



7º CONGRESO FORESTAL ESPAÑOL

**Gestión del monte: servicios
ambientales y bioeconomía**

26 - 30 junio 2017 | Plasencia
Cáceres, Extremadura

7CFE01-015

Edita: Sociedad Española de Ciencias Forestales
Plasencia. Cáceres, Extremadura. 26-30 junio 2017
ISBN 978-84-941695-2-6

© Sociedad Española de Ciencias Forestales

Mecanismos funcionales diferentes en los patrones de crecimiento de cuatro especies que coexisten en el entorno mediterráneo

GONZÁLEZ-AGUILAR, E., PARDOS, M.¹, CALAMA, R.¹

¹INIA-CIFOR. Crtra A Coruña Km 7.5. 28040-Madrid. pardos@inia.es
iuFOR. Instituto Universitario de Gestión Forestal Sostenible UVA-INIA.

Resumen

Las masas mixtas se caracterizan por su mayor resiliencia frente al impacto del cambio global debido a los diferentes mecanismos adoptados por las distintas especies frente al estrés ambiental. Este hecho resulta relevante en el entorno mediterráneo, donde el exceso de luz y la sequía estival comprometen la supervivencia y crecimiento del regenerado. En este trabajo se estudia el crecimiento, alometría y comportamiento fisiológico de plántulas de cuatro especies (*Pinus pinea*, *Juniperus thurifera*, *Quercus ilex* y *Quercus faginea*) -que conviven en las masas mixtas de la Meseta Norte-, bajo condiciones variables de luz y agua en invernadero. La especie más sensible a la sequía es *Q.faginea*. Las frondosas invierten más biomasa en raíces. Por su parte, *Q.ilex* muestra mayor plasticidad al cambio de las condiciones ambientales. *J.thurifera* muestra un crecimiento lento y un comportamiento evitador de la sequía. *P.pinea* es especialmente sensible a los tratamientos e interacción y pese a su temperamento robusto muestra mejores resultados de crecimiento y alometría en sombra moderada. Nuestros resultados muestran diferentes respuestas morfológicas y fisiológicas según la especie, lo que puede resultar de gran interés para definir los nichos de regeneración de las especies ante un escenario de cambio global.

Palabras clave

Cambio global, alometría, tasas fotosintéticas, luz, riego.

1. Introducción

Los factores ambientales que más influyen en el crecimiento de las plántulas y la supervivencia en ecosistemas mediterráneos son el agua y la disponibilidad de luz, junto con las elevadas temperaturas estivales (Pardos et al., 2005). Es por ello importante incidir en la capacidad que poseen las plantas para ajustar su respuesta morfo-fisiológica a condiciones limitantes de luz y agua, que en muchos casos actúan de forma conjunta (Mulkey & Pearcy, 1992). Debido a que son de los factores limitantes más importantes relacionados con la productividad y la composición de los bosques en el ecosistema mediterráneo (Sánchez-Gómez, 2007), el impacto que se produce en la interacción de ambos es un indicador del comportamiento fisiológico de las plantas bajo este tipo de ecosistema. Este concepto es de gran importancia a la hora de comprender el éxito en la regeneración de las especies mediterráneas.

En ensayos donde se estudian varias especies simultáneamente se pueden observar distintos comportamientos respondiendo a la estrategia de cada especie. Las especies anisohídricas desarrollan tolerancias frente a las condiciones de estrés hídrico que permiten la regulación del intercambio gaseoso aún en condiciones de sequía (West et al., 2008). Por el contrario, las especies isohídricas muestran estrategias evitadoras, adoptando un control estomático que les permite cerrar estomas ante situaciones de estrés hídrico y por consiguiente evitar la asimilación de CO₂ (Baquedano y Castillo, 2007).

La primera etapa de la planta es crucial en el desarrollo de la planta, cuando el crecimiento suele tener una dinámica exponencial y es en ese momento cuando se suelen reflejar diferencias entre especies (Villar et al., 2004). Por otro lado, hay estudios que sugieren que frente a cambios en la biomasa, la planta es capaz de adaptar la actividad de la fotosíntesis en concordancia con su patrón de asignación de la biomasa (Farrar & Gunn, 1998). Sin embargo, esto no implica que la asignación de la biomasa no se vea afectada por la propia planta o por las reducciones de la disponibilidad hídrica, nutrientes o por los diferentes niveles de radiación (Poorter & Nagel, 2000).

El pino piñonero (*Pinus pinea* L.) es una especie capaz de soportar sequías severas así como altas temperaturas estivales bajo suelos pobres, lo cual le confiere una gran potencialidad en ambientes mediterráneos donde es capaz de sobrevivir donde otras especies no lo consiguen (Pardos et al., 2013). Asimismo, la sabina albar (*Juniperus thurifera* L.) se ha descrito como una especie capaz de resistir condiciones ambientales adversas. Las especies del género *Quercus* han desarrollado distintas estrategias en relación al estrés hídrico como la osmorregulación en hojas, siendo elemento característico en el caso de *Quercus ilex* (Callaway & Mahall, 1996) y observable en *Quercus faginea* (Aranda et al., 2014).

