

# RESPUESTA ANATÓMICA Y FUNCIONAL DE *QUERCUS PYRENAICA* EN UN MONTE PASADO DE TURNO

Leyre Corcuera Vega, Sergio Sisó Bayona y Eustaquio Gil-Pelegrín

Centro de Investigación y Tecnología Agroalimentaria de Aragón. Departamento de Ciencia Tecnología y Universidad. Gobierno de Aragón. Carretera de Montañana 930. Apartado de correos 727. 50080-ZARAGOZA (España). Correo electrónico: lcorcuera@aragob.es, egilp@aragob.es

## Resumen

Una parte importante de las masas forestales dominadas por distintas especies de fagáceas ha sido aprovechada tradicionalmente en forma de monte bajo y empleada para la obtención de combustible en forma de leña y carbón. En la segunda mitad del siglo XX los cambios socioeconómicos afectaron profundamente a estos ecosistemas forestales. Como consecuencia se propone la aparición de un nuevo tipo de paisaje, el monte bajo envejecido debido a la dilatación del turno de corta. En la década de los ochenta el decaimiento y muerte de grandes extensiones de bosques de quercíneas fueron fenómenos especialmente severos, y más acusados en los montes de baja calidad de estación y en las masas más viejas. Parte del decaimiento general observado en las masas gestionadas en monte bajo podría estar vinculado a la edad de los rebrotes, debido a su mayor predisposición a estreses abióticos como el clima. Para conocer los efectos del cambio del manejo del bosque (dilatación del turno de corta) en su anatomía y funcionamiento se estudió el crecimiento radial y la anatomía del xilema en una especie de poro en anillo. La madera de verano desapareció en el 50% y el 100% de las ramas a partir de los 14 y 22 años de edad, respectivamente. La ausencia de madera de verano tiene dos implicaciones funcionales: el estancamiento del crecimiento debido al reducido incremento del perímetro del anillo anterior y la mayor vulnerabilidad ante situaciones de estrés medioambiental, al no contar con elementos de seguridad frente a la cavitación. En periodos caracterizados por sequías intensas el envejecimiento del monte bajo podría predisponer a su puntiseado, que tiende a mantener un equilibrio entre la superficie foliar transpirante de la copa y la conductividad hidráulica del tronco.

Palabras clave: *Quercus pyrenaica*, Ecología funcional, Monte bajo envejecido

## INTRODUCCIÓN

### Importancia del monte bajo como fuente de combustible

El monte bajo ha sido la fuente de carbón de nuestra civilización. Desde comienzos del Neolítico, cuando el hombre se asienta en el territorio, comienza a gestionar el monte bajo para la obtención de leña y carbón. También existen evidencias

históricas del empleo del carbón vegetal para uso industrial en la edad de Bronce y de Hierro. Documentos romanos manifiestan que la mayoría de los bosques ingleses se encontraban en forma de "coppice" o montes bajos, ya que abastecían al imperio romano de hierro que fundían con el carbón vegetal (URL: [www.ukagriculture.com](http://www.ukagriculture.com)). En resumen, la utilización de carbón vegetal para uso industrial fue muy importante hasta el siglo XIX y

el empleo de leña y carbón vegetal para uso doméstico hasta mediados del s. XX (BARBERO & QUEZEL, 1989). A partir de entonces, los cambios socioculturales y el uso de combustibles fósiles condujeron al abandono del monte bajo (constituido por especies de fagáceas -géneros *Quercus*, *Fagus* y *Castanea*- por su gran capacidad de rebrote). Debido al envejecimiento del monte bajo, constituido en la actualidad por un gran número de pies, se ha propuesto que estamos asistiendo a la génesis de un nuevo paisaje forestal (HUC & DUCREY, 1996, BARBERO et al., 1990).

### El fenómeno de la seca

Paralelamente se puede hablar del decaimiento de grandes extensiones de masas forestales, que aunque data de principios del s. XX fue especialmente intenso en la década de los 80 y 90 (TAINTER et al., 1984). La mayoría de estos episodios coincidieron con un periodo de precipitaciones muy bajas (TAINTER et al., 1990, THOMAS & HARTMANN, 1996) y fue más acusado en los montes de baja calidad de estación y en las masas más viejas (OAK et al., 1988). En 1994 la intensa sequía afectó en España a una gran superficie forestal, observándose una desecación masiva de las copas (PEÑUELAS et al., 2001). La cuestión que se planteó entonces fue hasta qué punto el abandono del monte bajo había repercutido en este fenómeno de la seca, lo que se estudió a través de la anatomía y el funcionamiento del xilema.

