ARQUITECTURA DEL SISTEMA RADICAL EN DOS PROCEDENCIAS DE Pinus canariensis.

José Climent^{1*}, Jesús Alonso² y Luis Gil²

Resumen

La conformación del sistema radical es un aspecto adaptativo esencial en las plantas, al permitir la captación de agua y nutrientes en distintos niveles del perfil edáfico. En especies forestales, la arquitectura radical es además relevante para el cultivo de planta en contenedor y otros aspectos de gestión. Si bien en los pinos predominan los sistemas radicales poco profundos, algunas especies, como el pino canario, han evolucionado en medios xerófitos pero con suelos permeables y reservas hídricas profundas. Con el doble objetivo de estudiar la arquitectura radical en estadios precoces del desarrollo en *Pinus canariensis* y explorar la existencia de variación genética, se llevó a cabo un ensayo destructivo con plantas de dos procedencias de ambientes hídricos contrastados. Las plantas se cultivaron en mini-rizotrones en invernadero. En 115 días, la raíz principal de algunas plantas alcanzó la longitud total del contenedor más profundo (90 cm), mientras que la parte aérea no llegó a 20 cm. La procedencia más xerófita mostró una raíz más pivotante, con mayor inversión de biomasa en la raíz principal. Esta variación adaptativa es acorde con la de otros atributos analizados (como la morfología foliar) y con la ecología de las procedencias.

Palabras clave: pino canario, reparto de biomasa, adaptación, mini-rizotrones, xerofitismo

INTRODUCCIÓN

La arquitectura del sistema radical es un aspecto esencial en la adaptación de las plantas a ambientes con distintas disponibilidades hídricas. En concreto, tanto la profundidad de enraizamiento como la arquitectura radical y el reparto de raíces finas se han mostrado estrechamente relacionadas con las estrategias adaptativas en distintos biomas a nivel global (CANADELL et al. 1996; GLIMSKAR 2000; GUERRERO-CAMPO & FITTER 2001). Mientras algunas especies han desarrollado sistemas pivotantes de gran profundidad, como en el género *Prosopis*, otras plantas xerófitas muestran raíces fasciculadas de poca profundidad. La profundidad y estructura del sistema radical tienen un especial interés en la producción de planta para reforestación, afectando tanto al desarrollo de las plantas como a su estabilidad (SUNDSTROM & KEANE 1999; WATSON & TOMBLESON 2002).

La información existente sobre la arquitectura radical y alometría de la planta completa en especies forestales es aún escasa (DANJON et al. 1999; DANJON et al. 1999; PAZ 2003) y aún lo es más en cuanto a diferencias intraespecíficas. Si bien en los pinos predominan los sistemas radicales poco profundos, de acuerdo con el carácter pionero y colonizador de estas especies. Sin embargo, algunos pinos han evolucionado en medios xerófitos en los que pueden existir reservas hídricas profundas, como es el caso del pino piñonero (*Pinus pinea*), muy bien adaptado a depósitos arenosos gracias a su profunda raíz pivotante. La profundidad de enraizamiento en distintas especies de pino se ha relacionado también con su distinta resistencia al fuego (KEELEY & ZEDLER 1998).

En el caso del pino canario, los suelos volcánicos típicos de gran parte de su área natural son altamente permeables, mientras que otros son mucho más compactos (BLANCO et al. 1989). Estas diferencias, unidas a los extremos contrastes climáticos entre procedencias podrían haber propiciado una selección disruptiva conducente a diferencias ecotípicas en la morfología radical entre zonas geográficas, tal como se ha visto en otros caracteres adaptativos de la especie (datos propios no publicados). Intentando paliar esta laguna de conocimiento, se llevó a cabo un cultivo experimental de pino canario en envases especiales de gran profundidad (mini-rizotrones) en invernadero. Con este ensayo se pretende, por una parte, determinar la morfología aérea y radical en plantas jóvenes de pino canario sin limitación de espacio para su desarrollo radical y, por otra parte, confirmar la posible existencia de diferencias de origen geográfico en las mismas variables.

MATERIAL Y MÉTODOS

¹ CIFOR-INIA. Carretera de la Coruña, km 7. 2004 Madrid.

² ETSI de Montes (UPM). Ciudad Universitaria. 28040 Madrid.

^{*}autor para correspondencia: climent@inia.es

Se emplearon semillas de dos fuentes semilleras reconocidas: Vilaflor (FS-27/01/38/004) e Inagua-Pajonales (FS-27/04/35/003). Ambas procedencias difieren en altitud, precipitación media anual, temperatura media y ETP (Tabla 1). Si bien ambas procedencias son representativas de las facetas más secas del pinar natural canario, la procedencia Pajonales es significativamente más termófila y xerófita que Vilaflor. En especial, el índice de calidad indirecto Gs (área de albura media por hectárea, (CLIMENT et al. 2004)) muestra diferencias más acusadas entre ambas procedencias, reflejando las condiciones edafo-climáticas mucho más limitantes en Pajonales.

