



7º CONGRESO FORESTAL ESPAÑOL

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

26 - 30 junio 2017 | Plasencia
Cáceres, Extremadura

7CFE01-070

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

© Sociedad Española de Ciencias Forestales

Los "muertos crecientes": Respuestas fisiológicas de *Pinus canariensis* ante daños volcánicos

MIRANDA GARCÍA-ROVÉS, J.C.¹, PITA ANDREU, P.¹, GIL SÁNCHEZ, L.¹

¹ Departamento de Sistemas y Recursos Naturales, Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Montes (Universidad Politécnica de Madrid).

Resumen

Pinus canariensis soporta eventos volcánicos, pues habita en las Islas Canarias desde al menos 13,5 Ma. Ante el efecto de tales perturbaciones, la especie cuenta con la capacidad de rebrotar y de detener el crecimiento en grosor. En continuidad con estudios previos de campo, se simuló algunos de los daños volcánicos en pies de 7 años plantados en la ETSI de Montes (Madrid). Se dispuso de 18 pinos, divididos en 3 tratamientos: i) Controles; ii) Defoliados (eliminación total de acículas y yemas); iii) Defoliados y heridos (además, se abrió una herida en el tronco). En ellos se midió de manera continua el crecimiento diametral mediante sensores de desplazamiento. Así mismo, se analizaron los niveles de azúcares solubles y almidón en acículas, xilema, floema y raíces en 4 momentos diferenciados de la recuperación.

Los resultados indican que la respuesta de la parada diametral no aparece de manera inmediata tras la perturbación. Es más, el ciclo diario de contracción y dilatación diametral en troncos disminuye pero continúa en los árboles tratados. Por otro lado, se ha observado que esta especie, a diferencia de otras en su género, almacena la mayor cantidad de reservas en el sistema radical, posiblemente como consecuencia de la pérdida de las partes aéreas durante las erupciones. Es por esto que los rebrotes son capaces de aprovechar en primera instancia las reservas del xilema y posteriormente las de las raíces, para generar una nueva copa en pocas semanas. Sin embargo los pinos no son capaces de recuperar las reservas movilizadas antes de la parada vegetativa.

Palabras clave

Rebrote, crecimiento diario, máxima contracción diaria, transpiración, carbohidratos no estructurales

1. Introducción

Las perturbaciones son las modeladoras de los ecosistemas, y entre ellos de los sistemas forestales (Grime 1977, Swanson et al 2011). Éstas alteran la estructura de los bosques y sus procesos funcionales, generando una configuración dinámica de los mismos. Existen muchos tipos de perturbaciones tanto naturales como de origen antrópico, quedando definidas por su duración, tiempo de retorno y área afectada. Además existen factores independientes al tipo de perturbación que afectan a la intensidad de la misma (topografía, climatología, época del año...). Entre las perturbaciones naturales, las erupciones volcánicas son una de las más complejas debido a los distintos tipos de daños que causa, la aleatoriedad de los mismos, la falta de estacionalidad, la impredecibilidad del periodo de retorno y a las extensas áreas que puede llegar a afectar. A pesar de no ser necesariamente frecuentes, el radio de acción de las erupciones puede llegar a ser elevado, de manera que en islas volcánicamente activas se convierten en las principales perturbaciones y pueden generar presiones adaptativas en los organismos que las habitan (Juan et al 2000, López et al 2013).

Las Islas Canarias, de origen volcánico y aún activas, son un laboratorio natural donde estudiar procesos evolutivos (Emerson 2002). Sin embargo en la literatura no se han descrito rasgos específicos que hayan sido señalados como posibles estrategias para hacer frente a los daños por volcanismo en las plantas. En el archipiélago canario, *Pinus canariensis* Chr. Sm. ex DC es la principal

especie forestal, formando grandes masas continuas en las islas de Gran Canaria, Tenerife, El Hierro y La Palma. Este pino, distribuido originariamente por toda Europa (Kasaplígil 1977, Klaus 1982, Morla et al 2002), ha quedado confinado al archipiélago, conviviendo con el volcanismo durante al menos 13.5 Ma (García-Talavera et al 1995). La especie es por tanto una especie modelo para estudiar su interacción con el volcanismo. De hecho en el trabajo de López de Heredia et al 2014, se demuestra que su ecología y evolución, están determinadas por la aridez y la actividad volcánica.

El pino canario, a pesar de estar confinado en las canarias, habita en un amplio rango climático y edáfico: desde ambientes xéricos, con precipitaciones anuales menores a 300mm, y suelos sálicos, a formaciones mixtas que superan los 1500 mm anuales (López de Heredia 2014). Es una especie pionera, que ha sido capaz de colonizar rápidamente las islas una vez emergidas del océano (Gregor 1980), siendo capaz de tolerar los periodos de mayor actividad volcánica. Entre otras características (corteza gruesa, serotinia, enteamiento del duramen), destaca la capacidad de rebrote del pino canario. Solamente están descritas otras cuatro especies dentro del género en las que los individuos adultos rebrotan tras una perturbación (Miranda 2011). Esta capacidad permite a *Pinus canariensis*, regenerar la superficie foliar cuando ésta ha sido dañada parcial o totalmente incluyendo las yemas. Este tipo de daño es habitual en las erupciones volcánicas, no sólo por los posibles incendios provocados, sino por un agente más ampliamente y regularmente distribuido en estos eventos como es la deposición de cenizas volcánicas. Estas cenizas, junto con los impactos de los piroclastos son capaces de eliminar por completo la biomasa foliar de los árboles, causando además rotura de ramas y troncos, y abriendo heridas en los mismos (Turner et al 1997, Biondi et al 2003).

