

CARACTERÍSTICAS FOLIARES EN HOJAS DE PLANTAS JÓVENES DE HAYA (*FAGUS SYLVATICA* L.) DE DISTINTAS PROCEDENCIAS.

M. J. Rozados Lorenzo, M. M. Fernández González y M. C. López-Sors Cano

Centro de Investigacións Forestais e Ambientais de Lourizán. Centro de Desenvolvemento Sostible.
Consellería de Medio Ambiente. Xunta de Galicia.

Apdo. 127. CP 36080 Pontevedra. e-mail mjrozados.cifal@siam-cma.org

RESUMEN

Se estudiaron las características morfológicas y bioquímicas de ocho regiones de procedencia de haya (*Fagus sylvatica* L.) de la Península Ibérica que crecen en Galicia, NO peninsular. El estudio se hizo en plantas de 12 años, y los parámetros analizados han sido: área, longitud, anchura, peso foliar específico, porcentaje de nitrógeno y pigmentos fotosintéticos. El porcentaje de nitrógeno está correlacionado positivamente con la clorofila por unidad de superficie, y los carotenoides con la clorofila por unidad de peso seco. Como resultado del análisis de varianza multivariante, la región de procedencia ha resultado significativa. Las hojas de hayas procedentes de la Sierra del Caurel, Sistema Bético y Sierras exteriores de Navarra han presentado diferencias morfológicas frente a las demás procedencias ensayadas. La región Sierra del Caurel, se caracteriza por presentar hojas más largas, mayor contenido en clorofila b, menor relación de clorofila a/b y menor peso foliar específico. Esto le confiere una mayor tolerancia a la sombra derivada del comportamiento como hojas de sombra frente a las demás regiones y, como consecuencia, una mayor capacidad para obtener mejores rendimientos fotosintéticos a intensidades de luz más bajas.

Palabras clave: clorofila, morfología foliar, radiación solar, adaptación.

ABSTRACT

Morphological and biochemical characteristics of eight Iberian Peninsula provenances of beech (*Fagus sylvatica* L.) were investigated in 12-year-old seedlings growing in Galicia, NW Spain. The characteristics analysed were: area, length, width, specific leaf mass, percentage of nitrogen and photosynthetic pigments. Nitrogen percentage showed a positively correlation with chlorophyll on area basis, and carotenoids with chlorophyll on dry weight basis. The multivariate analysis of variance revealed significant provenance effect. Leaves of beech trees from Sierra del Caurel, Sistema Bético and outer Sierras de Navarra showed morphological differences compared with the other provenances. Sierra del Caurel was defined by longer leaves, higher chlorophyll b content and less chlorophyll a/b ratio and specific leaf mass. These characteristics enhanced shade tolerance derived from a shade leaves behaviour, and, as a consequence, increasing the capacity obtain higher photosynthetic yields under low-intensity light conditions.

INTRODUCCIÓN

El haya (*Fagus sylvatica* L.) es una especie con distribución europea, que se caracteriza por su elevada tolerancia a la sombra. En la Península Ibérica se distribuye (Fig. 1) principalmente por las montañas del Norte, con presencia en algunos enclaves del Sistema Ibérico y con límite meridional en Montcaro (Tarragona) y en el Hayedo de Montejo de la Sierra (Madrid) (Aranda, 1998).

El establecimiento de plantas de procedencia distinta al lugar de plantación, puede introducir alteraciones que van a influir en el desarrollo de las mismas. Estas alteraciones pueden afectar a las características morfológicas y bioquímicas de hojas de árboles de distinta procedencia. Lauteri et al. (1997) encontraron diferencias genéticas en la clorofila y el grosor de la hoja entre poblaciones de procedencias turcas de *Castanea sativa* en un ensayo desarrollado en Italia. Wonisch et al. (2001) pusieron de manifiesto diferencias significativas en la composición de pigmentos fotosintéticos en hojas de hayas de distintas procedencias. En un ensayo con hayas de un año, Kriebitzsch et al. (1999)

observaron que el área de la hoja era similar en procedencias europeas de haya mientras que el peso seco de la hoja y el área foliar específica mostraban diferencias. La tasa fotosintética máxima, el grosor de las hojas y la susceptibilidad al cambio en función de las condiciones de luz también sufren variaciones entre poblaciones de origen geográfico diferente (Tognetti et al., 1998). Otros factores afectados son el grosor del mesofilo y la densidad de los estomas en hojas de hayas jóvenes (Larsen & Buch, 1995).

