



UNIVERSITAT  
POLITÈCNICA  
DE VALÈNCIA

Máster en Ingeniería  
Hidráulica y Medio  
Ambiente

---

Título del Trabajo Fin de Máster:

***CARACTERÍSTICAS FUNCIONALES EN  
RELACIÓN CON EL USO DEL AGUA Y LA  
ACLIMATACIÓN A BAJA RADIACIÓN EN  
ESPECIES MEDITERRÁNEAS  
UTILIZADAS EN REFORESTACIONES  
BAJO CUBIERTA DE PINAR.***

Intensificación:

***ORDENACIÓN, RESTURACIÓN Y GESTIÓN DE CUENCAS***

Autor:

***GANDÍA NAVALÓN, CRISTINA***

Director/es:

***DR. VILAGROSA CARMONA, ALBERTO***

***DR. DEL CAMPO GARCÍA, ANTONIO D.***

Fecha: ***SEPTIEMBRE, 2011***



UNIVERSITAT  
POLITÈCNICA  
DE VALÈNCIA

**Máster en Ingeniería  
Hidráulica y Medio  
Ambiente**

---

---

Título del Trabajo Fin de Máster:  
**CARACTERÍSTICAS FUNCIONALES EN RELACIÓN CON EL  
USO DEL AGUA Y LA ACLIMATACIÓN A BAJA RADIACIÓN EN  
ESPECIES MEDITERRÁNEAS UTILIZADAS EN  
REFORESTACIONES BAJO CUBIERTA DE PINAR.**

Autor: **GANDIA NAVALÓN, CRISTINA**

<b>Tipo</b>	A <input type="checkbox"/> B <input checked="" type="checkbox"/>	<b>Lugar de Realización</b>	<b>VALENCIA</b>
<b>Director</b>	<b>ALBERTO VILAGROSA CARMONA</b>	<b>Fecha de Lectura</b>	<b>SEPT. 2011</b>
<b>Codirector1</b>	<b>ANTONIO D. DEL CAMPO GARCÍA</b>		
<b>Codirector2</b>			
<b>Tutor</b>			

**Resumen:**

En la Península Ibérica, y particularmente en la Comunidad Valenciana, predominan las masas monoespecíficas de pino carrasco (*Pinus halepensis*). Esto lleva consigo una menor resiliencia del medio frente a perturbaciones como sequías o incendios. El objetivo del presente trabajo es analizar las características funcionales en relación con el uso de agua en diferentes condiciones de luz de seis especies rebrotadoras (*Acer granatense*, *Arbutus unedo*, *Quercus ilex*, *Quercus faginea*, *Fraxinus ornus* y *Rhamnus alaternus*). Se pretende que este conocimiento sirva a la hora de restaurar estas masas de modo que se logre una mayor resiliencia de los ecosistemas forestales. El trabajo se llevó a cabo en parcelas experimentales situadas en La Hude (Ayora) y en condiciones controladas de vivero en la Universidad de Alicante. En campo, las plantas se dispusieron bajo diferentes tratamientos de sombra generadas por las diferentes densidades de pinos. En vivero esto se consiguió con el uso de mallas de sombreo. Se realizaron medidas ecofisiológicas (intercambio de gases y eficiencia fotoquímica), además, en vivero se registraron curvas de luz. Las plantas en vivero fueron sometidas a un ciclo de sequía de siete días, después del cual se volvieron a tomar las medidas de ecofisiología. También se caracterizaron las hojas en vivero (superficie foliar y peso específico foliar). Se calcularon índices de plasticidad para las diferentes variables para conocer la capacidad de cada especie de aclimatarse. Los principales resultados muestran que cada especie tiene un patrón de respuesta en función de sus características ontogenéticas y que la combinación de determinados rasgos funcionales puede favorecer su adaptación a diferentes ambientes. Por otro lado,

hay especies que con menor plasticidad tienen características funcionales más adecuadas para ambientes mediterráneos, como una estrategia de conservación de agua mediante valores de intercambio de gases moderados. Además, se ha observado que las parcelas de mayor densidad son, en general, desfavorables por la elevada competencia que se establece.

**Abstract:**

In the Iberian Peninsula, and especially in the Valencian Region, the monospecific stand of Aleppo pine (*Pinus halepensis*) prevails over the rest. This fact entails a lesser environmental resilience towards changes, such as droughts or wildfires. The aim of this research is to analyse the functional traits related to the use of water in different light conditions of six resprouting species (*Acer granatense*, *Arbutus unedo*, *Quercus ilex*, *Quercus faginea*, *Fraxinus ornus* and *Rhamnus alaternus*). This knowledge is thought to be used in the restoration of these stands so that a higher resilience of these forest ecosystems will be achieved. Field work was carried out in experimental plots located in La Hundo (Ayora) and under nursery controlled conditions in the University of Alicante. In field, plants were arranged under different shade treatments originated by the different pines density. In the nursery, this aim was achieved thanks to the use of shadow nets. Different ecophysiological measurements (gas exchange and photochemical efficiency) were taken, apart from the recording of light curves in nursery. Those plants in nursery were subjected to a drought period of seven days, after which new ecophysiological measurements were taken. Leaves of plants in nursery were also morphologically characterised (leaf area and leaf mass per area). Plasticity indexes were calculated for the different variables in order to know the capacity of each species to become acclimatized. The main outcomes show that each species has a response pattern depending on its ontogenetic characteristics and that the combination of some functional traits can help to its adaptation to different environments. Besides, there are species with less plasticity which have functional characteristics that suit better in Mediterranean environments, as a strategy to keep water through moderate values of gas exchange. Furthermore, it has been observed that those plots of higher density are, in general, unfavorable due to the high competence that is established.

**Palabras clave:**

Plasticidad; *Pinus halepensis*; Estrés hídrico; Restauración ecológica; Ecofisiología

**Las plantas son los únicos seres que dan todo a otros seres, y apenas piden lo que a todos sobra: la luz**

Martín Cárdenas, 1938

## **Agradecimientos**

Muchas son las personas que me han ayudado y apoyado a lo largo de este año, a todos vosotros, gracias. De manera especial, quiero hacer un agradecimiento a mis “compañeros” del CEAM, que desde el primer día hicieron que me sintiera como una más del grupo. María Elena, Alberto, Esteban, muchas gracias por todo.

# Índice

<b>PRINCIPALES ABREVIATURAS</b>	<b><i>i</i></b>
<b>1. INTRODUCCIÓN</b>	<b>1</b>
<b>2. ANTECEDENTES</b>	<b>3</b>
<b>2.1. La Región Mediterránea</b>	<b>3</b>
<b>2.2. Los incendios forestales</b>	<b>4</b>
<b>2.3. La regeneración post-incendio</b>	<b>7</b>
<b>2.4. Las masas de pinar</b>	<b>8</b>
<b>2.5. Estrés hídrico y plasticidad a la sombra. Interacción entre la luz y el agua</b>	<b>9</b>
<b>2.6. La ecofisiología o ecología funcional de las especies y su aplicación en la restauración ecológica de ecosistemas</b>	<b>13</b>
<b>3. OBJETIVOS</b>	<b>14</b>
<b>4. MATERIALES Y MÉTODOS</b>	<b>15</b>
<b>4.1. Material vegetal</b>	<b>15</b>
4.1.1. Origen del Material Forestal de Reproducción (MFR)	15
4.1.2. Caracterización del material vegetal. Ventanas de calidad	16
<b>4.2. Selección de parcelas en campo</b>	<b>17</b>
<b>4.3. Ensayo en vivero</b>	<b>21</b>
<b>4.4. Medida de la radiación (PAR)</b>	<b>22</b>
<b>4.5. Determinación de intercambio gaseoso</b>	<b>23</b>
4.5.1. En campo	23
4.5.2. En condiciones óptimas en vivero	23
4.5.3. Curvas de respuesta a la luz en condiciones óptimas	24
<b>4.6. Fluorescencia de las clorofilas</b>	<b>24</b>
<b>4.7. Ciclo de sequía</b>	<b>25</b>
<b>4.8. Morfología foliar</b>	<b>25</b>
4.8.1. Peso específico foliar	25
<b>4.9. Cronograma</b>	<b>25</b>
<b>4.10. Análisis estadístico</b>	<b>26</b>
<b>5. RESULTADOS</b>	<b>27</b>
<b>5.1. Ensayo en vivero en condiciones controladas</b>	<b>27</b>
5.1.1. Evolución de la radiación y riego	27
5.1.2. Respuesta morfológica de las especies a los diferentes niveles de luz	29
5.1.3. Respuesta fisiológica de las especies a cambios en la radiación. Intercambio de gases y eficiencia fotoquímica	31
5.1.4. Curvas de luz de las especies en función del tratamiento de luz	35
<b>5.2. Ensayo en parcelas experimentales</b>	<b>41</b>

5.2.1. Respuesta fisiológica de las especies a cambios en la radiación. Intercambio de gases y eficiencia fotoquímica.	41
<b>6. DISCUSIÓN</b>	<b>45</b>
<b>6.1. Respuestas funcionales a las diferentes disponibilidades lumínicas en condiciones controladas de vivero</b>	<b>45</b>
6.1.1 Morfología foliar	45
6.1.2 Intercambio de gases y ciclo de sequía	46
6.1.3. Curvas de luz	47
6.1.4. Índices de plasticidad	48
<b>6.2. Respuesta de las especies en condiciones de campo</b>	<b>48</b>
<b>7. CONCLUSIÓN</b>	<b>53</b>
<b>Anexos</b>	<b>55</b>
ANEXO I. Descripción de especies	56
ANEXO II. Ventanas de calidad	59
ANEXO III. Tablas de resultados estadísticos	62
<b>Bibliografía</b>	<b>65</b>

## Índice de figuras

<i>Figura 2.1. Evolución superficie afectada por incendios en la Comunidad Valenciana</i>	5
<i>Figura 2.2. Secuencia de las imágenes obtenidas en la zona del incendio</i>	6
<i>Figura 2.3. Evolución de la cobertura vegetal</i>	6
<i>Figura 2.4. Estrategias de las plantas frente al estrés hídrico</i>	10
<i>Figura 4.1. Gradiente de especies según tolerancia a la sequía.</i>	15
<i>Figura 4.2. Mapa de isoyetas de la Comunidad Valenciana</i>	17
<i>Figura 4.3. Diagrama ombrotérmico</i>	17
<i>Figura 4.4. Localización de las parcelas experimentales en La Hundo, Ayora</i>	18
<i>Figura 4.5. Pedregosidad del suelo</i>	19
<i>Figura 4.6. Distintas coberturas según tratamiento</i>	20
<i>Figura 4.7. Evolución del PAR en las áreas experimentales</i>	20
<i>Figura 4.8. Retroexcavadora utilizada para la plantación</i>	21
<i>Figura 4.9. Colocación de los individuos en las bandejas</i>	21
<i>Figura 4.10. Simulación de tres condiciones diferentes de sombreo</i>	22
<i>Figura 5.1. Evolución de la humedad del sustrato</i>	27
<i>Figura 5.2. Radiación fotosintéticamente activa (PAR) en el vivero de la Universidad de Alicante</i>	28
<i>Figura 5.3. Área foliar media según el tratamiento de luz</i>	29
<i>Figura 5.4. Imagen de las hojas según tratamiento y especie</i>	30
<i>Figura 5.5. Peso específico foliar según grado de iluminación y especie</i>	31
<i>Figura 5.6. Conductancia estomática en condiciones de máxima hidratación</i>	32
<i>Figura 5.7. Tasa de fotosíntesis en condiciones de máxima hidratación</i>	33
<i>Figura 5.8. Eficiencia instantánea en el uso de agua (WUEi)</i>	33
<i>Figura 5.9. Eficiencia fotoquímica a mediodía</i>	34
<i>Figura 5.10. Curvas de luz para las seis especies de estudio</i>	35
<i>Figura 5.11. Variables de intercambio de gases en condiciones de máxima hidratación y de estrés hídrico</i>	38
<i>Figura 5.12. Eficiencia fotoquímica a mediodía en condiciones de estrés hídrico</i>	39
<i>Figura 5.13. Conductancia estomática en las parcelas experimentales</i>	42
<i>Figura 5.14. Tasa de fotosíntesis en las parcelas experimentales</i>	43
<i>Figura 5.15. Eficiencia instantánea de uso de agua (WUEi) para las parcelas experimentales</i>	44
<i>Figura II.1. Ventanas de calidad para la altura (H) y el diámetro del cuello de raíz (DCR)</i>	60
<i>Figura II.2. Ventanas de calidad para peso seco aéreo (PSA) y el peso seco radical (PSR)</i>	61

## Índice de tablas

<i>Tabla 4.1. Viveros de origen y principales características de cultivo</i>	16
<i>Tabla 4.2. Características de las densidades pre-seleccionadas</i>	19
<i>Tabla 4.3. Cronograma de las tareas realizadas.</i>	26
<i>Tabla 5.1. Variables de las curvas de luz según especie y tratamiento</i>	36
<i>Tabla 5.2. Valor de plasticidad de las variables estudiadas</i>	40
<i>Tabla III.1. Resultados del ANOVA de la comparación de los tratamientos de luz en vivero</i>	62
<i>Tabla III.2. Resultados del ANOVA para el área foliar media y el peso específico</i>	62
<i>Tabla III.3. Resultados del ANOVA en condiciones de máxima hidratación</i>	62
<i>Tabla III.4. Resultados del ANOVA para las diferentes variables de las curvas de luz</i>	63
<i>Tabla III.5. Resultados del ANOVA después del ciclo de sequía</i>	63
<i>Tabla III.6. Resultados del ANOVA en condiciones de campo</i>	64

## PRINCIPALES ABREVIATURAS

### *Tratamientos*

AD	Alta densidad de pinos
MD	Media densidad de pinos
BD	Baja densidad de pinos
ms	Media sombra
sp	Sombra profunda

### *Especies*

Ag	<i>Acer granatense</i>
Au	<i>Arbutus unedo</i>
Fo	<i>Fraxinus ornus</i>
Qf	<i>Quercus faginea</i>
Qi	<i>Quercus ilex</i>
Ra	<i>Rhamnus alaternus</i>

### *Variables*

#### *Intercambio de gases*

Gs	Tasa de conductancia estomática
A	Tasa de fotosíntesis
E	Tasa de transpiración
WUEi	Eficiencia instantánea de uso de agua

#### *Fluorescencia de la clorofila*

$\Phi$ PSII	Eficiencia fotoquímica efectiva
$F_v/F_m$	Eficiencia fotoquímica potencial

#### *Curvas de luz*

Rd	Tasa de respiración oscura
$A_{max}$	Tasa de fotosíntesis máxima
LSE	Punto de saturación de luz
LCP	Punto de compensación lumínica

## 1. INTRODUCCIÓN

En la zona mediterránea, los ecosistemas forestales pueden ser severamente afectados por grandes incendios. Uno de los ecosistemas más comunes son los pinares de pino carrasco (*Pinus halepensis*), los cuales son muy abundantes en los climas seco y semiárido como consecuencia de actividades de reforestación, incendios forestales y abandono de las tierras de cultivo (Vallejo y Alloza, 1998). El pino carrasco es una especie que muestra una alta resistencia a la sequía (López, 2007) y que probablemente puede jugar un importante papel como especie arbórea en el marco del cambio climático. Estas masas, muy adaptadas al fuego, aunque altamente combustibles, presentan en algunos casos una regeneración muy abundante tras incendio, lo que forma nuevas masas jóvenes que compiten fuertemente por el agua y la luz, excluyendo el regenerado de otras especies. La ocurrencia de nuevos incendios en fase de regeneración (pinares juveniles) conlleva generalmente la pérdida definitiva del ecosistema arbóreo. Además, la regeneración de otras especies también se puede ver afectada por una espesura demasiado alta o por una distancia demasiado amplia a fuentes semilleras adultas.

Por esta razón, la instalación de especies rebrotadoras, tanto arbustivas como arbóreas, en pinares permitiría la obtención de masas mixtas que aumentasen la resiliencia de los sistemas forestales frente a fuegos recurrentes. Estas especies rebrotadoras son además un importante componente de los ecosistemas mediterráneos (Le Houérou, 1981), siendo más resilientes frente a diferentes perturbaciones del medio.

El presente trabajo Fin de Máster se enmarca en el proyecto FUME (Forest Fires under Climate, Social and Economic Changes in Europe, the Mediterranean and other Fire-affected Areas of the World; 2010-2014; nº 243.888, financiado por la CE) cuyo objetivo principal es la recuperación o restauración ecológica de ecosistemas mediterráneos afectados por incendios forestales, los cuales también serán afectados por el cambio climático. En este trabajo se han realizado plantaciones de seis especies rebrotadoras arbóreas y arbustivas, que se comentarán más adelante en detalle, bajo dosel de pino (en su mayoría *P. halepensis*) para estudiar la respuesta a la reforestación en función de las distintas condiciones generadas por la diferente densidad del dosel. Así mismo, también se ha llevado a cabo un experimento paralelo en vivero en condiciones controladas para estudiar la plasticidad morfológica y

fisiológica de las mismas especies a diferentes porcentajes de extinción de luz. Por último se realizó un periodo de sequía para observar cómo responden las plantas a la falta de agua.

## **2. ANTECEDENTES**

### **2.1. La Región Mediterránea**

Los ecosistemas con clima mediterráneo ocupan aproximadamente un 2% de la superficie terrestre (Thrower y Bradbury, 1973). Estas características climáticas las podemos encontrar en: California, Chile central, Sudáfrica, sur de Australia y la cuenca Mediterránea, zona más extensa y a la que debe su nombre.

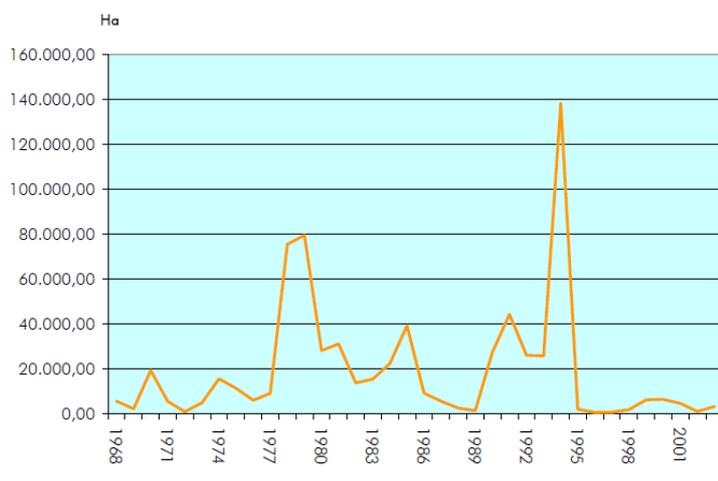
El paisaje de la Cuenca Mediterránea es el resultado de la actividad de miles de años de los pobladores sobre el territorio (Naveh 1990). Durante el siglo XX, la región experimentó cambios en la migración de las poblaciones de las áreas rurales a zonas urbanas, lo que generó cambios en la agricultura tradicional y en la diversidad paisajística. La sobreexplotación forestal en algunos casos, así como el abandono de tierras y la industrialización facilitaron el desarrollo de procesos de degradación y el aumento de los procesos de desertificación. Los cambios de usos del suelo favorecieron la expansión de matorrales en áreas extensas, dando lugar a un proceso acelerado de acumulación de materiales combustibles altamente sensibles a los incendios (Pausas 2004).

El clima mediterráneo tiene una alternancia de períodos húmedos templados o fríos con períodos secos y calurosos (Archibold, 1955). La pluviometría anual es escasa (en muchos casos inferior a 500 mm) e irregular (Aschmann, 1973). El régimen pluviométrico muestra que las escasas precipitaciones se dan en frecuentes ocasiones de forma torrencial en cortos períodos de tiempo, lo que contribuye a una elevada escorrentía superficial, lavado de nutrientes y materia orgánica del suelo que no podrán ser asimilados por las plantas. Por otro lado, las frecuentes sequías coinciden con períodos de altas temperaturas, de manera que durante el verano, cuando las precipitaciones son escasas y la temperatura es alta, la vegetación tiene un porcentaje de humedad más bajo, favoreciendo la probabilidad de ignición y la ocurrencia de los incendios forestales. El período seco puede durar entre uno y ocho meses dependiendo de la zona. En este periodo es cuando las plantas además sufren mayor estrés, principalmente hídrico, constituyendo la época más desfavorable y que determina en muchos casos la supervivencia de los individuos.

En la Comunidad Valenciana, como en el resto de la Cuenca Mediterránea, el clima se caracteriza, como se ha dicho, por una intensa sequía estival seguida por lluvias en otoño, que en muchos casos pueden ser torrenciales. Las sequías interanuales también son comunes, con elevados porcentajes de variabilidad en el régimen pluviométrico entre años (De Luís et al., 2001). Esto hace que la cubierta vegetal sea escasa y estacionalmente variable y que el riesgo de erosión sea alto. Este riesgo es más alto en áreas donde las precipitaciones son bajas, como zonas con clima seco y semiárido, donde hay un déficit hídrico grave (200-400 mm anuales). El clima semiárido se da en el sureste de España, norte de África y costa mediterránea asiática. Este clima hace que el sureste español constituya uno de los casos más graves de degradación de tierras de Europa (Calatrava et al., 2011). Las estimaciones indican que en el territorio valenciano el 44% de la superficie está amenazado por una elevada erosión potencial, especialmente al sur de la provincia de Alicante (CEAM, 1995).

## **2.2. Los incendios forestales**

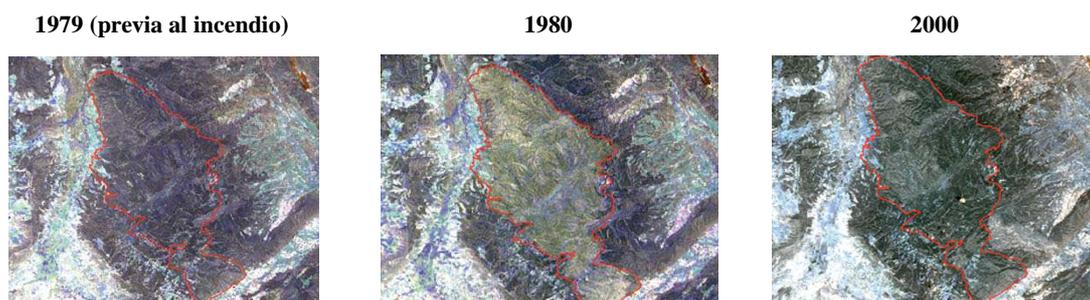
Desde finales del siglo XX el impacto de los incendios forestales ha sido particularmente importante en la Península Ibérica y particularmente importante en la Comunidad Valenciana (ver Figura 2.1.). La actividad humana modifica el régimen de perturbaciones, aumentando o disminuyendo la intensidad, extensión, frecuencia y estacionalidad de los incendios (Lloret, 2004). Los resultados de registros administrativos de incendios y técnicas de detección de incendios a partir de sensores remotos concluyen en un incremento del número y de la extensión de los incendios en los últimos años (Moreno et al. 1998). Es el conjunto de factores bióticos, abióticos y sociales el que determina una pauta contagiosa de los incendios en el espacio y tiempo, así como una fuerte asimetría en la distribución de frecuencia de sus tamaños, ya que pocos incendios contabilizan la mayor parte de la superficie quemada (Moreno et al. 1998).



**Figura 2.1.** Evolución superficie afectada por incendios entre 1968 y 2003 en la Comunidad Valenciana (Fuente: Conselleria de Infraestructuras, Territorio y Medio Ambiente).

En cuanto al efecto de los incendios en el suelo, éstos causan una pérdida de nutrientes por volatilización durante la combustión, por erosión, o por lixiviación posterior. Además, el fuego causa pérdidas en el mantillo y en los horizontes orgánicos del suelo por combustión parcial o total de la materia orgánica (Ferran y Vallejo, 1992). Un efecto inmediato es la disminución de la estabilidad de la estructura de los agregados lo que facilita la erosión y la pérdida de la protección de la vegetación, pudiendo comprometer la recuperación de la vegetación (Lloret, 2004). No obstante, los incendios tienen algunos efectos beneficiosos en el suelo como la deposición de nutrientes en las cenizas causando un efecto fertilizador.

