

COMPORTAMIENTO FISIOLÓGICO DE UNA PLANTACIÓN DE *PINUS HALEPENSIS* Y *PINUS PINEA* EN UN ANTIGUO TERRENO AGRÍCOLA

Jaime Puértolas^{1, 2}, Roberto Sierra¹, José Alberto Pardos¹

¹ Unidad de Anatomía, Fisiología y Genética, ETSI Montes, UPM, 28040 Madrid.

² Dirección actual: Centro Nacional de Mejora Forestal “El Serranillo”, DGB, Ministerio de Medio Ambiente, Apdo 249 19004 Guadalajara. E-mail: Serranillo.atjps@mma.es

Resumen

En el periodo de marzo a octubre de 2003 se realizó un seguimiento de diferentes parámetros fisiológicos en árboles de pino carrasco (*Pinus halepensis*) y pino piñonero (*Pinus pinea*) plantados en diciembre de 1998 en un antiguo terreno agrícola en Arganda del Rey (Madrid). Se planteó la hipótesis de que el mayor crecimiento del pino carrasco observado previamente era debido a una mejor adaptación fisiológica a la sequía estival. Se midieron, en 5 fechas y en dos momentos del día, potencial hídrico, intercambio gaseoso y fluorescencia de la clorofila. El pino carrasco presentó una mayor tasa de fotosíntesis neta y de transpiración que el pino piñonero en mayo, en la época de mayor crecimiento. Este último conservó un mejor estado hídrico durante el verano, manteniendo tasas de fotosíntesis y transpiración similares al del pino carrasco durante ese periodo. El pino piñonero mostró una mayor susceptibilidad del fotosistema II a la sequía. Puede concluirse que *Pinus halepensis* no tuvo un mayor crecimiento por presentar mejor comportamiento fisiológico durante el periodo de sequía, sino por un aprovechamiento más eficiente del periodo favorable de primavera. Esto indica que *Pinus halepensis* es capaz de adaptarse con más éxito a la estacionalidad en la disponibilidad hídrica propia del ámbito mediterráneo.

Palabras claves: pino carrasco, pino piñonero, fluorescencia de la clorofila, fotosíntesis, relaciones hídricas.

INTRODUCCIÓN

El pino carrasco (*Pinus halepensis*) y el pino piñonero (*Pinus pinea*) son las coníferas más empleadas en forestación en España en los últimos años debido a la importancia de estas especies en el Programa de Forestación de Tierras Agrarias. A pesar de que *Pinus halepensis* tiene su área de distribución en zonas generalmente más secas que *Pinus pinea*, frecuentemente ambas especies han sido plantadas en los mismos terrenos debido a su gran resistencia a la sequía.

Dado el alto grado de estrés hídrico que es capaz de soportar *Pinus halepensis*, los estudios ecofisiológicos sobre esta especie son bastante numerosos (ver revisión de Schiller, 2000). Sin embargo, *Pinus pinea* ha recibido mucha menos atención (Manes et al., 1997; Oliveras et al., 2003). La posibilidad de que, debido al cambio climático, el clima de nuestro país sea en el futuro cada vez más árido hace necesario conocer en profundidad las diferencias en la respuesta al estrés hídrico entre ambas especies.

El objetivo del presente trabajo fue el estudio comparado de la capacidad de adaptación del sistema fotosintético de las dos especies durante el periodo vegetativo en una plantación joven (de cuatro años de edad) situada en un antiguo terreno agrícola del sureste de la Comunidad de Madrid donde se había observado previamente un vigoroso crecimiento de las plantas de *P. halepensis* en comparación con las de *P. pinea*. Se formuló la hipótesis de que el mayor crecimiento observado se debía a una mejor adaptación de *P. halepensis* a las condiciones de aridez de la zona. Para ello se realizó un seguimiento del potencial hídrico, el intercambio gaseoso y la fluorescencia de la clorofila en cinco ocasiones durante el periodo de marzo a octubre de 2003.