Las respuestas que los individuos muestran para afrontar un determinado tipo de estrés son características de cada especie, de manera que los modelos basados en la dinámica forestal precisan de esta información para predecir cómo afectará la sequía a la distribución y regeneración de las especies forestales frente un escenario de cambio global. En este sentido, las masas mixtas juegan un papel importante, ya que pueden mejorar la resistencia y resiliencia de los sistemas forestales.

2. Objetivos

En este trabajo se estudia la respuesta fisiológica y morfológica de plantas de un año de las cuatro especies que con frecuencia aparecen formando masas mixtas en la Meseta Norte (*Juniperus thurifera* L., *Pinus pinea* L., *Quercus faginea* Lam. Y *Quercus ilex* L.), en un ensayo en invernadero que considera dos niveles de luz y riego. El objetivo reside en estudiar la respuesta funcional en términos de crecimiento, reparto de biomasa y capacidad fotosintética de las cuatro especies a dos niveles de luz y riego, así como determinar si las diferencias responden a un compromiso entre dichos niveles.

3. Metodología

Se emplearon 192 plantas de una savia (48 plantas por especie), trasplantadas en envases individuales de 3 litros, bajo condiciones semicontroladas de invernadero. Las plantas se distribuyeron según un diseño Split-plot en 12 bloques, con 16 plantas por bloque, considerándose dos regímenes de riego (R+: control, y R-: tratamiento de estrés hídrico moderado) y dos niveles de luz (L+: control, sin sombra y L-: sombra del 30%). Los 12 bloques se dispusieron en dos filas (6 bloques por fila) para representar los dos niveles de luz (L+ y L-). Los bloques consistieron en una estructura metálica rectangular sin paredes. En el tratamiento de sombra (L-) los bloques se cubrieron con una malla de sombreado semitranslúcida que redujo la luz un 30 % respecto al tratamiento de luz (L+). Las plantas del tratamiento de luz (L+) se dejaron bajo las condiciones de luz naturales del interior del invernadero.

El riego se realizó por goteo, de manera individual, controlando la humedad del sustrato semanalmente mediante un TDR (TRIME-4/10 FM de IMKO), empleando una sonda tipo peine, con tres varillas de 16 cm. Después de mantener todas las plantas a capacidad de campo durante un mes, en junio de 2013 comenzó a medirse la humedad del sustrato con TDR y a ajustarse semanalmente para alcanzar el porcentaje de humedad impuesto por el ensayo para cada tratamiento de riego, luz y especie. Los tres primeros meses se impuso una humedad del 10 % para los tratamientos R- y una humedad del 30 % en R+. Transcurrido este tiempo se redujo la humedad

en los tratamientos R- hasta el 5%, reduciéndose progresivamente durante el año siguiente. Los últimos meses del ensayo se mantuvieron con 0% de humedad en R- y 25% en R+.

El seguimiento de la luz y de la temperatura se llevó a cabo con un HOBO Micro-HWS (ONSET, Massachusetts, USA). Las mediciones comenzaron el día 17 de junio de 2013, registrándose datos hasta el día 26 de noviembre de 2014. Se observaron dos periodos con valores elevados de luz coincidiendo con la primavera y el verano, y otros dos periodos de valores más bajos coincidiendo con el otoño y el invierno. Los valores medios para L+ y L- en el periodo de primavera-verano fueron de 20527 ± 398 luxes y 13694 ± 245 luxes, respectivamente. En el periodo otoño-invierno fueron de 6758 ± 174 y 5132 ± 138 luxes respectivamente. Por tanto, en sombra (L-) se consiguió reducir la luz alrededor de un 33% en los periodos de primavera-verano y alrededor de un 26% en otoño-invierno. Considerando la duración total del ensayo, la malla consiguió reducir un 30% la luz.

Se evaluó la tasa de supervivencia y se midieron distintos parámetros morfológicos y fisiológicos: altura (cm), pesos secos (g) y tasa de fotosíntesis ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). Cada semana se hizo un recuento de los individuos muertos de cada especie para poder calcular al finalizar el ensayo la tasa de supervivencia. La altura se comenzó a medir en cada una de las plantas en junio de 2013 y la última medición se realizó en septiembre de 2014, realizándose en este periodo un total de ocho mediciones con un flexómetro de precisión milimétrica. Para la estimación del peso seco se cosecharon al final del ensayo cinco plantas por especie y tratamiento. El material vegetal se separó en raíz, tallo y hojas, y en el caso de los pinos las hojas se separaron en acículas juveniles y adultas. Todo este material se mantuvo durante una semana en una estufa a 65°C y posteriormente se pesó. Se midieron las fracciones del peso seco de las hojas, del tallo, de la parte aérea total así como el total del peso seco. Después se calcularon las siguientes relaciones alométricas:

- Fracción de masa foliar: $\text{LMF} = \text{Peso seco hojas} / \text{Peso seco total}$
- Fracción de masa de tallo: $\text{SMF} = \text{Peso seco tallo} / \text{Peso seco total}$
- Fracción de masa de raíz: $\text{RMF} = \text{Peso seco raíz} / \text{Peso seco total}$