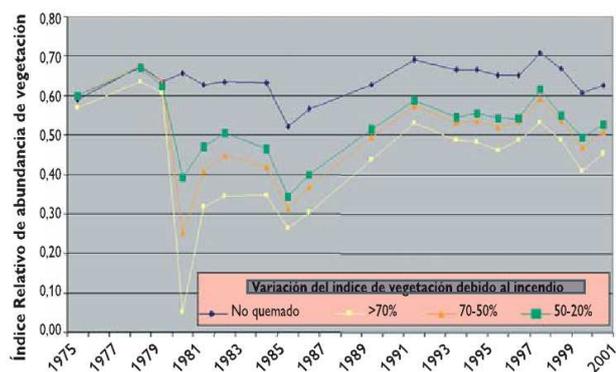
En 1979 se produjo en la zona de Ayora, municipio en el que se sitúan las parcelas de experimentación, uno de los incendios más graves registrados en la historia forestal de España, afectó a más de 31.000 hectáreas (la mayoría del término municipal de Ayora). El 80% de esta superficie era arbolada, principalmente bosques mixtos maduros de *Pinus halepensis* y *Pinus pinaster*. El 60% de la superficie afectada por el incendio es de propiedad privada, y el resto son montes de utilidad pública. El incendio causó un grave desastre, tanto ecológico como económico. El área en el que se sitúan nuestras parcelas no fue afectada por el fuego. El aprovechamiento maderero y resinero suponía la principal fuente de ingresos en la comarca, el aprovechamiento maderero pasó de una media de 24.000m<sup>3</sup> al año a sólo 2.000 m<sup>3</sup>. (Hernández y Romero, 2008)



**Figura 2.2.** Secuencia de las imágenes obtenidas del satélite LANDSAT en la zona del incendio (Fuente: Hernández y Romero, 2008).

En 1981 se puso en marcha un plan de restauración. Entre otras acciones, se redactó el *Proyecto de Ordenación Agrohidrológica en la Comarca Ayora-Enguera (1981)*, se llevaron a cabo tratamientos fitosanitarios y actuaciones de prevención y control de incendios forestales, entre los años 1988 y 2000, que abarcaron el 90% de la superficie afectada. En el mismo período se llevó a cabo la repoblación de 2.000 hectáreas, mayoritariamente se trata de repoblaciones monoespecíficas de pino carrasco (*Pinus halepensis*) realizadas mediante ahoyado manual. En la zona incendiada se han ejecutado tratamientos forestales sobre 33.000 hectáreas y se ha realizado el mantenimiento de una red de cortafuegos de primer orden de más de 352 km. (Hernández y Romero, 2008)

Transcurridos casi 30 años, la regeneración de la superficie afectada por el incendio ha sido influida por varios factores: la propia dinámica de la vegetación, los efectos del abandono de zonas de cultivo y las actuaciones de gestión forestal. Según los resultados obtenidos en la monitorización del estado actual llevada a cabo por la Fundación CEAM, el porcentaje de cobertura de la vegetación, pese a presentar una mejoría considerable, no ha alcanzado los niveles anteriores al incendio. La vegetación presenta un mosaico de formaciones arbustivas que incluye matorrales abiertos, aulagares (sobre todo de *Ulex parviflorus*), romerales (*Rosmarinus officinalis*), coscojares (*Quercus coccifera*) y matorrales mixtos con distintas proporciones de estas tres especies. También se encuentran áreas con presencia de cubierta arbórea, principalmente de *Pinus*



**Figura 2.3.** Evolución de la cobertura vegetal en función del impacto originado por el incendio (Fuente: Hernández y Romero, 2008).

*halepensis* de regeneración o de repoblación, si bien no excede del 15% del total de la superficie de la zona incendiada. Los principales factores que condicionan las formaciones vegetales encontradas son la recurrencia de incendios, el tipo de suelo y el uso del mismo. Las repoblaciones tuvieron una supervivencia del 50%. (Hernández y Romero, 2008).

### **2.3. La regeneración post-incendio**

La regeneración de la cubierta vegetal se produce a partir de las poblaciones de las especies capaces de sobrevivir y volver a crecer después del incendio (especies rebrotadoras), y de las que establecen nuevas poblaciones (especies germinadoras), ya sea a partir de semillas que se mantienen en plantas quemadas, almacenadas en bancos de semillas del suelo o copas, o que llegan desde lugares próximos al incendio (Lloret 2004). Hay quienes consideran la capacidad rebrotadora como una respuesta seleccionada evolutivamente por los incendios forestales. Sin embargo, otros trabajos han propuesto que se trataría de una pre-adaptación, es decir, que la capacidad rebrotadora se generó como respuesta a perturbaciones en general y no sólo relacionadas con el fuego (López-Soria y Castell, 1992). La estrategia rebrotadora se basa en la existencia de yemas adventicias que son capaces de resistir las altas temperaturas y de diferenciarse tras el paso del fuego, dando lugar a nuevos tallos y hojas que se desarrollan en un periodo relativamente corto de tiempo tras el fuego. A menudo, esta respuesta se ve favorecida por la existencia de algún tipo de aislante del calor que las protege, bien sean estructuras vegetales como el corcho de los alcornoques, la corteza del pino canario y las bases foliares del palmito y de algunas gramíneas, o el propio suelo que protege a rizomas, bulbos, raíces y cepas (Lloret, 2004).

Las especies capaces de sobrevivir o ser estimuladas con el paso del fuego suelen formar bancos de semillas en el suelo, mientras que las más sensibles a las temperaturas han de basar su establecimiento en su capacidad de dispersión desde poblaciones circundantes. El banco de semillas no se rellena hasta que las poblaciones establecidas no alcanzan la edad reproductiva, esto hace que un nuevo incendio antes de ese momento pueda eliminar estas especies. Las especies de vida larga y con un largo período pre-reproductivo, como los pinos, pueden ser las más afectadas por una alta recurrencia de incendios (Lloret et al. 2003). Esto hace tan importante la presencia de especies rebrotadoras, las cuales permitirán al monte recuperarse pese a la presencia de incendios recurrentes.

## 2.4. Las masas de pinar

La superficie cubierta por repoblaciones forestales ha aumentado en las últimas décadas. En la actualidad representa aproximadamente 140 millones de hectáreas en todo el mundo (Gómez-Aparicio et al., 2009). De esta superficie sólo el 22% tiene como función principal la protección (conservación de suelos, agua o biodiversidad). Sin embargo, recientemente se ha incrementado la importancia de las plantaciones en la ordenación del paisaje y la restauración, siendo considerada la protección medioambiental como un objetivo legítimo incluso en las plantaciones productivas (Gómez-Aparicio et al., 2009).

En España, los bosques de *Pinus halepensis* ocupan una amplia superficie forestal, superior a 1.045.000 ha de masas puras y 498.000 ha de masas mixtas, siendo la especie con mayor extensión relativa en término de masas puras. En la Comunidad Valencia, así como en las Islas Baleares o Murcia, esta especie ocupa más de un 70% de los bosques. Mientras que en Cataluña o Andalucía oriental el pino carrasco supone uno de los elementos básicos de su vegetación forestal (Rojas et al. 2009). Esta especie está presente, casi en exclusiva, en las zonas bajas y medias de clima mediterráneo sobre sustrato calcáreo. En la restauración de las áreas históricamente deforestadas del sureste español, áreas que durante miles de años fueron deforestadas para la obtención de madera y para su transformación en campos de cultivo, esta especie es absolutamente clave (Rojas et al. 2009).

Las especies de pino de crecimiento rápido se consideraron como una etapa intermedia en la sucesión ecológica y por tanto, se asumió que facilitarían la introducción de especies leñosas propias de etapas más maduras (Pausas et al. 2004). Sin embargo, las plantaciones, en su gran mayoría, se abandonaron sin ordenación ninguna y sin ningún tipo de monitorización que comprobara que realmente se estaba produciendo la sucesión ecológica esperada. Gómez-Aparicio et al. (2009) en un estudio realizado en Sierra Nevada, indica que las plantaciones de pino tienen, como media, menos regeneración activa y una diversidad menor que los bosques naturales de frondosas. En el mismo estudio también indican que esta situación varía enormemente dependiendo de las condiciones climáticas locales, de la densidad de la masa, y de la distancia a las fuentes semilleras, así como entre especies con diferentes trayectorias vitales.

Hay evidencias de que las plantaciones forestales pueden acelerar la sucesión ecológica en terrenos deforestados o de cultivos abandonados donde pueden haber barreras

ecológicas que impiden que se produzca dicha sucesión (condiciones climáticas extremas, competencia con herbáceas, etc.) (Gómez-Aparicio et al., 2009). No obstante, las plantaciones también tienen efectos negativos, la disminución de recursos en el sotobosque (como luz, agua y nutrientes) contribuye a una menor diversidad y éxito en la instalación de especies nativas (Gómez-Aparicio et al., 2009). Existe controversia alrededor de las consecuencias ecológicas de las repoblaciones forestales, entre otras razones, por escasez de estudios sobre las condiciones abióticas y características bióticas que influyen en dichas consecuencias. Por ejemplo, algunos estudios muestran que pese a que las plantaciones de pino contribuyen a la regeneración de especies leñosas en áreas Mediterráneas, este beneficio se reduce en años y sitios secos debido a una mayor competencia por el agua (Maestre y Cortina, 2004). También influirá la densidad de plantación en las relaciones de facilitación-competencia (Thomas et al. 1999). Por último, un tercer aspecto que influye en el éxito de la regeneración en las plantaciones es la distancia de dispersión de semillas o la presencia de especies rebrotadoras.

En áreas como la Cuenca Mediterránea, donde las plantaciones constituyen millones de hectáreas, hay un interés cada vez mayor de naturalizar estas plantaciones, de manera que pasen a ser bosques con una regeneración activa, con niveles más altos de biodiversidad y con alta resiliencia frente a perturbaciones como enfermedades o incendios (Maestre y Cortina, 2004).

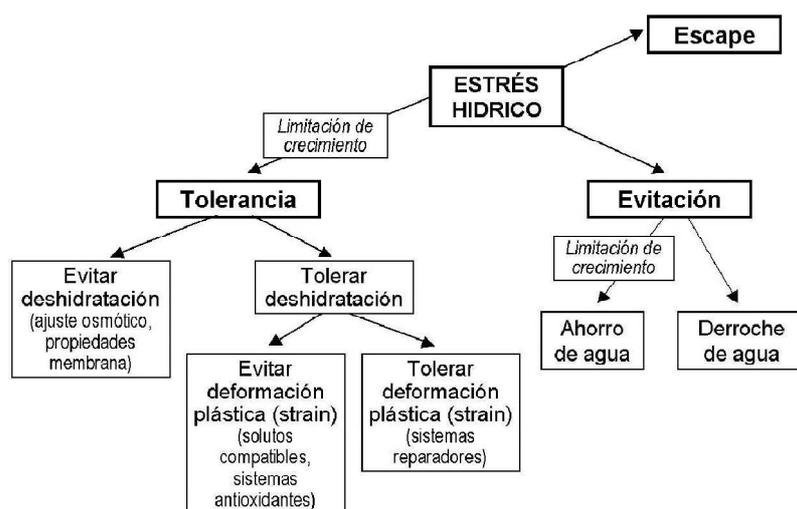
## **2.5. Estrés hídrico y plasticidad a la sombra. Interacción entre la luz y el agua**

El estrés hídrico, causado por competencia con otras especies y por sequías estivales, es el principal factor que limita el establecimiento de las plántulas (Cuesta et al. 2010). En el clima mediterráneo el desarrollo de las plantas se ve condicionado por dos aspectos relacionados con el agua: la limitación hídrica y la irregularidad de las precipitaciones, adversidad que se verá incrementada por el cambio climático (Valladares et al. 2004). Las predicciones del cambio climático contemplan un aumento de la intensidad y la duración de las sequías, asociadas también con un régimen más irregular de las precipitaciones y con temperaturas más altas (IPCC, 2001).

No obstante, las plantas presentan mecanismos para combatir dicho estrés hídrico, ya sea evitándolo o adaptándose al mismo de manera que lo pueda tolerar. Ambas estrategias

coexisten en los ecosistemas mediterráneos. Las especies *evitadoras* regulan la transpiración evitando tensiones excesivas en el xilema y manteniendo la hidratación de sus tejidos. Mientras que las *tolerantes* son aquellas que toleran que el estrés llegue a afectar en sus tejidos, tienen mecanismos que consiguen alcanzar un equilibrio termodinámico con el estrés sin sufrir daños. También se considera otro tipo de estrategia, la estrategia *elusiva* o de escape de la sequía, que es aquella en la que las plantas completan su ciclo vital antes de la llegada del estrés hídrico y así pasan el período desfavorable en forma de semilla (Valladares et al. 2004). Ésta estrategia es típica de los terófitos, especies de ciclo efímero que completan su ciclo vital antes de la llegada del verano.

En la Figura 2.4. se pueden observar gráficamente las distintas estrategias que tienen las plantas para responder frente al estrés hídrico. Como se puede observar en el gráfico, sólo la estrategia de ahorro de agua conlleva una limitación del crecimiento, aunque las estrategias de tolerancia conllevan también una limitación mayor o menor del crecimiento. Según Valladares et al. (2004) las especies que derrochan agua son las más productivas en general y tienen mecanismos que permiten una eficaz extracción de agua y una elevada conductividad hidráulica interna, de manera que abastecen con rapidez toda la parte aérea de la planta. Esto les confiere una gran competitividad siempre y cuando la carencia de agua no sea crónica. Estas estrategias hídricas pueden variar significativamente a lo largo del desarrollo de la planta, especialmente en plantas leñosas longevas.



**Figura 2.4.** Estrategias de las plantas frente al estrés hídrico (Fuente: Valladares et al. 2004).

La sequía disminuye la tasa de captación de carbono atmosférico. Además, en algunos encinares, disminuye la eficiencia en el uso del agua cuando ésta se calcula a nivel de ecosistema (Valladares et al. 2004). Las especies caducifolias son las que tienen mayor eficiencia en el uso de agua (Hasselquist et al. 2010), debido a que son capaces de aprovechar con intensidad los pocos predecibles pulsos de disponibilidad hídrica, sobre todo en primavera (Valladares et al. 2004).

Por un lado, las plantas presentan plasticidad frente a las oscilaciones en la disponibilidad de agua mediante cuatro tipos de respuesta: variando la superficie foliar por la que el agua se transpira y se pierde; mediante los estomas, controlando la pérdida de agua por unidad de superficie foliar; modificando la conductividad hidráulica entre las distintas partes de la planta para minimizar las embolias; y por último, adaptando el sistema radicular para mejorar la captación de agua (Valladares et al. 2004).

Por otro lado, las plantas también presentan plasticidad frente a la disponibilidad de luz. Las plantas ajustan su morfología y fisiología a la disponibilidad de luz a diferentes niveles, a nivel de distribución de copas (por ejemplo, ratio altura-diámetro), a nivel de la arquitectura de copas (patrón de ramas, disposición de las hojas, área foliar), a nivel de la fenología foliar (por ejemplo, la longevidad y los patrones de emergencia), a nivel del área foliar específica (peso específico), a nivel de las propiedades ópticas de la hoja (absorbancia, transmitancia), y finalmente, a nivel de las propiedades de intercambio de gases (fotosíntesis, respiración) (Valladares, 2003). Con la excepción de especies obligadas (tanto de sol como de sombra), la plasticidad fenotípica permite ampliar el rango de tolerancia de las especies a los diferentes niveles de luz. En el caso de la luz también hay dos estrategias, la *tolerante* (la clásica visión de adaptación a la sombra) y la *evitadora*. Algunas especies tienen una combinación intermedia de las dos estrategias.

Altos niveles de radiación en la mayoría de los ambientes áridos pueden causar fotoinhibición y el sobrecalentamiento de las superficies fotosintéticas, comprometiendo de este modo la supervivencia de las plantas (Rodríguez-Calcerrada et al. 2008). Por esta razón, la presencia de un dosel arbóreo favorece, aunque no en todos los casos, el establecimiento de las plantas. En algunos casos no es así, pues los árboles del dosel compiten por los recursos con las nuevas plántulas. En algunos trabajos se ha demostrado como la diversidad de especies disminuye conforme aumenta la densidad de la masa (Gómez-Aparicio et al., 2009). Sin embargo, el crecimiento de una planta no se ve limitado por

deficiencias en un solo recurso, por esta razón, para entender las distintas estrategias de adaptación es necesario comparar las respuestas a múltiples recursos y sus interacciones (Pardos et al. 2005).

La luz y la disponibilidad de agua están entre los principales factores que limitan la productividad de especies mediterráneas y, por lo tanto, contribuyen significativamente a la composición final de la masa forestal (Pardos et al. 2005). Existen pocas especies cuya estrategia adaptativa les permita tolerar la sequía y la sombra intensa al mismo tiempo, del mismo modo que la aclimatación del fenotipo a un extremo ambiental parece limitar la posibilidad de aclimatación a otros factores ambientales (Rodríguez-Calcerrada, 2007).

Por un lado, la supervivencia de las plantas en la sombra se puede ver comprometida por tener que enfrentarse a una situación de estrés hídrico, que, como ya se dijo, reduce la asimilación de CO<sub>2</sub> y altera el balance de carbono (Valladares et al., 2003; Aranda et al. 2004). Existen también evidencias de que la sombra intensa limita la resistencia a la sequía. La falta de luz genera el retraso en el desarrollo de los individuos y la inversión preferencial de biomasa en follaje, esto puede mermar la captación de agua y agravar el estrés hídrico de las plantas con respecto a zonas con más luz donde, en cambio, la evapotranspiración es mayor (Valladares y Pearcy, 2002). Por otro lado, la luz juega también un papel importante en la evitación del estrés hídrico al influir en la regulación estomática y en el flujo de agua. La mayor sensibilidad de los estomas a las variaciones del déficit de presión de vapor o del potencial hídrico del suelo que muestran las plantas que crecen en ambientes de alta iluminación permite un mayor control de las pérdidas de agua por transpiración que las que crecen en situaciones de umbría (Mendes et al. 2001). Además, se ha puesto de manifiesto el aumento de la conductancia hidráulica con la luz en especies de diversa ecología (Barigah et al. 2006). Por último, hay otros autores que apoyan la hipótesis de que los efectos combinados de estrés hídrico y disponibilidad de agua son ortogonales, es decir, que la respuesta a la luz no se ve condicionada por la respuesta a la sequía y a la inversa. (ver Puértolas et al., 2008, y Quero et al., 2006)

La interacción intraespecífica entre la luz y el agua varía según las especies de que se trate y según las condiciones climáticas y edáficas del medio, de manera que a medida que el estrés ambiental disminuye la competencia por los recursos adquiere mayor importancia (Holmgren et al. 1997). Según Rodríguez-Calcerrada (2007) el papel protector de la vegetación establecida sobre el regenerado podría ser especialmente beneficioso para el

establecimiento de las especies más susceptibles al estrés hídrico y a las altas temperaturas estivales. No obstante, este mismo autor (Rodríguez-Calcerrada et al. 2008), en un trabajo con dos especies del género *Quercus* (*Q. petraea* y *Q. pyrenaica*) concluye que las plantas bajo una masa densa y madura de pinos son más susceptibles a la sequía y presentan retraso en el crecimiento respecto a las plantas que crecen en claros del dosel arbóreo.

De esta manera, y a modo de síntesis, hay tres posibles patrones de respuesta : bajo cubierta las plantas son más susceptibles a la sequía, bajo cubierta las plantas son menos susceptibles a la sequía y por último, la interacción entre los dos factores es ortogonal.

## **2.6. La ecofisiología o ecología funcional de las especies y su aplicación en la restauración ecológica de ecosistemas**

Hasta hace no muchos años los resultados de las reforestaciones se analizaban en términos de supervivencia, y algunas veces también de crecimiento, de las especies introducidas. También en muchos casos se consideraban las características morfológicas de las plantas. El fracaso de muchas plantaciones forzó a que se consideraran como aspectos importantes las especies utilizadas y su calidad para la reforestación. A finales de los años 90 se hizo visible la necesidad de considerar la calidad fisiológica de los plantones (Real Decreto 289/2003). El avance de la técnica ha hecho posible el desarrollo de equipos de fisiología portátiles que permiten incorporar a la evaluación de las reforestaciones el análisis funcional de los plantones. Estos análisis se utilizan también a la hora de seleccionar planta. Entre las variables más frecuentemente utilizadas se encuentran el intercambio de gases, el potencial hídrico tanto de la planta como del suelo, la evaluación fotoquímica de la planta, la arquitectura hidráulica y el flujo de savia (Vallejo et al., 2003; Villar-Salvador et al., 2003; Vilagrosa et al., 2005).

Estos parámetros fisiológicos aportan gran cantidad de información sobre los mecanismos de resistencia al estrés, información que permite entender cómo se adaptan las plantas a un ambiente concreto y, por lo tanto, predecir pautas de respuesta frente a los distintos ambientes o condiciones ambientales presentes y futuras. Además, la comprensión de los mecanismos de respuesta puede ser aplicada para mejorar las características de las plantas en la fase de cultivo así como en la selección de variedades que se ajusten a unos requisitos ambientales determinados, o simplemente para mejorar la productividad de una especie (Nilsen y Orcutt, 1996).

### 3. OBJETIVOS

El presente trabajo se ha desarrollado dentro de las actividades realizadas por el grupo de Restauración Forestal de la Fundación CEAM en el marco del Proyecto de Investigación financiado por la Comisión Europea: "Forest fires under climate, social and economic changes in Europe, the Mediterranean and other fire-affected areas of the world" (FUME) y en la que están involucrados diferentes centros de investigación europeos. En concreto, el CEAM está trabajando dentro del WP 3.2: "Managing and restoring landscapes under change and uncertainty".

El objetivo genérico es incrementar la diversidad de especies arbóreas y arbustivas rebrotadoras en zonas donde su presencia es baja para incrementar la resiliencia del ecosistema frente a posibles perturbaciones (como por ejemplo incendios forestales) y los efectos del cambio climático.

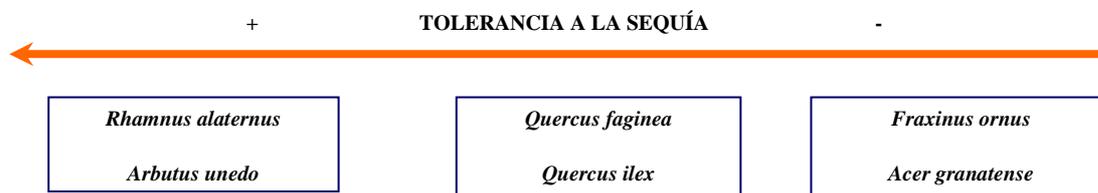
El **objetivo específico** desarrollado en el presente trabajo Fin de Máster es estudiar las características funcionales de seis especies mediterráneas rebrotadoras asociadas a su establecimiento en repoblaciones bajo diferentes condiciones de cubierta arbórea de pinar. Para esto se hicieron plantaciones con seis especies arbóreas y arbustivas en condiciones de campo en diferentes densidades de pinar y un ensayo en condiciones controladas de vivero donde se simulaban diferentes condiciones de sombreado. Se ha evaluado la respuesta funcional de las especies durante los primeros estadios post-plantación y la plasticidad mostrada por cada especie a las diferentes condiciones de sombreado. La hipótesis del trabajo es que las especies con mayor plasticidad para aclimatarse a condiciones variables de radiación tendrán una mejor capacidad de aclimatación a las condiciones generadas por la cobertura arbórea de pinar en las parcelas de campo. Además existirá un compromiso entre la resistencia a la sequía y la plasticidad a la radiación de manera que las especies más resistentes a la sequía soportaran mejor las condiciones generadas en las parcelas de baja densidad de pinar (alta radiación y elevado estrés) mientras que las especies más plásticas a la radiación se verán favorecidas en las parcelas de alta densidad de pinos (baja radiación, menor estrés). Trabajos previos del CEAM desarrollados en el marco de los programas de reforestación han observado que la supervivencia y el crecimiento de las especies en condiciones de campo están relacionados con determinadas características funcionales y con una alta capacidad de aclimatación para adaptarse a diferentes condiciones ambientales.