Se han realizado estudios previos en las respuestas que presenta el pino canario a corto y medio plazo con respecto a este tipo de daños más extendidos durante las erupciones (emisión de cenizas y piroclastos). En particular de la erupción de Hoyo Negro en la Isla de La Palma en 1949, donde Rodríguez et al 2013 realizaron una aproximación mediante estudios dendrocronológicos. Pero debido a la plasticidad de esta especie, los individuos detuvieron su crecimiento radial varios años en respuesta a los graves daños producidos durante la erupción. Ésta es una respuesta habitual en el pino canario ante un estrés (Johnson et al 2002) o una perturbación (Rozas et al 2011). Dicha parada, evitó que quedara un registro en los anillos de crecimiento y por tanto del comportamiento que estos individuos tuvieron en los momentos inmediatamente posteriores a la perturbación.

En el presente trabajo nos interesamos por este periodo inmediatamente posterior a la erupción, en el que se van a desarrollar procesos fisiológicos que van a determinar la supervivencia o no de los individuos ante el estrés. Para simular los daños generados durante una erupción por la emisión de cenizas y piroclastos, se eliminaron por completo las acículas y yemas de los árboles a la vez que se abrieron heridas en el tronco. Ante dichos daños volcánicos, los pinos deben generar una respuesta por la falta de una fuente de carbohidratos (no hay actividad fotosintética), la pérdida de movilidad de recursos en el xilema (no hay evapotranspiración), y la deshidratación del árbol por las heridas abiertas. Nuestras hipótesis de respuesta de la planta ante los problemas mencionados son:

- El individuo responderá de manera rápida generando nuevas yemas y rebrotes pocos días después de la perturbación, y resinando las heridas abiertas.
- Al no existir una entrada de carbohidratos, este rebrote y resinación se nutrirán de la removilización de las reservas.
- Del mismo modo, el crecimiento radial se verá afectado al no disponer el cambium de una fuente de carbohidratos.
- Al no producirse la evapotranspiración, se puede ver impedida la movilización de los nutrientes y reservas necesarios para generar una nueva copa hasta que los nuevos brotes tengan una actividad significativa.

Una medición que aúna las variaciones en crecimiento, así como la estimación relativa de transpiración, son las mediciones continuas de variaciones en el diámetro del tronco (Fernández & Cuevas 2010). Mediante el uso de sensores de desplazamiento en los troncos de los árboles,

podemos obtener una doble respuesta de su variación en diámetro, la del crecimiento radial propiamente dicho, y las oscilaciones diarias debidas a la deshidratación de los tejidos durante el día por la evapotranspiración, y la rehidratación nocturna de los mismos, al detenerse dicha transpiración. Por otra parte, el análisis de carbohidratos no estructurales, como son los azúcares solubles (AzS) y almidón principalmente, en diferentes tejidos, permite evaluar que órgano removiliza las reservas almacenadas en cada momento de la recuperación, y en qué momento se movilizan.

2. Objetivos

El principal objetivo perseguido es comprender como el Pino canario responde a los daños por emisión de cenizas y piroclastos que son los más amplios y generalizados en una erupción volcánica. En concreto se pretende evaluar cómo afectan la defoliación y las heridas en el tronco:

- En el crecimiento radial
- En la oscilación diaria del diámetro del tronco por hidratación y deshidratación, relacionados con la evapotranspiración.
- En el ciclo de carbono de la planta, evaluando como influye la falta de entrada de carbohidratos y como removiliza el árbol sus reservas de almidón.

3. Metodología

Para realizar este estudio, se utilizaron Pinos canarios de 7 años de edad plantados en exterior con riego, en parcelas de la ETSI de Montes en Madrid. Se utilizaron 18 pies divididos en 3 grupos de 6 individuos según el tratamiento aplicado:

- Controles (Con): no se realizó ninguna acción.
- Defoliados (Def): Se eliminaron todas las acículas y las yemas (simulando daños por deposición de cenizas)
- Defoliados y heridos (DyH): Mismo tratamiento que los defoliados, más apertura de una herida (simulando además daños por impacto de piroclastos)

Las heridas tenían 20 cm de alto y 1/3 del perímetro del árbol de ancho, y se dejaba al descubierto el xilema, quitando la corteza exterior, el floema y parte del propio xilema. Estos tejidos se eliminaron con la ayuda de un descortezador. La defoliación se realizó a mano y la yemas se eliminaron con unas tijeras de podar. Los tratamientos se realizaron el día 20 de mayo de 2015

El 30 de abril de 2015 se colocaron los sensores de desplazamiento (LVDT, DF2.5, Solartron Metrology, Bagnor Regis, UK), en la base de cada tronco (15 cm del suelo), conectados a un Data logger (CR1000 Campbell Scientific Logan, UT) de forma que se tomaron de manera automática y continuada mediciones de las variaciones en el diámetro. Los valores obtenidos eran una media cada 15 minutos de los valores registrados cada 30 segundos. Los desplazamientos se medían con una precisión de 1 μ m. A partir de estos datos brutos con una frecuencia de 15 minutos, se calcularon dos componentes diarias:

- Crecimiento Diario (en el día d): $CD_d = \text{máximo}_d - \text{máximo}_{d-1}$
- Máxima contracción diaria (en el día d): $MCD_d = \text{máximo}_{mañana}_d - \text{mínimo}_{tarde}_d$

Además se realizaron cuatro muestreos para analizar carbohidratos no estructurales (azúcares solubles y almidón) en distintos momentos:

- T_I) Antes del tratamiento a modo de control en todos los árboles (19/05/15)
- T_{II}) Cuando los árboles presentaban yemas epicórmicas engrosadas (inicio del rebrote; 17/06/15)
- T_{III}) Cuando estos rebrotes se habían desarrollado y se había recuperado parte de la actividad fotosintética (20/07/15)
- T_{IV}) Cuando se recuperó el crecimiento radial (06/11/2011)

Estas muestras se tomaron en distinto tejidos:

- Acículas: en los controles se muestrearon acículas de 2015 y 2014, en los tratados únicamente de 2015 o rebrotes (en T_{II} no disponían de acículas que muestrear). Estas acículas eran de morfología adulta (braquiblasto) en todos los muestreos en los controles y en los muestreos en T₀ y T_{IV} de los árboles tratados. Se muestreaban 15 acículas en la orientación sur de la copa a 1,5 metros de altura, en acículas de morfología adulta, y 40 acículas en los brotes con acículas de morfología juvenil.
- Floema: Se realizaba una incisión rectangular en la corteza del árbol con una cuchilla, extrayendo una superficie rectangular de 1 x 0.5 cm, en el que se limpiaba la corteza exterior, guardando únicamente el floema.
- Xilema: se extraía una barrena de 0.5 cm de diámetro y de al menos 1cm de largo.
- Raíces: Con precaución para dañar lo menos posible a los árboles, se cavaba en la base del árbol con una paleta de jardinero hasta encontrar raíces con un diámetro superior a los 2mm que se recolectaban.

Todas estas muestras se guardaban inmediatamente en nitrógeno líquido, para parar cualquier actividad metabólica. Posteriormente se liofilizaban y se trituraban en un molino de bolas hasta que quedara un polvo homogéneo de cada muestra. Los azúcares solubles se extrajeron de una solución de la muestra molida en metanol:cloroformo:agua (12:5:3 por volumen), en la que los residuos fueron utilizados para determinar los valores de almidón. La concentración de azúcares solubles se midió por colorimetría en un espectrofotómetro a una longitud de onda de 625 nm en 30 minutos, después de una reacción con Anthrone. El almidón fue convertido en glucosa con amiloglucosidasa y se continuó su oxidación con un complejo glucosa oxidasa/peroxidasa. Su concentración se midió a 450 nm tras una reacción con dianisidina (Oleksyn et al 2000). Los valores de azúcares solubles y almidón, están expresados en relación al peso de la materia seca (%)

Por último se recopilaron las variables meteorológicas de temperatura, humedad relativa, precipitación y radiación solar. Estos datos se obtuvieron de la estación meteorológica de la ETSI de Montes que tiene una frecuencia de registro de 5 minutos. Las variables se utilizaron para buscar correlaciones significativas con los valores brutos de variaciones de diámetro cada 15 minutos.

Todos los análisis estadísticos se realizaron en el software R (R Core Team 2016). Para analizar las diferencias significativas entre los distintos tratamientos para cada una de las variables analizadas, se utilizaron modelos lineales, o, en caso de incumplirse las premisas de normalidad de los residuos, el análisis paramétrico de Kruskal-Wallis.

4. Resultados

Como se ha comentado, la defoliación, eliminación de yemas y apertura de heridas en el tronco en su caso, se realizó el 20 de mayo de 2015. Desde los primeros días, la resina comenzó a cubrir la herida en los pinos así tratados. En 2 o 3 semanas en función del individuo, los pinos tratados comenzaron a mostrar yemas epicórmicas. Tras un mes y medio de su formación, estas yemas ya se habían elongado entre 5 y 15 centímetros, formando brotes con acículas juveniles (de inserción aislada). Dos semanas más tarde en muchos de estos brotes ya comenzaban a desarrollarse acículas de morfología adulta (braquiblastos). Estas acículas siguieron desarrollándose hasta el final del periodo vegetativo pero sin sobrepasar los 7 cm de longitud. En el grupo de los controles las acículas no dejaron de elongarse desde su formación hasta la parada vegetativa de invierno disponiendo de acículas de entre 12 y 16 centímetros de longitud.



Figura 1. De izquierda a derecha, desarrollo del rebrote desde la formación de las yemas, despliegue completo del rebrote y comienzo de desarrollo de acículas de morfología adulta en las axilas de las acículas de inserción aislada.

En la figura 2 se resume el crecimiento diario acumulado de cada uno de los grupos a lo largo del año de estudio. Se observan diferencias entre el grupo control y los árboles defoliados y defoliados y heridos. El crecimiento de los árboles tratados empieza a diferenciarse del de los árboles control a partir del día 02/07/2015, es decir 43 días después de efectuar el tratamiento. A partir de ese momento y hasta el 6/11/2015 existe una frecuencia muy alta de días en el que los crecimientos de los controles (Con) son significativamente mayores que el de los defoliados (Def) y estos a su vez son mayores que el de los defoliados y heridos (DyH). Entre los días 7 y 14 de noviembre continúan las diferencias en crecimiento entre los Con y los DyH, así como de los Def y los DyH. Después de la parada vegetativa, al inicio de la siguiente estación continua viéndose afectado el crecimiento de los individuos tratados con respecto a los controles y también entre ellos.

