

## **Modelización de la respuesta fotosintética en el regenerado de *Pinus pinea*: efecto de la cobertura del arbolado bajo distintos escenarios de temperatura y precipitación**

Calama, R.,<sup>1\*</sup> Puértolas, J.,<sup>2</sup> Madrigal, G.,<sup>1</sup> Pardos, M.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> INIA-CIFOR. Dpto. Selvicultura y Gestión Forestal. Ctra. A Coruña km 7.5. 28040 Madrid. Spain

<sup>2</sup> Lancaster Environment Centre. Lancaster University. Lancaster LA1 4YQ. United Kingdom.

\* e-mail: rcalama@inia.es

---

### **Resumen**

En el trabajo se presenta la parametrización del modelo de hipérbola no rectangular para predecir la tasa de fotosíntesis (Thornley y Johnson, 1990) en función de la radiación incidente en el regenerado de *Pinus pinea* L. Para el desarrollo y ajuste del modelo se han utilizado datos procedentes de 48 plantas de regenerado de *P. pinea* localizadas en un tramo en regeneración en la provincia de Valladolid. Los parámetros del modelo de fotosíntesis se expandieron al objeto de identificar el efecto que la temperatura, la humedad y el ambiente luminoso tienen sobre la tasa neta de fotosíntesis. El modelo desarrollado se ha utilizado para simular la productividad neta a lo largo de dos periodos vegetativos en plantas de regenerado localizadas bajo distintos niveles de cobertura y luz incidente. Los resultados obtenidos han permitido identificar un balance fotosintético estival más favorable para el regenerado establecido bajo cierto nivel de cobertura respecto del localizado a plena luz, en especial en escenarios de mayor frecuencia y duración de olas de calor y menor precipitación estival. A partir de estos resultados se infiere que, desde el punto de vista fisiológico, resulta favorable el mantenimiento de cierta cobertura arbórea en los primeros estadios de desarrollo del regenerado de *P. pinea*, lo que concuerda con los resultados obtenidos en los estudios de dinámica y selvicultura de regeneración de la especie.

**Palabras clave:** *Modelo de hipérbola no rectangular; nicho de regeneración, tasa de asimilación neta.*

---

## 1. Introducción

La supervivencia estival del regenerado durante los primeros años de desarrollo constituye uno de los cuellos de botella en la consecución de la regeneración natural de las especies forestales mediterráneas. La respuesta fisiológica del regenerado de estas especies está condicionada por tres factores principales: luz incidente, disponibilidad hídrica en el suelo y temperatura. Estos factores interactúan entre sí, de manera tal que, p.ej. bajo las condiciones estivales de sequía intensa y altas temperaturas, las plantas localizadas bajo la cubierta forestal se ven favorecidas al verse reducidas la temperatura del aire y la demanda evaporativa (Valladares *et al.*, 2005). Asimismo, un exceso de radiación incidente puede provocar daños en el aparato fotosintético, especialmente en condiciones de sequía extrema (Cuesta *et al.*, 2010) o en periodos de bajas temperaturas invernales (Oliveira y Peñuelas, 2004). Por el contrario, en condiciones de humedad favorables (primavera), las plantas que reciben bajos niveles de luz disminuyen notablemente su tasa fotosintética, reduciendo el crecimiento potencial de las raíces, lo que dificulta la capacidad para alcanzar capas más profundas del suelo antes de que llegue el siguiente periodo seco estival (Puértolas *et al.*, 2010). Bajas radiaciones implican también una mayor proporción de carbono invertido en tejidos fotosintéticos, descompensando la relación entre captación y pérdida de agua (Gardiner y Hodges, 1998). De acuerdo a lo anterior, el nicho óptimo de regeneración para las especies forestales mediterráneas vendrá determinado por la respuesta a estos factores interactivos (Gómez-Aparicio *et al.*, 2006).

Las complejas interacciones antes descritas definen la necesidad de disponer de modelos con base fisiológica capaces de predecir el desarrollo y evolución del regenerado natural bajo distintos escenarios climáticos y esquemas de gestión, de manera tal que constituyan herramientas de apoyo a la decisión de los gestores forestales. Los modelos de fotosíntesis constituyen unas herramientas adecuadas para describir el efecto de las condiciones climáticas y ambientales en el estado fisiológico de las plantas, y definir el nicho óptimo de regeneración. La modelización de la fotosíntesis constituye uno de los grandes retos de la fisiología vegetal, habiéndose propuesto numerosas aproximaciones (ver Laisk *et al.*, 2009 para una reciente revisión), entre las que destacan aquellos modelos que describen la fotosíntesis a través de un único proceso bioquímico, resumido en una única expresión matemática. Entre los modelos que usan esta aproximación destacan el de Farquhar *et al.*, (1980), y el modelo de hipérbola no rectangular (Thornley y Johnson, 1990).