Las mediciones de fotosíntesis se tomaron 16 meses después de iniciarse los tratamientos de riego y luz con el fin de que las plantas estuvieran adaptadas al tratamiento. La fotosíntesis se midió en la porción terminal de una de las ramas, calculándose por unidad de superficie foliar en tres plantas para cada combinación de tratamientos y especie obteniendo 48 mediciones. Se empleó un analizador de intercambio gaseoso IRGA (Infrared Gas Analysers) LCPro+ Analytical Development Corporation, Bognor Regis, UK, equipado con una fuente de luz externa. La superficie foliar de la porción de tallo sometida a medición se midió posteriormente mediante escaneado y tratamiento posterior de las imágenes a través del programa informático de análisis de imágenes WinFolia, Régent Instruments (Canadá) en el caso de las dos especies de *Quercus*. En el caso de las coníferas se utilizó el programa informático WinRhizo, Régent Instruments (Canadá). La luz fotosintéticamente activa (PPFD) incidente sobre la rama de medición se controló mediante una fuente LED de iluminación externa, de forma que la fotosíntesis se midió a un nivel de PPFDs (Photosynthetic Photon Flux Density) igual a $1500 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, es decir, a máxima irradiancia (A_n).

El análisis estadístico de la supervivencia se realizó implementando un proceso “stepwise” en el que se añadió la variable especie además del riego y la luz para observar si ésta tuvo efecto significativo. La probabilidad de supervivencia se calculó del siguiente modo, ajustando una función logística (Ecuación 1):

$$P(\text{supervivencia}) = \exp(Xb) / [1 + \exp(Xb)] \quad [\text{Ec.1}]$$

Para las mediciones de la altura se realizó un análisis estadístico de medidas repetidas con el objetivo de observar qué tratamientos habían producido efectos significativos, qué diferencias significativas se daban entre ellos y si el tiempo y/o su interacción con los tratamientos había influido significativamente en el crecimiento en altura.

Se realizó un ANOVA tanto para las fracciones del peso seco, peso seco total y relaciones alométricas como para An con el fin de analizar el efecto del riego, la luz y su interacción. Las diferencias entre medias se analizaron con el test de Tukey ($p < 0,05$). Todo el análisis estadístico se realizó con SAS®/STAT 9.2.

4. Resultados

Supervivencia

Del recuento de la supervivencia a lo largo del ensayo se pudo observar que *Quercus faginea* fue la especie más vulnerable al estrés hídrico, obteniéndose una tasa de supervivencia del 33,3% para el tratamiento R-L+ y una tasa del 25 % para R-L-. En *Quercus ilex* también se registraron pérdidas en los tratamientos de estrés hídrico pero en menor medida, con una tasa de supervivencia de 91,7% en R-L+ y 83,3% en R-L-. En *Pinus pinea* se mantuvo la tasa de supervivencia del 100% en todos los tratamientos. En cuanto a *Juniperus thurifera*, se obtuvo una tasa de supervivencia de 91,7% en el tratamiento R-L+, mientras que en el resto se mantuvo una tasa del 100%. En el análisis estadístico se comprobó que los factores significativos en la probabilidad de supervivencia fueron el riego ($p = 0,0003$) y la especie ($p = 0,0002$) (Figura 1).

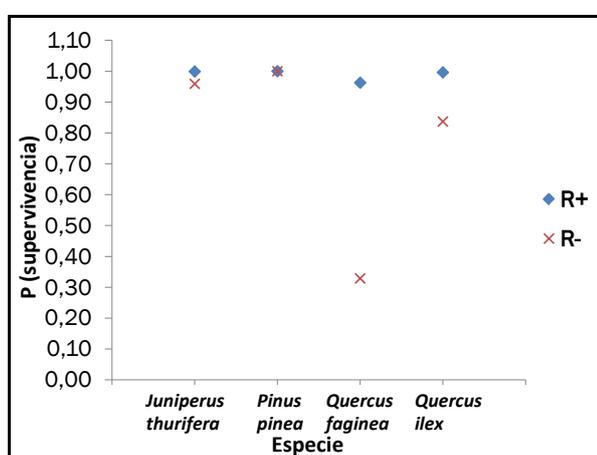


Figura 1. Probabilidad de supervivencia.

Crecimiento en altura

Del análisis de medidas repetidas se observó un efecto significativo del tiempo ($p < 0,0001$) y de la interacción del tiempo con el riego ($p < 0,05$) en todas las especies, así como un efecto significativo del tiempo con la luz ($p < 0,001$) y del tiempo con la interacción de luz y riego ($p < 0,05$) sobre la altura en todas las especies menos en *Quercus faginea*. Se observó un efecto significativo del riego ($p = 0,0008$), la luz ($p = 0,0008$) y la interacción riego*luz ($p = 0,04$) en *Pinus pinea*. La interacción riego*luz resultó también significativa en *Quercus faginea* ($p = 0,016$).