El objetivo de este trabajo ha sido conocer si existen diferencias entre una serie de procedencias de haya de la Península Ibérica y cuáles son los parámetros foliares que definen estas diferencias.

MATERIAL Y MÉTODOS

El ensayo se llevó a cabo en Lourizán, Pontevedra (NO España) en hayas de 13 años. En 1990, se realizó la plantación de una serie de árboles procedentes de distintas regiones de procedencia peninsulares en dos áreas con orientación norte con una altitud de 25 m.s.n. y a un marco de plantación de 5x5 m.

El área de ensayo está situada en el Noroeste peninsular, sobre suelos de tierra parda ácida, con un clima templado suave y elevada influencia oceánica.

Las características de las regiones de procedencia y del área de ensayo se recogen en la Tabla 1.

En junio de 2003, se procedió al muestreo foliar. Se recogieron hojas con la lámina totalmente expandida en toda la copa, y fueron recogidas en 3 días sucesivos (2, 3 y 4 junio) entre las 7.00 y las 8.00 hora solar (T^a media 15.6 °C, humedad relativa media 89% y radiación total media 174 W.m⁻²). Inmediatamente, se pesaron 3 hojas por árbol, que fueron prensadas y secadas en la prensa con ventilación forzada hasta peso constante, para determinar el peso seco. Las hojas secadas y prensadas se sometieron al análisis de imagen con el analizador Delta-T. Los parámetros morfológicos medidos fueron área, perímetro, largo, ancho, circularidad, elongación (ancho:largo) y factor de forma (perímetro del objeto:perímetro de un círculo de igual área). Se calculó el peso foliar específico (PFE) como el cociente del peso seco de cada hoja (g) y su área respectiva (cm²). Para la determinación de pigmentos fotosintéticos, se cortaron 5 discos de 6 mm de diámetro, uno de cada hoja, y se procedió a su extracción con 10 ml de dimetilsulfóxido durante 3 horas a 60 °C en la oscuridad. Se hizo la lectura espectrofotométrica (Beckam DU-60) de los extractos a 663, 646 y 470 nm y para la determinación de las concentraciones se emplearon las fórmulas de Lichtenthaler et al. (1981). Se determinó clorofila a, clorofila b, clorofila total y carotenoides y los resultados se expresaron referidos a peso fresco, peso húmedo y superficie. Se calculó la relación clorofila a:clorofila b. El nitrógeno total se determinó por el método semi-microKjeldahl en las muestras secadas a 60 °C y molidas.

Los parámetros morfológicos se agruparon en una sola base de datos. Las variables independientes son procedencia y árbol, y como variables dependientes pero correlacionadas área, perímetro, largo, ancho, circularidad, elongación, factor de forma y PFE.

Los pigmentos se agruparon en tres bases de datos, una por cada tipo de expresión de resultados: peso por unidad de peso fresco (mg/g), peso por unidad de peso seco (mg/g) y peso por superficie mg/100 cm²). La variable independiente es la región de procedencia y como variables dependientes se incluyeron clorofila a, clorofila b, clorofila total, clorofila a:clorofila b, carotenoides, área foliar media y PFE medio.