*Pinus pinea* L. puede considerarse un claro ejemplo de especie mediterránea que presenta altas tasas de mortalidad estival, que llegan a poner en peligro la persistencia de sus masas forestales en amplias zonas de la Meseta Norte (Gordo *et al.*, 2012). Aunque se ha prestado mucha atención al estudio de la dinámica y selvicultura para el regenerado de la especie (Manso *et al.*, 2012), hasta el momento no se ha planteado la modelización de la respuesta fisiológica del regenerado de la especie ni la definición del nicho óptimo de regenerado. La hipótesis a contrastar es que en *P. pinea*, al igual que en otras especies mediterráneas, la interacción luz-temperatura-humedad juega un papel fundamental en la asimilación fotosintética (Gómez-Aparicio *et al.*,

2006). Para contrastar la hipótesis se plantean dos objetivos:

- Presentar la parametrización del modelo de hipérbola no rectangular de fotosíntesis para el regenerado de *P. pinea*, incluyendo como explicativas variables de tipo climático (temperatura de la hoja, humedad edáfica) y ambiental (radiación incidente y entorno lumínico).
- Utilizar el modelo desarrollado para simular la asimilación fotosintética de una plántula de *P. pinea* creciendo bajo seis entornos diferentes de cobertura de luz, a lo largo de dos periodos vegetativos con marcadas diferencias en precipitación.

## 2. Material y métodos

### 2.1 Datos para la construcción del modelo

El estudio se llevó a cabo sobre la regeneración natural de una masa regular de 100-120 años de *P. 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 distintas 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. Entre junio de 2007 y octubre de 2009 se midió la tasa neta fotosintética ( $A_n$ ) utilizando un analizador de gases por infrarrojos portátil (IRGA LCpro+). 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 (I) sobre cada planta en el momento de medición de  $A_n$ , así como la temperatura ambiente (mediante registrador de datos HOBO, Pro v2) y la humedad edáfica en los primeros 18 cm (expresada en % en volumen, medida mediante TRIME-FM2 TDR) se midieron en paralelo a las mediciones fisiológicas. El ambiente lumínico de cada planta (definido por el GSF, % de la radiación incidente anual sobre cubierta que alcanza un punto dado) se determinó al principio de la experiencia, mediante fotografías hemisféricas.

### 2.2 Construcción del modelo

A partir de los datos anteriores, se propone una parametrización del modelo de hipérbola no rectangular propuesto por Thornley y Johnson (1990), para el regenerado de *P. pinea*. El modelo relaciona la tasa neta de fotosíntesis ( $A_n$ ) con la radiación incidente (I) en un instante, a partir de la siguiente expresión:

$$A_n = RD + \frac{\alpha I + A_{max} - \sqrt{(\alpha I + A_{max})^2 - 4\vartheta \alpha I A_{max}}}{2\vartheta}$$

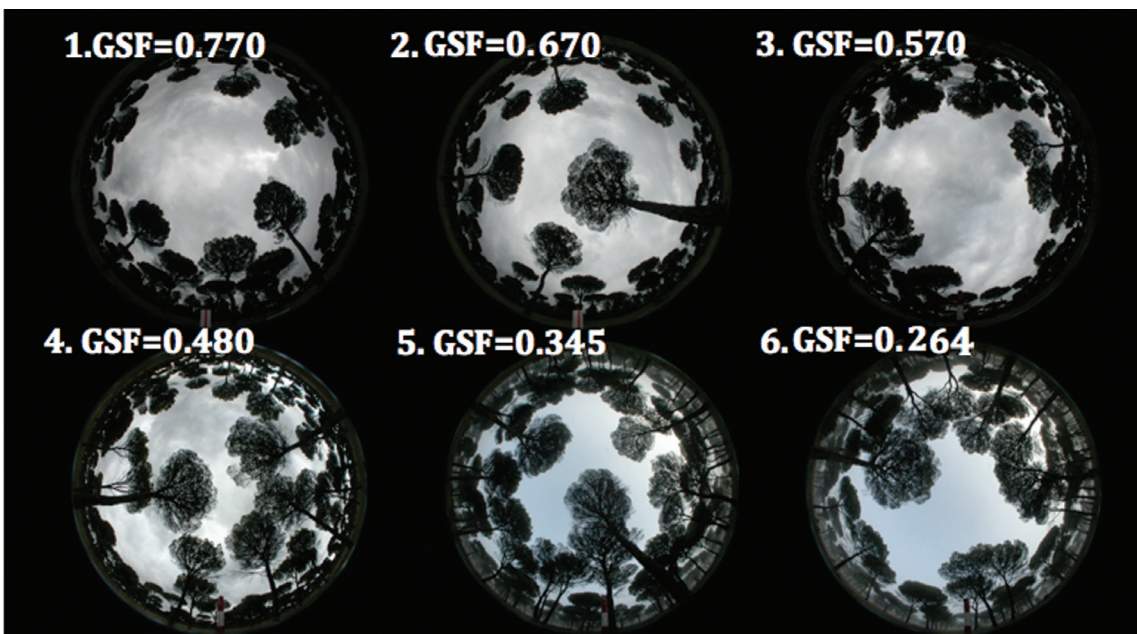
[1]