Diseño experimental

El ensayo se llevó a cabo íntegramente en invernadero con una duración de 115 días. Se emplearon 20 contenedores de gran profundidad o mini-rizotrones, doce de ellos con 90 cm de altura (rz90) y otros ocho, con 60 cm (rz60). Los contenedores se confeccionaron con una cara plana transparente de 16 cm de ancho y otra opaca de PVC de sección semicircular (Fig. 1). La anchura máxima entre ambas caras era de 4,3 cm, alcanzando un volumen de 7 litros para los rz90 y de 4,2 litros para los rz60. Se colocaron con la cara transparente hacia abajo con una inclinación de 30º respecto a la vertical, para asegurar el crecimiento de la raíz aplicada a dicha cara debido al geotropismo. Esta cara permaneció cubierta con un plástico negro opaco y sólo se destapó para su observación. Se emplearon planchas de poliestireno expandido para evitar el recalentamiento excesivo de las raíces dentro del contenedor. El sustrato fue una mezcla de vermiculita y turba cribada sin fertilizar, en proporción 1:2. Se incorporó un fertilizante sólido de liberación lenta (Osmocote) mezclado con el sustrato a razón de 3 g/l. La humedad del sustrato se controló semanalmente con TDR (% humedad v/v) tomando medidas en la parte superior (0-10 cm) e inferior del contenedor. Los riegos, a capacidad de campo, se realizaron cuando la humedad de la parte superior bajaba del 15 %. Para facilitar la humectación uniforme del contenedor, se incorporó a los 20 días una capa de 1,5 cm de cuarcita machacada. En cada contenedor (rizotrón o alveolo) se colocaron tres semillas pre-germinadas, previamente pesadas para descartar los efectos maternos. A los 20 días se eliminaron dos de las plántulas buscando homogeneizar lo más posible el estado de desarrollo entre contenedores. Con periodicidad semanal se midió la altura y diámetro de la parte aérea y se registró el estado de las raíces en una lámina de acetato, analizándose posteriormente mediante una tableta digitalizadora y el programa Arcview®. Las plantas se extrajeron cuando la raíz principal de alguna de las plantas había alcanzado el fondo del rizotrón, a los 57 días para rz60 y a los 115 días para rz90. Se obtuvieron los componentes de la biomasa (pesos secos en estufa) de las fracciones hojas, tallo, raíz principal y raíces secundarias y terciarias, así como la superficie, número y longitud de hojas mediante un escáner y el programa de análisis de imágenes ScionImage®. Con estos datos se calcularon las fracciones de la biomasa de acículas, tallo y raíces respecto al peso seco total, relación entre biomasa fotosintética y radical, biomasa foliar por unidad de área, relación entre área foliar y biomasa total (LAR), longitudes totales de la raíz principal, secundarias y terciarias y longitud radical específica (relación entre longitud radical y su biomasa).

Como comparación con el cultivo en rizotrones, se cultivaron 12 plantas de los mismos lotes de semillas en alvéolos Forest-pot de 200 cc, habitualmente empleados en reforestación. Se aplicó a estas plantas las mismas condiciones de cultivo y se cosecharon sólo a los 115 días (coincidiendo con los rz90), obteniéndose los mismos parámetros descritos excepto las longitudes radicales.

Análisis de los datos

Las diferencias entre fechas (las dos cosechas) y procedencias se analizaron a partir del modelo lineal $x = \mu + t + p + t$ x $p + \epsilon$; donde x es el valor observado, μ es la media general, t es la desviación debida a la fecha (cosecha), p es el efecto de la procedencia, t x p es la interacción entre fecha y procedencia y ϵ es el error experimental (incluyendo la variación entre plantas de la misma procedencia). Asimismo, el efecto del tipo de contenedor (mini-rizotrón rz90 o alveolo de 200 cc) se evaluó a partir de un modelo semejante, con los factores contenedor, procedencia y su interacción. Se aplicó el procedimiento GLM (general linear model) del software Statgraphics. Para evitar el efecto de deriva ontogénica debido al tamaño de la planta, se compararon los modelos de regresión lineal entre las biomasas totales y las fracciones de biomasa de acículas, tallos y raíz.