Los datos se analizaron con el procedimiento GLM (SAS), mediante un análisis de la varianza multivariante (MANOVA) para cada una de las bases de datos, con una aproximación univariante. El diseño es desequilibrado, debido al número desigual de árboles por procedencia. El criterio de significación ha sido, en todos los casos, $p < 0.05$ y el estadístico multivariante aplicado, la lambda de Wilks. Se han incluido contrastes específicos en el caso de que las variables independientes y sus interacciones, en su caso, hayan resultado significativas. El contraste aplicado ha sido la comparación de cada región con el conjunto de todas las demás.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Parámetros morfológicos

Como resultado del MANOVA, las variables independientes región de procedencia y árbol, así como su interacción han resultado muy significativas. De los contrastes realizados podemos deducir que la única procedencia gallega ensayada (región 1), la región 10 (Sierras exteriores de Navarra) y la región 17 (Sistema Ibérico) han resultado significativamente distintas de las demás para el conjunto de caracteres morfológicos estudiados. En una aproximación univariante, encontramos que las hojas de hayas del Sistema Ibérico son más cortas y anchas que las demás, presentando perímetros mínimos. También presentan mayor elongación las hojas de las Sierras exteriores de Navarra, mientras que la procedencia gallega produce hojas caracterizadas por una mayor longitud.

El peso foliar específico menor se ha determinado en hojas de hayas procedentes de la Sierra del Caurel (8.8 mg.m^{-2}), frente a un rango de 10.5 a 12.4 mg.cm^{-2} en las demás procedencias.

Las regiones cuyos parámetros morfológicos han resultado diferentes de las demás son aquellas con valores de radiación solar global mayor que la radiación del lugar del ensayo. Las regiones 1, 10 y 17 presentan una media diaria de radiación solar global de 4.0 kwh.m^{-2} frente a 3.4 kwh.m^{-2} de la estación de Lourizán. Las demás regiones estudiadas presentan valores de radiación global más próximos al de la estación de ensayo.

Pigmentos fotosintéticos y variables relacionadas

La variable independiente es la región de procedencia. Distinguimos tres grupos de variables dependientes, expresadas en unidad de peso fresco, en unidad de peso seco y por superficie. En todos los casos, se han incluido en el análisis multivariante el porcentaje de nitrógeno, el área media y el PFE medio por árbol.

Los resultados obtenidos en todas las variables estudiadas han sido similares, bien en peso fresco o en peso seco, poniendo de manifiesto la escasa influencia de la humedad de la hoja. Como resultado del MANOVA, el porcentaje de nitrógeno, la clorofila a, la clorofila total y los carotenoides, así como el área media por árbol, no sufren variaciones entre regiones. Kriebitzsch (1999) tampoco encontró variaciones en el área de las hojas de 7 procedencias de plantas de un año de *Fagus sylvatica*.

En el caso de concentraciones referidas a peso, de la aproximación univariante obtenemos que las hojas de hayas procedentes de la Sierra del Caurel, presentan mayor concentración de clorofila b por unidad de peso y, por tanto, valores más bajos de clorofila a/b que el conjunto de las demás regiones. La clorofila b por peso fresco, ha presentado valores significativamente más bajos en las regiones 7 (litoral vasco navarro) y 9 (Pirineos occidentales), muy próximas geográficamente. La concentración de clorofila b también es menor en peso seco, en la región 7 (Fig. 2).

La concentración de clorofila b está relacionada con la radiación solar global (coeficiente de correlación de Pearson 0.626). Las regiones 7 y 9 tienen una radiación solar global similar a la del lugar del ensayo (3.2 y 3.8 kwh.m^{-2} respectivamente, frente a 3.4 kwh.m^{-2} en Lourizán) y podrían no necesitar mecanismos de adaptación a la sombra, por ello presentan valores de clorofila b bajos, mientras que la procedencia 1, muy próxima geográficamente, pero con valores de radiación solar global muy superiores a los de Lourizán (4.0 frente a 3.4), sí necesitarían adaptarse a condiciones de radiación solar más baja, por lo que aumentan el contenido en clorofila b. Esto explicaría el comportamiento como 'hojas de sombra' en la procedencia Sierra del Caurel.