## 4. MATERIALES Y MÉTODOS

Este trabajo consistió en el estudio de las características morfológicas y funcionales de seis especies arbustivas rebrotadoras seleccionadas previamente según su resistencia a la sequía y requerimientos ecológicos (ver Figura 4.1.). El trabajo se desarrolló tanto en campo (La Hude, Ayora) como en vivero (vivero de la Universidad de Alicante).

### 4.1. Material vegetal

Las especies seleccionadas cubren un amplio rango de necesidades ecológicas. Todas ellas son relevantes en los ecosistemas mediterráneos e importantes para fines forestales y para los procesos ecológicos de estos ecosistemas. Éstas pertenecen a diferentes grupos funcionales (arbustivo-arbóreo; perennes-caducifolios; baja tolerancia a la sequía- alta tolerancia; ambientes abiertos- sombra) y son comunes en los ecosistemas estudiados en este proyecto. Las especies seleccionadas fueron: *Rhamnus alaternus*, *Arbutus unedo*, *Quercus ilex ssp ballota*, *Q. faginea*, *Fraxinus ornus*, *Acer opalus ssp granatense* (= *A. granatense*).



**Figura 4.1.** Marco conceptual de la selección de especies para la plantación bajo diferentes densidades de cubierta. Gradiente de especies según tolerancia a la sequía.

#### 4.1.1. Origen del Material Forestal de Reproducción (MFR)

El origen de las semillas fue para todas las especies la Región Valenciana. Los plantones (de una savia) fueron cultivados durante el año anterior a la plantación en diferentes viveros del Servicio Forestal de la Generalitat Valenciana. En la siguiente tabla (Tabla 4.1.) aparece la relación de las especies y los viveros de procedencia.

**Tabla 4.1.** Viveros de origen y principales características del cultivo de los plantones plantados en las parcelas de experimentación.

Especie	Vivero	Condiciones de cultivo		
		Contenedor	Substrato	Fertilización
<i>R. alaternus</i>	Guardamar	PQ250cc	limed peat	N-P-K 15-10-20+ with 3% of FICOTE- Nitro-15%
<i>A. unedo</i>	La Hunde	Forestpot 300cc	45% coconut peat +45% limed peat +10% vermiculite	2 kg of Plantacote® (8-9 months) by m <sup>3</sup> of substrate
<i>Q. ilex</i>	La Hunde	Forestpot 300cc	45% coconut peat +45% limed peat +10% vermiculite	2 kg of Plantacote® (8-9 months) by m <sup>3</sup> of substrate
<i>Q. faginea</i>	Camp de Mirra	QP D 60 T /9	limed peat fertilized	
<i>F. ornus</i>	La Hunde	Arnabat 250cc	45% coconut peat +45% limed peat +10% vermiculite	2 kg of Plantacote® (8-9 months) by m <sup>3</sup> of substrate
<i>A. granatense</i> (2 year old)	Hontanar	FP200	45% coconut peat +45% limed peat +10% vermiculite	Occasional fertilization based on triple granulated compost 15 (NPK)
<i>A. granatense</i> (1 year old)	La Yesa	QP330	45% coconut peat +45% limed peat +10% vermiculite	Establishment phase (NPK, 10-52-10), growth phase (NPK, 18-11-18), hardening phase (NPK, 4-19-35) Peters® fertilizer

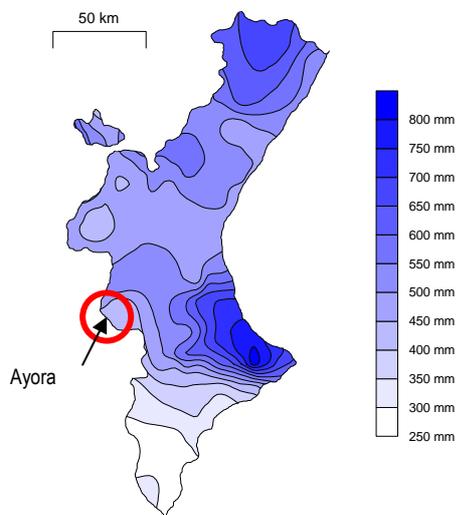
#### 4.1.2. Caracterización del material vegetal. Ventanas de calidad

La calidad morfológica de una planta hace referencia a la forma y estructura de la planta. Esta morfología es el resultado de las características genéticas de la planta, las condiciones ambientales del vivero y de las prácticas de cultivo empleadas en el mismo. Se han empleado multitud de atributos morfológicos cuantitativos para caracterizar la calidad de una planta. Los más utilizados han sido la altura de la parte aérea, el diámetro del cuello de la raíz y los pesos secos de la raíz y la parte aérea (Navarro et al. 2006). Un sistema sencillo para controlar las variables morfológicas y mantener la planta dentro de unos valores de referencia es las *ventanas de calidad*. En las *ventanas de calidad* se comparan los valores morfológicos de un determinado lote (PSA –peso seco aéreo- vs. PSR –peso seco radical-, altura vs. diámetro) con otros valores morfológicos de referencia (ya sean valores históricos, valores obtenidos en campañas anteriores, etc.). De esta manera se puede observar fácilmente a modo de gráfico si las características morfológicas del lote de plantas que se van a utilizar

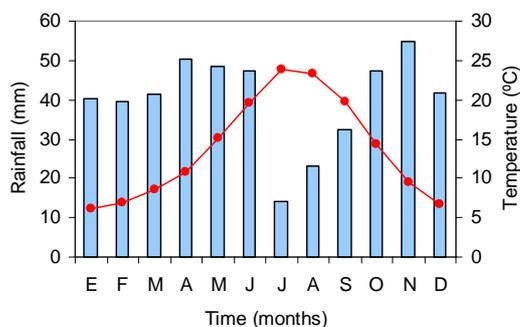
coinciden con las características de los lotes que se han utilizado de referencia (ver Navarro et al., 2006 y Anexo II).

## 4.2. Selección de parcelas en campo

La Hunde es la zona de estudio del presente trabajo. Está situada al oeste del término de Ayora (Valencia) lindando con el municipio de Carcelén (Albacete). La muela de La Hunde debe su nombre a un sistema orográfico careciente de picos o resaltes, con una extensa meseta en su cima. A sus pies se extienden pequeñas llanuras o suaves valles que se adentran hacia la provincia de Albacete. Su mayor elevación es el pico Palomera (1.253 m). En sus sotos y zarzales se refugian diversas rarezas botánicas. El paisaje de pinos y encinas (*Quercus ilex ssp ballota*) está salpicado de herbazales altos y matorrales, donde dominan numerosas plantas aromáticas, como la pebrella (*Thymus piperella*), eñil romero (*Rosmarinus officinalis*) y la ajedrea (*Satureja montana*).



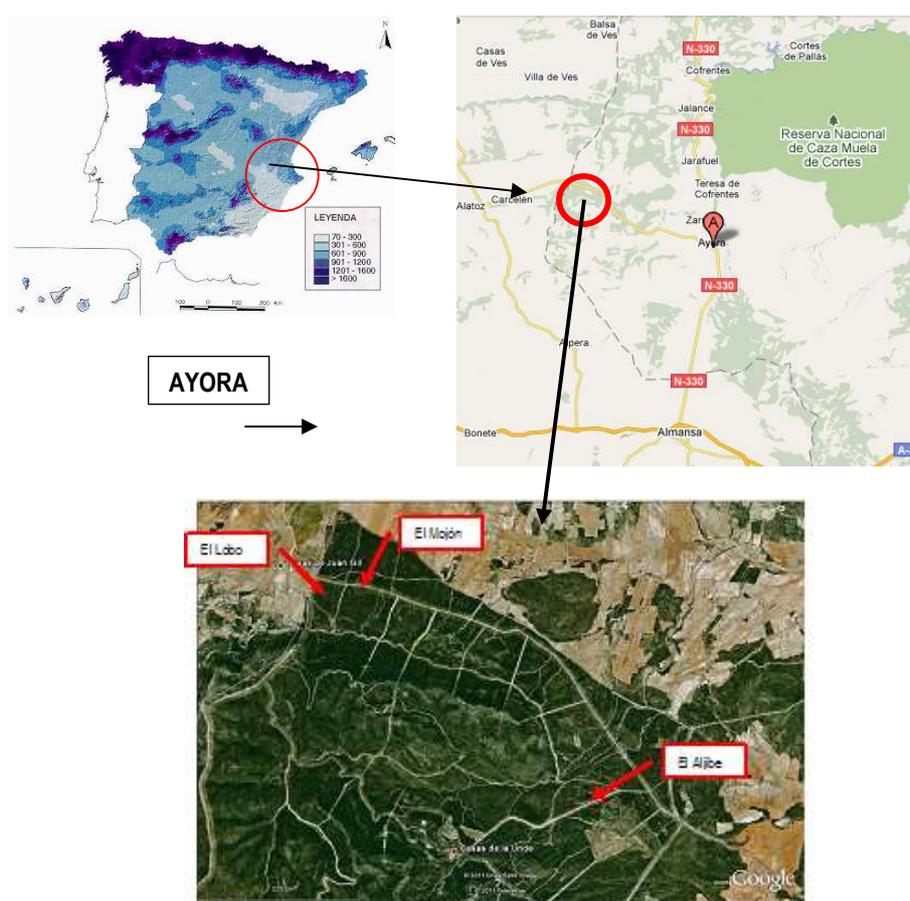
**Figura 4.2.** Mapa de isoyetas de la Comunidad Valenciana.



**Figura 4.3.** Diagrama ombrotérmico (Ayora, Estación meteorológica de la Confederación Hidrográfica del Júcar; 1961-1990; Pérez Cueva, 1994).

Se seleccionaron tres áreas experimentales (El Aljibe, El Lobo y El Mojón; Figura 4.4.), localizadas entre 30° 7'N; 1° 13'W y 39° 6'N; 1° 11'W. En cada localidad se instalaron 3 parcelas cada una con diferente densidad de cubierta arbórea. Así tenemos 3 sitios con 3

parcelas cada sitio, lo que hace un total de 9 parcelas experimentales. El emplazamiento del estudio se encuentra dentro del monte de utilidad pública (propiedad de la Generalitat Valenciana) número V1007V154, con denominación “La Hunde y La Palomera” y con una extensión de unas 4.500 ha.

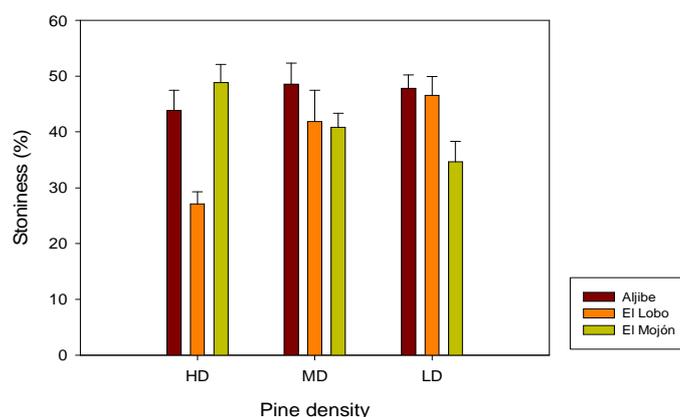


**Figura 4.4.** Localización de las parcelas experimentales en La Hunde, Ayora.

Los sustratos sobre los que se sitúa La Hunde son calcáreos, en la frontera entre cretácico superior y mioceno. Se trata de suelos superficiales. La pedregosidad muestra valores entre 27 y 49% (Figura 4.5.) (datos cedidos por M<sup>a</sup> Elena Granados). El clima se puede caracterizar como mesomediterráneo continental seco. La pluviometría anual (Figura 4.2. y Figura 4.3.) es de 423 mm y la temperatura media es de 13,7° (Rojas et al. 2009).

La zona seleccionada para este estudio se corresponde con una repoblación de pino carrasco (*Pinus halepensis*) Mil. llevada a cabo entre los años 1940 y 1950, de manera que su edad actual oscila entre los 60 y 70 años. Su estado actual de crecimiento puede considerarse

deficiente, con diámetros medios alrededor de 17 cm y alturas que no sobrepasan los 13 m. La repoblación se ubica en bancales agrícolas abandonados, con pendientes inferiores al 5 %, lo que hace que puedan despreciarse procesos de escorrentía dentro de las unidades experimentales. El sotobosque es disperso y compuesto principalmente por herbáceas, pequeños matorrales, y arbustos medianos con algunos árboles adultos de carrasca (*Q. ilex* ssp. *ballota*). Se observa una cierta regeneración natural de carrasca, enebro (*Juniperus oxycedrus*) y sabina (*J. phoenicea*) como especies destacables.



**Figura 4.5.** Pedregosidad del suelo entre 0 y 40 cm de profundidad.

Señalar que el factor relacionado directamente con el porcentaje de sombreado o la luz que llega al sotobosque (ver Figura 4.6.) de cada parcela es la Fracción de Cobertura Cubierta – FCC- (cobertura), sin embargo, en este trabajo hablaremos de densidad pues coincide una mayor densidad con una mayor FCC y su estimación es más sencilla. Para la división de las áreas experimentales se aprovecharon zonas en las que se habían llevado a cabo claras en años anteriores, así como desbroces y podas. En la tabla siguiente (Tabla 4.2.) se pueden observar los valores medios de densidad de las parcelas y los valores de radiación fotosintética en un día despejado de primavera (Figura 4.7.).

**Tabla 4.2.** Características de las densidades pre-seleccionadas.

Cobertura	Pies/Ha	Radiación incidente respecto total (%)	Cobertura estimada (%)
Baja	100-300	62%	22
Media	400-600	39%	48
Alta	600-900	16%	62



Figura 4.6. Distintas coberturas según tratamiento.

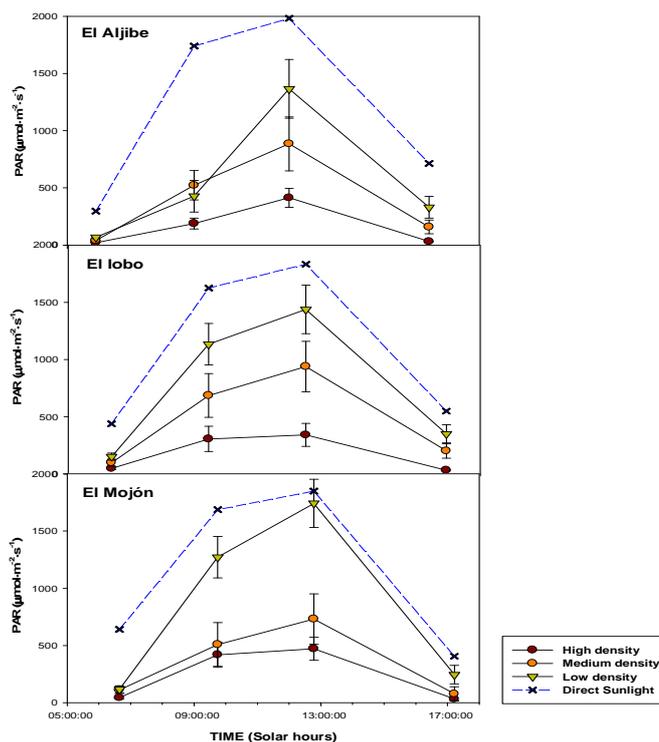


Figura 4.7. Evolución del PAR durante un día de primavera en las diferentes áreas experimentales y tratamientos. (5 Mayo 2011).

Cada parcela tiene aproximadamente 900 m<sup>2</sup> (aprox. 30x30 m) de superficie. En cada una de las parcelas fueron plantados 15 individuos por especie. De manera que hay 90 individuos por parcela y un total de 810 individuos en el experimento. Los trabajos de plantación se llevaron a cabo a finales de febrero de 2011. La técnica de plantación fue ahoyado mecánico con retroexcavadora (Figura 4.8.) con hoyos de 40x40x40 cm.



*Figura 4.8. Retroexcavadora utilizada para la plantación.*

### **4.3. Ensayo en vivero**

El vivero en el que se realizaron los ensayos pertenece a la Universidad de Alicante (San Vicente del Raspeig, Alicante). Las plantas se transplantaron a contenedores de 1,5 litros. Se transplantaron dos individuos por especie y bandeja (ver Figura 4.9.), y a su vez se dispusieron seis bandejas por tratamiento.



*Figura 4.9. Colocación de los individuos en las bandejas*

Para simular las tres condiciones de sombreado se colocaron seis bandejas en la era de sol y el resto dentro del umbráculo del vivero. De éstas últimas se colocaron seis bandejas bajo una doble malla (ver Figura 4.10.). Cada nivel de luz se replicó en dos bloques diferentes.



*Figura 4.10. Simulación de tres condiciones diferentes de sombreado.*

El régimen de riego se determinó en función de la pérdida de agua de las plantas y fue cada cuatro días en la era de sol y cada seis días para las plantas situadas dentro del umbráculo. La humedad de sustrato se controló mediante la sonda EC-5 y el lector de humedad *Pro-Check* (Decagon Devices, Pullman, USA). Todas las plantas fueron regadas hasta capacidad de campo el día de antes de las medida de ecofisiología para evitar la influencia de distintos grado de hidratación en el estudio de la plasticidad a la luz. Al final del estudio se dejaron una semana sin regar (después de haber sido regadas hasta capacidad de campo) para estudiar la respuesta a la sequía (considerando en este caso también el efecto de la luz).

#### **4.4. Medida de la radiación (PAR)**

La radiación fotosintéticamente activa o PAR (Photosynthetic Active Radiation,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) fue medida tanto en campo como en el vivero mediante un ceptómetro (Sunfleck ceptometer, Decagon Devices, USA). En campo se llevaron a cabo 10 medidas en cada parcela, 5 medidas en cada diagonal de la parcela y siempre orientadas hacia el mismo punto.

En el vivero se llevaron a cabo 8 medidas sobre el dosel de las plantas para cada tratamiento de sombreo. Estas medidas se orientaron al norte. En ambos casos las medidas se realizaron cada dos horas, desde las 6 horas hasta las 16 horas (hora solar) en el caso de las medidas en el vivero y, aproximadamente, desde las 6 horas hasta las 17 horas (hora solar) para el caso de las medidas tomadas en campo.

#### **4.5. Determinación de intercambio gaseoso**

##### **4.5.1. En campo**

De todos los individuos se seleccionaron aleatoriamente 2 individuos por especie en cada parcela. Para tomar las medidas fue utilizado el analizador de gases por infrarrojos (*Li-6400, Li-Cor Inc., Lincoln, NE, USA*) en una de las áreas experimentales (El Mojón) y CIRAS (Ciras-1, PPSystems, UK) para las otras dos áreas experimentales (El Aljibe y El Lobo). Esto fue como consecuencia de la avería y reparación de uno de los dos sistemas. Las condiciones de medida en el interior de la cámara tanto del Li-6400 como del CIRAS fueron similares: flujo de aire de 380, concentración de CO<sub>2</sub> de 390 ppm, temperatura sobre 25°C y PAR el que había en cada momento. Los parámetros de intercambio de gases obtenidos fueron la tasa de fotosíntesis neta (A), la conductancia estomática (G<sub>s</sub>), la transpiración (E) y la concentración interna de CO<sub>2</sub> (C<sub>i</sub>). La eficiencia instantánea de uso de agua (WUE<sub>i</sub>) se calculó posteriormente como A/E.

##### **4.5.2. En condiciones óptimas en vivero**

De todos los individuos se seleccionaron aleatoriamente 6 individuos por especie y tratamiento de sombreo. El aparato empleado para tomar las medidas fue también el Li-6400 (*Li-Cor Inc., Lincoln, NE, USA*). Las condiciones de medida en el interior de la cámara son las mismas que en las medidas tomadas en campo, la diferencia recae en el valor del PAR introducido. Los valores de PAR ( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) con los que se tomaron las medidas fueron: 750 y 1250 para las eras de sol, 400 y 800 para las eras de media sombra, y, 60 y 130 para las eras de sombra profunda. Se realizaron tres medidas por especie (en tres individuos diferentes) y tratamiento para cada valor de PAR. Se emplearon dos valores de PAR para cada tratamiento ya que las medidas se realizaron en dos bloques. Los parámetros de intercambio de gases obtenidos fueron la tasa de fotosíntesis neta (A<sub>N</sub>), la conductancia estomática (G<sub>s</sub>), la transpiración (E) y la concentración de CO<sub>2</sub> en el mesófilo (C<sub>i</sub>). La

eficiencia instantánea de uso de agua (WUE<sub>i</sub>) se calculó posteriormente como A/E. Todas las medidas se realizaron entre las 8:30 y las 12:00 horas.

#### **4.5.3. Curvas de respuesta a la luz en condiciones óptimas**

Se realizaron únicamente en el ensayo de vivero. La asimilación neta de CO<sub>2</sub> (A) en respuesta a diferentes intensidades de PAR se determinó mediante un analizador de gases por infrarrojos (*Li-6400, Li-Cor Inc., Lincoln, NE, USA*). Todas las medidas se hicieron entre las 9 y las 13 horas en hojas completamente extendidas de 3 individuos diferentes por especie y tratamiento de sombra. Las condiciones en el interior de la cámara fueron de 25°C, concentración de CO<sub>2</sub> ambiental (Ca) de 390 μmol CO<sub>2</sub>·mol<sup>-1</sup> de aire, humedad relativa mantenida en 45 ± 5% y flujo de aire de 300. El flujo de fotones fue aumentado desde 750 μmoles·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup> hasta 1500 y después fue disminuyendo hasta 5 (750-1000-1500-1250-750-500-250-100-50-30-15-5). Las curvas de luz se realizaron de modo automático, dejando un margen de 3 minutos entre el cambio de intensidad de luz y la medida de modo que el valor de fotosíntesis (A) se estabilizara. Posteriormente a la medida de intercambio de gases se recolectó la hoja y se recortó la superficie de la misma que había caído dentro de la cámara para después medir el área con el software WinRHIZO (Regent Instruments, Inc., Canada). Para representar gráficamente las curvas se utilizó el software *Photosyn Assistant (Dundee Scientific, Scotland, UK)*, programa con el que se obtuvo la siguiente información de las curvas: tasa de respiración oscura (R<sub>d</sub>), punto de saturación lumínica (LSE), punto de compensación lumínica (LCP) y la tasa fotosintética máxima (A<sub>max</sub>).

#### **4.6. Fluorescencia de las clorofilas**

Las medidas de la fluorescencia de las clorofilas fueron tomadas de la misma manera tanto en campo como en el vivero. Éstas fueron determinadas con un fluorímetro de pulso modulado PAM-2100 (Portable Chlorophyll Fluorometer, Walz Effeltrich, Germany) en hojas adaptadas a la oscuridad, desde la noche anterior en el caso de las medidas tomadas al alba y desde al menos 30 minutos antes en el caso de las medidas tomadas a mediodía.

Los valores que se obtienen en hojas adaptadas son F<sub>o</sub> (fluorescencia en estado fundamental) y F<sub>m</sub> (fluorescencia máxima), con estos valores se calcula la eficiencia cuántica del PSII (F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>). Las medidas puntuales se realizaron dos veces por campaña, una al alba y otra al mediodía. La máxima eficiencia cuántica del PSII se calcula como: F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>= (F<sub>m</sub>-F<sub>o</sub>)/F<sub>m</sub>

según Genty et al. (1989). Este valor permite estimar el grado de fotoinhibición de la fotosíntesis, cuando el detrimento de la eficiencia cuántica máxima del PSII va asociado al aumento de  $F_o$  indica fotoinactivación de la maquinaria fotosintética, pero si el detrimento se produce a la vez que disminuye  $F_o$  indica que un aumento en la inversión en procesos no fotoquímicos (como la disipación térmica).