MATERIAL Y MÉTODOS

La plantación fue efectuada en diciembre de 1998 con planta de una savia cultivada a partir de semilla de procedencia La Mancha de las dos especies. La plantación correspondía a un experimento de diferentes tipos de fertilización en el que el número total de plantas instaladas fue de 360 pinos carrascos y 240 pinos piñoneros.

La parcela experimental se situó en un antiguo terreno agrícola en Arganda del Rey (Madrid), a 550 m, sobre un ranker aluvial de pH ligeramente básico (7,5) en la vega del río Jarama. Se realizó una preparación del terreno mediante laboreo superficial y el marco de plantación fue de 2,5 x 2 metros. Se realizó una eliminación intensiva de malas hierbas durante el primer año con gradeos entre líneas de plantación y escardas manuales en los hoyos realizados cada mes durante la primavera y el otoño. La frecuencia de las escardas manuales disminuyó en años sucesivos a dos por año. La precipitación anual media durante los cuatro años previos a las mediciones fue de 368 mm media. En el año de las mediciones, 2003, la precipitación fue similar a la media anterior: 350 mm.

En febrero de 2003, antes de comenzar las mediciones, la supervivencia de las plantas de pino carrasco era del 79%, frente a un 37% de pinos piñoneros. La altura media de los primeros era de $1,80 \pm 0,1$ cm mientras que los segundos sólo alcanzaban $0,4 \pm 0,1$ m. Se seleccionaron 8 individuos de cada especie de altura media similar a la media de la parcela en el caso de *Pinus halepensis* y, debido a los problemas para realizar mediciones repetidas en planta excesivamente pequeña, de $1,0 \text{ m} \pm 0,1$ para *P. pinea*.

Se realizaron 9 mediciones del crecimiento de los ramillos en el periodo de marzo a octubre. En cinco de esas ocasiones, en días completamente despejados, se midió el potencial hídrico al amanecer y al mediodía (12:00 hora solar) con una cámara de presión. Se midió la fluorescencia de la clorofila con un fluorímetro FMS 2 (Hansatech Instruments Ltd., Norfolk, R.U.). Se realizaron dos mediciones en un grupo de acículas de cada individuo preadaptadas a la oscuridad, una al amanecer y otra al mediodía (tras 30 minutos de preadaptación) en las que se obtuvieron los valores de fluorescencia basal (F_0) y fluorescencia máxima (F_m), calculándose el valor de fluorescencia variable (F_v) y el ratio F_v/F_m . También se realizaron dos mediciones de intercambio gaseoso en un haz de acículas, una a media mañana (tres horas después del amanecer) y otra al mediodía. Se empleó un equipo IRGA portátil LCA4 (ADC, Hoddesdon, R.U.). Las acículas en las que se midió fueron llevadas al laboratorio para la medición de su área foliar con objeto de calcular su área para el cálculo de la tasa de fotosíntesis neta (A) y la conductancia estomática al vapor de agua (g_s) según las fórmulas de von Caemmerer & Farquhar (1981).

RESULTADOS

Los ramillos de *Pinus pinea* crecieron en longitud tanto como los de *P. halepensis* hasta finales de mayo. A partir de ese momento el pino piñonero ralentizó su crecimiento mientras que el pino carrasco siguió creciendo durante el verano. El pino piñonero sólo produjo un ciclo, mientras que el pino carrasco presentó cuatro ciclos como media (Figura 1).

El potencial hídrico al amanecer (ψ_{ama}) en el pino piñonero descendió desde la medición inicial en marzo a la de agosto, recuperándose ligeramente en octubre (figura 2). En el pino carrasco, ψ_{ama} se mantuvo constante hasta mayo para posteriormente bajar bruscamente y quedar por debajo del valor medido en el piñonero. El potencial al mediodía (ψ_{md}), se mantuvo constante durante el verano (de julio a octubre) en ambas especies con valores más bajos para el carrasco (-2,4 MPa frente a -1,8 MPa). En mayo, ψ_{md} en pino piñonero presentó un valor similar al de verano, mientras que en pino carrasco fue superior. En general las diferencias entre ψ_{ama} y ψ_{md} en pino carrasco mostraron menos variación a lo largo del periodo de estudio que en pino piñonero.