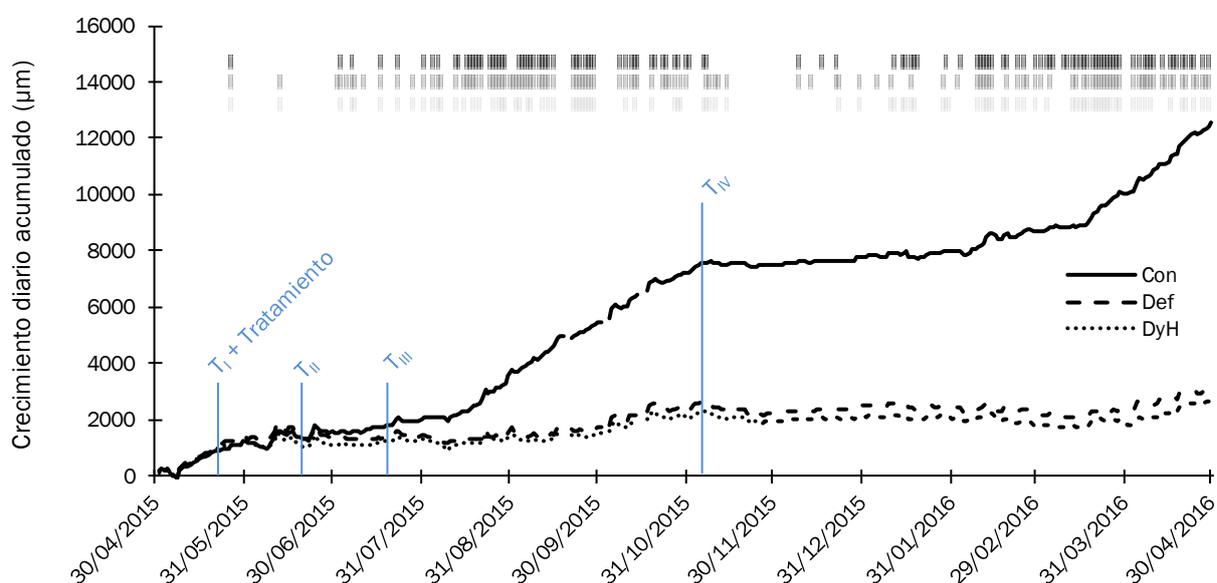


Figura 2. Valores medios del crecimiento diario acumulado por tratamiento. En la parte superior se indican los días en los que los crecimientos diarios se diferenciaron de manera significativa entre grupos (P valor < 0.05 en modelos lineales o análisis no paramétricos de Kruskal-Wallis): Con frente a Def (barra vertical negra); Con frente a DyH (barra vertical gris oscura); y Def frente a DyH (barra vertical gris clara). Además se indican los momentos de muestreo y tratamiento.

La respuesta de la máxima contracción diaria, es mucho más rápida que la del crecimiento diario (Figura 3). Al tercer día de efectuar el tratamiento (23/05/2015), esta contracción es significativamente menor en los individuos tratados que en los controles. Estas diferencias se mantienen de manera más o menos continuada durante 59 días (hasta el 20/07/2015). Posteriormente las oscilaciones diarias en los tres grupos se equiparan, salvo en días puntuales. En ningún momento el valor medio de oscilaciones por grupo es nulo, el mínimo es de 36.3 μm .