#### **4.7. Ciclo de sequía**

El ciclo de sequía comenzó después de registrar las medidas de fluorescencia de las clorofilas y de intercambio de gases de los apartados anteriores. A partir de este momento, en el que las plantas habían sido regadas a capacidad de campo, las plantas estuvieron sin regarse durante una semana (del 27 de junio al 4 de julio). Este día se volvieron a tomar las medidas en los mismos individuos que la semana anterior (6 individuos por especie y tratamiento de sombreo). Los aparatos empleados y las condiciones de medida fueron las mismas, excepto los valores de PAR ( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) introducidos en el Li-6400 que fueron: 850 y 1500 para las eras de sol, 400 y 750 para las eras de media sombra, y, 70 y 150 para las eras de sombra profunda. Estos valores de PAR se ajustaron a los valores que había en el momento de tomar las medidas en los distintos tratamientos, ya que también se realizaron las medidas en dos bloques.

#### **4.8. Morfología foliar**

##### **4.8.1. Peso específico foliar**

El peso específico foliar o LMA (Leaf Mass Area) es el cociente entre el peso seco foliar y el área foliar. Con ayuda de un perforador de folios común se recolectaron cinco círculos de 6 individuos por especie y tratamiento de sombreo. Estos círculos, en total 90, se secaron en una estufa a 70°C durante 27 horas y se pesaron con una balanza de precisión. El peso específico foliar se expresa en  $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$ .

#### **4.9. Cronograma**

A continuación se muestra un cronograma (Tabla 4.3.) en la que se organizan en el tiempo todas las actividades realizadas.

**Tabla 4.3.** Cronograma de las tareas realizadas.

Tareas:	Octubre	Nov.	Dic.	Enero	Febrero	Marzo	Abril	Mayo	Junio	Julio	
1. Estudio del estado del arte	■										
2. Selección de parcelas		■									
3. Caracterización morfológica MFR.				■							
4. Plantaciones en campo					■						
5. Transplante plantas a vivero universidad						■					
6. PAR en campo								■			
6. Intercambio gases en campo								■			
7. Eficiencia fotoquímica en campo								■			
8. PAR vivero									■		
9. Intercambio gases en vivero									■		
10. Eficiencia fotoquímica en vivero									■		
11. Características foliares									■		
12. Curvas luz									■		
13. Intercambio gases ciclo sequía										■	
14. Eficiencia fotoquímica ciclo sequía										■	

#### 4.10. Análisis estadístico

Los análisis estadísticos realizados fueron el análisis de la varianza (ANOVA) de dos o tres factores. En el caso de las medidas de vivero los factores fueron el factor especie y el factor nivel de luz. En el caso de las medidas de campo, los factores fueron densidad de la parcela (alta densidad, AD, media densidad, MD o baja densidad, BD), factor especie y el factor sitio (“El Mojón”, “El Aljibe” y “El Lobo”). Las variables fueron previamente transformadas mediante la transformación logarítmica o exponencial para cumplir las normas de homocedasticidad y normalidad de los datos. Para separar grupos cuando estos fueron superiores a dos se utilizó el test post-hoc de Student-Newman-Keuls (S-N-Z) con un nivel de significación  $P < 0.05$ . La prueba de Student-Newman-Keuls (S-N-K) es una prueba de rango que asignan rangos a medias de grupo y calculan un valor de rango. Estas pruebas post-hoc permiten determinar qué medias entre tratamientos difieren.

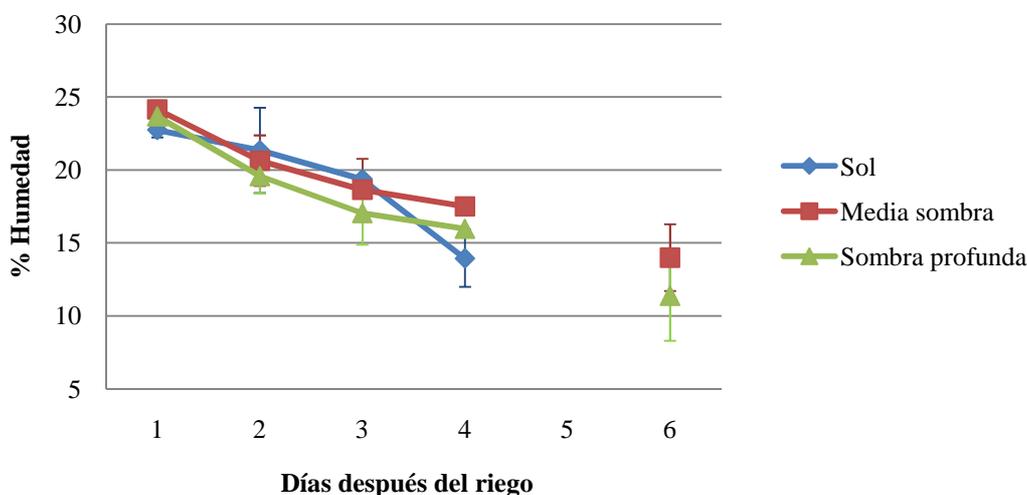
## 5. RESULTADOS

### 5.1. Ensayo en vivero en condiciones controladas

#### 5.1.1. Evolución de la radiación y riego

##### - Humedad del sustrato

El régimen de riego aplicado a las plantas fue el siguiente: las plantas de las eras al sol se regaron cada 4 días y las de media sombra y sombra profunda cada 6 días. En la Figura 5.1. se puede observar la evolución de la humedad desde el primer día de riego (humedad a capacidad de campo) hasta el día anterior al siguiente turno de riego. Los porcentajes de humedad el día anterior al riego (al cuarto día para las eras de sol y al sexto para las eras de media sombra y sombra profunda) fueron similares ( $P>0.05$ ), siendo estos valores, respectivamente,  $13,9\% \pm 1,9$ ,  $14,0\% \pm 2,3$  y  $11,3\% \pm 3,1$ .

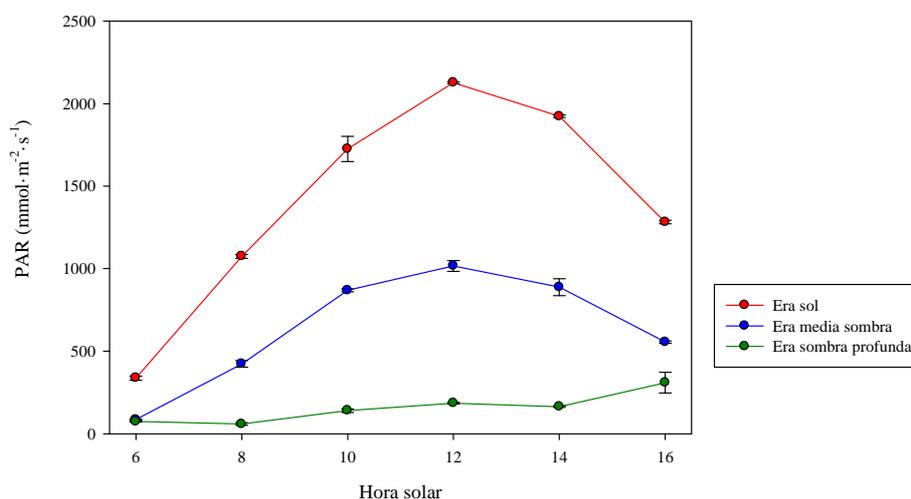


**Figura 5.1.** Evolución de la humedad del sustrato desde el día de riego hasta el día anterior al siguiente riego ( $n=14$  alveolos por tratamiento).

En las eras de sol, la humedad del sustrato descendió al cuarto día al 61% de la humedad inicial (a capacidad de campo), mientras que la humedad en las otras eras a los cuatro días del riego descendió hasta 72% y 67% para media sombra y sombra profunda, respectivamente. Al sexto día del riego el porcentaje de humedad en relación al valor máximo a capacidad de campo fue de 58% para la era de media sombra y de 48% para la era de sombra profunda.

### - Radiación fotosintéticamente activa (PAR)

La Figura 5.2. recoge los valores de PAR tomados el día 16 de junio sobre el dosel formado por las plantas. Estos valores son por tanto, los valores de PAR que llegan a las plantas un día soleado. Como se puede observar la radiación a primera hora de la mañana (6 hora solar) no difirió para los distintos tratamientos, siendo prácticamente igual para los dos tratamientos de sombra. Sin embargo, conforme avanzó el día la radiación en las eras de sol fue significativamente superior que en las eras de sombra profunda, siendo la radiación en las eras de media sombra intermedia. A las 12 del mediodía (hora solar) se alcanzó el punto máximo de radiación, con valores entorno a los  $2.000 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  para sol,  $1.000 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  para media sombra y sólo  $200 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  para sombra profunda. Como también se observa, los valores de radiación variaron más en las eras de sol, después en las de media sombra y por último, en las eras de sombra profunda, en la que apenas se produjeron oscilaciones. El hecho de que a las 16 horas (hora solar) la radiación en las eras de sombra profunda aumentase se debe a que al encontrarse el sol más bajo se pierde el efecto de la doble malla, que sólo estaba colocada por encima de las plantas y no por los laterales. Esta es la misma razón por lo que la radiación a primeras horas de la mañana se pareció a la de las otras eras. Los resultados de los análisis estadísticos mostraron que hay un claro efecto del tratamiento sobre la radiación global que reciben las plantas (ver Tabla III.1 en Anexos).

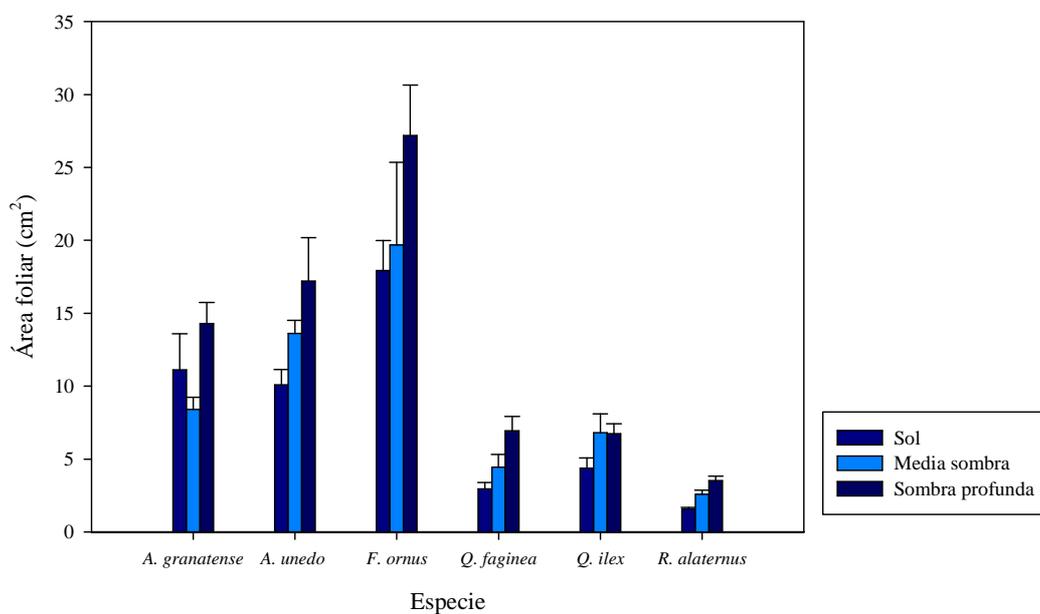


**Figura 5.2.** Radiación fotosintéticamente activa (PAR) a lo largo de un día despejado sobre las plantas en el vivero de la Universidad de Alicante ( $n=8$  medidas por tratamiento) (16 junio 2011).

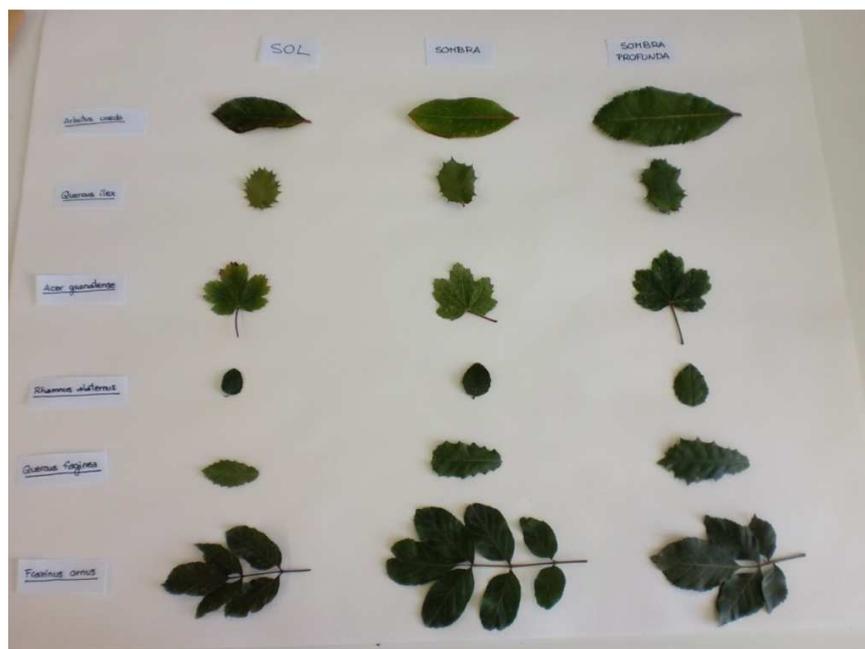
### 5.1.2. Respuesta morfológica de las especies a los diferentes niveles de luz

#### - Características foliares

En la Figura 5.3. se muestran los valores de las áreas foliares para las distintas especies y tratamientos (sol, media sombra o sombra profunda). Los análisis estadísticos muestran diferencias significativas entre diferentes niveles de iluminación y entre especies (ver Tabla III.2. en Anexos). Las plantas de sol desarrollaron en general áreas foliares más pequeñas que las de sombra y especies como *A. granatense*, *A. unedo* o *F. ornus* mostraron tamaños foliares mayores que especies como *Q. faginea*, *Q. ilex* o *R. alaternus*. En Figura 5.4. se ilustran estas variaciones en una fotografía.

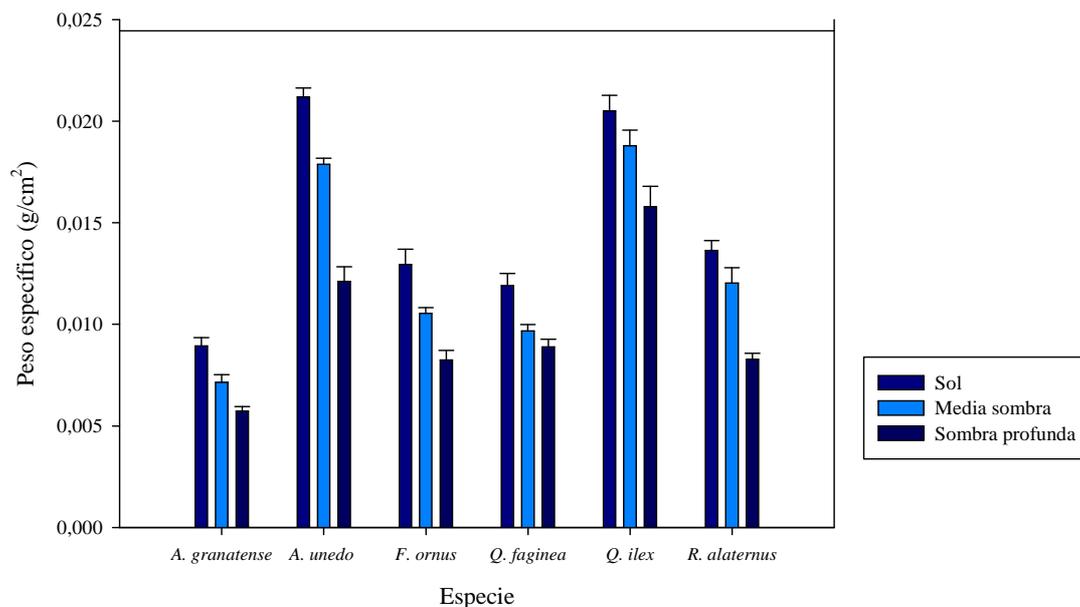


**Figura 5.3.** Área foliar media según el tratamiento de luz para las seis especies de estudio. (n=6 individuos por especie y tratamiento).



**Figura 5.4.** Imagen de las hojas según tratamiento (de izquierda a derecha: sol, sombra, sombra profunda) y especie (de arriba a abajo: *A. unedo*, *Q. ilex*, *A. granatense*, *R. alaternus*, *Q. faginea*, y *F. ornus*).

El peso específico foliar disminuyó significativamente conforme disminuye la luz que le llega a las hojas (Figura 5.5.; Tabla III.2.). *A. unedo* es una de las especies en la que más varió el peso específico entre las hojas de sol y de sombra profunda. La especie con las hojas en promedio más esclerófilas fue *Q. ilex*, seguida de *A. unedo*. Las especies que mostraron los valores más bajos fueron las caducifolias (*A. granatense*, *F. ornus* y *Q. faginea*). El análisis estadístico mostró una interacción entre los niveles de luz y la especie indicando que todas las especies no respondieron de la misma manera, sino que el cambio en algunas especies fue más importante que en otras. Por ejemplo, *Q. ilex* y *Q. faginea* mostraron poca variación entre tratamientos de luz, mientras que otras especies, como *R. alaternus* o *A. unedo*, mostraron una variación mayor (ver más adelante en el texto la Tabla 5.2. de plasticidad).



**Figura 5.5.** Peso específico foliar según grado de iluminación y especie ( $n=6$  individuos por tratamiento y especie).

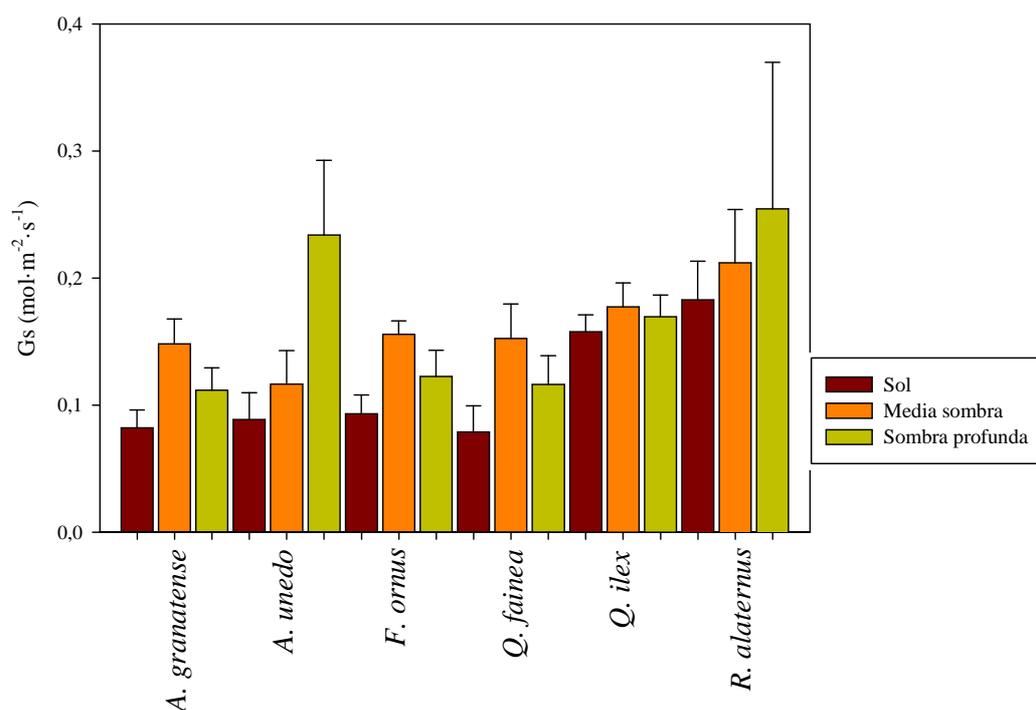
### **5.1.3. Respuesta fisiológica de las especies a cambios en la radiación. Intercambio de gases y eficiencia fotoquímica**

Las mediciones de fisiología realizadas en las diferentes especies y tratamientos mostraron un efecto significativo del tratamiento de luz y también diferencias entre las especies analizadas (Tabla III.3. en Anexos). La conductancia de estomas (Gs) fue significativamente inferior en las plantas de sol que en las de media sombra y sombra profunda, que no mostraron diferencias entre ellas (Figura 5.6.; Tabla III.3.). Entre especies también se observaron diferencias estadísticas, mostrando el análisis post-hoc valores más altos para *R. alaternus* y *Q. ilex*, comparado con *Q. faginea* (valores promedio inferiores), mientras que el resto de especies ocuparon una posición intermedia. No se observó interacción significativa entre el factor luz y el factor especie de forma que todas las especies respondieron con el mismo patrón a la disponibilidad lumínica.

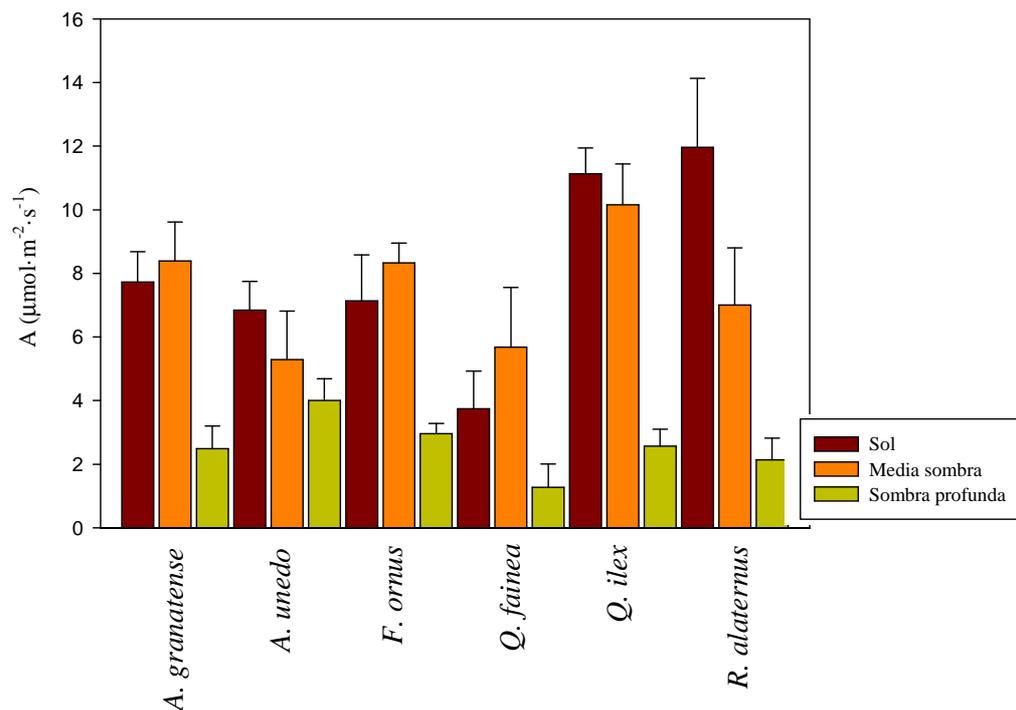
La tasa fotosintética (A) mostró una respuesta similar (Figura 5.7.), con valores significativamente más altos para sol y media sombra que para sombra profunda ( $P < 0.05$  SNK). Entre especies también se observaron diferencias significativas. La interacción entre el factor especie y el factor radiación fue significativa, indicando que las especies respondieron de forma diferente según la luz recibida ( $P_{\text{especies} \times \text{luz}} = 0,004$ ). Así, se puede observar como en especies como *R. alaternus* o *A. unedo* se produce un decrecimiento progresivo en la fotosíntesis con la disminución de luz, mientras que para otras especies (como *Q. ilex* o *A.*

*granatense*) se observa un patrón de respuesta diferente, con valores similares entre sol y media sombra y fuertes decrecimientos en sombra profunda.

