

TASAS DE FOTOSÍNTESIS EN PLÁNTULAS DE ALCORNOQUE Y ROBLE EN DISTINTOS MICROSITIOS DENTRO DEL SOTOBOSQUE

José Luis Quero / Teodoro Marañón / Rafael Villar

Area de Ecología, Universidad de Córdoba

Dpto. Biología Animal y Ecología, Facultad de Ciencias, Universidad de Granada
IRNA, CSIC

RESUMEN

La mayoría de las repoblaciones forestales se realizan en zonas con poca cobertura vegetal, y, cuando la hay, normalmente se elimina para facilitar las labores de repoblación y para eliminar la competencia por otras plantas. Sin embargo, en algunos estudios se ha comprobado el efecto beneficioso de una cubierta vegetal sobre el crecimiento y supervivencia de las plántulas. Estos efectos podrían venir determinados por diferencias en la tasa de fotosíntesis y en la eficiencia del uso del agua (cociente entre tasa de fotosíntesis y tasa de transpiración). Por ello, hemos estudiado las tasas de fotosíntesis y transpiración y la eficiencia en el uso del agua para dos especies que se distribuyen en el Parque Natural Los Alcornocales: el alcornoque (*Q. suber*) y el roble melojo (*Q. pyrenaica*) en tres condiciones distintas: en zonas descubiertas, en zonas bajo cubierta arbórea y en zonas con cubierta densa de bosque. Las intensidades luminosas para las tres zonas fueron muy distintas entre sí, siendo, como cabía esperar, altas en los sitios abiertos, intermedias en los sitios con cubierta arbórea y muy bajas en los de zonas con cubierta de bosque. La respuesta de la tasa de fotosíntesis a la luz fue muy similar para las dos especies y tratamientos, aunque se encontraron diferencias significativas en el punto de compensación a la luz (la luz necesaria para que la ganancia de carbono por fotosíntesis equilibren las pérdidas por respiración). El punto de compensación disminuyó desde los microsítios abiertos a los que estaban bajo cubierta densa de bosque. La respuesta de la fotosíntesis a la luz muestra que para las dos especies una radiación mayor de $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{seg}^{-1}$ determina un descenso en la tasa de fotosíntesis (por fotoinhibición), por lo que en las zonas abiertas, este fenómeno se puede producir mucho más a menudo, determinando una menor ganancia de carbono para esas plantas. La ganancia de carbono diaria fue similar entre las plantas de los microsítios abiertos y con cubierta arbórea, y muy pequeña para las plantas de los microsítios de bosque cerrado, debido a la escasa luz que reciben. La eficiencia en el uso del agua nos muestra que las plantas en los microsítios con cubierta arbórea son las más eficientes, esto junto al hecho de que tienen una ganancia de carbono alta, nos sugiere que son los microsítios mejores para la regeneración de las plántulas de estas dos especies.

Palabras clave: *Quercus suber*, *Q. pyrenaica*, respuesta a la luz, fotosíntesis, ecofisiología.