RESULTADOS

El crecimiento en longitud de la raíz principal alcanzó casi un centímetro por día en las condiciones de ensayo, alcanzando algunas plantas el fondo del contenedor rz90 a los 115 días. En cambio, las raíces laterales se desarrollaron más lentamente, una media de 6 cm a los 57 días y 8 cm a los

115 días. Sin embargo, la relación entre la longitud total de raíces secundarias y raíz primaria aumentó con el tiempo, pasando de 0.58 a 1.33 entre las dos cosechas. Las diferencias individuales también se acentuaron entre las dos fechas. Todas las variables estudiadas se correlacionaron significativamente entre sí (datos no mostrados). Las únicas correlaciones negativas fueron las de LAR con el resto de las variables

Diferencias entre cosechas, contenedores y procedencias (análisis GLM)

No hubo diferencias entre procedencias en el tamaño ni peso de los piñones ni de los cotiledones, lo que permite descartar los efectos maternos ligados al tamaño del piñón. Mientras que la biomasa total, la biomasa de acículas y el área foliar total no fueron significativamente diferentes entre alvéolos y rizotrones, se encontraron acusadas diferencias en la morfología de las plantas. Especialmente, las plantas cultivadas en rz90 mostraron una proporción de biomasa radical casi 1,5 veces mayor que en alvéolos (0,31 frente a 0,19), mientras que la diferencia de la proporción para la raíz principal resultó aún más acusada, casi el doble en rizotrones que en alvéolos. Consecuentemente, las plantas cultivadas en alvéolos mostraron proporciones de biomasa foliar significativamente mayores.

En general, no se observaron diferencias entre procedencias en la primera cosecha (rz60), mientras que en la segunda se encontraron algunas diferencias significativas. Por esta razón hay una interacción significativa cosecha x procedencia, sin implicar en ningún caso una inversión del ranking entre ambas procedencias. Las principales diferencias se encontraron en R₁MF (fracción de la biomasa de la raíz principal frente a la total), resultando un 33 % mayor en las plantas de Pajonales que en las de Vilaflor y en la relación de área foliar a biomasa total (LAR) mayor en Vilaflor (Fig. 2). En la última cosecha, algunas de las diferencias se mantuvieron en los dos tipos de contenedores, pero siempre fueron más acusadas en los rizotrones rz90. También la longitud radical específica fue significativamente diferente entre ambas procedencias; en ambas disminuyó entre las dos cosechas (reflejando el engrosamiento y suberización de la raíz), pero lo hizo más acusadamente en la procedencia Pajonales. La proporción entre longitud total de raíces y biomasa total fue idéntica para ambas procedencias, mientras que las longitudes totales de las raíces fueron algo superiores para Pajonales (diferencia no significativa).

Comparación de modelos alométricos (regresiones lineales) para plantas en rizotrón

Dadas las escasas diferencias en biomasa total entre ambas procedencias, el análisis alométrico tiende a confirmar los resultados obtenidos mediante análisis de varianza. Si acaso, permiten detectar diferencias significativas en algunas variables que no las mostraron mediante el análisis de varianza.

DISCUSIÓN

Los resultados confirman el destacado desarrollo de la raíz pivotante en el pino canario, probablemente como adaptación a la intensa sequía estacional en los suelos permeables propios de su hábitat natural, tal como se ha sugerido en especies neo-tropicales (PAZ 2003). Esta característica morfológica se une a otros rasgos, como la anatomía foliar, que reflejan el elevado xerofitismo del pino canario (JIMENEZ et al. 2000; ZELLNIG et al. 2001). El gran desarrollo radical puede estar relacionado con la prolongación de la etapa juvenil en esta especie (CLIMENT et al. 2005, enviado) dentro de una estrategia de economía de recursos que no se invierten en la parte aérea. Esta estrategia vital ayuda a explicar la gran capacidad de permanencia del pino canario en condiciones de estrés hídrico severo. Consecuentemente, la procedencia de características ambientales más desfavorables mostró una mayor proporción de biomasa radical, especialmente en la raíz principal. Las raíces de las plántulas de esta procedencia fueron más gruesas, y sustentaron una menor biomasa foliar que las de la procedencia más favorable. Además, las acículas mostraron también un carácter más esclerófilo (mayor masa por unidad de área) en la procedencia de condiciones edafo-climáticas más severas.

Mientras que para la biomasa aérea no se encontraron diferencias entre mini-rizotrones y contenedores convencionales, la proporción entre biomasa aérea y radical casi se duplicó al eliminar la limitación espacial para el desarrollo radical. La limitación de espacio impuesta por los alvéolos enmascara las diferencias entre procedencias en rasgos morfológicos, confirmando la importancia de este factor en ensayos precoces, incluso en un plazo tan breve como el de este experimento. Por otra parte, estos resultados justifican el interés de ensayar contenedores de mayor profundidad para esta especie (no necesariamente de gran volumen), los cuales pueden conducir a un mejor balance morfológico que incremente la supervivencia de las plantas en campo.

Agradecimientos

Este trabajo se llevó a cabo dentro del convenio entre el Cabildo Insular de Tenerife y la Universidad Politécnica de Madrid. Gracias a Pilar Pita y ¿?? Por sus consejos para la preparación y análisis del experimento.

