBLIOGRAFÍA

- COLLATZ, G.J.; BALL, J.T.; GRIVET, C. & BERRY, J.A.; 1991. Physiological and environmental regulation of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration: A model that includes a laminar boundary layer. *Agric. For. Meteorol.* 54: 107-136.
- GARCÍA-PLAZAOLA, J.I.; FARIA, T.; ABADÍA, J.; ABADÍA, A.; CHAVES, M.M. & PEREIRA, J.S.; 1997. Seasonal changes in xanthophyll composition and photosynthesis of cork oak (*Quercus suber* L.) leaves under Mediterranean climate. *J. Exp. Bot.* 48: 1667-1674.
- KEENAN, T.; GARCÍA, R.; FRIEND, A.A.; ZAEHLE, S.; GRACIA, C. & SABATÉ, S.; 2009. Improved understanding of drought control seasonal variation in mediterranean forest canopy CO₂ and water fluxes through combined in situ measurements and ecosystem modeling. *Biogeosciences* 6: 1423-1444.
- OGAYA, R. & PEÑUELAS, J.; 2003. Comparative seasonal gas exchange and chlorophyll fluorescence of two dominant woody species in a holm oak forest. *Flora* 198: 132-141.
- PARDOS, M.; PUÉRTOLAS, J.; MADRIGAL, G.; GARRIGA, E.; DE BLAS, S. & CALAMA, R.; 2010. Seasonal changes in the physiological activity of regeneration under a natural light gradient in a *Pinus pinea* regular stand. *For. Systems* 19(3).
- SAVÉ, R.; CASTELL, C. & TERRADAS, J.; 1999. Gas exchange and water relations. In: F. Rodá, J. Retana, C.A. Gracia & J. Bellot (eds.), *Ecology of Mediterranean evergreen oak forests*: 135-147. Springer-Verlag. Berlin.
- THORNLEY, J.H.M & JOHNSON, I.R.; 1990. *Plant and crop modelling: a mathematical approach to plant and crop physiology*. Oxford.