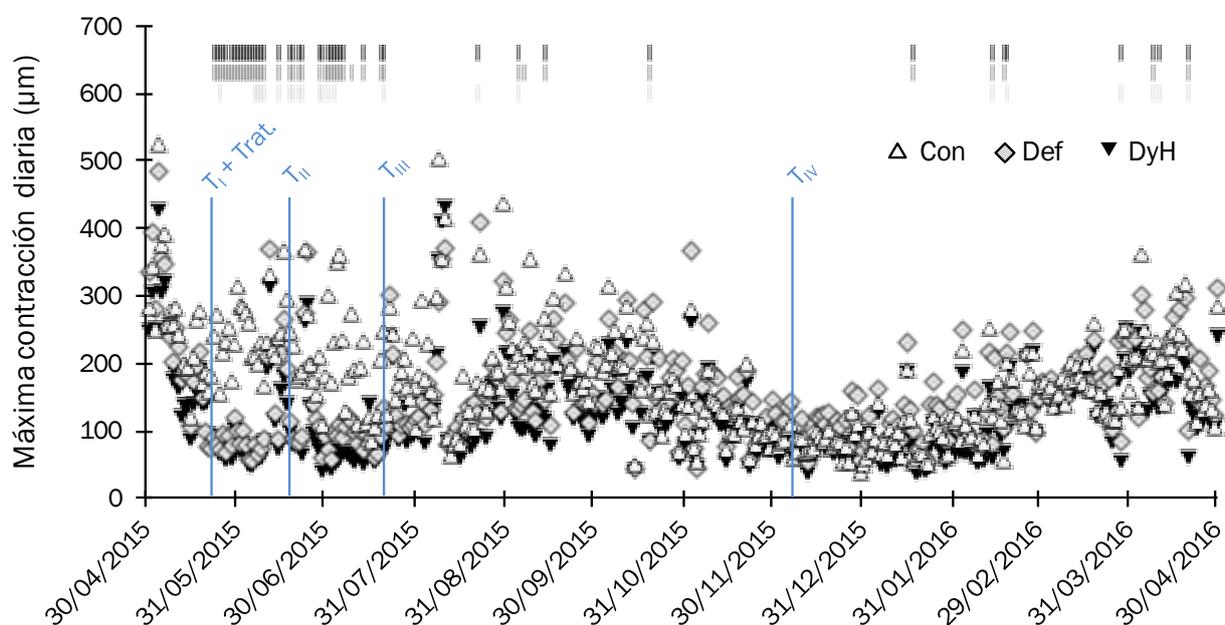


Figura 3. Valores de máxima contracción diaria por tratamiento. En la parte superior se indican los días en los que la MCD se diferenció de manera significativa entre grupos (P calor <0.05 en modelos lineales o análisis no paramétricos de Kruskal-Wallis): Con frente a Def (barra vertical negra); Con frente a DyH (barra vertical gris oscura); y Def frente a DyH (barra vertical gris clara). Además se indican los momentos de muestreo y tratamiento.

Los carbohidratos no estructurales también muestran variaciones en el tiempo y según el tratamiento, en cada tejido muestreado (Figura 4). Las acículas del 2014 muestran mayores contenidos en azúcares solubles (AzS) que las del mismo año. Los tratados muestran también mayores contenidos que los controles en T_{III} , e incluso en los DyH mayores que los de las acículas de 2014. En cuanto al almidón, va disminuyendo en las acículas de 2014 a lo largo del año, y en las acículas del año presentan un máximo en la muestra de los primeros días de verano.

Los AzS en el floema son menores en los tratados en T_{II} y T_{III} , aunque esta diferencia es solo significativa en T_{II} . Los niveles de almidón siguen un patrón similar en los tres grupos, salvo al final del periodo vegetativo, en el que los controles empiezan a recuperar los valores anteriores de almidón.

En el xilema, los valores de AzS a lo largo en los controles es muy constante, salvo un repunte al final del año. Los valores de los defoliados son mayores que los de los controles en T_{III} y T_{IV} . El almidón sigue el mismo patrón anual que en el floema, pero en el caso de los tratados, llega a valores mínimos desde T_{II} . En este caso el valor de almidón en los controles es mayor que los tratados, siendo esta diferencia significativa en T_{II} y T_{IV} .

Por último las raíces no presentan una variación apreciable en el nivel de AzS de los controles, teniendo los defoliados mayores concentraciones en T_{III} , y ambos tratamientos más que los controles en T_{IV} . Como en floema y xilema, los valores de almidón bajan de manera continuada a lo largo del

año en todos los grupos, pero de manera más acusada en ambos grupos tratados en los tiempos T_{III} y T_{IV}.