La tasa de fotosíntesis neta a media mañana (A_{mma}) descendió en el pino piñonero a lo largo del periodo de estudio, con un mínimo en agosto, mientras que en el carrasco mostró un máximo en mayo y descendió posteriormente con un mínimo en agosto y octubre (figura 3). La fotosíntesis al mediodía (A_{md}) fue siempre menor o igual que A_{mma} y siguió un comportamiento paralelo a este valor en ambas especies, aunque en el carrasco no se observó un máximo en mayo. En ambos casos, y tanto en la mañana como en el mediodía se produjo recuperación de la fotosíntesis en octubre, aunque fue mayor en el piñonero. En *Pinus pinea*, la diferencia entre A_{mma} y A_{md} se mantuvo estable hasta agosto, cuando ambas tasas disminuyeron drásticamente hasta casi igualarse. En el carrasco, la disminución de esta diferencia fue progresiva hasta anularse en agosto. En octubre A_{mma} y A_{md} se mantuvieron

iguales en ambas especies.

Sólo se encontraron diferencias en fotosíntesis entre especies en mayo y octubre. En la primera fecha A_{mm} fue mucho mayor en el carrasco que en el piñonero. También entonces se encontraron diferencias en A_{md} pero más moderadas. La A_{mm} a media mañana fue mayor en el piñonero en la última fecha.

La conductancia estomática g_s siguió un comportamiento similar al de la tasa de fotosíntesis durante el periodo de estudio (figura 4). En el piñonero, los valores de conductancia a lo largo del estudio fueron relativamente constantes, mientras que en el carrasco descendieron de mayo a octubre.

Los valores de la eficiencia máxima del PSII al amanecer ($(F_v/F_m)_{ama}$) y al mediodía ($(F_v/F_m)_{md}$) evolucionaron igual en las dos especies estudiadas (fig. 4.5.1.). $(F_v/F_m)_{ama}$ fue más o menos constante durante el intervalo de tiempo observado, mientras que $(F_v/F_m)_{md}$ sufrió un descenso en verano, mucho más brusco en el piñonero, y se recuperó en octubre, pero no totalmente. La diferencia entre $(F_v/F_m)_{ama}$ y $(F_v/F_m)_{md}$ se hizo más marcada en verano, sobre todo en el piñonero. Los valores de (F_v/F_m) fueron significativamente distintos entre especies en mayo al amanecer, siendo mayor la del piñonero. Aún más notable fue la diferencia en agosto al mediodía cuando $(F_v/F_m)_{md}$ en el piñonero fue mucho menor que en el carrasco.

DISCUSIÓN

Las diferencias observadas en el crecimiento de ambas especies desde su plantación se evidenciaron también en el seguimiento de la fenología. La mayor contribución a dichas diferencias fue debida a los ciclos formados en verano en el pino carrasco. Este patrón de crecimiento en el pino carrasco ha sido descrito anteriormente, estando los ciclos de verano no preformados en la yema terminal del año anterior (Pardos et al., 2003). En el pino piñonero no se observaron brotes anticipados de verano, que han sido descritos como frecuentes en otros estudios cuando las condiciones climáticas son favorables y relacionados con las precipitaciones del mes de junio (Mutke et al., 2003). No obstante, el crecimiento de ambas especies fue muy similar bien avanzado el verano, siendo el primer ciclo de verano el que más ha contribuido a las diferencias de crecimiento.

El comienzo de las diferencias de crecimiento entre ambas especies coincide con las mayores tasas de fotosíntesis neta y transpiración observadas en el pino carrasco a finales de mayo. Estas diferencias en el crecimiento entre ambas especies podrían explicarse por la capacidad del pino carrasco de mantener esas tasas tan elevadas de fotosíntesis, sobre todo para una conífera. Tasas de esa magnitud han sido descritas en especies mediterráneas (Awada et al., 2003). En este estudio también se encontraron menores tasas de fotosíntesis en *Pinus pinea* que en una especie vicariante de *Pinus halepensis* como *Pinus brutia*.