donde RD 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 radiación saturante,  $\alpha$  es la eficiencia fotoquímica; y  $\vartheta$  es un parámetro que define el cociente entre la resistencia a la difusión y la resistencia a la carboxilación. El modelo propuesto presenta la ventaja de que, aun teniendo una base bioquímica adecuada, requiere únicamente estimar cuatro parámetros (RD,  $A_{\max}$ ,  $\alpha$  y  $\vartheta$ ) que definen la respuesta no lineal del proceso (punto de corte con el eje de ordenadas, asíntota, pendiente inicial y factor de forma, respectivamente), tienen fácil interpretación biológica y pueden expandirse sobre parámetros ambientales.

En una primera fase, el modelo se ha ajustado de forma independiente para cada día e instante de medición, obteniendo una combinación de parámetros para cada condición. En una segunda fase se establecen relaciones gráficas entre los parámetros y variables ambientales como la temperatura, la humedad o el ambiente lumínico. Por último, se plantea la expansión de los parámetros sobre las variables significativas, procediendo al ajuste definitivo del modelo. Todos los ajustes del modelo se han realizado mediante técnicas de regresión no lineal por mínimos cuadrados ordinarios aplicando el procedimiento NLIN del paquete estadístico SAS® y el algoritmo de convergencia de Gauss Newton.

### 2.3 Evaluación del modelo

Una vez construido el modelo, se propone simular la tasa de asimilación neta de una planta juvenil bajo distintos ambientes lumínicos, a lo largo de los periodos vegetativos (1 de marzo-31 octubre 2008 y 1 de marzo-31 octubre 2009), caracteriza-



**Figura 1.** Ambiente lumínico de las seis posiciones de estudio. El norte se encuentra situado siempre en la parte inferior de la fotografía hemisférica.

dos por una marcada diferencia estacional en la precipitación (año 2008, normal-húmedo, precipitación primavera 220 mm; año 2009, seco, precipitación primavera: 70 mm; precipitación media primavera: 150 mm). Para ello, dentro de la parcela de estudio se han seleccionado seis localizaciones con distinto ambiente lumínico, evaluado a través de fotografías hemisféricas (figura 1), resultando en un rango de GSF entre 0.28 – 0.77. Utilizando el software Hemiview® se ha calculado la radiación incidente en cada punto, discretizada en periodos de media hora, para todo el periodo de estudio. Se dispone del dato de humedad edáfica para la parcela, recogido cada media hora a través del sensor de humedad continua HOBO instalado en la misma. Por último la temperatura de cada una de las plantas en cada instante de simulación ( $T_{hoja}$ ) se predijo ajustando un modelo que considerase el efecto de la radiación incidente (I), la temperatura media (T), máxima ( $T_{max}$ ) y mínima ( $T_{min}$ ) del día, medida en la parcela, y la inercia térmica diaria, que hace que a igualdad de radiación la temperatura sea mayor durante las horas posteriores al mediodía. En la construcción de este submodelo se han usado datos de los sensores de medición continua de luz y temperatura instalados en la parcela. El submodelo desarrollado presenta la siguiente expresión:

$$T_{hoja} = \begin{cases} 0.933T_{max} + [0.9229T_{media} - 0.933T_{max}]0.9973^I & \text{si } hora < 12:00 \text{ solar} \\ 0.937T_{max} + [1.1677T_{min} - 0.937T_{max}]0.9984^I & \text{si } hora > 12:00 \text{ solar} \end{cases} \quad [2]$$

### 3. Resultados

#### 3.1 Construcción del modelo

El ajuste independiente del modelo [1] para cada instante de medición permitió identificar patrones de dependencia entre los parámetros RD,  $A_{max}$  y  $\alpha$  y distintas variables climáticas, ambientales y de tipo de acícula (primaria o secundaria). Entre otras relaciones, se identificó una relación decreciente potencial entre RD y la temperatura de la hoja;  $A_{max}$  presenta una relación creciente-decreciente (presencia de óptimo) con la temperatura de la hoja y GSF, y exponencial con la humedad edáfica, mientras que parámetro  $\alpha$  presenta una relación creciente-decreciente con la temperatura, identificando un óptimo similar al de  $A_{max}$ . Al parámetro  $\theta$  se le asignó, mediante optimización heurística, un valor de 0.55. La propuesta de expansión de cada parámetro ha sido la siguiente:

$$- RD = \exp^{p_7 Acic} Q_{10}^{\frac{T_{hoja} - p_4}{10}} \quad [3.1]$$

$$- Amax = \exp^{p_6 Acic} p_5^{GSF} \exp^{(1 - p_5 GSF)} [A_{opt} - p_1 (T_{hoja} - T_{opt})^2] \exp^{p_2 H} \quad [3.2]$$

$$- \alpha = \exp^{p_6 Acic} [\alpha_{opt} - p_3 (T_{hoja} - T_{opt})^2] \quad [3.3]$$