### Estructura del xilema

El xilema está constituido por vasos (células muertas, huecas, que han perdido las paredes terminales y constituidas por los elementos de los vasos) que se conectan entre sí a través de las punteaduras. El flujo de savia se realiza de forma longitudinal, a través de los elementos de los vasos y las punteaduras, y transversal, a través de las punteaduras. En la madera de poro en anillo se observan dos tipos de madera a lo largo del año. La madera de primavera, con vasos grandes que contribuyen a la mayor parte del flujo de savia (alrededor del 95% en *Q. pyrenaica*), y la madera de verano, con vasos pequeños que aportan a una parte muy pequeña de la conductividad hidráulica pero que son menos vulnerables a la cavitación por congelación o estrés hídrico.

### Cavitación por congelación

Cuando la temperatura desciende por debajo de 0°C la savia se congela en el xilema y el aire contenido sale de la disolución formando burbujas. El diámetro de las burbujas que se pueden formar dentro del vaso es más grande cuanto mayor es el diámetro del vaso. Si la temperatura sube por encima de cero, la savia se descongela y las burbujas se disuelven. Las burbujas pequeñas tardan menos en disolverse que las grandes. Por esta razón, cuando el potencial hídrico en el xilema vuelve a ser negativo pueden quedar algunas burbujas sin disolverse. Si la tensión en el xilema se hace crítica provoca la expansión de la burbuja y el vaso se llena de aire y deja de ser funcional para la conducción de savia a la copa. Cuanto mayor sea la tensión en el xilema más fácilmente se expanden las burbujas, por eso se ha propuesto que la combinación de heladas asociadas a periodos de sequía como causa de la desecación masiva de copas en robles deciduos de Europa y Norteamérica (THOMAS et al., 2002).

### Primera hipótesis

«La capacidad conductora de un anillo en *Quercus pyrenaica* es dependiente del perímetro del año anterior. Este perímetro será mayor cuanto más alta sea la producción de madera de verano»

Los vasos de la madera de primavera se disponen en una formación apretada rodeando el límite de la madera de verano del año anterior con un aspecto de “collar de perlas”. Debido a esta disposición, el número de vasos de primavera del año en curso depende del perímetro, y por tanto, de la anchura del anillo del año anterior. La anchura del anillo del año anterior depende fundamentalmente de la anchura de la madera de verano, ya que la anchura de la madera de primavera es bastante constante al estar formada por una o dos series de vasos. Sin embargo, la madera de verano es muy costosa para el árbol en términos energéticos por la gran cantidad de elementos estructurales que contiene.

A medida que el árbol crece aumenta la copa ya que aumenta el perímetro del anillo, el número de vasos de primavera y el flujo de savia a la copa. Si no se produce madera de verano, el perímetro del anillo del año en curso no aumenta con respecto al del año anterior ni tampoco el número

ro de vasos de primavera y se produce un estancamiento en el crecimiento. Este estancamiento en el crecimiento secundario puede conducir al puntisecado de la copa en años secos por la cavitación de los vasos grandes de la madera de primavera. El puntisecado permite mantener el equilibrio entre la superficie foliar transpirante y la conductividad hidráulica del tronco.

### Segunda hipótesis

«Los vasos de mayor diámetro en *Quercus pyrenaica* son más vulnerables a la embolia por tensión hídrica»

La tensión superficial existente en los poros de la membrana de las punteaduras evita el paso de aire de un conducto a otro. A medida que aumenta la tensión en el xilema, en la interfase gas/líquido se forma un menisco que disminuye de radio hasta que se iguala al radio de la punteadura. En ese momento se forma la burbuja, que al expandirse rompe la cohesión de la columna de agua, la cual se retrae y deja el vaso lleno de aire. Cada vez que cavita un vaso disminuye la capacidad de conducción de savia a la copa. Para mantener el mismo flujo de savia hacia la copa la planta debe aumentar el gradiente de potencial hídrico, es decir, disminuye el potencial hídrico en el xilema y por lo tanto aumenta la tensión en el mismo. Esto se traduce en una mayor probabilidad de que se produzca otro fenómeno de cavitación en otro punto del xilema, lo que puede conducir a la “embolia en cascada”, es decir, la cavitación rápida y sucesiva de todos los vasos del xilema y el colapso de la conducción hidráulica del tronco que provoca el marchitamiento de toda la copa.