Una vez comenzado el periodo seco, a principios de julio, las tasas de fotosíntesis cayeron bruscamente en pino carrasco, lo que se vio acompañado de un descenso en la conductancia estomática. Schiller & Cohen (1998) encontraron un descenso de la transpiración durante el verano en una masa de pino carrasco mediante mediciones de flujo de savia. Este descenso se produjo con potenciales al amanecer inferiores a -1MPa , lo que coincide con los valores de cierre estomático encontrados para esta especie (Melzack et al., 1985; Borghetti et al., 1998).

La disminución de la fotosíntesis se relacionó con un descenso en la conductancia estomática. Las restricciones a la captación de CO_2 son el responsable máximo de la reducción de las tasas de fotosíntesis en condiciones de sequía (Dreyer et al., 1994), y la tasa de fotosíntesis y la conductancia están linealmente correlacionadas en las especies de pinos (Teskey, et al., 1995). En *Pinus pinea* esta reducción fue más moderada y el consumo de agua se mantuvo estable independientemente de las condiciones de demanda evaporativa, lo que evidencia que en *Pinus pinea* la estrategia seguida fue más conservadora, no gastando demasiada agua durante la primavera a expensas de reducir sus tasas de fotosíntesis en esa época, lo que limitó el crecimiento respecto al de *Pinus halepensis*.

Esta diferencia de comportamiento podría explicar los mayores niveles de disponibilidad hídrica observados para *Pinus pinea* en julio, agosto y octubre, reflejados por los valores más altos de

potencial hídrico al amanecer (Ψ_{ama}) encontrados para esta especie. El mayor consumo de agua durante la primavera del pino carrasco, unido a la ausencia de lluvias en verano, pudo originar un mayor desecamiento del suelo en la zona de influencia de las raíces de esta especie. Otra hipótesis posible es que las diferentes características del sistema radical del piñonero con una raíz principal potente y profunda (Prada *et al.*, 1996) permita una exploración del agua existente en el suelo a mayor profundidad.

A excepción de la medición de marzo, cuando el déficit de presión de vapor era muy bajo, las plantas de *Pinus pinea* presentaron valores de potencial al mediodía similares durante todo el periodo de estudio, independientemente de los cambios en el potencial al amanecer. Este comportamiento isohídrico ha sido descrito para otras especies de pinos del ámbito mediterráneo como *Pinus nigra* (Lebourgeois y Becker, 1996) y *Pinus pinaster* (Loustau *et al.*, 1990). Sin embargo, en *Pinus halepensis* el potencial hídrico al mediodía descendió notablemente de mayo a julio, en paralelo con el potencial hídrico al amanecer, comportamiento similar al observado en la especie con anterioridad (Borghetti *et al.*, 1998).

Todo esto supone dos estrategias diferentes en la adaptación de ambas especies a las restricciones impuestas por la escasez de agua en el suelo manteniendo tasas similares de fotosíntesis y transpiración, así como eficiencias en el uso del agua similares durante el período estival (Julio-Septiembre). De las dos especies, *Pinus pinea* toleró la sequía estival manteniendo potenciales hídricos lo más alto posible tanto al amanecer (bien por una economía en el uso del agua o por un mayor desarrollo del sistema radical) como al mediodía (no bajó de $-1,8$ MPa). El pino carrasco, por otro lado, soportó potenciales hídricos más bajos ($-2,4$ MPa) en verano gastando más agua en el periodo de máximo crecimiento (mayo-junio), y reduciendo después drásticamente la transpiración a medida que el suelo se secaba por medio de una reducción en su conductancia estomática.

Estas estrategias en cuanto al estado hídrico pueden ser explicadas, en parte, por la diferente susceptibilidad del fotosistema II a la deshidratación. A pesar de presentar valores más altos de potencial hídrico, *Pinus pinea* tuvo mayores descensos de F_v/F_m al mediodía en agosto que *Pinus halepensis*, aunque dicho descenso fue reversible como se comprueba al comparar los valores al amanecer. Este descenso pronunciado es similar al descrito para otras especies mediterráneas como *Arbutus unedo* (Demmig-Adams *et al.*, 1989).