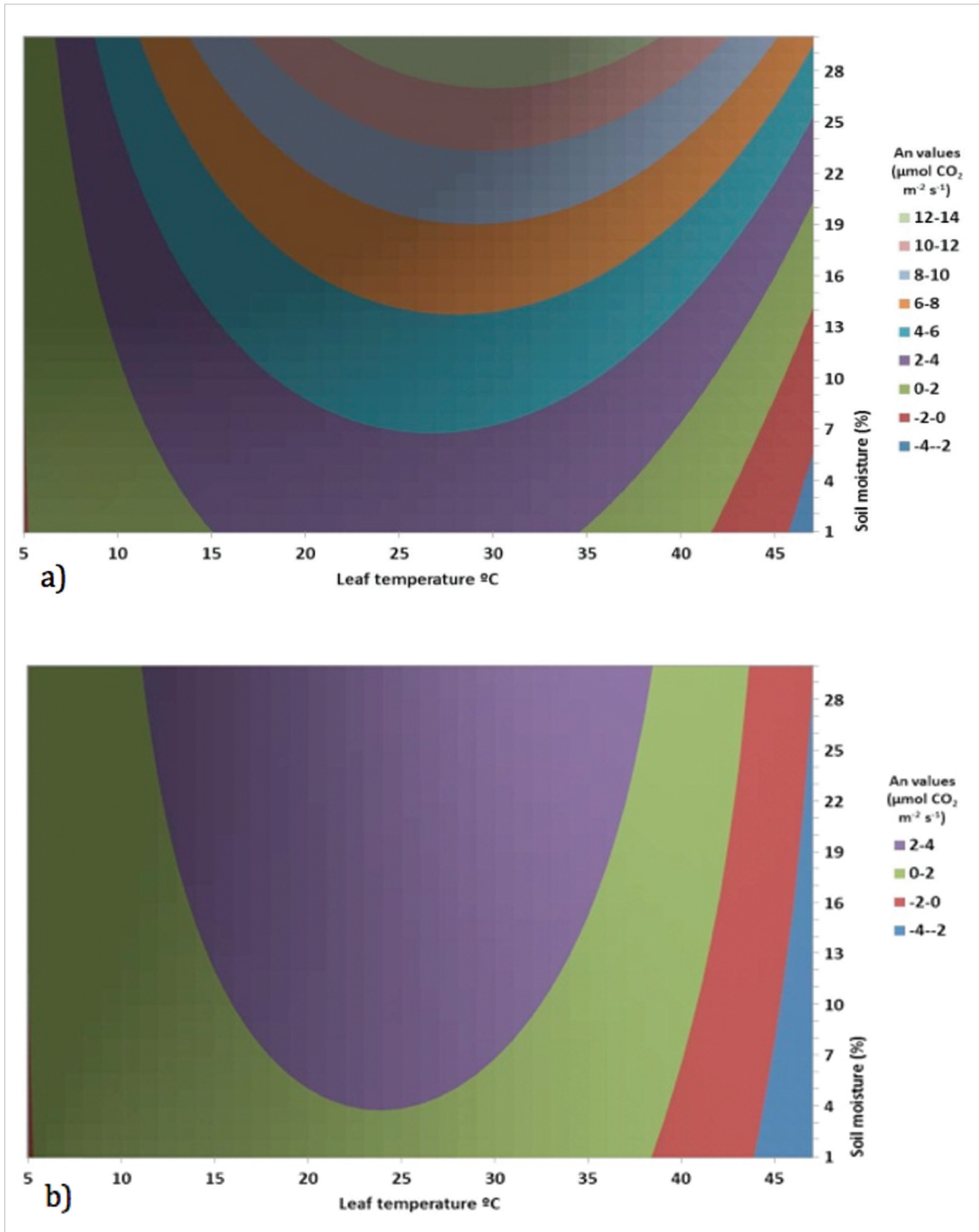
Donde  $T_{\text{hoja}}$ : temperatura de la hoja ( $^{\circ}\text{C}$ ); H: humedad edáfica (%); I: radiación incidente ( $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ); GSF: Global Site Factor; *Acic*: tipo acícula (=1 si secundaria; =0 si primaria);  $p_1, p_2, p_3, p_4, p_5, p_6, p_7, Q_{10}, A_{\text{opt}}, T_{\text{opt}}$  and  $\alpha_{\text{opt}}$  son parámetros estimados mediante regresión por mínimos cuadrados no lineales. La *tabla 1* recoge el valor de los parámetros estimados (para más detalles acerca del ajuste y construcción del modelo consultar Calama *et al.*, 2012). A partir del modelo anterior es posible definir la respuesta de la tasa neta de fotosíntesis a distintos parámetros y condiciones ambientales, pudiendo definir las condiciones óptimas –y el nicho óptimo– para el desarrollo del regenerado. En ese sentido, y de acuerdo al modelo, las máximas tasas de fotosíntesis se alcanzan a temperaturas de hoja de 25-30  $^{\circ}\text{C}$ , con humedad edáfica del 25% y valores de GSF: 0.43 (*figura 2*).