La procedencia de la Sierra del Caurel ha resultado, en el conjunto de todas las variables, significativamente diferente a las demás, pero no así las regiones 7 y 9, por lo que los resultados univariantes de estas últimas deberían ser tomados con precaución. El PFE medio por árbol ha resultado significativamente menor para la región gallego-leonesa (Fig.3), que es consecuencia de un menor espesor o densidad de las hojas, y está relacionado con una tasa fotosintética por área más baja debida a la disminución en el contenido de compuestos fotosintéticos (Niinemets, 2001).

Al referir las concentraciones a superficie, la región gallega y la región de Pirineos Centrales (12) aparecen como significativamente distintas de las demás para el conjunto de todas las variables. Al contrario de lo observado por unidad de peso, la clorofila b por unidad de superficie no manifiesta

diferencias entre regiones.

La región ha resultado muy significativa en el PFE medio por árbol y la relación clorofila a/b. Este hecho se debe a los valores más bajos de ambos parámetros en la región 1, mientras que la región 12, si bien es significativamente distinta en el conjunto de todas las variables, no se ha encontrado ninguna variable concreta que presente diferencias significativas en el análisis univariante.

Se han encontrado correlaciones positivas muy significativas entre la clorofila y los carotenos (coeficiente de correlación parcial $>90\%$, $p<0.001$), sin embargo, éstos no han reflejado diferencias entre regiones. El porcentaje de nitrógeno también ha mostrado correlaciones positivas significativas con la clorofila por unidad de superficie (coeficiente de correlación parcial $>75\%$, $p<0.001$).

Globalmente, las hojas de hayas procedentes de la Sierra del Caurel, la región más occidental de las estudiadas, se comportan como hojas de sombra frente a las hojas de las demás procedencias. Las mismas características que tipifican las hojas de sombra van a repetirse en las plantas con tolerancia a la sombra. Esta adaptación a la sombra se traduce en valores más altos de la clorofila b, con la consiguiente disminución de la relación clorofila a/b, y menor peso foliar específico. La concentración de clorofila b va a determinar la eficiencia en la captura de la luz cuando la intensidad de la misma es baja. A igualdad en disponibilidad de luz, una disminución en el peso foliar específico se traduce en una mayor tolerancia a la sombra (Niinemets & Kull, 1994).

Como conclusión, podemos establecer que, en función de los parámetros estudiados, la procedencia gallego-leonesa presenta más tolerancia a la sombra que las demás. En general, las procedencias de áreas geográficas con valores medios diarios de radiación solar global mayores que el área donde se realiza el ensayo han reflejado diferencias en algunos de los parámetros estudiados. Es importante resaltar que los estudios genéticos contribuirían a determinar con mayor precisión la tolerancia de cada procedencia.

Agradecimientos

Los autores agradecen F.J. Silva-Pando la idea original del trabajo y a Aurea Pazos, Kike Diz y Manuel Fontán su colaboración en los muestreos.

Bibliografía

- ARANDA GARCÍA, I. (1998). Comportamiento ecofisiológico de *Fagus sylvatica* L. y *Quercus petraea* (Matt) Liebl en el "Hayedo de Montejo de la Sierra" (C.A.M.). Tesis doctoral. E.T.S. Ingenieros de Montes. Univ. Politécnica de Madrid.
- FONT TULLOT, I. (1984). Atlas de la radiación solar global en España. Instituto Nacional de meteorología. Ministerio de Transportes, Turismo y Comunicaciones. Madrid, 1984.
- KRIEBITZSCH, W.U. LIESEBACH M., SCHOLZ F. (1999). The influence of elevated CO₂ on growth parameters of various provenances of European beech (*Fagus sylvatica* L.) at different irradiance. *Frstwissenschaft. Centralblatt* 118 (1): 51-65.
- LAUTERI, M., SCARTAZZA A., GUIDO M.C., BRUGNOLI E. (1997). genetic variation in photosynthetic capacity, carbon isotope discrimination and mesophyll conductance in provenances of *Castanea sativa* adapted to different environments. *Func. Ecol.* 11 (6): 675-.
- LICHTENTHALER, HK., BUSCHMANN, C., DOLL, M., FIETZ, HJ., BACH, T., KOZEL, M., RAHMSDORF, U. (1981). Photosynthetic activity, chloroplast structure and leaf characteristics of high light and low light plants and of sun and shade leaves. *Photosyn. Res.* 2: 115-141.
- MINISTERIO DE AGRICULTURA, PESCA Y ALIMENTACIÓN (2000). B.O.E. Resolución de 27 de abril de 2000, de la Dirección Gral. de Agricultura, por la que se publica el catálogo Nacional de las Regiones de Procedencia relativo a diversas especies forestales.
- NIINEMETS, U. & KULL, K. (1994). Leaf weight per area and leaf size of 85 Estonian woody species in relation to shade tolerance and light availability. *For. Ecol. Manag.* 70 (1-3): 1-10.
- NIINEMETS, U. (2001). Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density and thickness in trees and shrubs. *Ecology* 82 (2): 453-469.
- SAS Institute Inc. (1990). SAS/STAT User's Guide, Version 6, 4th Edition, Vol.2, Cary, NC: SAS Institute Inc., 1989. 846pp.