REFERENCIAS

- BLANCO, A.; M. CASTROVIEJO; J.L. FRAILE; J.M. GANDULLO; L.A. MUÑOZ & O. SANCHEZ; 1989. Estudio ecológico del Pino canario. Madrid, ICONA.
- CANADELL, J.; R.B. JACKSON; J.R. EHLERINGER; H.A. MOONEY; O.E. SALA & E.D. SCHULZE; 1996. Maximum rooting depth of vegetation types at the global scale. *Oecologia* 108 (4): 583-595.
- CLIMENT, J.; R. TAPIAS; J.A. PARDOS & L. GIL; 2004. Fire adaptations in the Canary Islands pine (Pinus canariensis). *Plant Ecology* 171: 185-196.
- DANJON, F.; D. BERT; C. GODIN & P. TRICHET; 1999. Structural root architecture of 5-year-old Pinus pinaster measured by 3D digitising and analysed with AMAPmod. *Plant and Soil* 217(1-2): 49-63.
- DANJON, F.; H. SINOQUET; C. GODIN; F. COLIN & M. DREXHAGE; 1999. Characterisation of structural tree root architecture using 3D digitising and AMAPmod software. *Plant and Soil* 211 (2): 241-258.
- GLIMSKAR, A.; 2000. Estimates of root system topology of five plant species grown at steady-state nutrition. *Plant and Soil* 227(1-2): 249-256.
- GUERRERO-CAMPO, J. & A.H. FITTER; 2001. Relationships between root characteristics and seed size in two contrasting floras. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 22(2): 77-85.
- JIMENEZ, S.; G. ZELLNIG; E. STABENTHEINER; J. PETERS; D. MORALES & D. GRILL; 2000. Structure and ultrastructure of Pinus canariensis needles. *Flora* 195(3): 228-235.
- KEELEY, J. & P. ZEDLER; 1998. Life history evolution in pines. *Biogeography of Pinus*. D. M. Richardson (ed.^eds.), Cambridge University Press: 219-242.
- PAZ, H.; 2003. Root/shoot allocation and root architecture in seedlings: Variation among forest sites, microhabitats, and ecological groups. *Biotropica* 35(3): 318-332.
- SUNDSTROM, E. & M. KEANE; 1999. Root architecture, early development and basal sweep in containerized and bare-rooted Douglas fir (Pseudotsuga menziesii). *Plant and Soil* 217(1-2): 65-78
- WATSON, A.J. & J.D. TOMBLESON; 2002. Toppling in juvenile pines: A comparison of the root system characteristics of direct-sown seedlings, and bare-root seedlings and cuttings. *Plant and Soil* 239(2): 187-196.
- ZELLNIG, G.; P. J; M. JIMENEZ; D. MORALES; D. GRILL & A. PERKTOLD; 2001. Three-dimensional reconstruction of the stomatal complex in Pinus canariensis needles using serial sections. *Plant Biology* 4: 70-76.

Tabla 1: Características de las dos procedencias estudiadas (Gs: índice regional de calidad de sitio, basado en el área media de albura por hectárea)

Procedencia	Altitud	P anual (mm)	T ^a media	ETP	Gs
	(m)		(°C)	(mm)	(m^2/ha)
(V) Vilaflor	1750	500	12	600	15.9
(P) Pajonales	1050	350	16	750	6.2

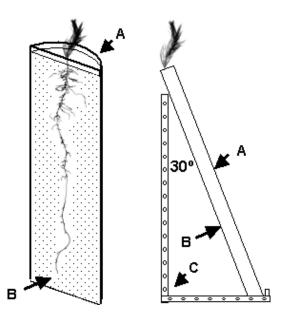


Figura 1: Tipo de mini-rizotrones empleados y su disposición para conseguir el crecimiento de la raíz aplicado a la lámina de metacrilato transparente (B). El contenedor se completa con una parte opaca (A) y un soporte (C).

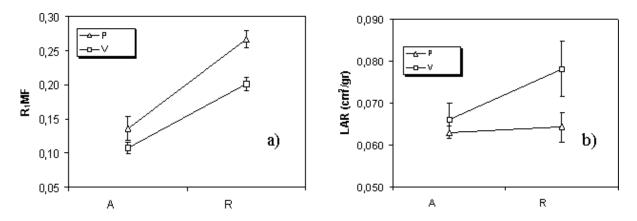


Figura 2: Comparación entre procedencias de *Pinus canariensis* (P: pajonales, V: Vilaflor) para cada tipo de contenedor a los 115 días. A: alvéolos de 200cc; R: rizotrones de 90 cm de profundidad); a) proporción de biomasa de la raíz primaria respecto a la total y b) relación de área foliar respecto a la biomasa total.