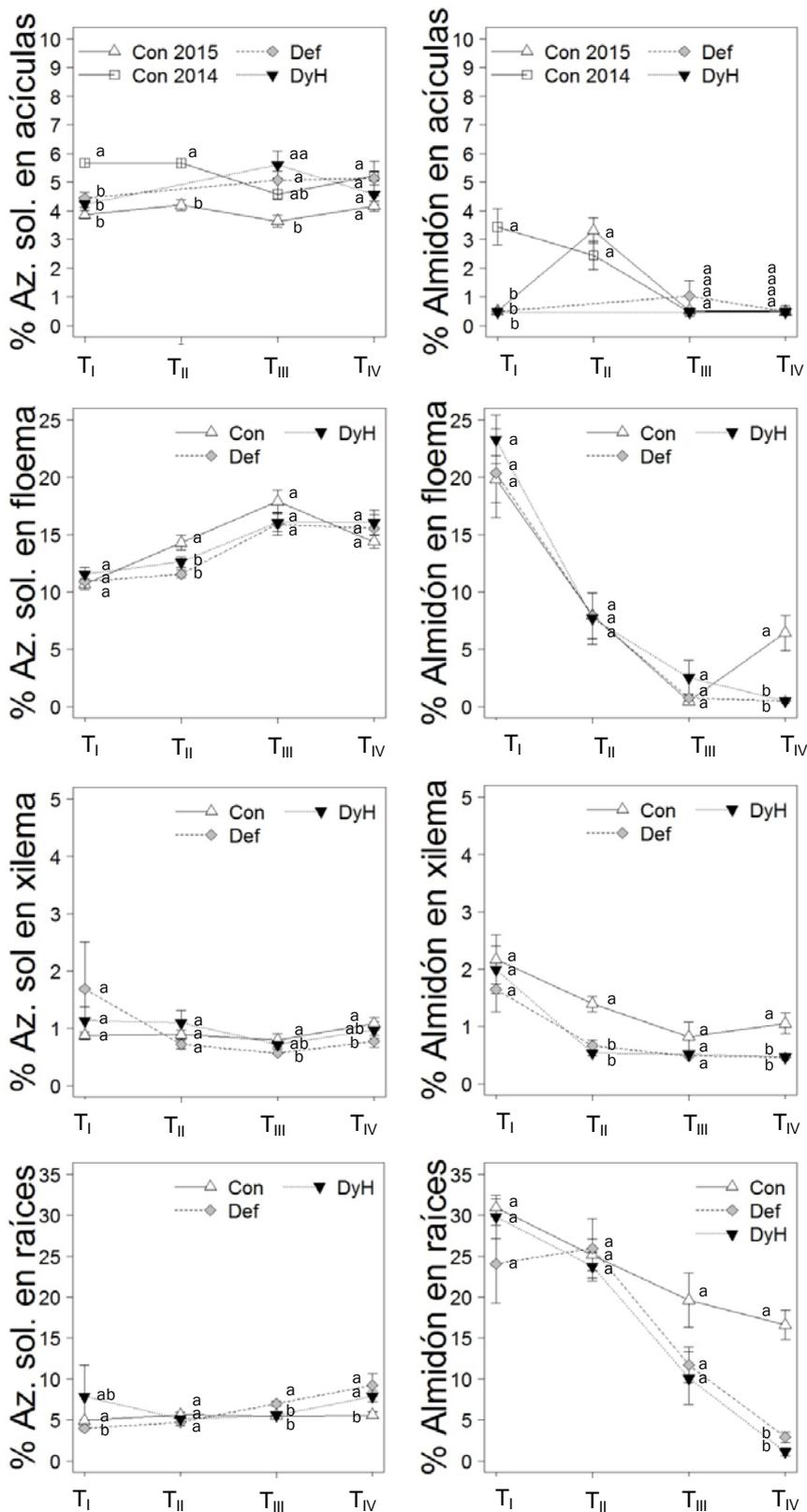


Figura 4. Valores de azúcares solubles y de almidón en relación al peso en materia seca en los distintos tejidos por tipo de tratamiento y por muestreo. Las letras minúsculas indican grupos significativamente distintos (P valor < 0.05 en análisis no paramétrico de Kruskal-Wallis) dentro de cada día de muestreo.

Finalmente las correlaciones entre las variables climáticas y la variación diametral quedan resumidas en la tabla 1, siendo la radiación solar la que posee un mayor coeficiente de correlación. Únicamente los coeficientes de humedad y precipitación son positivo, ya que el resto de variables afectan a la deshidratación de la planta y por tanto a la disminución del diámetro.

Tabla 1. Coeficientes de correlación (r) entre los valores brutos de variación diametral y variables climáticas en intervalos de 15 minutos. Los valores en **negrita con un asterisco** indican correlaciones significativas con un P valor < 0.05 .

	Con	Def	DyH
Temperatura	-0.23*	-0.25*	-0.25*
Humedad	0.31*	0.36*	0.36*
Precipitación	0.04*	0.05*	0.04*
Radiación solar	-0.58*	-0.55*	-0.49*

5. Discusión

Tras el tratamiento, la respuesta más inmediata en los pinos es la disminución de la máxima contracción diaria, 3 días después del tratamiento. Cabía esperar que esta respuesta fuera la más rápida, ya que la eliminación de los tejidos fotosintetizadores conlleva la eliminación del proceso de evapotranspiración, reduciendo de esta manera la fuente de deshidratación que constituyen las acículas. Sin embargo, aun quedando reducida a valores mínimos, sigue existiendo una oscilación diaria, con una hidratación nocturna, y una deshidratación durante las horas de insolación. Esto podría responder a la pérdida de agua de los tejidos del tronco de los árboles por evaporación, creando un gradiente de humedad que consigue la rehidratación de estos tejidos por la noche. Otra posibilidad es que al estar ubicados los sensores de desplazamiento en la base de los árboles, parte de la oscilación que captan pueda deberse a procesos propios del sistema radical que influyan en las partes más bajas del tronco. Es posible que efectos como las presiones positivas de las raíces, generen variaciones en el diámetro basal.

A continuación, 28 días después del tratamiento se evaluó la respuesta en los carbohidratos no estructurales. En T_{II} los grupos tratados siguen sin hojas por lo que los valores de AzS en floema son más bajos que en los controles. Al mismo tiempo, los tratados han tenido que invertir recursos en la formación de yemas, y los han obtenido de la removilización del almidón en el xilema.

No es hasta los 43 días del tratamiento, cuando los árboles tratados varían sus tasas de crecimiento en comparación con los controles. A partir de entonces y al menos durante el inicio del siguiente periodo vegetativo, van a continuar las diferencias en crecimiento. En este caso la respuesta del pino es lenta, ya que durante más de un mes el pino sigue utilizando recursos para crecer en grosor mientras que su fuente de producción de carbohidratos ha sido eliminada. Parte de este desacoplamiento puede ser debido al escaso crecimiento de todos los pinos en esos días por lo que se retrasa en el tiempo la observación de diferencias significativas. Aun así, dado la precisión micrométrica de las variaciones en diámetro, el crecimiento, aunque escaso, podía ser registrado de manera eficaz. También se observa, que existen diferencias entre tratamientos, siendo los DyH los que presentan menores crecimientos significativos en muchas fechas en comparación no solo con los controles, sino también con los defoliados. De hecho, existen diferencias significativas en el

crecimiento diario de los DyH hasta 9 días después que los Def al final del periodo vegetativo en comparación con los controles.