### Tercera hipótesis

«El resalveo afecta positivamente al crecimiento secundario de los brotes, reactivando su capacidad hidráulica»

## MATERIAL Y METODOS

Para el estudio de la resistencia a la embolia por estrés hídrico en los vasos de *Q. pyrenaica* se empleó un dispositivo especial para la presurización de ramas adultas. El método empleado se basa en el hecho de que la tensión máxima de

embolia (-MPa) puede ser emulada mediante la génesis de una diferencia de presión positiva (MPa) de la misma magnitud (COCHARD et al., 1992). Se seleccionaron los brotes de seis años de edad en cada una de las ramas presurizadas. Estos segmentos eran separados del resto realizando cortes con tijera de podar bajo agua filtrada (TYREE et al., 1993). Tras la obtención del segmento deseado (en torno a los 70 mm de longitud final), éste era sometido a una perfusión a baja presión (<5 kPa) con una disolución de safranina en agua (0,5% p/v) que fue filtrada a través de filtros de 0,22 micras antes de su empleo (SPERRY et al., 1988). Los brotes eran profundidos durante un tiempo mínimo de 12 horas. Tras la perfusión se hicieron cortes micrométricos (<40 micras) de la rama, obteniéndose así preparaciones permanentes montadas en bálsamo de Canadá. Las preparaciones fueron fotografiadas mediante película de diapositiva. El escaneado posterior de estas imágenes permitió su montaje (Canon Photostitch, 3.1.3.11) y tratamiento (Adobe-Photoshop 4.0). De este último proceso se derivó el porcentaje de vasos funcionales (teñidos) y no funcionales en cada rama. Tras realizar esta operación a las diferentes presiones pudo obtenerse la curva de resistencia a la embolia de los vasos de *Q. pyrenaica*.

Para datar cuando se produjo el puntisecado de la masa se observó la secuencia de anillos hasta llegar a la zona de cicatrización. Las muestras para el estudio de la anatomía se cortaron transversalmente usando un microtomo de congelación (Anglia Scientific AS200, UK). Las secciones de 15-30 µm de espesor se tiñeron con safranina y verde rápido, se deshidrataron con etanol al 96 % y se montaron en preparaciones permanentes con bálsamo de Canadá. Posteriormente se analizaron con un microscopio (Olympus BH-2) equipado con un adaptador de cámara (Olympus OM-Mount) y una cámara fotográfica (Olympus OM101). Todas las muestras se sincronizaron visualmente sin detectarse anillos ausentes.

El estudio de la serie de crecimiento secundario en brotes pasados de turno procedentes de montes bajos de melojo se realizó a partir de la obtención de cilindros de madera (cores) mediante barrena Pressler a la altura de pecho

(SCHWEINGRUBER, 1996). Los ejemplares muestreados procedían de matas resalveadas (faja auxiliar) y no resalveadas (control). Se obtuvieron 16 *cores* de otros tantos brotes para ambas submuestras. Los *cores* se prepararon para su observación mediante “cepillado” en sentido perpendicular a la fibra. Esta operación se realizó con la ayuda de un microtomo de deslizamiento provisto de pletina de congelación (Anglia Scientific AS200, UK). La observación de los brotes se realizó mediante estereomicroscopio (Olympus SZ-CTV) dotado de sistema de captación de imagen digital (JVC RGB TK-1070E). Las instantáneas así obtenidas se procesaron hasta completar toda la longitud de la serie mediante un programa de tratamiento de imágenes (Canon Photostitch, 3.1.3.11). La anchura del anillo de primavera y la del anillo de verano se obtuvieron a partir de la imagen reconstruida para cada cilindro.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Se confirmó la gran vulnerabilidad a la cavitación de los vasos de la madera de primavera. Estos cavitaron a potenciales hídricos relativamente bajos, entre 2,5 y 3,5 Mpa, y además, en un rango muy estrecho de potenciales, lo que implica una rápida embolia del sistema conductor que no permite restablecer el equilibrio con la superficie foliar transpirante. Sin embargo, los vasos de la madera de verano tuvieron un margen mucho más amplio de cavitación (hasta 6 Mpa).

La ausencia de madera de verano comenzó a reflejarse a partir de los 8 años de edad, aumentando progresivamente a partir de los 14 años (turno de corta tradicional en esa estación). De hecho, a los 22 años ya aparecían porcentajes del 100% de los individuos sin madera de verano. La ausencia de madera de verano tiene dos implicaciones funcionales: (i) el estancamiento del crecimiento debido al reducido incremento del perímetro del anillo anterior, y (ii) la mayor vulnerabilidad ante situaciones de estrés medioambiental al no contar con elementos de seguridad frente a la cavitación. El estancamiento en la producción de biomasa con la edad de *Q. pyrenaica* ha sido observado previamente por