El comportamiento de *Pinus halepensis* supone una mejor adaptación a las cambiantes condiciones en el medio mediterráneo más árido, donde la capacidad de adecuarse a los requerimientos ambientales es vital para competir frente a otras especies. En este sentido, el mayor crecimiento del pino carrasco en la parcela durante los primeros años permitió una liberación más temprana de la competencia herbácea lo que se tradujo en una menor mortalidad que en el pino piñonero.

Por otro lado, en condiciones más extremas, donde el pino piñonero no pueda regular convenientemente su gasto hídrico por una mayor sequedad del clima o sus sistemas radicales no puedan profundizar suficiente, es previsible que la peor respuesta de su aparato fotosintético provoque una mayor dificultad en su supervivencia frente a *Pinus halepensis*.

BIBLIOGRAFÍA

- AWADA, T., RADOGLU, K., FOTELLI, M. N. & CONSTANTINIDOU, H. I. A. (2003). Ecophysiology of seedlings of three Mediterranean tree species in contrasting light regimes. *Tree Physiol.* 23: 33-41.
- BORGHETTI, M., CINNIRELLA, S., MAGNANI, F. & SARACINO, A. (1998). Impact of long-term drought on xylem embolism and growth in *Pinus halepensis* Mill. *Trees* 12: 187-195.
- DEMMIG-ADAMS, B., ADAMS, W. W., III, WINTER, K., MEYER, A., SCHREIBER, U., PEREIRA, J. S., KRÜGER, A., CZYGAN, F.-C. & LANGE, O. L. (1989). Photochemical efficiency of photosystem II, photon yield of O_2 evolution, photosynthetic capacity, and carotenoid composition during the midday depression of net CO_2 uptake in *Arbutus unedo* growing in Portugal. *Planta* 177: 377-387.
- DREYER, E., TARDIEU, F., SCHULZE, E.-D., STILLER, V., DIZENGREMEL, P., SEHMER, L. & LABEL, P. (1994). Regulation of photosynthetic activity in forest trees during drought. *In:*

- M. Bonnet Masimbert & H. Sandermann.(ed.) *Eurosilva, Contribution to Forest Tree Physiology*: 339-368. INRA. Paris.
- LEBOURGEOIS, F. & BECKER, M. (1996). Dendroecologie du pin laricio de Corse dans l'ouest de la France .Èvolution du potentiel de croissance au cours des dernières décennies. *Ann. Sci. For.* 53 : 931-946.
- LOUSTAU, D., GRANIER, A. & EL HADJ MOUSSA F. (1990). Evolution saisonnière du flux de sève dans un peuplement de pins maritimes. *Ann. Sci. For.* 21 : 599-618.
- MANES, F., SEUFERT, G., & VITALE, M. (1997). Ecophysiological studies of Mediterranean plant species at the Castelporziano estate. *Atmos. Environ.* 31 : 51-60.
- MELZACK, R. N., BRAVDO, B. & RIOV, J. (1985). The effect of water stress on photosynthesis and related parameters in *Pinus halepensis*. *Physiol. Plant.* 64: 295-300.
- MUTKE, S., GORDO, J., CLIMENT, J. & GIL, L. (2003). Shoot growth phenology modelling of grafted stone pine (*Pinus pinea* L.) in inner Spain. *Ann. For. Sci.* 60: 1-11.
- OLIVERAS, I., MARTÍNEZ-VILALTA, J., JIMÉNEZ-ORTIZ, T., LLEDÓ, M. J., ESCARRÉ, A. & PIÑOL, J. (2003). Hydraulic properties of *Pinus halepensis*, *Pinus pinea* and *Tetraclinis articulata* in a dune ecosystem of Eastern Spain. *Plant Ecol.* 169: 131-141
- PARDOS, M., CLIMENT, J., GIL, L. & PARDOS, J. A. (2003). Shoot growth components and flowering phenology in grafted *Pinus halepensis* Mill. *Trees* 17: 442-450.
- PRADA, M., GORDO, J., DE MIGUEL, J., MUTKE, S., CATALÁN-BACHILLER, G., IGLESIAS, S. Y GIL, L. (1997). *Regiones de procedencia. Pinus pinea*. E.T.S.I. Montes. Madrid.
- SCHILLER, G. (2000). Ecophysiology of *Pinus halepensis* Mill. and *P. brutia* Ten. In: G. Ne'eman & L. Trabaud.(ed.) *Ecology, Biogeography and Management of Pinus halepensis and P. brutia Forest Ecosystems in the Mediterranean Basin*: 51-65. Backhuys Publishers. Leiden.
- SCHILLER, G. & COHEN, Y. (1998). Water balance of *Pinus halepensis* Mill. afforestation in an arid region. *For. Ecol. Manage.* 105: 121-128.
- TESKEY, R.O., SHERIFF, D.W., HOLLINGER, D.Y. & THOMAS, R.B. (1995). External and internal factors regulating photosynthesis. In: W.K Smith & T.M. Hinckley. *Resource Physiology of Conifers*: 105-40. Academic Press. San Diego.
- VON CAEMMERER, S. & FARQUHAR, G.D. (1981). Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta* 153 : 376-378