El tratamiento R+L- se tradujo en un mayor crecimiento en altura en *Pinus pinea*, observándose diferencias significativas con los otros tratamientos (Figura 2). En el caso de *Quercus faginea*, se mostraron diferencias significativas entre el tratamiento de alta disponibilidad de recurso (R+L+) y los tratamientos R+L- y R-L+, en algunas mediciones apareciendo esta diferencia sólo con R-L+. Se observó que con R+ el tratamiento que obtuvo mayor crecimiento en el periodo vegetativo fue el tratamiento bajo sombra (R+L-) y además fue el tratamiento con el que más crecieron (Figura 2).

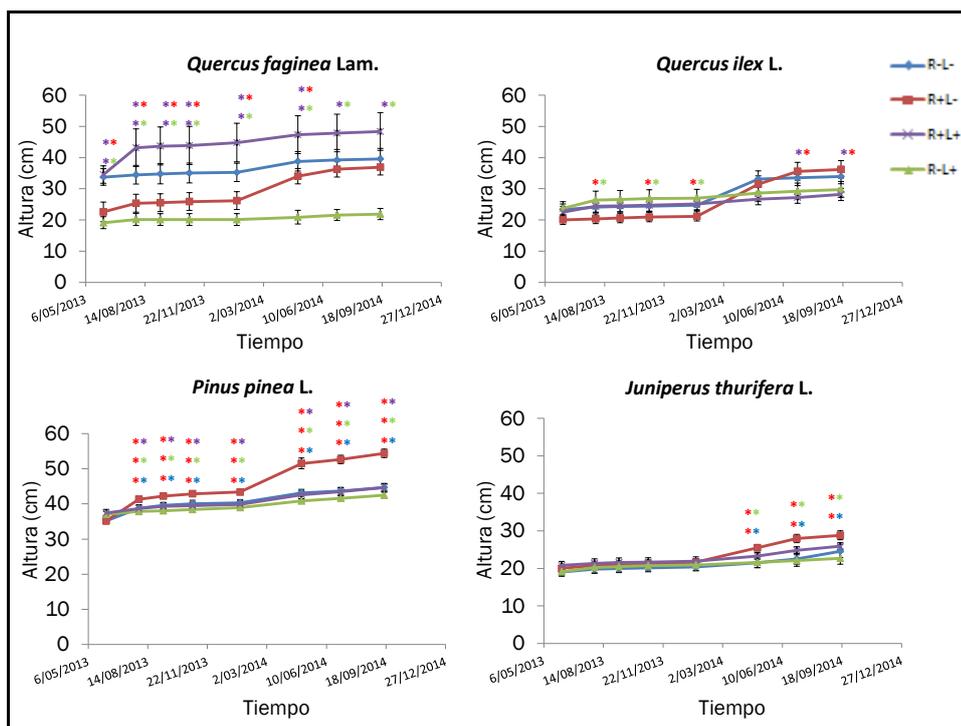


Figura 2. Gráficos de altura \pm error estándar a lo largo del tiempo por especie. R-L-: estrés hídrico moderado y sombra del 30 %; R+L-: régimen de riego control y sombra del 30 %; R+L+: estrés hídrico moderado y condiciones naturales de luz de invernadero; R-L+: régimen de riego control y condiciones naturales de luz de invernadero. Los pares de asteriscos indican entre qué tratamientos y en qué mediciones se producen las diferencias significativas. (Nivel de significación: 0,05).

Biomasa y relaciones alométricas

Se observó un mayor desarrollo de la parte radical frente a la aérea en las dos especies de *Quercus* (Figura 3). En *Quercus faginea*, el riego tuvo efecto significativo sobre el peso seco de las hojas ($p=0,0015$), parte aérea total ($p=0,039$), raíz ($p=0,013$) y el peso seco total ($p=0,012$). La interacción riego*luz sólo resultó significativa para el peso seco del tallo ($p=0,0215$). En el caso de *Quercus ilex*, tuvo efecto significativo la luz en el peso seco del tallo ($p=0,003$), parte aérea total ($p=0,0192$), raíz ($p=0,0001$) y total ($p=0,0002$). La interacción riego*luz sólo fue significativa para el peso seco de las hojas ($p=0,0212$). Por su parte, *Pinus pinea* invirtió más en el desarrollo de la parte aérea que la radical. Se observó efecto significativo del riego para todas las fracciones del peso seco así como para el total ($p<0,0001$). La luz y la interacción riego*luz fue significativa para el peso seco del tallo, parte aérea total y para el total ($p<0,05$). En el caso de *Juniperus thurifera*, el peso seco de la parte aérea resultó estar muy equilibrado con el peso seco de la raíz. Se observó un efecto significativo de la luz para el peso seco de cada una de las partes ($p<0,05$), así como para el total ($p<0,01$). El riego sólo manifestó efecto significativo para el peso seco de las hojas ($p=0,0131$) y peso seco del total de la parte aérea ($p=0,0192$). La interacción riego*luz no se mostró significativa.

En cuanto a las relaciones alométricas, *Quercus faginea* solo mostró efecto significativo de la luz para SMF ($p<0,05$). Los tratamientos con alta y baja disponibilidad de recurso (R+L+ y R-L-) fueron significativamente distintos ($p<0,01$). Entre los tratamientos de estrés hídrico (R-L- y R-L+) se presentó diferencia significativa ($p<0,05$), alcanzando mayor valor de SMF con el tratamiento expuesto a sombra (Figura 4).