### 3.2 Evaluación del modelo

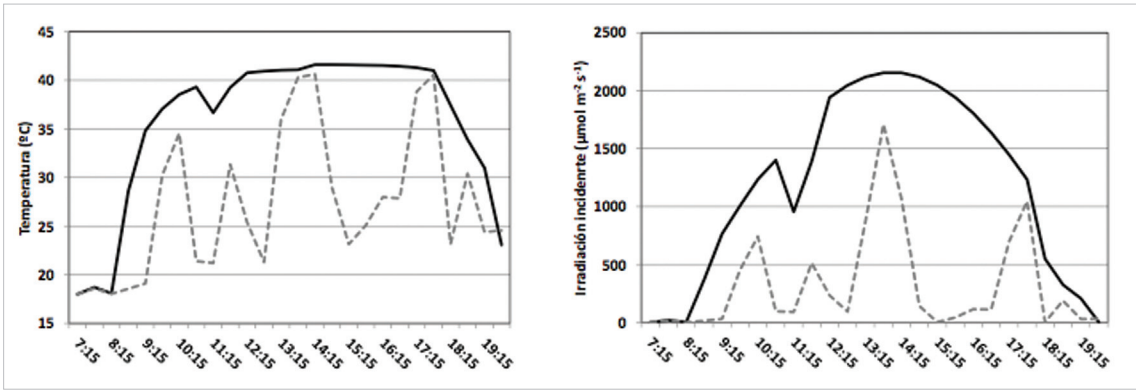
El modelo ajustado se aplica a las seis localizaciones de estudio, en las que el diferente ambiente lumínico identificado permite definir un patrón diferenciado de temperatura y luz incidente a lo largo del periodo de estudio (no así de la humedad edáfica, que se asume constante). Como ejemplo, la *figura 3* muestra el patrón de luz incidente y temperatura para dos localizaciones (1 y 6), durante las horas de luz del día 1 de agosto de 2008 (con temperatura máxima de 44 $^{\circ}\text{C}$ ). Se puede comprobar que la localización 1 se encuentra a plena luz durante prácticamente todo el día, manteniéndose en temperaturas superiores a los 40 $^{\circ}\text{C}$  (muy alejadas del óptimo), mientras que la localización 6, situada en una sombra densa, recibe mucha menos luz, pero se sitúa durante todo el día en unos valores de temperatura más cercanos al óptimo. La *tabla 2* muestra el valor de las temperaturas medias para cada punto de estudio, observándose que la temperatura media de verano de las plantas expuestas llega a ser 5  $^{\circ}\text{C}$  superior a la de las plantas bajo mayor cobertura.

La *tabla 3* muestra el balance fotosintético mensual y global para las seis localizaciones de estudio. A nivel general, se puede observar el efecto que un año de primavera seca, como fue 2009, tiene sobre la tasa de asimilación neta total, que es en torno a un 50 % inferior a la de 2008. Por otra parte se observa un patrón de diferencias estacionales muy marcado entre puntos. En las condiciones ambientales óptimas de primavera de 2008, las localizaciones muy expuestas (1 y 2) alcanzan los mayores valores de asimilación, mientras que en la primavera seca del 2009 las mayores tasas correspondían a las localizaciones con cobertura media (3 y 4). Por otra parte, durante los meses más secos y calurosos del verano los mayores valores de asimilación neta se encuentran en las localizaciones con mayor cobertura. Un caso extremo es el del mes de agosto de 2008 (muy seco), donde la única localización que presenta un balance mensual positivo sería la 6, situada bajo la cubierta más densa. Por el contrario, una planta situada en la localización 1 presentaría balances fotosintéticos negativos durante los meses de julio y agosto de los dos años de estudio. En el balance global del año, se comprueba que la mayor tasa de asimilación neta se alcanza en la localización 4, de media cobertura, mientras que la menor corresponde a la localización más cubierta (6).