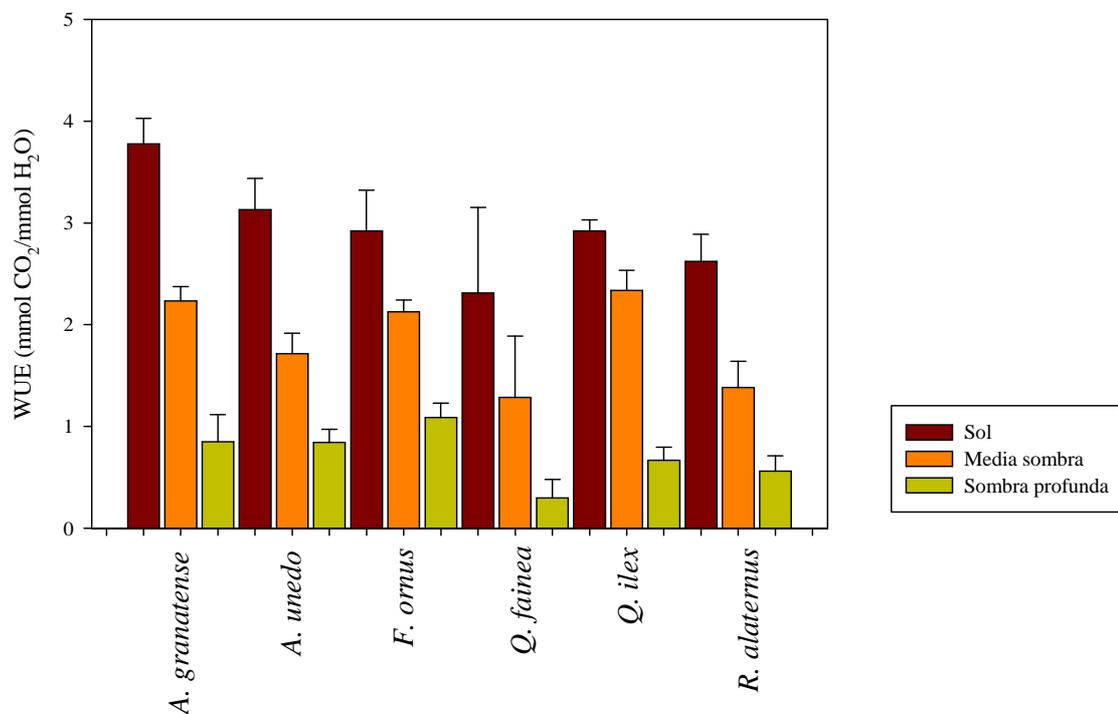
La transpiración mostró el mismo patrón de respuesta que la conductancia estomática para los dos factores analizados, por lo que no se muestran los resultados para evitar redundancias. La eficiencia instantánea en el uso del agua (WUEi) mostró diferencias significativas según especie y tratamiento (Figura 5.8.). El valor más alto se correspondió con la especie *A. granatense* en sol, mientras que el valor más bajo se correspondió con *A. unedo* en sombra profunda. Para todas las especies los mayores valores de WUEi se obtuvieron en condiciones de iluminación alta (a pleno sol), mientras que los valores menores se obtuvieron para la sombra profunda. El test post-hoc para el factor especie separó *A. granatense* con valores promedio de WUEi superiores de *Q. faginea* y *R. alaternus*, con valores medios inferiores, el resto de especies quedaron en posiciones intermedias.



**Figura 5.6.** Conductancia estomática en condiciones de máxima hidratación según especie y tratamiento de luz ( $n=6$  individuos por especie y tratamiento).



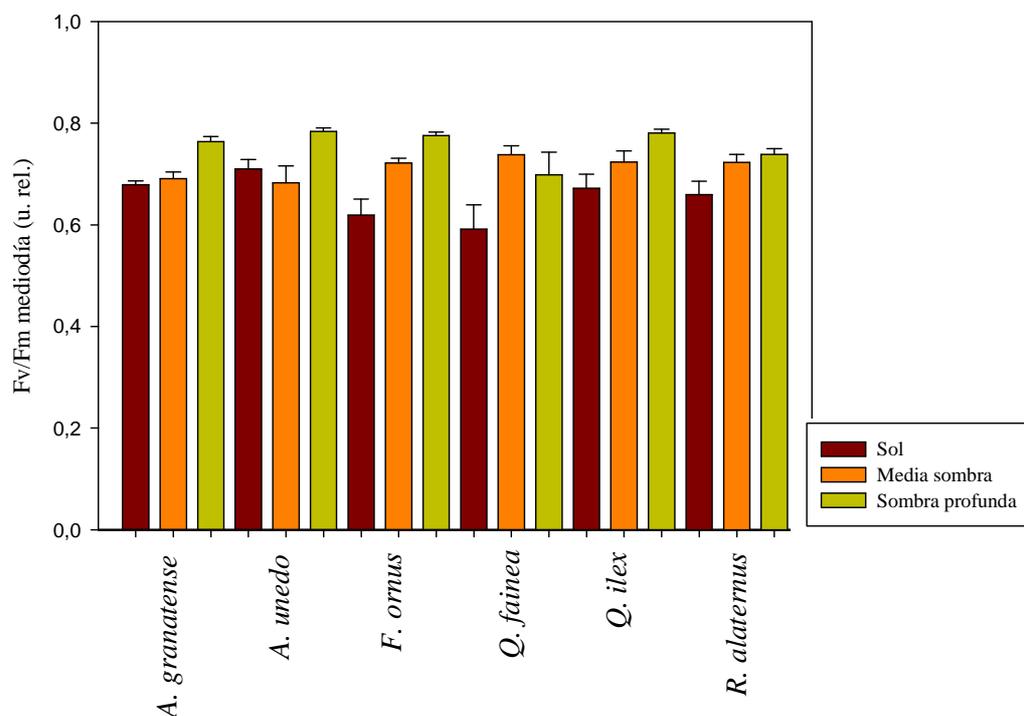
**Figura 5.7.** Tasa de fotosíntesis para las distintas especies según tratamientos de luz ( $n=6$  individuos por especie y tratamiento).



**Figura 5.8.** Eficiencia instantánea en el uso de agua (WUEi) según tratamiento y especie ( $n=6$  individuos por especie y tratamiento).

En cuanto a la eficiencia fotoquímica, el análisis se va a limitar a los valores de  $F_v/F_m$  obtenidos al mediodía, obviando los valores al alba y los valores del  $\Phi_{PS2}$  (también obtenidos durante el desarrollo del presente trabajo), ya que la información que obtendríamos es similar y se saldría del marco del presente trabajo fin de máster.

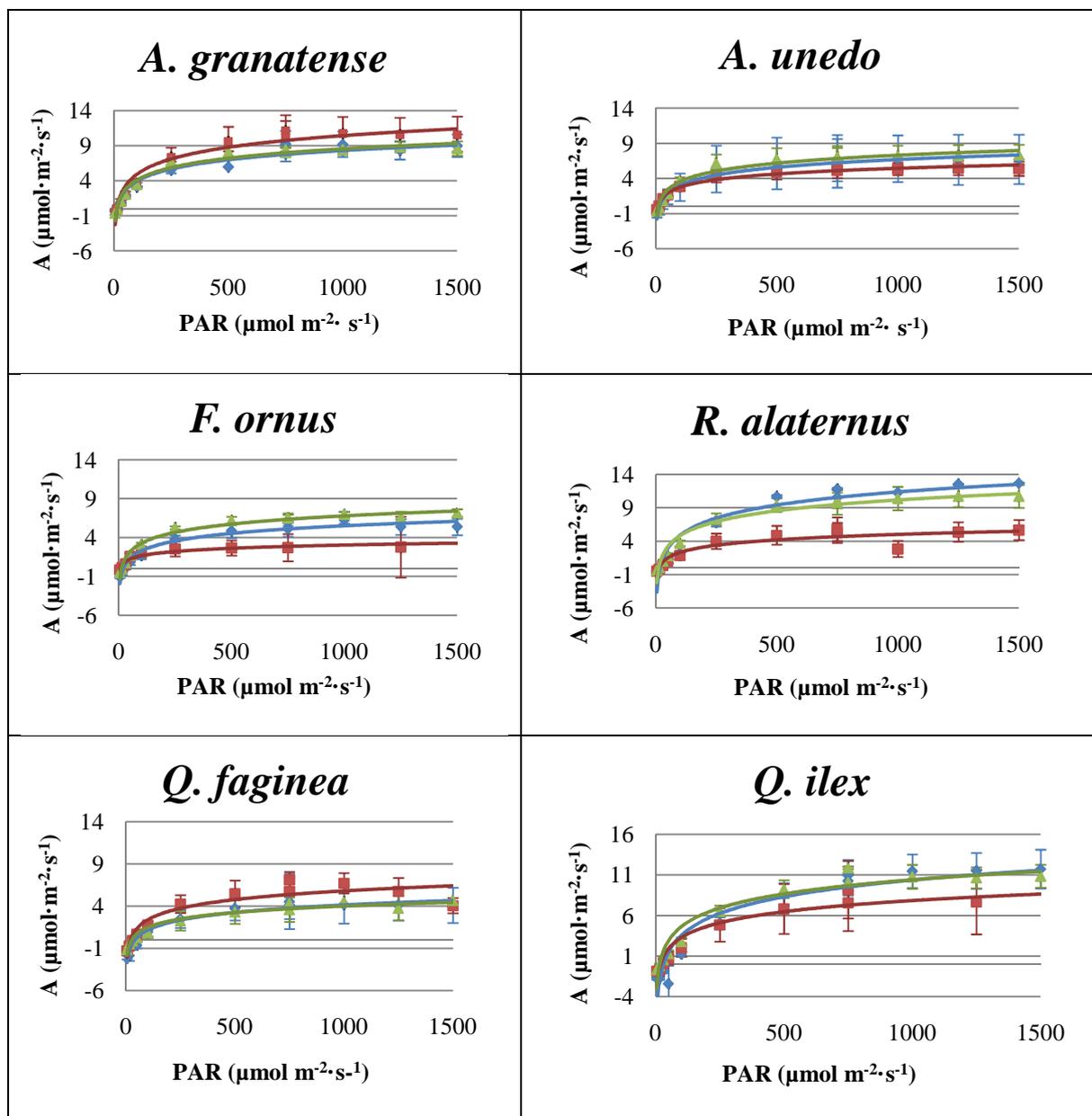
Los valores de  $F_v/F_m$  para todas las especies y tratamientos estuvieron entre 0,6 y 0,8 unidades relativas. Los valores más altos se observaron en todas las especies en el tratamiento de sombra profunda (Figura 5.9.; Tabla III.3.), exceptuando *Q. faginea* para el que el valor más alto se correspondió con la media sombra. Por otro lado, los valores más bajos se correspondieron con los individuos de las eras de sol, no siendo así para *A. unedo*, especie para la que el valor más bajo se correspondió con la media sombra.



**Figura 5.9.** Eficiencia fotoquímica a mediodía para todas las especies según tratamiento ( $n=6$  individuos por especie y tratamiento).

### 5.1.4. Curvas de luz de las especies en función del tratamiento de luz

En general no se observaron grandes diferencias entre los tratamientos de luz (Figura 5.10).



**Figura 5.10.** Curvas de luz para las seis especies de estudio. La línea azul se corresponde con los valores obtenidos en las eras de sol, la roja en media sombra y la verde en sombra profunda. ( $n=3$  individuos por especie y tratamiento)

En la Tabla 5.1. aparecen los valores de la respiración oscura ( $R_d$ ), fotosíntesis máxima ( $A_{max}$ ), punto de compensación de luz (LCP) y punto de saturación lumínica (LSE) para las distintas especies y tratamientos. La tasa fotosintética máxima se situó entre 6 y 15  $\mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ . Los análisis estadísticos mostraron un efecto parcial de las diferentes variables analizadas en función del grado de luz al que se había sometido a las plantas (Tabla III.4. en Anexo). En este sentido, únicamente la tasa de respiración ( $R_d$ ) mostró diferencias entre tratamientos, siendo significativamente más negativa en las plantas de sol que en las de media sombra y sombra profunda, que no se separaron (SNK,  $P>0.05$ ). El punto de saturación lumínica (LSE) mostró una tendencia diferente para los distintos tratamientos ( $P=0,08$ ), con las plantas de sol saturando a valores ligeramente superiores de PAR ( $269 \mu\text{mol fotones} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) respecto a las de sombra profunda y media sombra ( $237$  y  $207 \mu\text{mol fotones} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , respectivamente). El factor especie fue significativo en la mayoría de variables analizadas reflejando diferencias funcionales entre las distintas especies.

**Tabla 5.1.** Variables de las curvas de luz según especie y tratamiento ( $n=3$  individuos por especie y tratamiento).

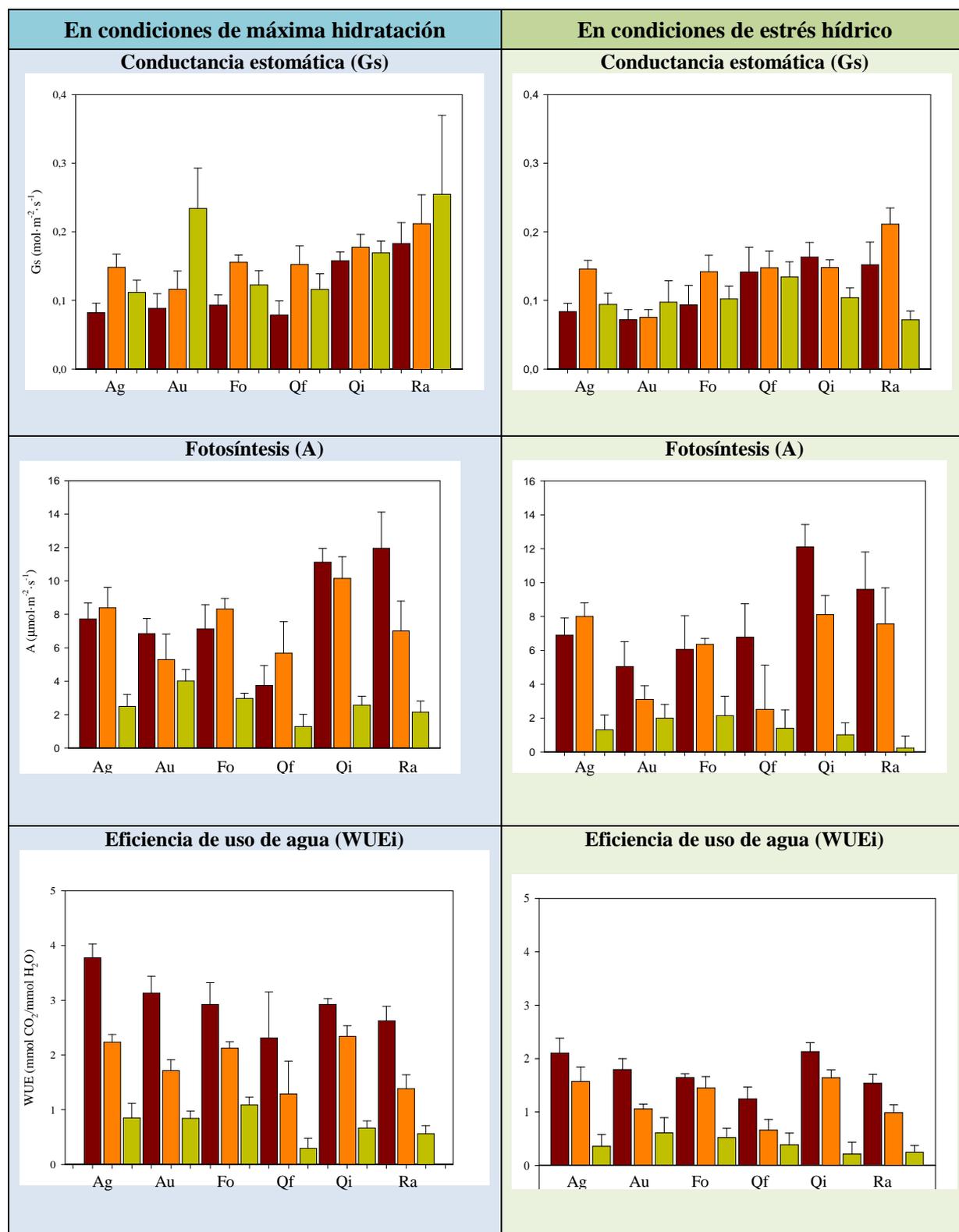
Especie	Tratam.	$R_d$ ( $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	$A_{max}$ ( $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	LCP ( $\mu\text{mol fotones} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	LSE ( $\mu\text{mol fotones} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )
<i>A. granatense</i>	Sol	-0,62±0,20	7,56±1,80	13,06±4,65	198,20±60,21
	Ms	-0,50±0,02	11,95±0,95	10,56±0,74	264,50±30,50
	Sp	-0,84±0,29	10,43±1,01	13,10±4,55	190,00±43,21
<i>A. unedo</i>	Sol	-1,51±0,32	5,54±0,11	23,95±7,45	110,20±14,80
	Ms	-0,78±0,38	6,51±0,85	10,49±4,61	102,95±14,05
	Sp	-0,94±0,20	8,43±1,39	14,80±2,55	148,33±16,27
<i>F. ornus</i>	Sol	-1,28±0,10	7,10±1,05	28,13±5,04	184,00±35,93
	Ms	-0,43±0,00*	3,20±0,00	9,84±0,00*	83,20±0,00*
	Sp	-0,88±0,19	7,89±0,55	14,62±2,99	154,90±40,52
<i>R. alaternus</i>	Sol	-1,13±0,06	14,50±0,20	28,90±5,70	397,00±54,00
	Ms	-0,58±0,14	6,56±2,84	18,15±0,55	211,50±35,50
	Sp	-0,49±0,25	11,84±1,71	10,22±5,11	250,33±21,40
<i>Q. faginea</i>	Sol	-2,35±0,49	8,52±2,45	57,70±12,23	276,00±81,75
	Ms	-1,31±0,22	7,27±1,78	33,27±4,38	215,33±37,74
	Sp	-1,13±0,24	5,45±1,80	75,57±50,23	306,33±118,48
<i>Q. ilex</i>	Sol	-2,00±0,20	15,65±4,15	64,05±10,75	554,00±88,00
	Ms	-1,03±0,09	9,62±0,98	29,15±3,75	299,00±12,00
	Sp	-0,65±0,34	12,25±1,79	76,81±58,69	340,50±42,99

\* Error=0,00 debido a  $n=1$  individuo por errores en las mediciones.

### **5.1.5. Respuesta fisiológica a un ciclo de sequía inducido en vivero.** **Intercambio de gases y eficiencia fotoquímica.**

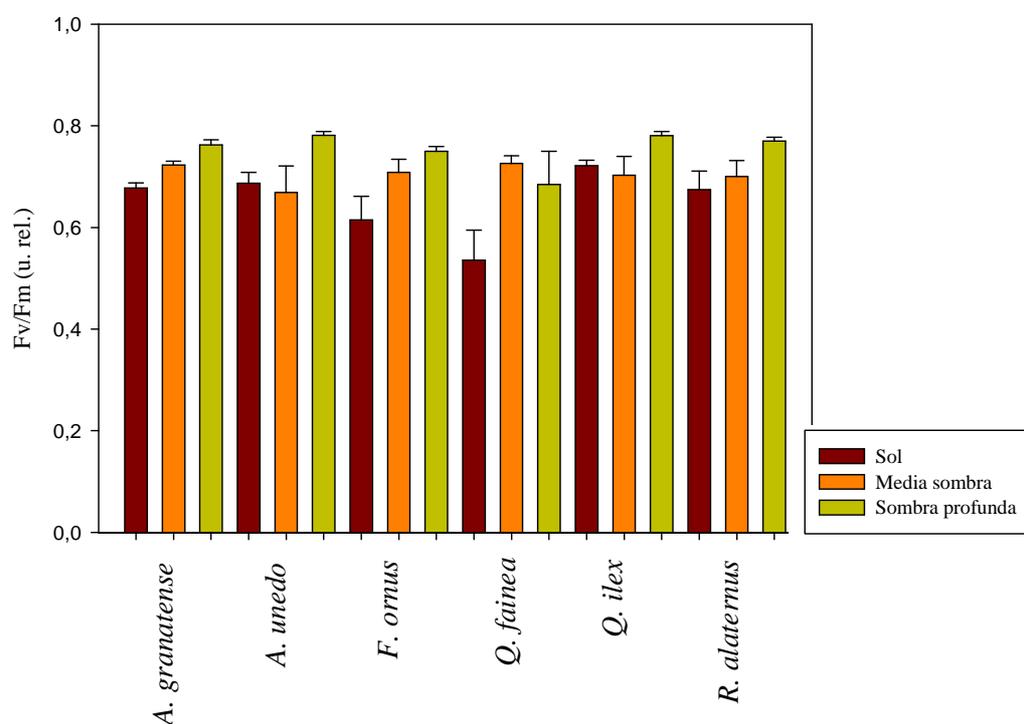
Las mediciones de fisiología realizadas en las diferentes especies y tratamientos tras los siete días de sequía y que llevaron a las plantas a una situación de estrés hídrico mostraron un efecto significativo de la sequía (factor *Tiempo* significativo) en todas las variables excepto en la eficiencia fotoquímica (Figura 5.11.; ver los resultados estadísticos en Tabla III.5. en Anexos). Tanto la conductancia estomática como la tasa de fotosíntesis decrecieron con el tiempo lo que indica un efecto significativo de la falta de riego a los siete días. Mientras que el decrecimiento de la fotosíntesis fue proporcional para todas las especies ( $P_{Tiempo \times Especie} = 0,879$ ), en la conductancia estomática se observó una tendencia a que las especies respondiesen de forma diferente a la sequía ( $P_{Tiempo \times Especie} = 0,055$ ). Así, especies como *R. alaternus* o *A. unedo* se mostraron muy sensibles a la sequía en sombra profunda, reduciendo mucho más acusadamente los valores de Gs que en sol o media sombra. Otras especies como *A. granatense* y *F. ornus* se mostraron poco sensibles a la falta de riego. La interacción *Tratamiento x Tiempo* resultó ser también significativa ( $P=0,014$ ) para la conductancia estomática mostrando que los tratamientos de sombra profunda redujeron de una forma más importante los valores que los tratamientos de sol o media sombra. En el caso de la tasa fotosintética también se produjo una reducción superior en los valores de sombra profunda, pero la interacción no llegó a ser significativa ( $P=0,513$ ). La tasa de transpiración mostró unos resultados similares a la conductancia estomática y por lo tanto no nos extenderemos mostrando y comentando los resultados por redundantes.

Por último, la eficiencia instantánea de uso de agua (WUEi) según el análisis estadístico presentó diferencias significativas entre tratamientos como ocurrió para condiciones de máxima hidratación, siendo los valores mayores para sol y descendiendo conforme disminuía la luz. El factor *Tiempo* reflejó diferencias entre el primer día y el séptimo día, siendo las diferencias inferiores para el día de mayor sequía. Estos resultados contradictorios son debido a que se produjeron cambios en el déficit de presión de vapor entre los valores registrados el primer día y el día 7, lo que provocó mayores transpiraciones para tasas de A similares o un poco inferiores. Esto produjo que la WUEi fuese menor, sin embargo, cuando comparamos la eficiencia intrínseca del agua ( $A/Gs=IWUE$ ) no se observaron diferencias entre el día 1 y el día 7, indicando que los cambios fueron muy sutiles (datos no mostrados). En este caso, los resultados indicarían que las principales diferencias en la WUEi se deben al factor especie más que al factor sequía.



**Figura 5.11.** Variables de intercambio de gases según especie y tratamiento para las plantas en condiciones de máxima hidratación y de estrés hídrico ( $n=6$  individuos por especie y tratamiento).

La eficiencia fotoquímica (Figura 5.12.) no presentó diferencias significativas entre las dos condiciones (máxima hidratación- estrés hídrico). A medio día presentó diferencias significativas entre especies, el test post-hoc diferencia la respuesta de *Q. faginea* de la del resto de especies. En cuanto a la interacción especie-tratamiento, ésta también presentó diferencias significativas, por ejemplo, en el caso de *A. unedo* y *Q. ilex* el mayor valor se obtiene para sombra profunda, mientras que el menor valor es para media sombra, para *Q. faginea*, el valor más alto se corresponde con la media sombra y el más bajo con sol.