En *Quercus ilex* se mostró efecto significativo de la luz ($p<0,01$) sobre las tres relaciones alométricas (RMF, SMF y LMF). Los dos tratamientos L+ mostraron un valor de RMF notablemente superior al de los otros dos tratamientos bajo condiciones de sombra, siendo significativamente mayor ($p<0,01$) bajo estrés hídrico. En cuanto a SMF, el tratamiento R+L+ obtuvo menor valor mostrando diferencias significativas con los dos tratamientos R- ($p<0,01$) y con R+L- ($p<0,001$). Para

LMF, se observaron diferencias significativas entre el tratamiento de mayor estrés R-L+ (el cual registra menor valor) y los dos tratamientos L- ($p<0,001$), así como con el tratamiento R+L+ ($p<0,05$). Se observó que con buenas condiciones de riego, LMF tomaba valores significativamente más altos en condiciones de sombra, tanto en condiciones de estrés hídrico ($p<0,001$), como con plena disponibilidad de agua ($p<0,05$) (Figura 4).

En *Pinus pinea* se observó un efecto significativo de la luz para RMF ($p<0,01$), obteniéndose valores más altos con L+. Para LMF se observaron efectos significativos tanto del riego ($p<0,05$) como de la luz ($p<0,01$) y su interacción ($p<0,01$). El tratamiento R+L- obtuvo valores más altos mostrando diferencias significativas ($p<0,001$) con los tratamientos a plena luz. Asimismo, se observó que bajo sombra LMF fue significativamente mayor ($p<0,01$) cuando había alta disponibilidad hídrica, es decir, R+ (Figura 4).

En *Juniperus thurifera*, se observaron efectos significativos del riego sobre RMF y LMF ($p<0,05$). Se mostraron valores más altos de RMF en los tratamientos de estrés hídrico (R-L+ y R-L-), observándose un valor más alto en el tratamiento de mayor estrés, es decir R-L+ ($p<0,05$). En cuanto a LMF, se observó que los tratamientos con buena disponibilidad hídrica dieron valores más altos mostrando diferencias significativas entre el tratamiento de mayor estrés R-L+ y los tratamientos R+L- ($p<0,01$) y R+L+ ($p<0,05$) (Figura 4).

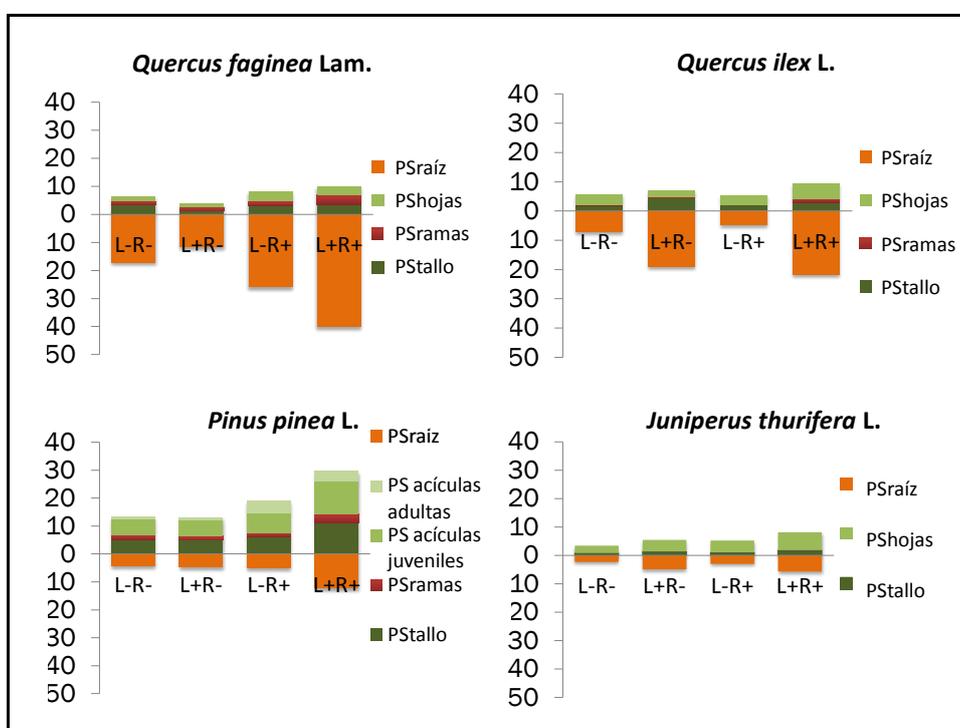


Figura 3. Peso seco (gramos) en las distintas fracciones. Se muestra un gráfico para cada especie con los distintos tratamientos: R-L-: estrés hídrico moderado y sombra del 30 %; R+L-: régimen de riego control y sombra del 30 %; R-L+: estrés hídrico moderado y condiciones naturales de luz de invernadero; R+L+: régimen de riego control y condiciones naturales de luz de invernadero.