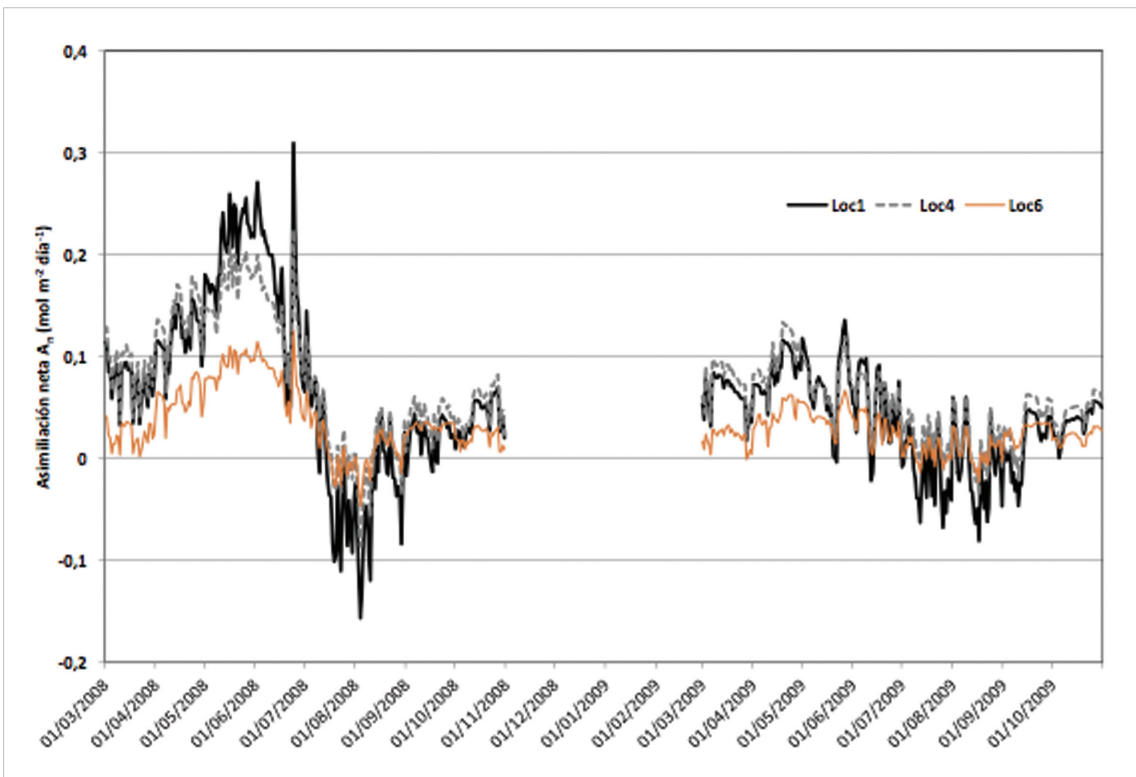
Como confirmación de lo anterior, la *figura 4* muestra la evolución diaria del valor de  $A_n$  en las localizaciones 1, 4 y 6. En la localización a plena exposición las plantas alcanzan los valores mayores de asimilación durante los meses de la prima-



**Figura 2.** Gráficos de contorno para la tasa neta de fotosíntesis en función de la temperatura y la humedad edáfica, en una planta juvenil y GSF: 0.43 con radiación (a) I:  $2000 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ; (b) I:  $200 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ .



**Figura 3.** Patrón diario (1 de agosto de 2008) de radiación incidente y temperatura de la hoja para la localización 1 (línea continua) y 6 (línea discontinua).



**Figura 4.** Tasa diaria de asimilación neta para las localizaciones 1, 4 y 6, a lo largo del periodo vegetativo de estudio.

vera (más marcados en el caso de la primavera húmeda de 2008), mientras que se comprueba que en un mes de agosto muy seco la planta acumularía muchos días consecutivos de balance negativo. Una planta en la localización 6 (mayor cobertura) alcanzaría valores bajos de tasa de asimilación en los meses favorables, pero presenta un balance mucho más positivo durante el periodo estival. Por último, una planta en la localización 4 representa una solución de compromiso entre ambos extremos, lo que se traduce en una mayor tasa de asimilación anual.



**Tabla 1.** Valor de los estimadores de los parámetros del modelo de hipérbola no rectangular /ec. 3.1 – 3.3)

$p_1$	$p_2$	$p_5$	$p_6$	$A_{opt}$	$T_{opt}$	$p_3$	$\alpha_{opt}$	$p_4$	$p_7$	$Q_{10}$	$\theta$
-0.0047	0.0506	2.3242	0.2015	3.9350	33.6210	-0.00003	0.0289	26.6218	0.3246	2.4009	0.55

**Tabla 2.** Precipitación mensual observada (Pp, mm) y temperatura media mensual de la hoja ( $T^a$ , °C) estimada a partir del modelo [2] para cada una de las seis localizaciones de estudio.

Año	Mes	Pp (mm)	$T^a_1$	$T^a_2$	$T^a_3$	$T^a_4$	$T^a_5$	$T^a_6$
2008	Mar	12	7,2	6,8	5,2	7,0	6,6	5,4
	Abr	59	11,7	12,1	11,8	11,3	10,5	9,5
	May	100	16,6	16,1	15,9	15,1	14,3	14,0
	Jn	50	23,6	22,2	22,1	21,0	20,2	19,7
	Jl	10	28,0	26,2	26,0	24,5	23,5	22,8
	Ago	1	27,2	26,2	25,6	24,1	22,6	21,9
	Sep	11	19,2	19,9	19,4	18,9	17,7	16,1
	Oct	46	11,7	11,3	9,9	11,5	11,1	10,2
2009	Mar	8	7,6	7,2	5,5	7,4	7,0	5,8
	Abr	29	11,1	11,5	11,2	10,7	9,9	8,9
	May	17	20,8	20,0	19,5	18,3	17,1	16,6
	Jn	23	26,1	24,7	24,6	23,5	22,7	22,2
	Jl	0	28,7	27,1	26,9	25,5	24,5	24,0
	Ago	12	27,9	27,1	26,7	25,4	24,0	23,6
	Sep	8	21,1	21,7	21,2	20,8	19,7	18,3
	Oct	37	14,7	14,2	12,9	14,4	14,1	13,1