**Figura 5.12.** Eficiencia fotoquímica a mediodía para todas las especies según tratamiento en condiciones de estrés hídrico ( $n=6$  individuos por especie y tratamiento).

#### 5.1.6. Plasticidad de las especies a diferentes condiciones de luz

La Tabla 5.2. muestra los índices de plasticidad al tratamiento de luz de las diferentes variables analizadas hasta ahora en el presente trabajo, según Valladares et al. (2000). La especie que mostró una mayor plasticidad global fue *R. alaternus*, con un valor de  $0,58 \pm 0,07$ , seguida de *Q. ilex* y *F. ornus*, ambas especies con un índice de 0,50. Mientras que las especies *A. granatense*, *A. unedo* y *Q. faginea* mostraron una plasticidad general muy similar (0,42-0,44).

**Tabla 5.2.** Valor de plasticidad de las variables estudiadas según el índice de Valladares et al. (2000).

Variable	<i>A. granatense</i>	<i>A. unedo</i>	<i>F. ornus</i>	<i>Q. faginea</i>	<i>Q. ilex</i>	<i>R. alaternus</i>
Área foliar	0,41	0,41	0,34	0,57	0,36	0,55
LMA	0,36	0,43	0,36	0,25	0,23	0,39
Gs	0,42	0,26	0,34	0,09	0,36	0,66
A	0,84	0,60	0,66	0,79	0,92	0,98
WUEi	0,83	0,66	0,68	0,69	0,90	0,84
Fv/Fm mediodía	0,11	0,14	0,18	0,26	0,10	0,12
Rd	0,40	0,49	0,66	0,52	0,68	0,57
A <sub>max</sub>	0,37	0,34	0,59	0,36	0,39	0,55
LSE	0,28	0,31	0,55	0,30	0,46	0,47
LCP	0,19	0,56	0,65	0,56	0,62	0,65
Plasticidad promedio	<b>0,42 ±0,08</b>	<b>0,42 ±0,05</b>	<b>0,50 ±0,06</b>	<b>0,44 ±0,07</b>	<b>0,50 ±0,09</b>	<b>0,58 ±0,07</b>

Por variables analizadas, las especies que mayor plasticidad al área foliar mostraron fueron *Q. faginea* y *R. alaternus*, y las que menor plasticidad *F. ornus* y *Q. ilex*. En cuanto al peso específico foliar (LMA), la especie que mostró mayor plasticidad fue *A. unedo* y las que menos *Q. ilex* y *Q. faginea*. Atendiendo a las variables relacionadas con el intercambio de gases, *R. alaternus* presentó una plasticidad alta de conductancia estomática (Gs), siendo para *Q. faginea* extremadamente baja. Para la fotosíntesis (A) la plasticidad fue alta para todas las especies, con un valor cercano a 1 para *R. alaternus*. Algo parecido ocurre con la eficiencia instantánea de uso del agua (WUEi) para la que todas las especies tuvieron también valores altos de plasticidad. En cuanto a la plasticidad a las variables de las curvas de luz *A. granatense* presentó una plasticidad baja para todas las variables, siendo el caso contrario el de *F. ornus* y *R. alaternus*. Es destacable señalar la poca plasticidad mostrada por las especies a la eficiencia fotoquímica al mediodía.

## 5.2. Ensayo en parcelas experimentales

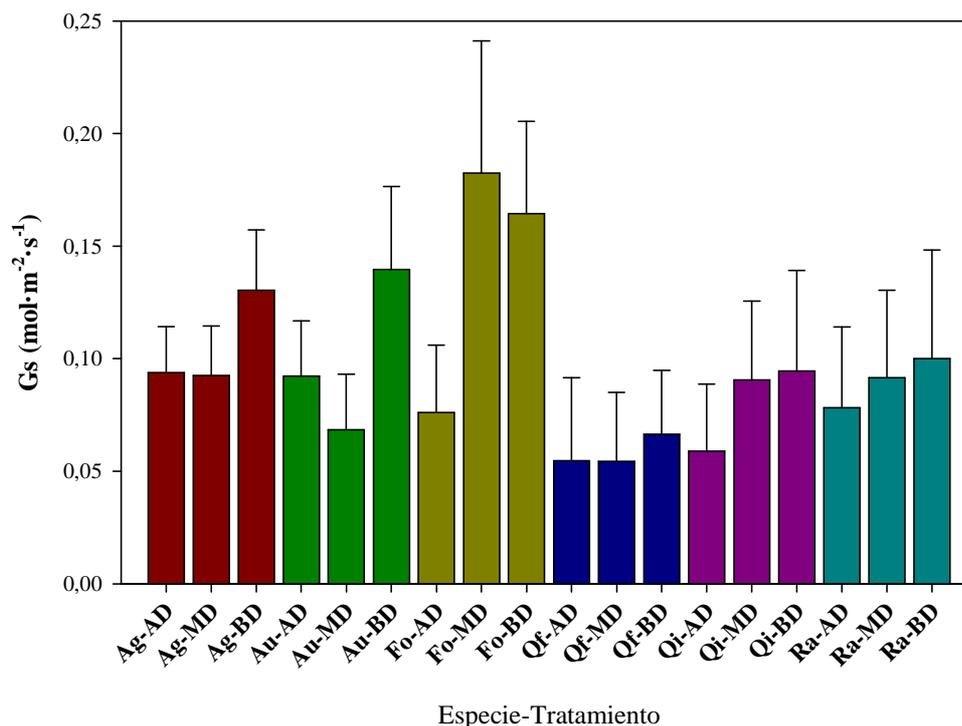
### 5.2.1. Respuesta fisiológica de las especies a cambios en la radiación. Intercambio de gases y eficiencia fotoquímica.

#### Conductancia estomática

La conductancia estomática osciló entre 0,05 y 0,25 mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup> para todas las especies y tratamientos (Figura 5.13.). Los análisis estadísticos mostraron diferencias significativas entre los diferentes tratamientos de luz, las especies y el sitio (Tabla III.6. en Anexos). En cuanto a las diferencias entre especies, *F. ornus* presentó valores mayores, mientras que los valores más bajos los presentó *Q. faginea*, el resto de especies presentaron valores intermedios. Además, el análisis post-hoc separó significativamente las parcelas de alta densidad (AD), de las de media (MD) y baja densidad (BD), con valores inferiores en las de AD (0,076±0,012 mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>), seguidas por las de MD (0,097±0,016 mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>) y con valores más altos en las de BD (0,116±0,016 mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>). Entre sitios experimentales, las parcelas de “El Mojón” presentaron valores más altos que las parcelas de los otros dos sitios, que no mostraron diferencias significativas entre ellos, lo que sería indicativo de una mayor disponibilidad hídrica en el primer sitio.

Se observó una interacción significativa entre especie y tratamiento lo que indicaría que las especies no respondieron igual a los diferentes tratamientos de luz. Se observaron dos grupos, por un lado las tres especies *Q. faginea*, *Q. ilex* y *R. alaternus*, con valores menores y con leves diferencias entre tratamientos, y por otro, *A. granatense*, *F. ornus* y *A. unedo*, con valores promedio mayores y diferencias entre los diferentes niveles de luz (Figura 5.13.; Tabla III.6.). *A. granatense* mostró valores similares en AD y en MD, mientras que en BD mostró valores mayores; *Arbutus unedo* mostró valores menores en MD que en AD; *Fraxinus ornus* no presentó grandes diferencias entre AD y MD, mostrando menores valores en BD.

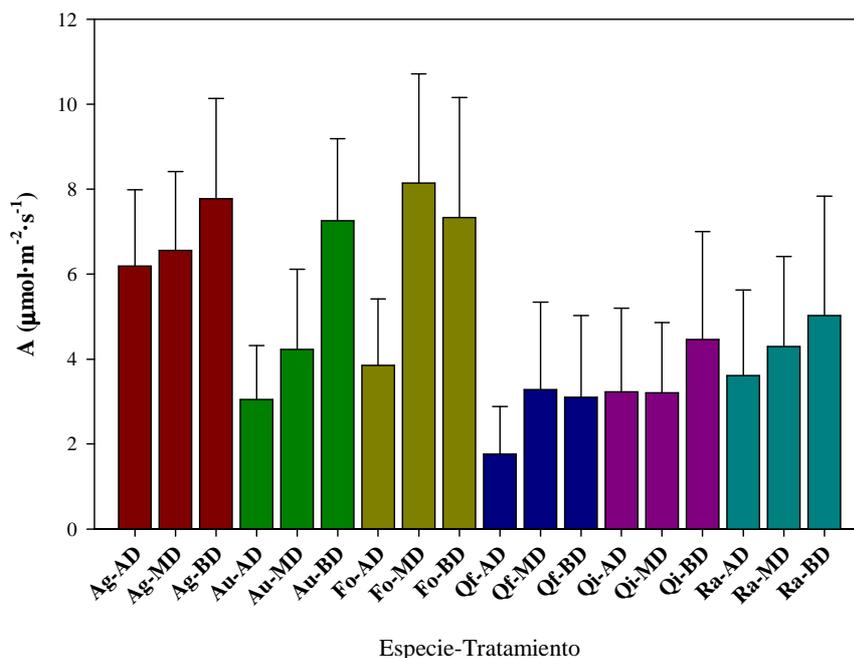
También se observó una interacción significativa entre especie y sitio, indicando que las especies respondieron de forma diferente según las condiciones de cada sitio (Tabla III.6.). En general las condiciones del sitio están relacionadas con la calidad del suelo de cada zona, la precipitación recibida y la orientación, lo que condiciona la disponibilidad hídrica para las plantas.



**Figura 5.13.** Conductancia estomática de las diferentes especies y tratamiento de luz en las parcelas experimentales situadas en La Hunde (Ayora) ( $n=6$  individuos por especie y tratamiento).

### Fotosíntesis

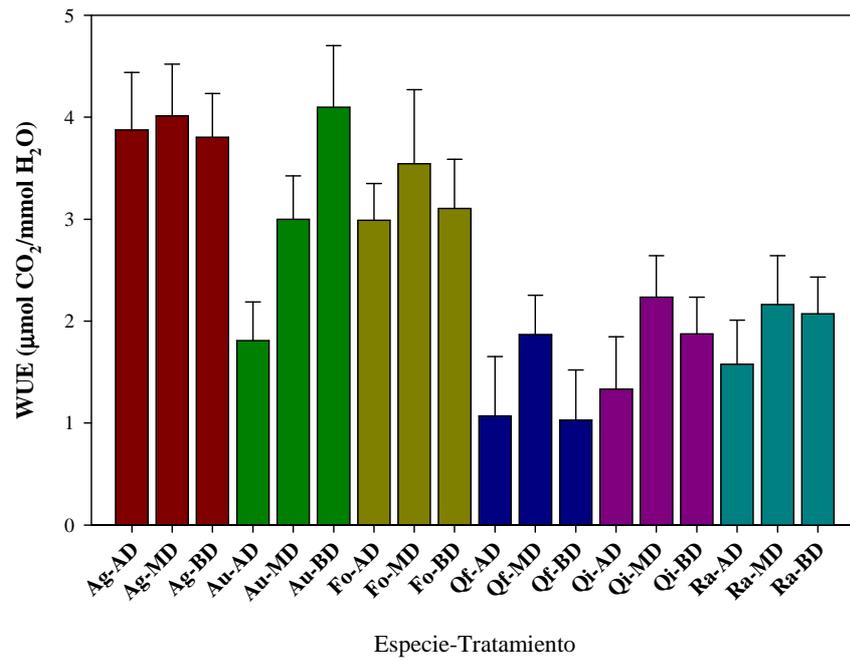
Los resultados de la tasa de fotosíntesis fueron similares a los de la conductancia estomática, aunque presentaron algunos matices importantes de destacar (Figura 5.14). Se observó, como en la variable anterior, un efecto significativo del sitio, el tratamiento y la especie. En este caso el análisis post-hoc separó las parcelas de “El Mojón”, con valores mayores, del resto de parcelas (Tabla III.6.). Lo mismo ocurrió entre los diferentes niveles de luz, presentando las parcelas de AD valores menores que las parcelas de MD y BD, que fueron similares entre ellas. En este caso, la interacción entre tratamiento y especie no fue significativa, es decir, todas las especies respondieron de forma similar a la disponibilidad de luz, reduciendo la tasa fotosintética a medida que aumentaba la densidad de la cubierta arbórea (menor cantidad de luz recibida en el sotobosque). No obstante, sí hubo interacción especie-sitio, lo que indica que las especies no respondieron de la misma manera a las condiciones generadas en las parcelas de los tres sitios.



**Figura 5.14.** Tasa de fotosíntesis según especies y tratamiento de luz en las parcelas experimentales situadas en La Hunde (Ayora) ( $n=6$  individuos por especie y tratamiento).

### Eficiencia instantánea en el uso de agua (WUEi)

En el caso de la eficiencia instantánea en el uso de agua, los análisis estadísticos únicamente mostraron diferencias significativas entre especies (Figura 5.15.; Tabla III.6.). El análisis post-hoc generó dos grupos de plantas, las que tuvieron globalmente una alta WUEi (*A. unedo*, *F. ornus* y *A. granatense*) y las que tuvieron una baja WUEi (*Q. faginea*, *Q. ilex* y *R. alaternus*). Dentro del primer grupo *A. granatense* es la especie que presenta una mayor eficiencia de uso de agua ( $3,90 \pm 0,13$  μmol CO<sub>2</sub>/mmol H<sub>2</sub>O), siendo *A. unedo* la que menos ( $2,97 \pm 0,35$  μmol CO<sub>2</sub>/mmol H<sub>2</sub>O). Para el segundo grupo, *R. alaternus* es la especie con mayor eficiencia de uso de agua ( $1,93 \pm 0,25$  μmol CO<sub>2</sub>/mmol H<sub>2</sub>O) y *Q. faginea* ( $1,32 \pm 0,28$  μmol CO<sub>2</sub>/mmol H<sub>2</sub>O) la que menos.



**Figura 5.15.** Eficiencia instantánea de uso de agua (WUEi) para las parcelas experimentales situadas en La Hunde (Ayora) (n=6 individuos por especie y tratamiento).

## 6. DISCUSIÓN

### 6.1. Respuestas funcionales a las diferentes disponibilidades lumínicas en condiciones controladas de vivero

#### 6.1.1 Morfología foliar

Los resultados mostraron que la disponibilidad de luz modificó las características morfológicas de las hojas en todas las especies. Se observaron cambios en el tamaño de las hojas como respuesta a la luz, aumentando el tamaño de las hojas a medida que la luz fue disminuyendo (ver Figura 5.4.). El peso específico foliar también cambió en función de la luz recibida. Esta variable fue mayor en las hojas desarrolladas a pleno sol y menor en las desarrolladas en sombra profunda. El peso específico está relacionado con la esclerofilia, por lo tanto las plantas de sol desarrollaron hojas más esclerófilas que las de sombra. Incrementar el área foliar y decrecer el grado de esclerofilia es una respuesta de las plantas a ambientes con poca disponibilidad lumínica y que favorece la captación de luz para fotosíntesis, por un lado, porque se aumenta la superficie de intercepción y por otro, porque se minimiza las barreras para que la luz llegue al cloroplasto (Lambers et al., 2008). En ambientes mediterráneos, con fuertes limitaciones hídricas y ambiente desecante durante un largo período del año, las plantas suelen desarrollar hojas pequeñas y esclerófilas que minimizan las pérdidas de agua (Valladares et al., 2004). Las hojas grandes suelen presentar menor eficiencia en la regulación de las pérdidas de agua y cuando las condiciones son secas pueden verse más perjudicadas. Este fenómeno se ha denominado “sombra seca” (Valladares, 2001). En este sentido, atendiendo a las dos variables morfológicas estudiadas los resultados mostraron dos grupos de plantas: las que presentan hojas en general pequeñas como *R. alaternus*, *Q. ilex* y *Q. faginea*; y las que presentan un peso específico alto como *R. alaternus*, *Q. ilex* y *A. unedo*. En este caso, *R. alaternus* o *Q. ilex* serían las especies que presentarían las características más adecuadas para ambientes mediterráneos como son hojas de pequeño tamaño y esclerófilas.

Los cambios en la morfología foliar observados en cada especie están relacionados con la capacidad de modificar la estructura para adaptarse a un ambiente concreto: la *plasticidad fenotípica* (Pigliucci, 2001). La plasticidad es un rasgo funcional que presentan las especies y se ha considerado que una elevada plasticidad será beneficiosa ya que aumenta la adaptación de esa especie al ambiente donde se desarrolla. En relación con las características

morfológicas de las hojas, se observó que todas las especies presentaron un cierto grado de plasticidad tanto en el área foliar como en el peso específico foliar. Globalmente, las especies que presentaron mayor plasticidad para los factores morfológicos fueron *R. alaternus*, *A. granatense* y *A. unedo*, mientras que la especie que presentó menor plasticidad fue *Q. ilex*.

### **6.1.2. Intercambio de gases y ciclo de sequía**

Los resultados del análisis de intercambio de gases mostraron diferencias significativas entre las especies y el tratamiento de luz aplicado. En general, se observó que las plantas en condiciones de sol directo tuvieron un comportamiento más conservador de agua, con tasas de conductancia estomática menores que las plantas de sombra profunda. Las especies que mostraron valores más elevados fueron *R. alaternus* y *Q. ilex*, mientras que *Q. faginea* mostró los valores más bajos y el resto de especies valores intermedios. Se observaron resultados similares para la tasa fotosintética y en este caso se observó un efecto claro de la luz recibida. Las plantas en sombra profunda mostraron menores tasas fotosintéticas que las de media sombra o sol directo que tuvieron los mismos valores promedio. Esto fue consecuencia de los bajos valores de PAR que recibían las plantas de este tratamiento. Como se verá más adelante (6.1.3. Curvas de luz), las plantas de sombra profunda no tuvieron suficiente luz como para saturar sus fotosistemas. Como consecuencia de una mayor regulación de las pérdidas de agua por transpiración y unas tasas de fotosíntesis altas, las plantas de sol mostraron la mayor eficiencia en el uso del agua (WUEi). Se observó una cierta tendencia de las especies de hojas más grandes y caducifolias (*A. granatense* y *F. ornus*) a que presentasen mayor WUEi que las de hojas más pequeñas como *R. alaternus*, *Q. ilex* o *Q. faginea*.

El ciclo de sequía produjo principalmente una regulación estomática en las diversas especies, que redujeron los valores de conductancia estomática. Esto se observó sobretodo en las plantas de sombra profunda que redujeron drásticamente los valores, como por ejemplo *R. alaternus*, que pasó de tener valores sobre  $0,25 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  a valores inferiores a  $0,07 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ . El ciclo de sequía también produjo una disminución de la tasa fotosintética en todas las especies. Los análisis estadísticos pusieron de manifiesto una interacción significativa entre el factor *Tiempo x Especie* indicando que todas las especies no respondieron de la misma forma a la sequía. Así, se observan especies que fueron más sensibles, como *R. alaternus* y *A. unedo*, y especies que fueron poco sensibles a la sequía, como *A. granatense* y *F. ornus*. Estos resultados reflejan posiblemente un consumo de agua

mayor en las dos primeras durante el periodo de sequía mientras que las dos segundas mantuvieron unas tasas más moderadas de pérdida de agua. Al comparar los resultados del primer día y del séptimo día, el decrecimiento en los valores de  $G_s$  es mucho mayor en sombra profunda, consecuencia de que la baja radiación promueve un menor estrés en las plantas y un mayor consumo de agua (menor  $WUE_i$  como se ha comentado anteriormente). Las plantas en este caso consumen más agua lo que hace que en un período de sequía agoten antes las reservas hídricas del suelo.

### **6.1.3. Curvas de luz**

Las curvas de luz (Figura 5.10.) nos dan información sobre la respuesta del sistema fotosintético a la luz. Las plantas de sombra profunda reciben menos radiación (Figura 5.2.) que en el resto de tratamientos y, por lo tanto, deben adaptar su sistema fotosintético a estas condiciones. En las curvas de luz se obtuvieron valores de fotosíntesis máxima,  $A_{max}$ , por debajo de los valores obtenidos por otros autores (Gulías et al., 2002), con  $A_{max}$  entre 26 y 38  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  para especies como *R. alaternus* y *Q. ilex* (ver Tabla 5.1.). El punto de saturación lumínica (LSE) también fue notablemente bajo comparándolo con el obtenido por otros autores en diferentes especies mediterráneas. Por ejemplo, Filippou et al. (2007) midieron valores de punto de saturación lumínica en hojas de *Olea europea* alrededor de 1.682  $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ . Los resultados del presente trabajo se aproximaron más a los valores determinados por Gómez-Aparicio (2006) en diferentes especies del monte mediterráneo con una intensidad lumínica media de  $1513\pm 69 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , en *Acer granatense*, *Quercus pirenaica*, *Quercus ilex* y *Pinus nigra* se obtuvieron valores de LSE de  $249\pm 22$ ,  $304\pm 16$ ,  $\pm 234\pm 60$  y  $320\pm 40 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , respectivamente. Los resultados mostraron que el punto de saturación de las plantas de sombra profunda se alcanzó para un PAR parecido al de las plantas de sol. Esto hace que estas plantas no estén funcionando a máximo rendimiento puesto que no alcanza ese valor de fotosíntesis máxima. Esto se puede deber a una falta de aclimatación de las plantas al entorno pero principalmente a que la máxima radiación recibida nunca será suficientemente alta como para saturar el sistema fotosintético, como ocurre en las plantas de media sombra que recibían suficiente radiación. Quizás tres meses (período que discurrió entre que son transplantadas en el vivero de la universidad y que se toman las medidas para las curvas de luz) no sea un margen de tiempo suficiente que permita a las plantas aclimatarse a diferentes condiciones de luz. Teniendo en cuenta este hecho se podría llegar a la conclusión, según los datos obtenidos en este trabajo, de que plantas que van a ser plantadas en campo en condiciones de baja radiación sean cultivadas en vivero en las mismas

condiciones para evitar este período de aclimatación que puede hacer a las plantas más vulnerables justo en el momento que necesitan más actividad para establecerse adecuadamente. En este sentido, se observaron algunas diferencias significativas entre especies como era esperable por tanto a partir de los datos obtenidos podríamos señalar que las especies que presenten un punto de compensación (LCP) y un punto de saturación lumínica (LSE) más bajo se verán favorecidas en los ambientes donde la luz sea más limitante. Así tenemos que especies como *A. unedo*, *A. granatense* y *F. ornus* que presentaron estas características parcialmente ya que para LCP no se observaron diferencias estadísticas entre especies.

#### **6.1.4. Índices de plasticidad**

Como se ha comentado anteriormente, la plasticidad fenotípica está relacionada con la capacidad de las especies de adaptación al medio en el que viven y a las condiciones variables que pueden sufrir (Pigliucci, 2001). La Tabla 5.2. muestra los índices de plasticidad según Valladares (2000) de las especies estudiadas en este trabajo. Este índice toma valores entre 0 (no hay plasticidad) hasta 1 (plasticidad máxima). Como es normal todas las especies mostraron un cierto grado de plasticidad. La especie que presentó una mayor plasticidad promedio fue *R. alaternus*. Esta especie presentó una plasticidad alta para todas las variables, siendo la especie con mayor plasticidad en las variables relacionadas con el intercambio de gases, con las curvas de luz y en las características morfológicas foliares. Las otras especies que mostraron una mayor plasticidad fueron *Q. ilex* y *F. ornus*. *Q. ilex* que mostró una elevada plasticidad en A y WUEi, y en algunas variables de las curvas de luz. Sin embargo, esta especie mostró la menor plasticidad para modificar las características morfológicas de las hojas. La variable que presentó menor plasticidad para todas las especies fue la eficiencia fotoquímica, se ha observado que las especies vegetales no modifican los valores de  $F_v/F_m$  hasta que las condiciones de estrés son extraordinariamente intensas (Vilagrosa et al., 2010).