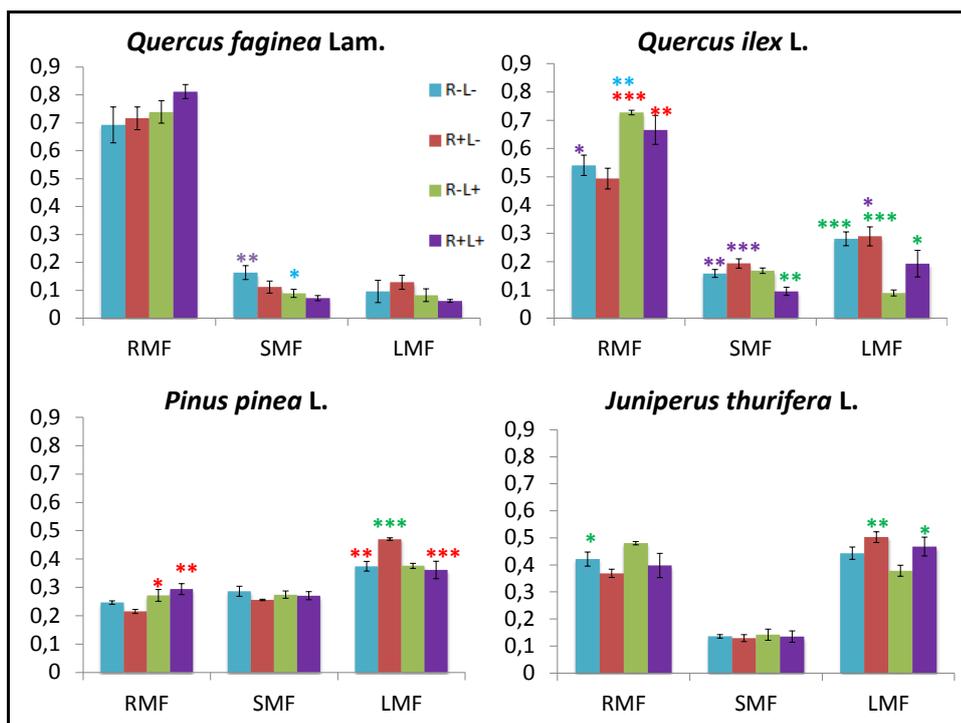


Figura 4. Distribución de la biomasa (media \pm ES) expresada como fracción de masa foliar (LMF), fracción de masa de tallo (SMF) y fracción de masa de raíces (RMF). Se muestran las diferencias significativas entre tratamientos según tratamiento para cada especie *** $P < 0,001$, ** $P < 0,01$, * $P < 0,05$.

Fotosíntesis

Para los valores de fotosíntesis neta (A_n) a máxima irradiancia (medida a $1500 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$), se observó en el ANOVA un efecto un significativo del riego ($p=0,0256$) y la luz ($p=0,0391$) en *Quercus ilex* del riego ($p=0,0007$) en *Juniperus thurifera*.

En la tabla 1 se muestra los valores medios (\pm error estándar) de A_n por cada tratamiento de riego y luz. Se observa que para *Juniperus thurifera*, el estrés hídrico ha afectado reduciendo significativamente la tasa de fotosíntesis. En *Quercus ilex* se pudo comprobar que el estrés hídrico así como la reducción de la luz afectó disminuyendo considerablemente A_n .

Tabla 1. Media y error estándar de A_n por tratamiento y especie.

	<i>Q.faginea</i>		<i>Q.ilex</i>		<i>P.pinea</i>		<i>J.thurifera</i>	
	Media	S _E	Media	S _E	Media	S _E	Media	S _E
R+	3,775	0,250	6,618	1,165	6,279	0,800	10,688	1,102
R-	3,640	0,498	3,309	0,958	7,202	1,081	3,993	0,936
L+	3,283	0,434	6,459	1,199	6,790	1,184	6,246	2,120
L-	4,132	0,229	3,469	1,020	6,691	0,701	8,435	1,266

Al incluir el efecto de la especie en el análisis de la varianza se observó un efecto significativo de la especie ($p=0,0069$), mostrándose diferencias significativas en A_n entre las coníferas y los frondosas. Asimismo, se encontró un efecto significativo del riego ($p=0,0047$), mostrándose diferencias significativas en A_n entre los tratamientos de R+ y R-.

5. Discusión

Las dos especies de *Quercus* se han visto afectadas negativamente en cuanto a la tasa de supervivencia por el efecto del estrés hídrico, situándose *Quercus faginea* como la especie más vulnerable y manifestando una tasa de supervivencia notablemente menor que el resto de especies. La concurrencia de alta radiación y la sequía exacerba el impacto negativo de la sequía en el rendimiento de la planta, lo que lleva a la fotoinhibición y con ello limita aún más la asimilación de carbono (Valladares et al. 2005), lo que puede inducir la muerte regresiva por inanición, causar insuficiencia hidráulica y, finalmente, muerte de la planta (Calama et al. 2013).