- TOGNETTI R., MINOTTA G., PINZAUTI S., MICHELOZZI M., BORGHETTI, M. (1998).
Acclimation to changing light conditions on long-term shade-grown beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings of different geographic origins. *Trees Struct. Func.* 12 (6): 326-333.
- WONISCH A., TAUSZ M., WEIDNER W., GUNTARDT-GOERG M.S., GRILL D. (2001).
Effects of elevated CO₂ on chloroplast pigments of spruce (*Picea abies*) and beech (*Fagus sylvatica*) in model ecosystems as modified by provenance, soil type, and nitrogen supply. *Acta Bot. Croatica* 60 (2): 187-195.

Tabla 1.- Características de las regiones de procedencia y del área de ensayo.

Nº	Código	Latitud (límites)	Longitud (límites)	Altitud (m) (dominante)	Localización	Nº árboles
1	ES-71-01	42°36'N 42°48'N	6°58'W 7°11'W	600-1200	SIERRA DEL CAUREL	17
5	ES-71-05	42°55'N 43°18'N	3°27'W 4°57'W	800-1600	CORDILLERA CANTABRICA ORIENTAL	10
7	ES-71-07	42°58'N 43°15'N	1°23'W 3°01'W	600-1000	LITORAL VASCO NAVARRO	9
8	ES-71-08	42°40'N 43°01'N	1°50'W 2°47'W	800-1200	ARALAR, URBASA-ENTZIA	9
9	ES-71-09	42°44'N 43°06'N	0°44'W 1°38'W	800-1600	PIRINEO OCCIDENTAL	20
10	ES-71-10	42°24'N 43°45'N	0°55'W 1°37'W	800-1200	SIERRAS EXTERIORES DE NAVARRA	6
12	ES-71-12	41°45'N 42°16'N	1°18'W 0°30'W	1200-1600	PIRINEOS CENTRALES	7
17	ES-71-17	41°55'N 42°24'N	2°20'W 3°21'W	1000-1600	SISTEMA IBÉRICO	5
-----	Área ensayo	42°24'37N	8°40'9W	50	LOURIZÁN	-----