**Tabla 3.** Asimilación neta mensual (mol m<sup>-1</sup>) en las seis localizaciones de estudio, predicha de acuerdo al modelo [1]

Año	Mes	$A_{n_1}$	$A_{n_2}$	$A_{n_3}$	$A_{n_4}$	$A_{n_5}$	$A_{n_6}$
2008	Mar	2,36	2,03	0,75	2,72	2,10	0,70
	Abr	3,62	4,50	4,46	4,14	2,94	1,78
	May	6,49	6,35	6,47	5,31	3,37	2,85
	Jn	5,13	4,51	4,98	4,22	2,87	2,39
	Jl	-0,21	0,13	0,46	0,86	0,39	0,38
	Ago	-1,03	-0,53	-0,55	-0,01	-0,09	0,10
	Sep	0,64	0,96	1,40	1,23	1,09	0,95
	Oct	1,24	1,21	0,47	1,54	1,27	0,65
	<b>Total</b>	<b>18,24</b>	<b>19,16</b>	<b>18,44</b>	<b>20,01</b>	<b>13,94</b>	<b>9,81</b>
2009	Mar	1,95	1,73	0,65	2,31	1,79	0,64
	Abr	2,55	3,20	3,23	2,97	2,15	1,31
	May	2,31	2,51	2,52	2,30	1,44	1,33
	Jn	1,54	1,42	1,85	1,80	1,05	0,93
	Jl	-0,42	-0,14	0,22	0,60	0,15	0,17
	Ago	-0,30	0,12	0,13	0,46	0,12	0,24
	Sep	0,45	0,77	1,21	1,06	0,93	0,83
	Oct	1,15	1,17	0,45	1,46	1,24	0,68
	<b>Total</b>	<b>9,23</b>	<b>10,78</b>	<b>10,27</b>	<b>12,97</b>	<b>8,86</b>	<b>6,13</b>

#### 4. Discusión y conclusiones

La parametrización del modelo de hipérbola no-lineal para la tasa de asimilación neta en el regenerado de *P. pinea* permite evaluar el efecto de los distintos factores ambientales y climáticos sobre el proceso, confirmando en general la hipótesis principal de control fundamental de la interacción luz incidente-temperatura-humedad edáfica sobre el proceso, como es de esperar en especies forestales mediterráneas (Valladares *et al.*, 2005). El modelo permite definir el nicho óptimo de regeneración (Gómez-Aparicio *et al.*, 2006). Los mayores valores de asimilación neta puntual se identifican en los meses de primavera y en las plantas situadas a plena exposición, con humedad edáfica superior al 25% (que en suelos con baja capacidad de retención de agua, como es el caso de estudio, únicamente se mantiene durante los primeros días tras un evento de precipitación), y temperaturas que en las horas de máxima radiación alcanzan los 25-30 °C. Sin embargo, ese tipo de localizaciones expuestas son muy desfavorables durante los meses estivales, en donde la baja humedad edáfica y las altas temperaturas que alcanzan las plantas durante las horas de máxima exposición fuerzan a las plantas al cierre estomático, alcanzándose tasas netas de asimilación negativas. La repetición de estas condiciones durante varios días implica balances fotosintéticos negativos mantenidos, que, en una planta con estrategia isohídrica, como son las del género *Pinus*, puede conducir a fenómenos de muerte por agotamiento de recursos (McDowell *et al.*, 2008), fenómeno que en cualquier caso complementaría a la mortalidad por cavitación del xilema asociada a las altas demandas evaporativas en plantas muy expuestas. En el caso de estudio, este fenómeno de balance negativo se ve atenuado en plantas bajo una cobertura arbórea muy densa, aunque a costa de unas tasas de asimilación anuales muy bajas. Las condiciones óptimas de cobertura se identifican con valores de GSF cercanos 0.45, aunque debe tenerse en cuenta también la posición de los árboles, siendo más favorable la tasa de asimilación neta en aquellas plantas que con coberturas intermedias, se encuentran a plena exposición durante las horas del mediodía durante los meses de primavera y sombreadas en verano. En nuestro caso de estudio, la localización 3 presenta unas condiciones muy desfavorables en primavera, lo que explica que se alcanzen valores medios de asimilación inferiores, pese a tener un GSF más cercano al óptimo.