FIGURAS

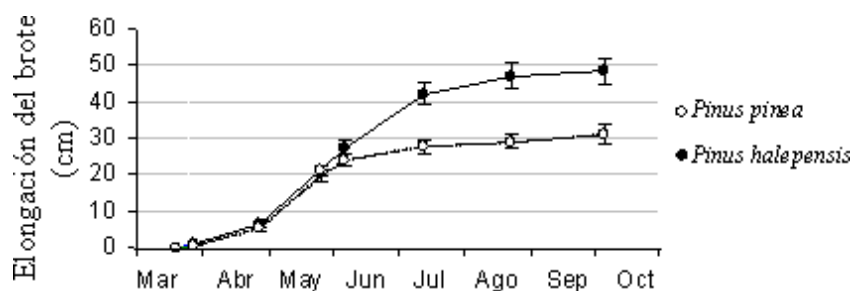


Figura 1. Crecimiento medio de los brotes de ambas especies durante el periodo de estudio.

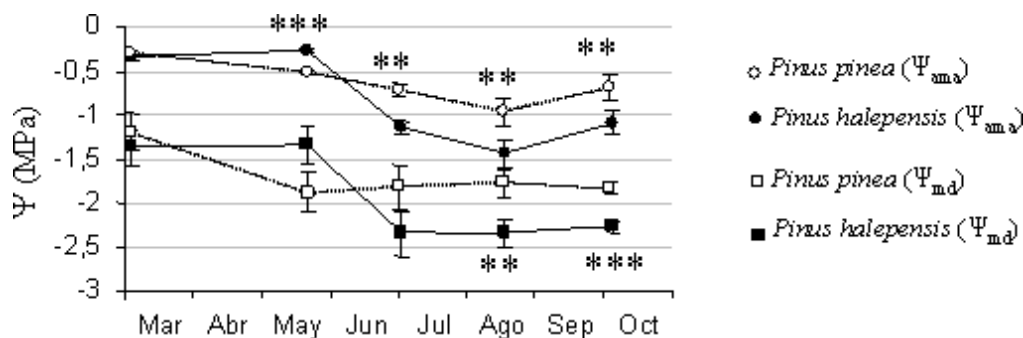


Figura 2. Evolución durante el periodo de estudio del potencial

hídrico al amanecer (Ψ_{ama}) y al mediodía (Ψ_{md}) para ambas especies. Los asteriscos denotan diferencias estadísticamente significativas entre ambas especies (arriba para las mediciones del amanecer, abajo para las del mediodía; **, $p < 0,01$; ***, $p < 0,001$) y su ausencia indica que las diferencias no son significativas ($p > 0,05$)