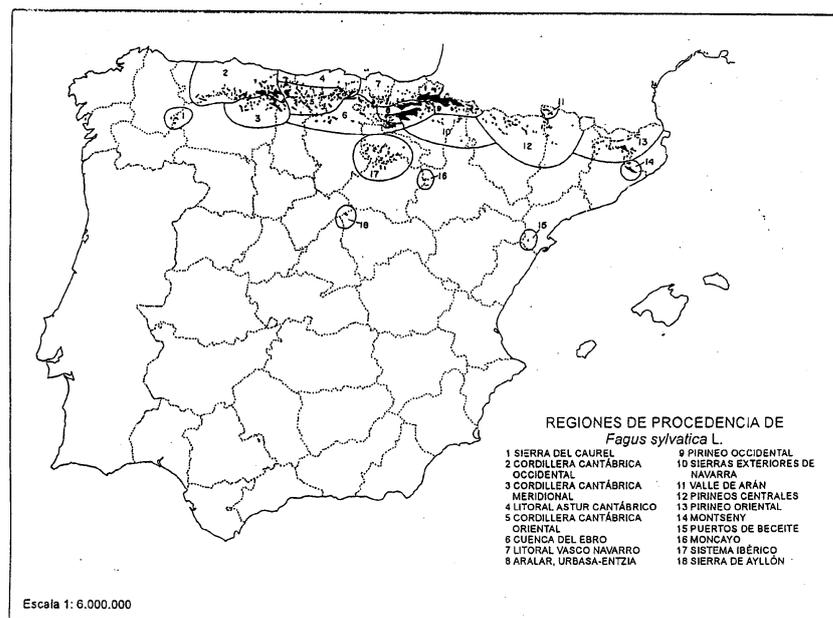


Fig. 1.- Mapa de distribución de *Fagus sylvatica* L. en España. Fuente: BOE nº 114, de 12 mayo 2000.

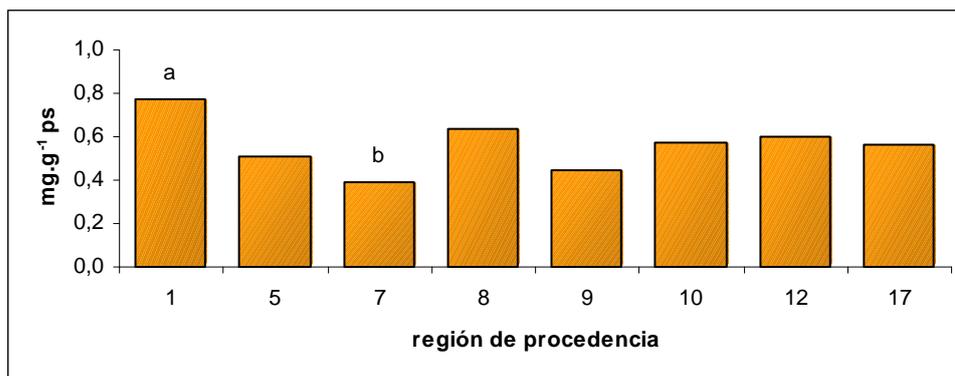


Fig. 2.- Concentración de clorofila b referida a peso seco en las distintas regiones de procedencia. Las letras indican las regiones que han resultado significativamente diferentes del conjunto de todas las demás regiones.

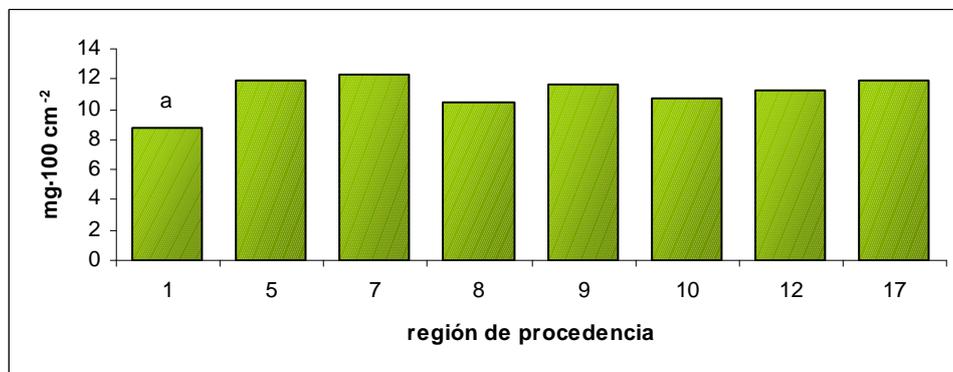


Fig. 3.- Peso foliar específico en las distintas regiones de procedencia. Las letras indican variaciones significativas entre una región y el conjunto de todas las demás.