### **6.2. Respuesta de las especies en condiciones de campo**

La respuesta de las diferentes especies en condiciones de campo fue diferente a las observadas en vivero. Por un lado, las plantas que estaban en condiciones de sombra más intensa (AD) no mostraron los valores más altos de conductancia estomática como ocurría en vivero. Esto puede indicar la existencia de otros factores que estuviesen regulando las tasas de intercambio de gases. En este sentido se observó que las parcelas de alta densidad (AD) mostraron menor humedad edáfica que las parcelas de baja y media densidad (María Elena

Granados, datos inéditos). Por lo tanto, la baja disponibilidad hídrica por efecto de la alta densidad de pies será un factor importante a tener en cuenta, tanto por la competencia con los pies adultos como por la interceptación del agua por parte de las copas de los árboles.

Por otro lado, las mismas especies que en vivero mostraron los valores más altos de intercambio de gases como *R. alaternus* y *Q. ilex* (valores entre 0,15 y 0,25 mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>), no mostraron este comportamiento en campo sino que globalmente tuvieron una tendencia a valores bajos (inferiores a 0,1 mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>). Por el contrario, especies como *A. granatense*, *A. unedo* y *F. ornus* que en vivero mostraron valores similares a los observado en vivero y superiores a los mostrados por *R. alaternus* y *Q.ilex* en campo. Esto nos indicaría que estas especies en condiciones de menor disponibilidad de agua como las del campo muestran comportamientos mucho más moderados en el consumo de agua. Este aspecto sería propio de este tipo de especies bien adaptadas a sufrir intensas sequias estivales (Valladares et al., 2008b), pero por otro lado, nos podría indicar que estas especies son menos competitivas capturando recursos como el agua en condiciones de competencia con los pinos adultos en este tipo de ecosistemas. Esta menor competencia les puede venir por un menor desarrollo del sistema radical durante los primeros estadios post-plantación que puede limitar la captación y transporte de agua a la parte aérea de la planta (Chirino et al., 2008). En este sentido, las mismas especies que muestran valores bajos de Gs no muestran diferencias entre las diferentes densidades lo que sería indicativo de una misma capacidad de extracción de agua del suelo, mientras que las otras especies (*A. granatense*, *A. unedo*, y *F. ornus*) sí que muestran diferencias entre densidades reflejando una mayor sensibilidad a diferentes disponibilidades hídricas generadas por las densidades arbóreas.

La tasa fotosintética en condiciones de campo mostró resultados paralelos a la conductancia estomática. Las parcelas de alta y media densidad no se diferenciaron estadísticamente mientras que las de baja densidad mostraron diferencias significativas con las otras. Comparando las curvas de luz realizadas en vivero, la respuesta fotosintética de las especies y los valores de PAR registrados en campo (Figura 4.7.) se observa que las parcelas de media densidad reciben suficiente luz como para saturar el sistema fotosintético, mientras que en las parcelas de alta densidad estarían al límite, necesitando las plantas del orden de 200-300 μmol fotones·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup> para saturar el fotosistema. En estas parcelas se podría producir una limitación que parcialmente será hídrica pero también lumínica. Por ejemplo, *F. ornus* mostró valores similares de A entre BD y MD, mientras la fotosíntesis fue menor en

AD. En *Q. faginea* también se observó una tendencia a menores valores de fotosíntesis en AD para valores similares en BD y MD.

La eficiencia instantánea en el uso del agua (WUEi) únicamente mostró diferencias entre las especies, reflejando diferentes comportamientos de consumo de agua y fijación de carbono. Las especies que tenían las tasas de intercambio de gases más elevadas (*A. granatense*, *A. unedo* y *F. ornus*) fueron las que también mostraron mayor eficiencia. Al analizar el valor de  $A_{max}$  en las curva de luz de estas especies, no son las que presentan los valores más elevados, lo que indica que están haciendo un uso eficiente de los recursos, con consumos más moderados de agua (alta fotosíntesis y baja  $G_s$ ) que las otras especies. Este hecho puede favorecer a estas especies en un ambiente competitivo como es bajo la cubierta de pinos. Es probable que las otras especies, más adaptadas a ambientes abiertos, tengan una tendencia mayor a reducir el consumo de agua mediante la conservación de los recursos en el suelo lo que les podría alargar el período de disponibilidad hídrica.

### **6.3. Diferencias en la respuesta según las especies.**

#### **- *Acer granatense***

El *A. granatense* presentó una plasticidad foliar media-alta, lo que indica que se adaptó a las diferentes condiciones de luz. Según los resultados de vivero y de campo presentó una eficiencia alta de uso de agua en todas las situaciones, además de una conductancia estomática baja. Tras el ciclo de sequía demostró ser poco sensible a la sequía, con un consumo moderado de agua. Esta especie demostró hacer un uso eficiente de los recursos, lo que la hace una especie adecuada para condiciones de sombreo como sería en una masa de pinar densa. Tampoco hay olvidar que no presentó problemas de adaptación a condiciones de mayor radiación.

#### **- *Arbutus unedo***

Por un lado, esta especie presentó una alta plasticidad foliar. En sol *A. unedo* presentó hojas esclerófilas, adaptadas a estas condiciones de alta radiación, mientras que en sombra profunda presentó hojas más grandes y no esclerófilas. Por otro lado, tras las mediciones de intercambio de gases después del ciclo de sequía se concluyó que se trata de una especie sensible a la sequía ya que disminuyó los valores de consumo de agua. Esta especie presentó una mayor eficiencia en el uso de agua y una mayor fotosíntesis en las plantas a las que llegaba mayor cantidad de luz. De esta mayor eficiencia y del hecho de la adaptación foliar se

podría decir que *A. unedo* es una buena especie para plantar en condiciones de radiación variables según los resultados obtenidos en este trabajo. No hay que olvidar que en campo esto está asociado a una mayor disponibilidad hídrica debido a una menor intercepción del agua por las copas de los árboles, por lo que en condiciones de menor disponibilidad hídrica no se podría afirmar.

- ***Fraxinus ornus***

*F. ornus* mostró un comportamiento variable. Tanto los valores de conductancia estomática en vivero (en las dos condiciones hídricas) como los de campo son similares para media sombra y sombra profunda. En el caso del sol, la conductancia aumentó. Mostró una elevada plasticidad en la eficiencia en el uso del agua para los distintos ambientes lumínicos. En campo mostró que es capaz de mantener valores altos de conductancia de estomas y fotosíntesis en las parcelas de densidad media lo que implica que tiene mecanismos eficientes de explotación de agua en el suelo. Los resultados de las curvas de luz lo sitúan como una especie con buenas cualidades para ambientes de sombra con una cierta estabilidad hídrica.

- ***Quercus faginea***

Esta especie tiene hojas pequeñas adaptadas al ambiente mediterráneo, lo que podría explicar que presentara valores de conductancia estomática bajos. En ambientes con menos luz es la especie que más varía el área foliar. Esta especie fue la única, junto con la otra especie del género *Quercus* (*Q. ilex*) que mantuvo la tasa de fotosíntesis después del ciclo de sequía, lo que ocurrió para las plantas de sol. En campo presenta valores moderados tanto de conductancia estomática como de fotosíntesis y eficiencia en el uso de agua para los tres tratamientos de luz. Esto podría permitirle soportar mejor ambientes variables de luz, pero no ambientes poco lumínicos ya que en vivero para sombra profunda mostró valores inferiores de fotosíntesis y de eficiencia de uso de agua que el resto de agua.

- ***Quercus ilex***

La carrasca (junto con *R. alaternus*, especie que trataremos a continuación) presentó las hojas más adaptadas al ambiente mediterráneo, con hojas pequeñas y esclerófilas. Sin embargo, las hojas apenas mostraron cambios entre los diferentes tratamientos de luz. Esta especie presentó una plasticidad global alta, siendo más plástica para la tasa de fotosíntesis y eficiencia de uso de agua, así como para algunas variables de las curvas de luz. Tras el ciclo de sequía fue la especie que presentó mayores valores de fotosíntesis y de eficiencia de uso de

agua, con valores muy inferiores para las plantas de sombra profunda. En campo presentó valores intermedios, aunque también inferiores para las plantas de AD. Las plantas de sol y de media sombra presentaron valores similares. De esto se puede concluir que hay que evitar la introducción de la carrasca bajo doseles muy espesos.

- ***Rhamnus alaternus***

*R. alaternus* mostró mayor plasticidad global para todas las variables, mostrando una plasticidad foliar alta, con hojas pequeñas y esclerófilas en sol y hojas de mayor tamaño y menos esclerófilas en sombra. Esta plasticidad, como ya se ha dicho, está asociada con una mayor adaptación a distintas condiciones de luz. No obstante, pese a esta adaptación morfológica, los valores de intercambio de gases no hacen a esta especie la más adaptada fisiológicamente a los cambios. Tras el ciclo de sequía mostró valores muy bajos para las plantas en sombra profunda, la tasa de fotosíntesis fue cercana a 0, lo que indica que es una especie extremadamente sensible a la sequía en condiciones de poca luz. En cuanto a los valores obtenidos en campo, pese a que demostró ser más eficiente en el uso de recursos en las parcelas de baja densidad de pinos con mayor radiación, los valores para los tres tratamientos no fueron muy diferentes. Según los resultados obtenidos, podemos concluir que *R. alaternus* tampoco debería plantarse en condiciones de poca luz, como ocurre con la carrasca.

## 7. CONCLUSIÓN

Este trabajo es un análisis preliminar cuyo objetivo ha sido conocer mejor el funcionamiento de estas especies y poder predecir la idoneidad de las especies a partir de sus características funcionales y cuál sería el resultado de su uso en reforestación. Sin embargo, es muy difícil predecir esa idoneidad por la gran cantidad de elementos que influyen en la respuesta de las especies. Esta respuesta no ha sido la misma en campo que en vivero, tanto a nivel de especie como a nivel de tratamiento. Esto es lógico puesto que en campo están afectando más factores que en vivero, en condiciones controladas están acotados. No obstante, el trabajo permite establecer algunas pautas de respuesta muy interesantes de cara a determinar el uso de una u otra especie en las reforestaciones.

En campo se ha observado dos tipos de comportamiento en las especies en relación con el ambiente. La primera, sería una estrategia basada en un consumo de los recursos alto pero con una elevada eficiencia. Así tenemos el grupo de especies formado por *A. granatense*, *F. ornus* y *A. unedo*, que manteniendo valores de conductancia estomática y fotosíntesis más altos que el resto de especies, también mostraron una alta eficiencia en el uso de agua. La otra, desarrollada por las otras especies (*R. alaternus*, *Q. ilex* y *Q. faginea*), se trataría de una estrategia conservadora de los recursos basada en una importante regulación del consumo de agua de manera que se alargaría el período de disponibilidad de este elemento en el suelo, y por lo tanto, se disminuiría la longitud de los períodos secos sin precipitaciones. Los análisis funcionales en vivero reflejaron alguna de estas respuestas. Sin embargo en el campo están influyendo muchos otros factores que en vivero no pueden ser abordados, como por ejemplo el volumen de suelo y la capacidad radicular de exploración de cada especie. Los resultados en vivero reflejaron claramente que intensidades lumínicas muy bajas serán perjudiciales independientemente de la especie que se trate puesto que producen una menor fijación de carbono. Por otro lado, analizando las curvas de luz se ha mostrado que las especies cultivadas durante el período de vivero a pleno sol no son las más adecuadas para utilizar en reforestaciones bajo cubierta, en este sentido sería recomendable que las especies destinadas a reforestaciones bajo cubierta se sometiesen por un período como mínimo superior a tres meses a condiciones de baja radicación.

Finalmente, y como síntesis de recomendaciones para el uso de las especies estudiadas, se podría señalar varios aspectos basándose en las características mostradas por

las especies. Para ambientes luminosos y con baja disponibilidad de agua, especies como *R. alaternus*, *Q. ilex* o *Q. faginea* serían adecuados por sus características foliares (hojas pequeñas), elevada plasticidad morfológica y fisiológica a la disponibilidad de luz, consumos de agua moderados que permitirían soportar bien los períodos entre precipitaciones. En ambientes con menos luz y condiciones de mayor humedad o disponibilidad hídrica constante, *A. unedo*, *A. granatense* o *F. ornus* serían más adecuados por su mayor eficiencia en el uso de agua y por las características mostradas en las curvas de luz con un punto de compensación lumínica inferior a las otra especies.

## **Anexos**

**ANEXO I. Descripción de especies** (según Ginés López, 2007)**- Carrasca (*Quercus ilex ssp ballota* L.)**

La encina es un árbol o arbusto de copa amplia y redondeada que puede alcanzar hasta 27 m de altura, aunque raramente sobrepasa los 15 ó 20 metros. Las hojas tienen una forma que varía desde redondeada hasta lanceolada, terminación roma o aguzada y el borde entero o provisto de un número variable de dientes; son gruesas, correosas, de color verde intenso por el haz y cubiertas de un fieltro blanquecino o grisáceo de pelos por el envés. Florece por marzo, abril o mayo, incluso en junio; madura y disemina sus frutos de octubre a noviembre, a veces en diciembre. Se cría en los bosques esclerófilos mediterráneos, en todo tipo de sustratos, tanto en zonas costeras de clima suave como en las interiores de clima extremado y continental, desde el nivel del mar hasta unos 1400 metros. Se trata de una especie adaptada a soportar fuertes sequías estivales y los climas duros continentales.

**- Quejigo (*Quercus faginea* Lam.)**

El quejigo es un árbol de tamaño medio, que no suele pasar de los 20 metros de altura, y muchas veces se le ve reducido al porte arbustivo. Tiene una copa redondeada, ovoide o alargada, más o menos regular, con follaje no muy denso. Las hojas son simples, alternas, con estípulas largas y estrechas. Son hojas semicaducas (marcescentes). La lámina es correosa, con el borde recorrido por dientes o lóbulos poco profundos, casi triangulares, a veces muy rígidos y casi punzantes. Su forma es elíptica, ovada, obovada o más o menos alargada. Por el haz son verdes y por el envés presentan un color ceniciento o verde pálido. Florece por marzo, abril o mayo, casi siempre antes que la encina; las bellotas maduran y se diseminan por septiembre u octubre. Se cría formando bosques en las zonas de clima submediterráneo o mediterráneo continental no muy extremado, en todo tipo de sustratos, tanto en los pobres como en los ricos en cal. Crece entre los 500 y los 1500 metros de altitud. Requiere unas condiciones parecidas a las de la encina, aunque necesita suelos algo más frescos y profundos; se asocia con frecuencia con encinas, melojos, alcornoques, otros quejigos (*Q. canariensis*) y robles (*Q. pubescens*).

- **Aladierno (*Rhamnus alaternus* L.)**

El aladierno o sanguino es un arbusto o pequeño arbolillo de 1-5 metros de altura, verde todo el año, de corteza grisácea, que en las ramillas jóvenes se tiñe a veces de rojo. Su forma es tremendamente variable. Sus hojas siempre son alternas, lampiñas, muy coriáceas y lustrosas, de color más pálido en el envés, pero de tamaño y forma muy variable. Generalmente dentadas. Florece a finales del invierno o en primavera, los frutos maduran al final del verano o en otoño. Se cría en todo tipo de terrenos, calizos o silíceos, formando parte de los matorrales altos desarrollados en ambientes de encinares, alcornocales y otros bosques esclerófilos. Es una especie poco exigente, aguanta bien los terrenos pedregosos e incluso puede vivir en las grietas de las rocas.

- **Fresno de flor (*Fraxinus ornus* L.)**

El fresno de flor es un árbol de copa amplia y corteza lisa, grisácea, que puede alcanzar una altura de 20 metros, aunque habitualmente no suele pasar de 10 m. Las hojas caen en invierno, están formadas por 5-9 hojuelas de borde finamente serrado y contorno entre ovado y lanceolado, se unen a un eje común por medio de un corto peciolulo, de forma que emparejan todas menos una, situada en la terminación del eje. Florecen en primavera, por abril, mayo o junio, y madura los frutos también al final del verano o en otoño. Se cría en las umbrías de las montañas de clima suave y no muy seco en verano, de 200 a 1500 metros de altitud. Prefiere los terrenos calizos y los suelos frescos, por lo que se sitúa con frecuencia en los barrancos. También crece en los sotos de los ríos.

- **Arce (*Acer opalus* ssp. *granatense* (Boss.) Font Quer & Rothm (En este trabajo se nombrará como *A. granatense* Boiss.)**

Arbusto o arbolillo poco elevado, de hasta unos 7 metros de altura, de hojas caducas y ramas abiertas. Hojas de color verde algo lustroso por el haz y mates, con color más pálido, por el envés y vellosas por este lado cuando adultas. Son hojas palmeadas, con cinco lóbulos profundos, de borde irregularmente dentado o serrado. Florece en marzo y abril, al tiempo que echa las hojas o un poco antes, los frutos maduran en otoño. Se cría salpicado en los bosques, cantiles rocosos y roquedos algo umbrosos, principalmente en terrenos calizos, sin formar generalmente masas densas. Se trata de un endemismo del norte de África, isla de Mallorca y mitad meridional de la Península Ibérica.

- **Madroño (*Arbutus unedo* L.)**

El madroño es un arbusto o arbolillo que puede llegar a medir hasta 8-10 metros de altura, aunque habitualmente no supera los 3-5 metros. Se mantiene verde todo el año, y tiene hojas simples, en disposición alterna, en forma de hierro o lanza, con el margen finamente aserrado o casi entero, de color verde intenso y algo lustrosas por el haz. El madroño florece en el otoño o principios del invierno, al tiempo que maduran los frutos del año anterior. Se cría en encinares, alcornocales, y en los matorrales que resultan de su degradación, sobre todo tipo de terrenos, calcáreos o silíceos, y asciende en las montañas del sur hasta los 1200 metros de altitud. Prefiere suelos algo frescos y profundos y requiere un clima suave, sin fuertes heladas.

**ANEXO II. Ventanas de calidad**

En las figuras que aparecen a continuación (Figura II.1. y Figura II.2.) aparecen las ventanas de calidad obtenidas a partir de datos de altura y diámetro de cada una de las especies. Los datos empleados provienen, por un lado, de la caracterización morfológica llevada a cabo con los individuos empleados en la plantación realizada para el desarrollo del presente trabajo. Por otro lado, también se han utilizado datos proporcionados por el CEAM de plantaciones realizadas en 1992 y 1993 (en las ventanas de calidad se especifica el año y el vivero de procedencia de la planta). Por último, se han empleado datos proporcionados por la Universidad Politécnica de Valencia (Del Campo y Segura, 2009). Estas ventanas de calidad nos permiten comparar los atributos morfológicos de las especies empleadas en el presente trabajo con los de otras plantas empleadas en reforestaciones anteriores.

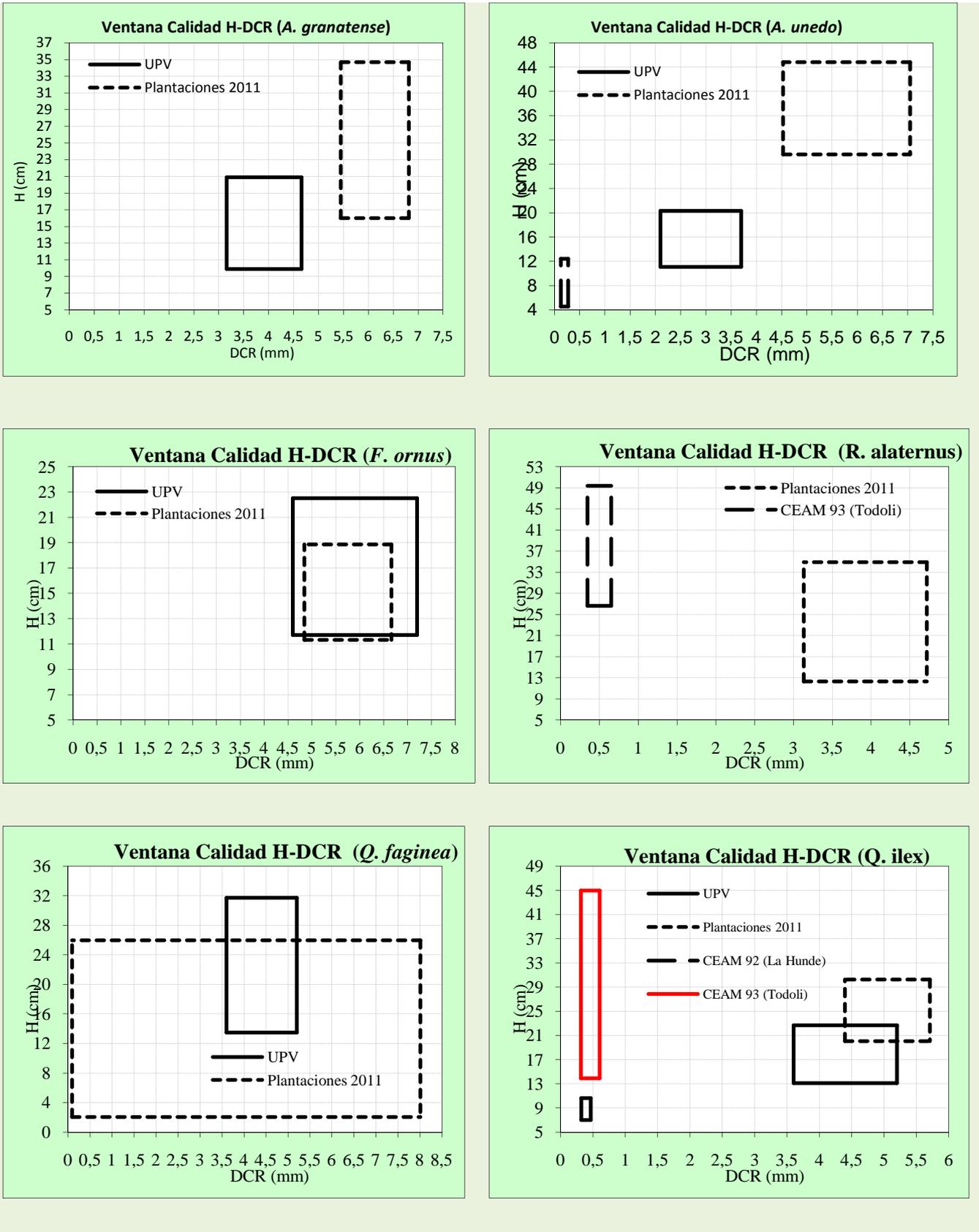


Figura II.1. Ventanas de calidad para la altura (H) y el diámetro del cuello de raíz (DCR).