A los 61 días del tratamiento, las máximas contracciones diarias se igualaron en todos los grupos. Tras 59 días de oscilación mínima, la superficie de los nuevos brotes fue capaz de evapotranspirar el suficiente vapor de agua como para que dichas oscilaciones del diámetro de los árboles tratados no se distinguieran de las de los árboles control. En ese mismo momento, los valores de reservas en cada tejido eran similares en todos los grupos, salvo en las raíces de los tratados, que tendían a ser menores que las raíces de los controles, aunque no de manera significativa. Una vez agotadas las reservas del xilema y restaurado un comportamiento hidráulico similar en los árboles tratados a los controles, las reservas de almidón en las raíces son movilizadas con mayor rapidez para restaurar el tejido fotosintético. Por otro lado, las acículas en los brotes tienen mayores contenidos de AzS que las acículas el año de morfología adulta de los controles.

En el último muestreo, 170 días después del tratamiento al final del periodo vegetativo, los controles muestran una tendencia a acumular almidón en floema y xilema. En estos tejidos, además de en las raíces, los árboles tratados presentan un mínimo de reservas de almidón, en todo caso menor que los valores de los controles. Esto se debe a la necesidad constante de recuperar los tejidos perdidos por el tratamiento, en especial de tejido fotosintético, para restaurar la capacidad de producción de carbohidratos. Por otro lado, presentan un porcentaje mayor de AzS en raíces y menor en xilema (siendo esto último significativo solamente en el caso de los defoliados). Quizás pueda deberse a la removilización constante de las reservas en raíces, que pasan a formar azúcares solubles, y de la gran exigencia en estos azúcares del por parte de la nueva copa en crecimiento.

Por último, se observa que el efecto de esta gran inversión de recursos en la recuperación de biomasa foliar y en parte en la resinación de las heridas abiertas, tiene consecuencias al menos en el inicio del siguiente periodo vegetativo, teniendo crecimientos menores los árboles tratados, y encontrando también diferencias entre los dos tipos de tratamientos.

Por otro lado, los valores de carbohidratos no estructurales en los distintos tejidos de los árboles control no se corresponden con las relaciones habituales descritas para otros pinos (Martínez-Vilalta et al 2016). En general, los pinos utilizan las acículas como órganos de almacén de reservas, en nuestro caso se puede apreciar que las acículas de 2014, movilizan el almidón que tenían almacenado. Pero con diferencia, el tejido que mayor porcentaje de almidón posee son las raíces. Esto concuerda con la idea de que el pino canario este adaptado al volcanismo. En caso de erupción volcánica, toda la parte aérea del pino puede verse afectada: las acículas por deposición de cenizas y las ramas y el tronco por impacto de piroclastos. La única estrategia de almacenaje óptima ante una erupción volcánica, consistiría en guardar los recursos de reserva bajo el suelo.

Finalmente en cuanto a las variables climáticas, la radiación solar es la que más afecta a las variaciones en diámetro por medio de la evapotranspiración. Esta variable se relaciona con un coeficiente de correlación mayor que la temperatura o la humedad. La precipitación muestra una baja correlación, debido al riego en las parcelas durante el experimento. Sin embargo, el mismo día y los inmediatamente posteriores en los que se producía una precipitación abundante (mayor de 15mm), se apreciaban picos en el crecimiento diario, e incrementos en todos los árboles en su máxima contracción diaria, como ocurre en los días sucesivos a las precipitaciones del 11 y 23 de junio.

6. Conclusiones

Ante una gran perturbación, como son las erupciones volcánicas, el pino canario cuenta con una capacidad poco habitual dentro del género *Pinus*, la de rebrotar. Además, a diferencia de otros pinos, esta especie, habituada a perder su parte aérea durante los episodios volcánicos, almacena la mayor parte de las reservas en las raíces, donde los daños de la erupción son menores. La estrategia que sigue *Pinus canariensis* consiste en invertir todos los recursos almacenados (primero en el xilema

y después en las raíces) en generar una nueva copa con relativa rapidez. A los 61 días después del daño, los pinos han emitido unos rebrotes cuya transpiración genera unos efectos similares a la de árboles no dañados en la oscilación del diámetro que refleja su capacidad de transpirar agua.

El pino, aunque deja de evapotranspirar por la falta de superficie foliar, mantiene unas oscilaciones en los diámetros posiblemente debidas a las pérdidas inevitables de humedad de los tejidos hacia la atmósfera, que éstos son capaces de recuperar por la noche. La parada del crecimiento radial como respuesta, es más lenta, tarda 43 días en detener este proceso que consume carbohidratos y no genera ningún beneficio en los momentos de estrés. Sin embargo el crecimiento de los pinos dañados se ve afectado al menos hasta el siguiente periodo vegetativo.

7. Agradecimientos

Este trabajo ha sido financiado en parte por el Ministerio de Educación, Cultura y Deporte bajo el programa Programa Nacional de Formación de Recursos Humanos de Investigación 2012. Los análisis de carbohidratos no estructurales se han realizado con financiación del proyecto Trees4Future (284181) de la Transnational Access to Research Infrastructures activity en el Seventh Framework Programme de la Unión Europea. Agradecemos la labor de Jacek Oleksyn y Roma Zytkowskiak en dichos análisis, la aportación de los datos climáticos por parte de José Carlos Robredo, así como el apoyo en las tareas de campo y laboratorio de Eva Miranda, Guillermo González, Juan Sobrino, Aida García, Elena Zafra y David Medel.