Nuestros resultados confirman el carácter de media sombra de la especie en las fases iniciales de desarrollo, apuntado por varios autores (Montero *et al.*, 2008; Manso *et al.*, 2012). Desde el punto de vista de la gestión, se puede inferir que la aplicación de cortas muy intensas que impliquen la emergencia del regenerado (o puesta en luz del mismo) en condiciones muy expuestas suponen una clara desventaja para afrontar los meses más desfavorables de sequía estival, lo que podría verse acrecentado en escenarios previsibles de aumento de las temperaturas y reducción de las precipitaciones estivales (IPCC, 2007). Por otra parte, el mantenimiento de espesuras muy densas favorece la supervivencia estival, aunque impide el correcto desarrollo del regenerado, sobre todo si la sombra se mantiene durante muchos años. En concordancia con los resultados obtenidos en la modelización de los procesos de diná-

mica y regeneración de la especie (Gordo *et al.*, 2012; Manso *et al.*, 2012), se propone la ejecución de cortas aclaratorias poco intensas sobre regenerado previamente establecido.

## 5. Agradecimientos

Queríamos agradecer al Servicio Forestal de la Junta de Castilla y León y al Ayuntamiento de El Portillo los permisos para la realización de los trabajos de campo, y a Santiago de Blas su colaboración en la ejecución de los mismos. El presente trabajo se ha financiado con los proyectos RTA2007-00044, S2009AMB1668 y AGL2010-15521.

## 6. Referencias

- Calama, R., Puértolas, J., Madrigal, G., Pardos, M., 2013. Modelling the environmental response of leaf net photosynthesis in *Pinus pinea* L. natural regeneration. *Ecological Modelling*. *Submitted* 251: 9-21.
- Cuesta, B., Villar-Salvador, P., Puértolas, J., Rey-Benayas, J.M., Michalet, R., 2010. Facilitation of *Quercus ilex* in Mediterranean shrubland is explained by both direct and indirect interactions mediated by herbs. *J Ecol*, 98: 687-96.
- Farquhar, G.D., Von Caemmer, S., Berry, J.A., 1980. A biochemical model of photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation in leaves of C<sub>3</sub> species. *Planta*, 149: 78-90.
- Gardiner, E.S., Hodges, J.D., 1998. Growth and biomass distribution of cherrybark oak (*Quercus pagoda* Raf.) seedlings as influenced by light availability. *For Ecol Manage*, 108: 127-34.
- Gómez-Aparicio, L., Valladares, F., Zamora, R., 2006. Differential light responses of Mediterranean tree saplings: linking ecophysiology with regeneration niche in four co-occurring species. *Tree Physiol*, 26: 947-58.
- Gordo, J., Calama, R., Pardos, M., Bravo, F., Montero, G., (eds.) 2012. La regeneración natural de *Pinus pinea* L. y *Pinus pinaster* Ait. en los arenales de la Meseta Castellana. Valladolid: IUGFS.
- IPCC. 2007. *Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability*. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment. Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Laisk, A., Nedbal, L., Govindjee (Eds.) 2009- *Photosynthesis in silico: understanding complexity from molecules to ecosystems*. Dordrecht, Netherlands: Springer Series in Advances in Photosynthesis and Respiration, 29.
- Mando, R., Pardos, M., Madrigal, G., Gordo, J., Montero, G., Calama, R., 2012. Modelo integral para la regeneración de *Pinus pinea* en los arenales castellanos. Reunión GT Selvicultura SECF. Madrid, 27-28 septiembre 2012.
- Montero, G., Calama, R., Ruiz-Peinado, R., 2008. Selvicultura de *Pinus pinea* L. En Montero, G., Serrada, R., Reque, J., (Eds.) *Compendio de Selvicultura de Especies*, pp 431-470. INIA – Fundación Conde del Valle de Salazar.

- McDowell, N., Pockman, W.T., Allen, C., Breshears, D.D., Cobb, N., Kolb, T. *et al.*, 2008. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytol*, 178: 719-39.
- Oliveira, G., Peñuelas, J., 2004. Effect of winter cold stress on photosynthesis and photochemical efficiency of PSII of the Mediterranean *Cistus albidus* L. and *Quercus ilex* L. *Plant Ecol*, 175: 179-91.
- Puértolas, J., Oliet, J.A., Jacobs, D.F., Benito, L.F., Peñuelas, J.L., 2010. Is light the key factor for success of tube shelters in forest restoration plantings under Mediterranean climates? *For Ecol Manage*, 260: 610-17.
- Thornley, J.H.M., Johnson, I.R., 1990. *Plant and crop modeling: a mathematical approach to plant and crop physiology*. Caldwell, New Jersey: The Blackburn Pres.
- Valladares, F., Dobarro, I., Sánchez-Gómez, D., Pearcy, R.W., 2005. Photoinhibition and drought in mediterranean woody saplings: scaling effects and interactions in sun and shade phenotypes. *J Exp Bot*, 56: 483-94.