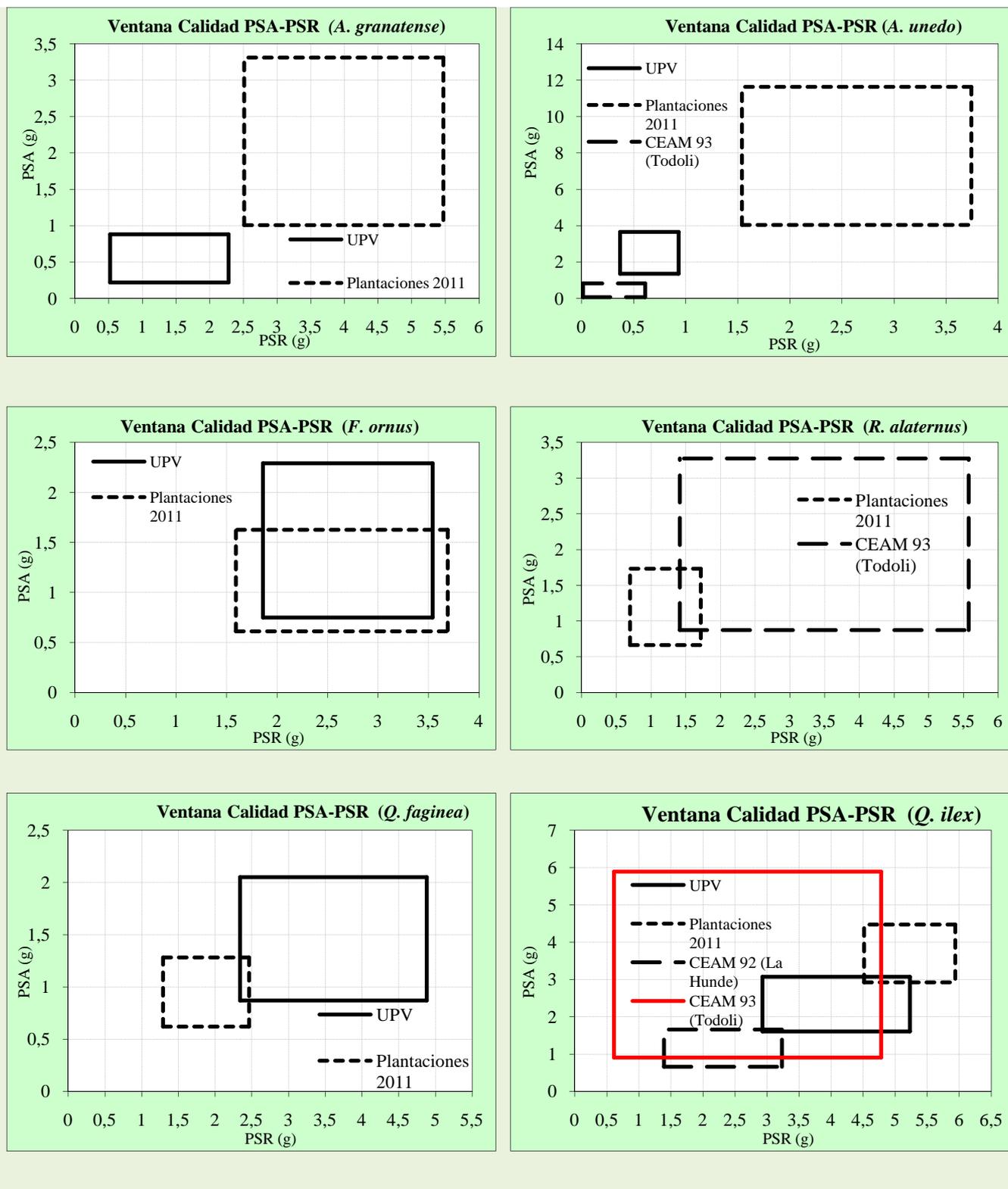


Figura II.2. Ventanas de calidad para peso seco aéreo (PSA) y el peso seco radical (PSR).

**ANEXO III. Tablas de resultados estadísticos****Tabla III.1.** Resultados del ANOVA de la comparación de los tratamientos de luz en vivero ( $n=8$  mediciones por tratamiento).

	Tratamiento	Post-hoc (S-N-K con $P<0.05$ )
<b>PAR</b>	0,001	Sol>ms>sp

**Tabla III.2.** Resultados del ANOVA para el área foliar media y el peso específico según especie y distintos niveles de luz ( $n=6$  individuos por especie y tratamiento).

	Tratamiento	Especie	Tratamiento x especie	Post-hoc (S-N-K con $P<0.05$ )
<b>Area foliar</b>	0,000	0,000	0,575	Sol<ms<sp Ra<Qf<Qi<Ag=Au<Fo
<b>Peso específico</b>	0,000	0,000	0,010	Sol>ms>sp Ag<Qf=Fo<Fo=Ra<Au<Qi

**Tabla III.3.** Resultados del ANOVA de intercambio de gases y eficiencia fotoquímica en condiciones de máxima hidratación según especie y tratamiento de luz ( $n=6$  individuos por especie y tratamiento).

	Especie	Tratamiento	Sp x Trat.	Post-hoc (SNK con $P<0.05$ )
<b>Gs</b>	0,001	0,001	0,247	Ra=Qi=Au=Fo=Ag>Au=Fo=Ag=Qf Sol<ms, sp
<b>A</b>	0,007	0,000	0,004	Qf, Au,Fo,Ag,Ra/Au,Fo, Ag,Ra,Qi Sol>ms/sp
<b>E</b>	0,005	0,031	0,679	Ag=Qf=Fo=Au=Qi<Qi=Ra Sol<ms, sp
<b>WUEi</b>	0,009	0,000	0,672	Ra= Qf=Au=Qi=Fo<Au=Qi=Fo=Ag Sol>ms>sp
<b>F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub> alba</b>	0,742	0,007	0,195	No grupos especie. Sol=ms<ms=sp
<b>F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub> mediodía</b>	0,121	0,000	0,027	Sol<ms<sp
<b>Phi PSII</b>	0,000	0,000	0,194	Qf/Au,Ag,Fo, Ra/Fo,Ra,Qi Sol/ms/sp

\* [Sp.= Especie; Trat.=Tratamiento]

**Tabla III.4.** Resultados del ANOVA para las diferentes variables de las curvas de luz en función del factor luz y del factor especie. (n=3 individuos por especie y tratamiento).

	Especie	Tratamiento	Sp. x Trat.	Post-hoc (SNK con P<0.05)
<b>Rd</b>	0,006	0,001	0,343	Sol>ms=sp Qi=Qf=Au>Qf=Au=Fo=Ra=Ag
<b>A<sub>max</sub></b>	0,003	0,179	0,145	Fo=Au=Qf=Ag=Ra<Ag=Ra=Qi
<b>LCP</b>	0,187	0,575	0,997	---
<b>LSE</b>	0,000	0,080	0,413	Au=Fo=Ag<Fo=Ag=Qf=Ra<Qf=Ra=Qi

\* [Sp.= Especie; Trat.=Tratamiento]

**Tabla III.5.** Resultados del ANOVA de intercambio de gases y eficiencia fotoquímica después del ciclo de sequía según especie y tratamiento de luz (n=6 individuos por especie y tratamiento).

	Trat.	Tiempo	Especie	Trat. x tiempo	Trat. x especie	Tiempo x sp.	Trat. x tiempo x sp	Post-hoc (SNK a P<0.05)
<b>Gs</b>	0,013	0,010	0,000	0,014	0,187	0,055	0,565	Sol=sp<sp=ms Ag=Au=Fo=Qf=Qi<Qi=Ra
<b>A</b>	0,000	0,019	0,000	0,513	0,000	0,879	0,639	Sol=ms>sp Qf=Au=Fo=Ag<Fo=Ag=Ra=Qi
<b>E</b>	0,010	0,010	0,000	0,006	0,090	0,069	0,494	Sol=sp<ms Au=Ag=Fo=Qf=Qi<Qi=Ra
<b>WUEi</b>	0,000	0,000	0,000	0,001	0,160	0,723	0,931	Sol>ms>sp Qf=Ra<Au=Fo=Qi=Ag
<b>F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub> alba</b>	0,000	0,260	0,185	0,999	0,016	0,784	0,686	Sol<ms<sp
<b>F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub> mediodía</b>	0,000	0,629	0,001	0,962	0,001	0,798	0,940	Sol<ms<sp Qf<Fo=Ra=Ag=Au=Qi
<b>Phi PSII</b>	0,000	0,509	0,000	0,505	0,182	0,817	0,632	Sol<ms<sp Qf<Au=Ag=Fo=Ra<Ra=Qi

\* [Sp.= Especie; Trat.=Tratamiento]

**Tabla III.6.** Resultados del ANOVA de intercambio de gases y eficiencia fotoquímica en condiciones de campo según especie, densidad de pinos y sitio ( $n=2$  individuos por especie, densidad de pies y sitio).

	Dens.	Sp.	Sitio	Trat. x Sp.	Trat. x sitio	Sp. x sitio	Trat.x Spxsitio	Post-hoc (SNK a $P<0.05$ )
<b>Gs</b>	0,001	0,000	0,000	0,052	0,411	0,000	0,064	AD<MD<BD Qf<Qi=Ra=Au<Ra=Au=Ag<Au=Ag=Fo El Lobo<El Aljibe<El Mojón
<b>A</b>	0,004	0,000	0,000	0,337	0,215	0,007	0,081	AD<MD=BD Qf=Qi<Qi=Ra<Ra=Au<Au=Fo<Fo=Ag El Lobo=El Aljibe<El Mojón
<b>WUEi</b>	0,204	0,000	0,192	0,380	0,525	0,062	0,398	AD=MD=BD Qf=Qi=Ra<Au=Fo=Ag El Lobo=El Aljibe=El Mojón

\* [Dens.= Densidad de pinos; Sp.= Especie; Trat.=Tratamiento]

## Bibliografía

- ARANDA I.; GIL L.; y PARDOS J.A. (2004) *Improvement of growth conditions and gas exchange of Fagus sylvatica L. seedlings planted below a recently thinned Pinus sylvestris L. stand.* Trees 18: 211-220.
- ASCHMANN, H. (1973) *Distribution and peculiarity of Mediterranean ecosystems.* En Di Castri, F., y Mooney, H. (Ed.) *Mediterranean type ecosystems*, pp: 363-371.
- BARIGAH, T.S.; IBRAHIM, T.; BOGARD, A.; FAIVRE-VUILLIN, B.; LAGNEAU, L.A.; MONTPIED, P.; y DREYER, E. (2006) *Irradiance-induced plasticity in the hydraulic properties of saplings of different temperate broadleaf forest tree species.* Tree Physiology, 26: 1505-1516.
- CALATRAVA, J.; BARBERÁ, G.G.; y CASTILLO, V. M. (2011) *Farming practices and policy measures for agricultural soil conservation in semi-arid Mediterranean areas: The case of the Guadalentín basin in southeast Spain.* Land Degradation and Development, 22: 58-69.
- CEAM –Centro de Estudios Ambientales del Mediterráneo- (1995) *Plan de Reforestación de la Comunidad Valenciana 1994-1999.* Conselleria de Medi Ambient, Generalitat Valenciana, Valencia.
- CHIRINO, E.; VILAGROSA, A.; HERNÁNDEZ, E.; y VALLEJO.,R. (2008) *Effects of the use of deep container on morpho-functional characteristics of Quercus suber L. seedling for reforestation in Mediterranean climate.* Forest Ecology and Management, 256: 779-785.
- CONSELLERIA DE INFRAESTRUCTURAS, TERRITORIO Y MEDIO AMBIENTE (Generalitat Valenciana). Balance Campaña de Prevención de Incendios Forestales 2003. Consultada 22 de agosto de 2011: <http://www.cma.gva.es/web/indice.aspx?nodo=54845&idioma=C>
- CUESTA, B.; VILLAR-SALVADOR, P.; PUÉRTOLAS, J.; JACOBS, D.F.; y REY BENAYAS, J.M. (2010) *Why do large, nitrogen rich seedlings better resist stressful transplanting conditions? A physiological analysis in two functionally contrasting Mediterranean forest species.* Forest Ecology and Management, 260: 71-78
- DEL CAMPO, A.D., y SEGURA, G. (2009) *Bases para la elaboración de instrucciones para el control integral de repoblaciones forestales: calidad de planta,*

*calidad de ejecución y seguimiento de la plantación*. Universidad Politécnica de Valencia y Conselleria de Medio Ambiente, Agua, Urbanismo y Vivienda (CMAAUUV). Inédito.

- DE LUÍS, M.; GARCÍA-CANO, M.F.; CORTINA, J.; RAVENTÓS, J.; GONZÁLEZ-HIDALGO, J.C.; y SÁNCHEZ, J.R. (2001) *Climatic trends, disturbances and short-term vegetation dynamics in a Mediterranean shrubland*. *Forest Ecology Management*, 147: 25–37.
- FERRAN, A. y VALLEJO, R. (1992) *Litter dynamics in post-fire successional forests of *Quercus ilex**. *Vegetatio*, 100: 239-246.
- FILIPPOU, M.; FASSEAS, C.; y KARABOURNIOTIS, G. (2007) *Photosynthetic characteristics of olive tree (*Olea europaea*) bark*. *Tree Physiology*, 27: 977-984.
- GENTY, B.; BRIANTAIS, J. M.; y BAKER, N. R. (1989) *The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence*. *Biochimica et Biophysica Acta*, 990: 87-92.
- GÓMEZ-APARICIO, L.; ZAVALA, M.A.; BONET, F.J.; y ZAMORA, R. (2009) *Are pine plantations valid tools for restoring Mediterranean forests? An assessment along abiotic and biotic gradients*. *Ecological Applications*, 19(8): 2124-2141.
- GULÍAS, J.; FLEXAS, J.; ABADÍA, A.; y MEDRANO, H. (2002) *Photosynthetic responses to water deficit in six Mediterranean sclerophyll species: possible factors explaining the declining distribution of *Rhamnus ludovici-salvatoris*, an endemic Balearic species*. *Tree Physiology*, 22: 87-697.
- HASSELQUIST, N.J.; ALLEN, M.F.; y SANTIAGO, L. S. (2010) *Water relations of evergreen and drought-deciduous trees along a seasonally dry tropical forest chronosequence*. *Oecologia*, 164: 881-890.
- HERNÁNDEZ, L., y ROMERO, F. (2008) *Manuales de desarrollo sostenible: 6. Criterios de restauración de zonas incendiadas*. Fundación Banco Santander.
- HERNÁNDEZ, E.I.; VILAGROSA, A.; BELLOT, J.; y PAUSAS, J.G. (2010) *Morphological traits and water use strategies in seedlings of Mediterranean coexisting species*. *Plant Ecology*, 207:233–244.
- HOLMGREN, M.; SCHEFFER, M.; y HUSTON, M.A. (1997) *The interplay of facilitation and competition in plant communities*. *Ecology* 78: 1966-1975.
- IPCC (2001) *Third Assessment Report for the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge.

- LAMBERS, H.; CHAPIN III, S.F.; y PONS, T.L. (2008) *Plant Physiological Ecology*. Springer, USA.
- LARCHER, W. (1995) *Physiological Plant Ecology*. Ed. Springer-Verlag, New York.
- LE HOUÉROU, H.N. (1981) *Long-term dynamics in arid land vegetation and ecosystems of North Africa*. Capítulo 14, pp: 357-384. En Goodal, D.W., y Perry, R.A. (Ed.), *Arid land ecosystems: structure, functioning and management*. Cambridge University Press, UK.
- LEVITT, J. (1980) *Responses of plant to environmental stresses* (Vol. II). Academic Press, New York.
- LLORET, F.; PAUSAS, J.G.; y VILÀ, M. (2003) *Responses of Mediterranean plant species to different fire frequencies in Garraf Natural Park (Catalonia, Spain): field observations and modelling predictions*. *Plant Ecology*, 167: 223-235.
- LLORET, F. (2004) *Régimen de incendios y regeneración*. En Valladares, F. (Ed.) *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*, pp: 101-126. Ministerio de Medio Ambiente. Madrid.
- LÓPEZ GONZÁLEZ, G.A. (2007) *Guía de los árboles y arbustos de la Península Ibérica y Baleares (Especies silvestres y las cultivadas más comunes)* 3ª ed. Ediciones Mundi-Prensa, Madrid.
- LÓPEZ-SORIA, L. y CASTELL, C. (1992) *Comparative genet survival after fire in woody Mediterranean species*. *Oecologia*, 91:493-499.
- MAESTRE, F.T., y J. CORTINA. (2004) *Are Pinus halepensis plantations useful as a restoration tool in semiarid Mediterranean areas?* *Forest Ecology and Management*, 198: 303–317.
- MENDES, M.M.; GAZARINI, L.C.; y RODRIGUES, M.L. (2001) *Acclimation of Myrtus communis to contrasting Mediterranean light environments – effects on structure and chemical composition of foliage and plant water relations*. *Env. Exp. Bot.* 45: 165-178.
- MORENO, J. M.; VÁZQUEZ, A.; y VÉLEZ, R. (1998) *Recent history of forest fires in Spain*. En Moreno, J.M. (Ed.), *Large Forest Fires*, pp. 159-185. Backhuys, Leiden.
- NAVARRO, R.M; VILLAR-SALVADOR, P.; y DEL CAMPO, A. (2006) *Morfología y establecimiento de los plantones*. En: Cortina, J; Peñuelas, J.L.; Puértolas, J.; Savé, R.; y Vilagrosa, A., *Calidad de planta forestal para la restauración en ambientes mediterráneos*, pp: 67-88. Ministerio de Medio Ambiente.

- NAVEH, Z. (1990) *Fire in the Mediterranean- A landscape ecological perspective*. En Goldame, J. G., y Jenkins, M.J. (Ed.). *Fire in Ecosystems Dynamics*, pp: 1-20. La Haya, Holanda.
- NILSEN, E.T., y ORCUTT, D.M. (1996) *Physiology of plants under stress. Abiotic factors*. John Wiley & Sons, New York.
- NÚÑEZ, M.R.; y CALVO L. (2000) *Effect of high temperaturas on seed germination of Pinus sylvestris and Pinus halepensis*. *Forest Ecology and Management*, 131: 183-192.
- PARDOS, M.; JIMÉNEZ, M.D.; ARANDA, I.; PUÉRTOLAS, J.; y PARDOS, J.A. (2005) *Water relations of cork oak (Quercus suber L.) seedlings in response to shading and moderate drought*. *EDP Sciences*, 62: 377-384.
- PAUSAS, J.G. (2004) *Changes in fire and climate in the eastern Iberian Peninsula (Mediterranean basin)*. *Climatic Change*, 63: 337-350.
- PAUSAS, J. G.; BLADÉ, C.; VALDECANTOS, A.; SEVA, J. P.; FUENTES, D.; ALLOZA, J.A.; VILAGROSA, A.; BAUTISTA, S.; CORTINA, J.; y VALLEJO, R. (2004) *Pines and oaks in the restoration of Mediterranean landscapes of Spain: new perspectives for an old practice: a review*. *Plant Ecology*, 171: 209–220.
- PIGLIUCCI, M. (2001) *Phenotypic plasticity: beyond nature and nurture*. John Hopkins University Press, Baltimore.
- PUÉRTOLAS, J.; PARDOS, M.; JIMÉNEZ, M.D.; ARANDA, I.; y PARDOS, J.A. (2008) *Interactive responses of Quercus suber L. seedlings to light and mild water stress: effects on morphology and gas exchange traits*. *EDP Sciences*, 65/611.
- QUERO, J.L.; VILLAR, R.; MARAÑÓN, T.; y ZAMORA, R. (2006) *Interactions of drought and shade effects on seedlings of four Quercus species: physiological and structural leaf responses*. *New Phytologist*, 170: 839-834.
- REAL DECRETO 289/2003, de 7 de marzo, sobre comercialización de los materiales forestales de reproducción. Boletín Oficial del Estado, Núm. 58.
- RODRÍGUEZ CALCERRADA, J. (2007) *Influencia de la luz y la sequía estival en la respuesta funcional de brinzales de Quercus petraea (Matt.) Liebl. y Quercus pirenaica Willd. : Implicaciones para la regeneración*. Tesis Doctoral. Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Montes, Universidad Politécnica de Madrid, Madrid.
- RODRÍGUEZ-CALCERRADA, J.; PARDOS, J.A.; GIL, L.; y ARANDA, I. (2008) *Ability to avoid water stress in seedlings of two oak species is lower in a dense forest*

*understory tan in a medium canopy gap*. *Forest Ecology and Management*, 255: 421-430.

- ROJAS BRIALES, E.; JOVANI SANCHO, A.J.; y POVEDA LÓPEZ, J.A. (2009) *Establecimiento de red de parcelas permanentes en masas coetáneas de Pinus halepensis Mill. en la Comunidad Valenciana*. 5º Congreso Forestal Español. Sociedad Española de Ciencias Forestales. Ávila.
- THOMAS, S. C.; HALPERN, C.B.; FALK, D. A.; LIGUORI, D.A.; y AUSTIN, K.A. (1999) *Plant diversity in managed forests: understory responses to thinning and fertilization*. *Ecological Applications*, 9:864–879.
- THROWER, N., y BRADBURY, D. (1973) *The physiography of the Mediterranean lands with special emphasis on California and Chile*. A Mediterranean-type ecosystems, pp: 37-52. Berlin, Germany.
- TRUBAT, R.; CORTINA, J.; y VILAGROSA, A. (2001) *Nutrient deprivation improves field performance of Woody seedlings in a degraded semi-arid shrubland*. *Ecology Engineering*, 37: 1164-1173.
- VALLADARES, F.; WRIGHT, S.J.; LASSO, E.; KITAJIMA, K.; y PEARCY, R.W. (2000) *Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest*. *Ecology*, 81: 1925-1936.
- VALLADARES, F. (2001) *Características mediterráneas de la conversión fotosintética de la luz en biomasa: de órgano a organismo*. En: Zamora y Puignaire (Ed.), *Ecosistemas mediterráneos, análisis funcional*, pp:67-94. CSIC, Madrid.
- VALLADARES, F., y PEARCY, R. (2002) *Drought can be more critical in the shade than in the sun: a field study of carbon gain and photoinhibition in a Californian shrub during a dry El Niño year*. *Plant Cell Environ*, 25: 749-759.
- VALLADARES, F. (2003) *Light Heterogeneity and Plants: from Ecophysiology to Species Coexistence and Biodiversity*. *Progress in Botany*, 64: 439-471.
- VALLADARES, F.; VILAGROSA, A.; PEÑUELAS, J.; OGAYA, R.; CAMARERO, J.J.; CORCUERA, L.; SISÓ, S.; y GIL-PELEGRÍN, E. (2004) *Estrés hídrico: ecofisiología y escalas de la sequía*. En Valladares, F. (Ed.) *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*, pp. 163-190. Ministerio de Medio Ambiente.
- VALLADARES, F.; ARANDA, I.; y SÁNCHEZ-GÓMEZ, D. (2004) *La luz como factor ecológico y evolutivo para las plantas y su interacción con el agua*. En:

- Valladares, F. (Ed.). *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*, pp: 337-372. Ministerio de medio ambiente. Madrid.
- VALLEJO, V.R., y ALLOZA, J.A. (1998) *The restoration of burned lands: The case of Eastern Spain*. En: Moreno, J.M. (Ed.). *Large Forest Fires*, pp: 91-108. Backbuys Pub. The Netherlands.
  - VALLEJO, V.R.; CORTINA, J.; VILAGROSA, A.; SEVA, J.P.; y ALLOZA, J. A. (2003) *Problemas y perspectivas de la utilización de leñosas autóctonas en la restauración forestal*. En: Rey- Benallas, M.; Espigars, T.; y Nicolau, J.M. (Ed.), *Restauración de ecosistemas mediterráneos*, pp: 11-42. Alcalá. Servicio de Publicaciones de la Universidad de Alcalá.
  - VILAGROSA, A.; VALLEJO, V.R.; BELLOT, J.; y GIL-PELEGRÍN, E. (2003) *Cavitation, stomatal conductance, and leaf dieback in seedlings of two co-occurring Mediterranean shrubs during an intense drought*. *Journal of Experimental Botany*, 54: 2015-2024.
  - VILAGROSA, A.; CORTINA, J.; RUBIO, E.; TRUBAT, R.; CHIRINO, E.; GIL-PELEGRÍN, E.; y VALLEJO, V.R. (2005) *El papel de la ecofisiología en la restauración forestal de ecosistemas mediterráneos*. *Investigaciones Agrarias: Sistemas y Recursos Forestales*, 14(3): 446-461.
  - VILAGROSA, A.; MORALES, F.; ABADIA, A.; BELLOT, J.; COCHARD, H.; y GIL-PELEGRÍN, E. (2010) *Are symplast tolerance to intense drought conditions and xylem vulnerability to cavitation coordinated? An integrated analysis of photosynthetic, hydraulic and leaf-level processes in two Mediterranean drought-resistant species*. *Environmental Experimental Botany*, 69: 233-242.
  - VILLAR-SALVADOR, P.; PLANELLES, R.; ENRÍQUEZ, E.; PEÑUELAS, J.; y ZACO, J. (2003) *Importancia de la calidad de planta en los proyectos de revegetación*. En: Rey- Benallas, M.; Espigars, T.; y Nicolau, J.M. (Ed.), *Restauración de ecosistemas mediterráneos*, pp: 65-86. Alcalá. Servicio de Publicaciones de la Universidad de Alcalá.