8. Bibliografía

BIONDI, F.; GALINDO ESTRADA, I.; GAVILANES RUIZ J.C.; TORRES A.E. 2003. Tree growth response to the 1913 eruption of Volcán de Fuego de Colima, Mexico. *Quat Res* 59 293-299.

EMERSON B.C. 2002. Evolution on oceanic islands: molecular phylogenetic approaches to understanding pattern and process. *Mol Ecol* 15 104-109.

FERNÁNDEZ, J.E.; CUEVAS, M.V. 2010. Irrigation scheduling from stem diameter variations: a review. *Agric. For. Meteorol.* 150 135-151.

GREGOR, H.J. 1980. Funde von *Pinus canariensis* Ch. Smith fossilis aus dem neogen von La Palma (Kanarische Inseln). *Vieraea* 9 57-64.

GRIME, J.P. 1977 Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Am Nat* 111 1169-1194.

GARCÍA-TALAVERA, F.; SÁNCHEZ-PINTO, L.; SOCORRO, S. 1995. Vegetales fósiles en el complejo traquítico-sienítico de Gran Canaria. *Revista de la Academia Canaria de Ciencias* 7 77-91.

JONSSON, S.; GUNNARSON, B.; CRIADO, C; 2002. Drought is the major limiting factor for tree-ring growth of high-altitude Canary Island pines on Tenerife. *GEOGR ANN A* 84A 51-71.

JUAN, C.; EMERSON, B.C.; OROMÍ, P.; HEWITT, G.M. 2000. Colonization and diversification: towards a phylogeographic synthesis for the Canary Islands. *Trends Ecol Evol* 15 104-109.

- LÓPEZ DE HEREDIA, U.; LÓPEZ, R.; COLLADA, C.; EMERSON, B.C.; GIL, L. 2014. Signatures of volcanism and aridity in the evolution of an insular pine (*Pinus canariensis* Chr. Sm. Ex DC in Buch). *Heredity* 113 204-249.
- LÓPEZ, R.; LÓPEZ DE HEREDIA, U.; COLLADA, C.; CANO F.J.; EMERSON, B.C.; COCHARD, H.; GIL, L. 2013. On vulnerability to cavitation, hydraulic efficiency, growth and survival on an insular pine (*Pinus canariensis*). *Ann Bot London* 111 1167–1179.
- KASAPLIGIL, B. 1977, A Late-Tertiary conifer-hardwood forest from the vicinity of Güvem village, near Kızılcahamam, Ankara. *Bull Miner Res Explor Inst Turk* 88 25-33.
- KLAUS, W. 1982, Ein *Pinus canariensis* SMITH-Zapfenfund aus dem Ober-Miozän (Pannon) des Wiener Beckens. *Ann Naturhist Mus Wien* 84 A 79-84.
- MARTÍNEZ-VILALTA, J.; SALA, A.; ASENSIO, D.; GALIANO, L.; HOCH, G.; PALACIO, S.; PIPER, F.I.; LLORET, F. 2016. Dynamics of non-structural carbohydrates in terrestrial plants: a global synthesis. *Ecol. Monogr.* 86(4) 495-516.
- MARTÍNEZ-VILALTA, J., et al. Dynamics of non-structural carbohydrates in terrestrial plants: a global synthesis. *Ecological Monographs*, 2016, vol. 86, no 4, p. 495-516.
- MIRANDA, J.C; 2011. Estudio de la respuesta de *Pinus canariensis* Chr. Sm. ex DC. a la erupción del volcán de Hoyo Negro (La Palma, 1949). Universidad Politécnica de Madrid. 92.
- MORLA, C.; ALCALDE, C.; POSTIGO, J.; BARRÓN, E. 2002. Paleobiogeografía de *Pinus canariensis*: estróbilos y semillas fósiles del Plioceno ibérico (cuena del Bajo Segura, Alicante, España). II Congreso español de Biogeografía. Ser. Publ. Univ. La Laguna, 313-323.
- OLEKSYN, J.; ZYTKOWIAK, R.; KAROLEWSKI, P.; REICH, P.B.; TJOELKER, M.G., 2000. Genetic and environmental control of seasonal carbohydrate dynamics in trees of diverse *Pinus sylvestris* populations. *Tree Physiol* 20 837–847.
- R CORE TEAM. 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rozas, V.; Pérez-de-Lis, G.; García-González, I.; Ramón Arévalo, J. 2011. Contrasting effects of wildfire and climate on radial growth of *Pinus canariensis* on windward and leeward slopes on Tenerife, Canary Islands. *Trees* 25 895–905.
- RODRÍGUEZ MARTÍN, J.A.; NANOS, N.; MIRANDA J.C.; CARBONELL, G.; GIL, L. 2013. Volcanic mercury in *Pinus canariensis*. *Naturwissenschaften* 100 739–747.
- SWANSON, M.E.; FRANKLIN, J.F.; BESCHTA, R.L.; CRISAFULLI, C.M.; DELLASALA, D.A.; HUTTO, R.L.; LINDENMAWER D.B.; SWANSON, F.J. 2011. The forgotten stage of forest succession: Early-successional ecosystems on forest sites. *Fron Ecol Environ* 9 117–125.
- TURNER, M.G.; DALE, V.H.; EVERHAM, E.H. 1997. Fires, hurricanes, and volcanoes: Comparing large disturbances. *Bioscience* 47 758-768.