ALLUÉ Y SAN MIGUEL (1991). La disminución del vigor del árbol debido a la edad podría ser un factor de predisposición al decaimiento en años secos. Los años secos resultan especialmente críticos en este tipo de anatomía -madera de poro en anillo con ausencia de madera de verano-, como lo demuestra el puntisecado de los individuos en el año 1994, que fue el año más seco de la última década. En las muestras de los cortes transversales del xilema se observó como el anillo del año 1994 es el último anillo en el que la zona viva y muerta del xilema coinciden, y por tanto, el año en el que tuvo lugar el puntisecado. El manejo adecuado del monte bajo mediante medidas selvícolas como las claras, que reducen la competencia intraespecífica, y la disminución del turno de corta, que permite una mayor y más rápida recuperación en robles más jóvenes y vigorosos, lograría amortiguar la susceptibilidad al decaimiento de estas masas (STARKEY & OAK, 1988).

Los factores que afectan a la producción de madera de verano (por ej. vigor del árbol, disponibilidad de agua en el suelo y densidad) afectarán a la capacidad conductora del tronco (sostenida fundamentalmente por los vasos grandes de primavera pero muy dependiente de la seguridad frente a la cavitación que aportan los vasos pequeños de verano) y al crecimiento del árbol. En masas de monte bajo pasadas de turno, el tratamiento de resalveo realizado en las fajas auxiliares reactivó el crecimiento secundario de forma evidente.

## BIBLIOGRAFIA

- ALLUÉ, M. Y SAN MIGUEL, A.; 1991. Estructura, evolución y producción de talleres de *Quercus pyrenaica* Willd. en el centro de España. *Inv. Agrar.; Sist. Rec. For.* 0: 35–48.
- BARBERO, M. & QUÉZEL, P.; 1989. Structures, architectures forestières à sclérophylles et prévention des incendies. *Bulletin d'Ecologie* 2: 7–14.
- BARBERO, M.; BONIN, G.; LOISEL, R. & QUÉZEL, P.; 1990. Changes and disturbances of forest ecosystems caused by human activities in the western part of the mediterranean basin. *Vegetatio* 87: 151–173.

- COCHARD, H.; CRUIZIAT, P. & TYREE, M.T.; 1992. Use of pressures to establish vulnerability curves. *Plant Physiol.* 100: 205-209.
- HUC, R. & DUCREY, M.; 1996. Ecophysiological response to thinning in a *Quercus ilex* L. coppice stand. 1996. *Ann. Inst. Sperim. Selvic. Arezzo* 27: 39-45.
- OAK, S.W.; STARKEY, D.A. & DABNEY, J.M.; 1988. Oak decline alters habitat in Southern upland forests. *Proc. Ann. Conf. SEAFWA* 42: 491-501.
- PEÑUELAS, J.; LLORET, F. & MONTOYA, R.; 2001. Severe drought effects on Mediterranean woody flora. *For. Sci.* 47: 214-218.
- SCHWEINGRUBER, F.H.; 1996. *Tree rings and environment. Dendroecology.* WSL-Haupt. Birmensdorf, Bern.
- SPERRY, J.S. & TYREE, M.T.; 1988. Mechanism of water stress-induced xylem embolism. *Plant. Physiol.* 88: 581-587.
- STARKEY, D.A. & OAK, S.W.; 1988. Silvicultural implications of factors associated with oak decline in southern upland hardwoods. *En: 5th Biennial Southern Silvicultural Research Conference.* Memphis, TN.
- TAINTER, F.H.; FRAEDRICH, S.W. & BENSON, J.D.; 1984. The effect of climate on growth, decline, and death of northern red oaks in the western North Carolina Nantahala Mountains. *Castanea* 49: 127-137.
- TAINTER, F.H.; RETZLAFF, W.A., STARKEY, D.A. & OAK, S.W.; 1990. Decline of radial growth in red oaks is associated with short-term changes in climate. *Eur. J. For. Path.* 20: 95-102.
- THOMAS, F.M. & HARTMANN G.; 1996. Soil and tree water relations in mature oak stands of northern Germany differing in the degree of decline. *Ann. Sci. For.* 53: 697-720.
- THOMAS, F.M.; BLANK, R. & HARTMANN, G.; 2002. Abiotic and biotic factors and their interactions as causes of oak decline in Central Europe. *For. Path.* 32: 277-307.
- TYREE, M. T.; SINCLAIR, B.; LU, P. & GRANIER, A.; 1993. Whole shoot hydraulic resistance in *Quercus* species measured with a new high-pressure flowmeter. *Ann. Sci. For.* 50: 417-423.