Tanto *P.pinea* como los dos *Quercus* muestran un crecimiento similar en altura con un incremento notable en altura en el periodo vegetativo, mientras que el crecimiento de *J.thurifera* es notablemente inferior. Esto puede justificarse por el carácter de crecimiento lento propio de la especie, elemento diferenciador en la primera etapa de la planta cuando el crecimiento suele tener una dinámica exponencial y se suelen reflejar las diferencias entre especies (Villar et al., 2004). En las cuatro especies, el tratamiento R+L- ha manifestado un mayor incremento de la altura en el periodo vegetativo mostrando diferencias significativas con el resto de tratamientos. El riego ha sido el factor que más ha afectado a las coníferas en la altura. En los *Quercus* se ha notado más el efecto de la luz, sobre todo en *Q.ilex*.

Las cuatro especies presentan mayor biomasa foliar cuando se encuentran a la sombra, mientras que presentan mayor biomasa radical cuando se encuentran en condiciones semi-naturales de luz de invernadero. Es habitual observar en el género *Quercus* una mayor inversión en el sistema radical como mecanismo de evitación de la sequía propio de estas especies, hecho observable en los resultados, independientemente del tratamiento. En condiciones de mayor iluminación el desarrollo en biomasa de raíz suele ser mayor, característica alométrica exhibida por *Quercus ilex* que podría indicar una posible inhibición del desarrollo aéreo como consecuencia del déficit hídrico. Esta circunstancia tiene como consecuencia un mayor requerimiento hídrico, de manera que la reducción del consumo de carbono y energía de la parte aérea se traduciría en la redistribución de los productos asimilados hacia el sistema radical para sustentar un posterior crecimiento del mismo (Taiz et al., 2006). En este caso se observó que *Quercus ilex* respondía a un compromiso entre riego y luz de tal modo que en situaciones de estrés hídrico y de máxima exposición a la luz, cuando la planta tiene un An más alto, invierte menos en la parte aérea para evitar pérdidas por transpiración e invierte más en generación de raíz y por tanto en ser más eficiente en la captación de agua subterránea. Es decir, adopta una cierta plasticidad fenotípica para ser capaz de tolerar la sequía sin verse limitada su regulación del intercambio gaseoso, reflejando así un comportamiento isohídrico (West et al., 2008).

Por el contrario, se observó que la sombra favoreció un incremento de LMF (relación entre biomasa aérea y total), lo que aumenta la capacidad de la planta para capturar la luz. Se reafirma la hipótesis de "trade off" que establece que la sequía es más perjudicial en las condiciones más sombrías, ya que en ese caso las plantas invierten más en parte aérea que en la raíz tal y como se observó en el reparto de biomasa, disminuyendo así la capacidad de captar agua (Smith et al., 1989). Esta hipótesis puede estar relacionada con que en *Quercus ilex* se observa una menor tasa de supervivencia en el tratamiento de estrés hídrico a la sombra. En *Pinus pinea*, se mostró una diferencia acusada debida a la luz, desarrollando más la parte aérea a la sombra, observándose además, que a pesar de su temperamento robusto, ha respondido mejor en cuanto a crecimiento en condiciones de sombra moderada. En el caso de *Juniperus thurifera* el riego fue el factor que afectó significativamente en la alometría, mostrando mayor RMF con estrés hídrico (R-) y mayor LMF con R+. En este caso al tener mayor desarrollo aéreo en los tratamientos con buena disponibilidad hídrica, la tasa de fotosíntesis (An) fue significativamente mayor. El riego fue un factor que influyó significativamente en la tasa de fotosíntesis, observándose tasas más altas con R+. Dicho de otro modo, cuando el factor hídrico era limitante, la especie ha respondido fotosintetizando menos, mostrándose así como una especie isohídrica siguiendo una estrategia evitadora, adoptando un

control estomático que permite cerrar estomas ante situaciones de estrés hídrico y por consiguiente evitar la asimilación de CO₂ (Baquedano y Castillo, 2007).

Al incluir el efecto de la especie en el análisis de la varianza se observó además un efecto significativo, mostrándose diferencias significativas en An entre las coníferas y los *Quercus*. Por tanto, se pone de manifiesto que el comportamiento ante los diferentes tratamientos depende también de la especie. Las coníferas han invertido más biomasa en la parte aérea y por tanto han obtenido tasas de fotosíntesis mayores mientras que los *Quercus* desarrollaron más la parte radical, obteniendo menos superficie foliar y, por tanto, menor superficie para fotosintetizar. La elevada inversión en raíces asegura un buen abastecimiento de agua a las hojas durante el verano, más aún en la situación de numerosos montes bajos resultado de la capacidad de rebrote de muchas especies de *Quercus* (Aranda et al., 2014).