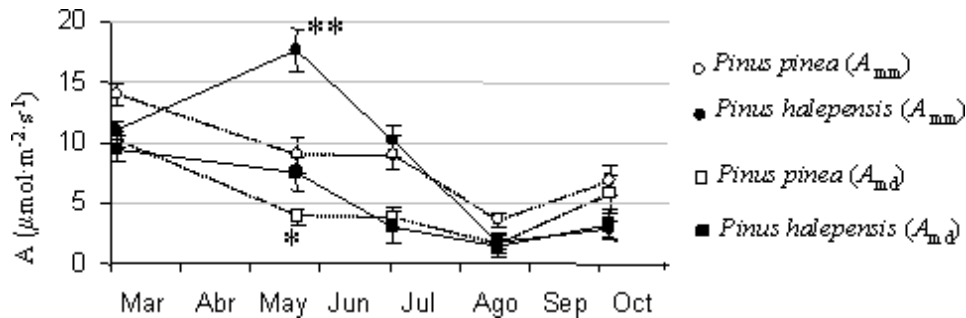


Figura 3. Evolución durante el período de estudio de la tasa de fotosíntesis a media mañana (A_{mm}) y al mediodía (A_{md}). Los asteriscos denotan diferencias estadísticamente significativas entre ambas especies (arriba para las mediciones de la mañana, abajo para las del mediodía; *, $p < 0,05$; **, $p < 0,01$) y su ausencia indica que las diferencias no son significativas ($p > 0,05$).

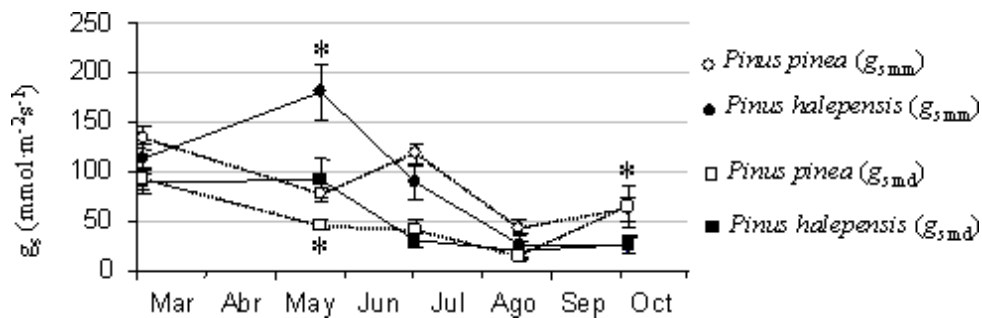


Figura 4. Evolución durante el período de estudio de la conductancia estomática al vapor de agua a media mañana ($g_{s,mm}$) y al mediodía ($g_{s,md}$). El asterisco denota diferencias estadísticamente significativas entre ambas especies (arriba para las mediciones de la mañana, abajo para las de la tarde; *, $p < 0,05$) y su ausencia indica que las diferencias no son significativas ($p > 0,05$).

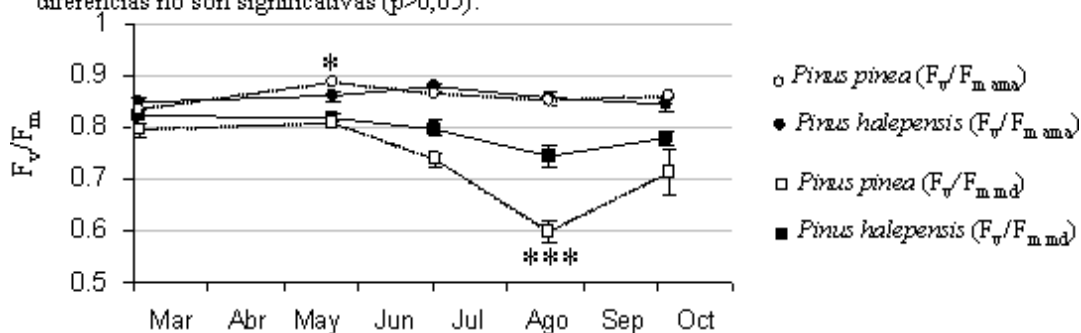


Figura 5. Evolución durante el período de estudio del valor de F_v/F_m al amanecer ($F_v/F_{m,ama}$) y al mediodía ($F_v/F_{m,md}$). Los asteriscos denotan diferencias estadísticamente significativas entre ambas especies (arriba para la medición del amanecer, abajo para la del mediodía; *, $p < 0,05$; ***, $p < 0,001$) y su ausencia indica que las diferencias no son significativas ($p > 0,05$).