6. Conclusiones

De los resultados obtenidos se ha podido comprobar que la sombra moderada y el riego han favorecido el crecimiento en altura en las cuatro especies. De las cuatro especies *Quercus faginea* es la especie más sensible a la sequía, con tasas de supervivencia del 20%. Las cuatro especies reflejaron la respuesta morfológica al estrés hídrico desarrollando en mayor medida la biomasa de raíz para la búsqueda de recurso hídrico. No obstante, independientemente del tratamiento, las frondosas han invertido más en biomasa de raíces que en la parte aérea y por ello las tasas de fotosíntesis a máxima exposición lumínica reflejan valores más bajos que en las coníferas. En *Quercus ilex* se ha comprobado el compromiso que existe entre luz y estado hídrico y cómo se ha adaptado mejor el reparto de biomasa para suplir sus carencias fisiológicas, mostrándose así como la especie de mayor plasticidad frente al cambio de las condiciones ambientales entre las cuatro especies estudiadas. Sin embargo *Quercus faginea* no mostró cambios en la alometría en respuesta a los diferentes tratamientos. En cuanto a *Pinus pinea* se ha podido comprobar que ha sido la especie más sensible al efecto de la luz, el riego y su interacción. Respecto a *Juniperus thurifera* cabe destacar el escaso crecimiento que ha manifestado a lo largo de las mediciones, reflejo de las características intrínsecas de la especie. Además la especie ha reflejado una respuesta tanto morfológica como fisiológica en condiciones de estrés hídrico. Por un lado, aumentando en biomasa de raíz en el tratamiento de mayor estrés y, por otro lado, disminuyendo la tasa de fotosíntesis. Se ha podido comprobar, por tanto, que existen diferentes respuestas morfológicas y fisiológicas dependiendo de la especie bajo las mismas condiciones semicontroladas de invernadero y que se presentan similitudes, por un lado, entre las dos frondosas y, por otro, entre las dos coníferas.

7. Agradecimientos

El presente trabajo se ha desarrollado en el marco de los proyectos AGL2010-15521 y RTA-2013-00011-C2.1

8. Bibliografía

ARANDA, I.; RAMÍREZ-VALIENTE, J.A.; RODRÍGUEZ-CALCERRADA, J.; 2014. Características funcionales que influyen en la respuesta a la sequía de las especies del género *Quercus*: variación inter- e intra-específica. *Ecosist.* 23(2):27-36.

BAQUEDANO, F. J.; CASTILLO, F. J.; 2007. Drought tolerance in the Mediterranean species *Quercus coccifera*, *Quercus ilex*, *Pinus halepensis* and *Juniperus phoenicea*. *Photosyn.* 45: 229-238.

- CALAMA, R.; PUÉRTOLAS, J.; MADRIGAL, G.; PARDOS, M.; 2013). Modeling the environmental response of leaf net photosynthesis in *Pinus pinea* L. natural regeneration. *Ecol. Model.*251: 9– 21.
- CALLAWAY, R.M.; MAHALL, B.E.;1996. Variation in leaf structure and function in *Quercus douglasii* trees differing in root architecture and drought history. *Int. J. Plant Sci.*157:129-135
- FARRAR, J.F.; GUNN, S.; 1998. Allocation: allometry, acclimation – and alchemy. In *Inherent Variation in Plant Growth*. En: LAMBERS, H.; POORTER, H.; VAN VUREN M.M.I.(eds.): *Physiological Mechanisms and Ecological Consequences*. Página 183–198. Backhuys Publishers. Leiden.
- MULKEY, S.S.; PEARCY, R.W.; 1992. Interactions between Acclimation and Photoinhibition of Photosynthesis of a Tropical Forest Understorey Herb, *Alocasia macrorrhiza*, during Simulated Canopy Gap Formation. *Funct Ecol.* 6(6): 719- 729.
- PARDOS, M.; RUIZ DEL CASTILLO, J.; CAÑELLAS, I.; MONTERO, G.; 2005. Ecophysiology of natural regeneration of forest stands in Spain. *Invest. Agr. Sist. Recur. For.* 14 (3): 434-445.
- PARDOS, M.; CONDE, M.; MADRIGAL, G.; CALAMA, R.; 2013. Respuesta morfo-fisiológica del regenerado de *Pinus pinea* a la sombra y la sequía moderada: ¿es la procedencia un factor diferenciador?.6CFE01-200.
- POORTER, H.; NAGEL, O.; 2000. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. *Aust. J. Plant Physiol.* 27: 595-607.
- SÁNCHEZ GÓMEZ, D.; 2007. Respuesta de plántulas leñosas mediterráneas a la disponibilidad de luz y agua en condiciones experimentales. *Ecosistemas* 16 (1): 119-123.
- SMITH, T.M.; HUSTON, M.; 1989. A theory of the spatial and temporal dynamics of plant communities. *Vegetatio* 83:49-69.
- TAIZ, L.; ZEIGER, E.; 2006. *Plant physiology*. *Sinauer Associate*. 764 p. Sunderland, Massachusetts.
- VALLADARES, F.; DOBARRO, I.; SÁNCHEZ-GÓMEZ, D.; PEARCY, R.W.; 2005. Photoinhibition and drought in Mediterranean woody saplings: scaling effects and interactions in sun and shade phenotypes. *J. Exp. Bot.* 56:483–494.
- VILLAR, R.; RUIZ-ROBLETO, J.; QUERO, J.L.; POORTER, H.; VALLADARES, F.; MARAÑÓN, T.; 2004. Tasas de crecimiento en especies leñosas: aspectos funcionales e implicaciones ecológicas. En: VALLADARES, F.(eds.): *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Páginas 191-227. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S. A., Madrid.
- West, A.G.; Hultine, K.R.; Sperry, J.S.; Bush, S.E.; Ehleringer, J.R.; 2008. Transpiration and hydraulic strategies in a piñon–juniper woodland. *Ecol. Appl.* 18: 911–927.