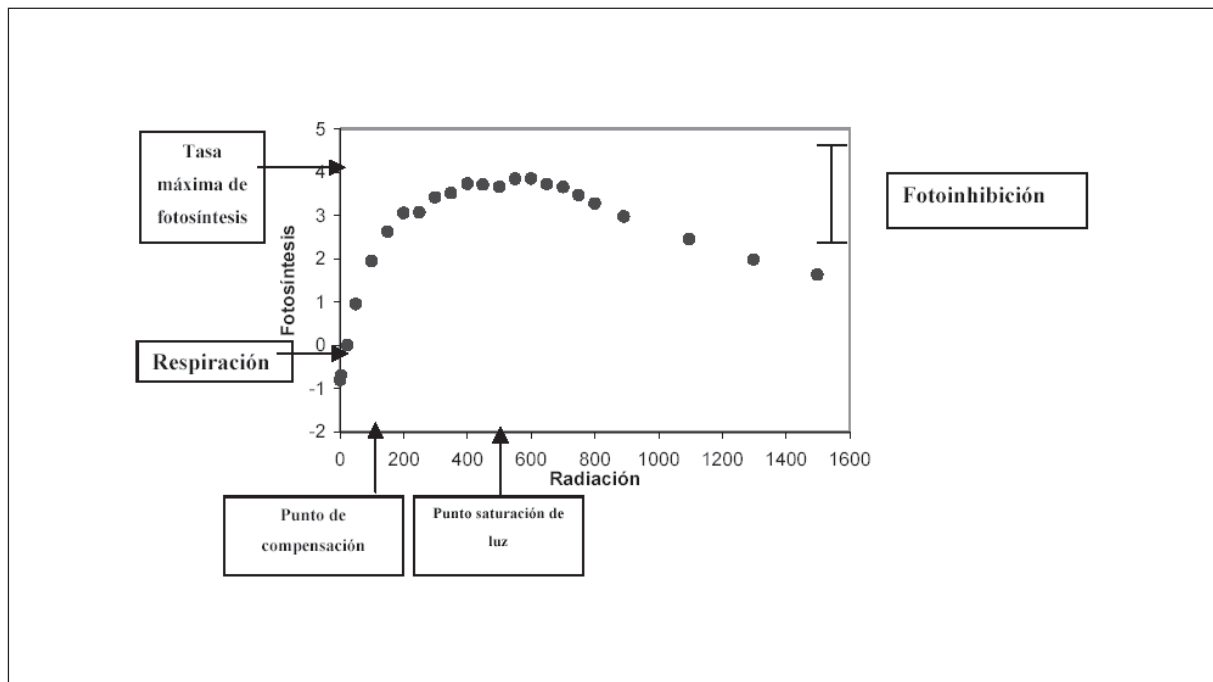


Figura 1. Respuesta de la tasa de fotosíntesis neta (mmoles CO₂ m⁻² s⁻¹) con la radiación (mmoles de fotones m⁻² s⁻¹) y los parámetros que se obtienen de esta respuesta que nos informan del estado de la planta.

INTRODUCCIÓN

La heterogeneidad ambiental es un elemento clave en la regeneración de la vegetación (Harrington, 1999), sin embargo este hecho ha pasado inadvertido en los planes de restauración, ya que la mayoría de las repoblaciones forestales se acometen con un manejo previo, eliminando la cobertura vegetal, con el fin de facilitar las labores de repoblación y suprimir la competencia por otras plantas, aunque esto traiga como consecuencia una superficie homogénea de repoblación, lo que ha originado importantes fracasos (Chaparro y Esteve, 1996). Por el contrario, en algunos estudios realizados en el ambiente mediterráneo se ha comprobado el efecto beneficioso de la cobertura vegetal sobre el crecimiento y la supervivencia de las especies (Castro *et al.*, 2002). Este ventajoso efecto puede venir determinado por diferencias en la tasa de fotosíntesis y en la eficiencia en el uso del agua, definida como el cociente entre la tasa de fotosíntesis y la tasa de transpiración. La tasa de fotosíntesis depende básicamente de las condiciones de temperatura y luz (Lambers *et al.*, 1998). Así por ejemplo, ambientes con alta radiación y temperatura, propios de zonas mediterráneas desprovistas de vegetación, pueden provocar una reducción en la eficiencia de la conversión fotoquímica de luz en biomasa, fenómeno conocido como fotoinhibición (Valladares, 2001a). Por ello, en este trabajo hemos estudiado las tasas de fotosíntesis, transpiración y eficiencia en el uso del agua, de dos especies de *Quercus* (*Q. suber* y *Q. pyrenaica*) que se distribuyen en el Parque Natural Los Alcornocales, en distintos ambientes lumínicos. Este estudio puede aportar información sobre el ambiente más adecuado para las plántulas, de cara a futuros planes de restauración del bosque mediterráneo.



Figura 2. Detalle de la cámara del IRGA (siglas en inglés de "infrared gas analyzer") donde se introduce la hoja para detectar el intercambio gaseoso de CO_2 y H_2O (Foto, T. Marañón).

LA FOTOSÍNTESIS Y LA TRANSPIRACIÓN SON DOS PROCESOS INSEPARABLES

La cantidad de CO_2 asimilada por la hoja por unidad de tiempo y superficie de hoja se define como la tasa de fotosíntesis, mientras que la cantidad de vapor de agua que la planta libera al medio por unidad de tiempo y superficie de hoja es la tasa de transpiración. Tanto la entrada de CO_2 como la salida de agua se produce a través de los estomas. Se podría decir que la pérdida de agua es una consecuencia irremediable ligada a la necesidad de captar CO_2 (Yu *et al.*, 2001). Si la planta sufre estrés hídrico podría cerrar los estomas pero tendría la consecuencia negativa de no captar CO_2 y por tanto no fijar la energía luminosa. Por ello, las plantas tienden a equilibrar ambos procesos y a optimizar la ganancia de carbono con la menor pérdida de agua posible. Para tener una idea de cómo es este equilibrio se calcula la eficiencia en el uso del agua que se define como el cociente entre la tasa de fotosíntesis y la tasa de transpiración, de forma que nos da la cantidad de agua perdida por los estomas en relación al carbono asimilado. Cuanto mayor sea ese cociente, más eficientes serán las hojas en el uso del agua y perderán menos agua por carbono asimilado, lo cual podría ser una ventaja en hábitats donde el agua es un recurso escaso, como ocurre en los bosques mediterráneos durante varios meses al año.

Uno de los recursos que más condiciona la tasa de fotosíntesis es la radiación. La respuesta de la tasa de fotosíntesis a la luz depende en muchos casos de la especie en cuestión y de la zona o micrositio en la que se encuentre ya que la hoja se aclimata a esas condiciones particulares y cambia sus características morfológicas y fisiológicas (Valladares, 2001b). Para conocer la respuesta de la fotosíntesis a la luz, se somete la hoja a diferentes niveles de luz mediante una fuente de luz artificial y se analizan diversos parámetros (figura 1):

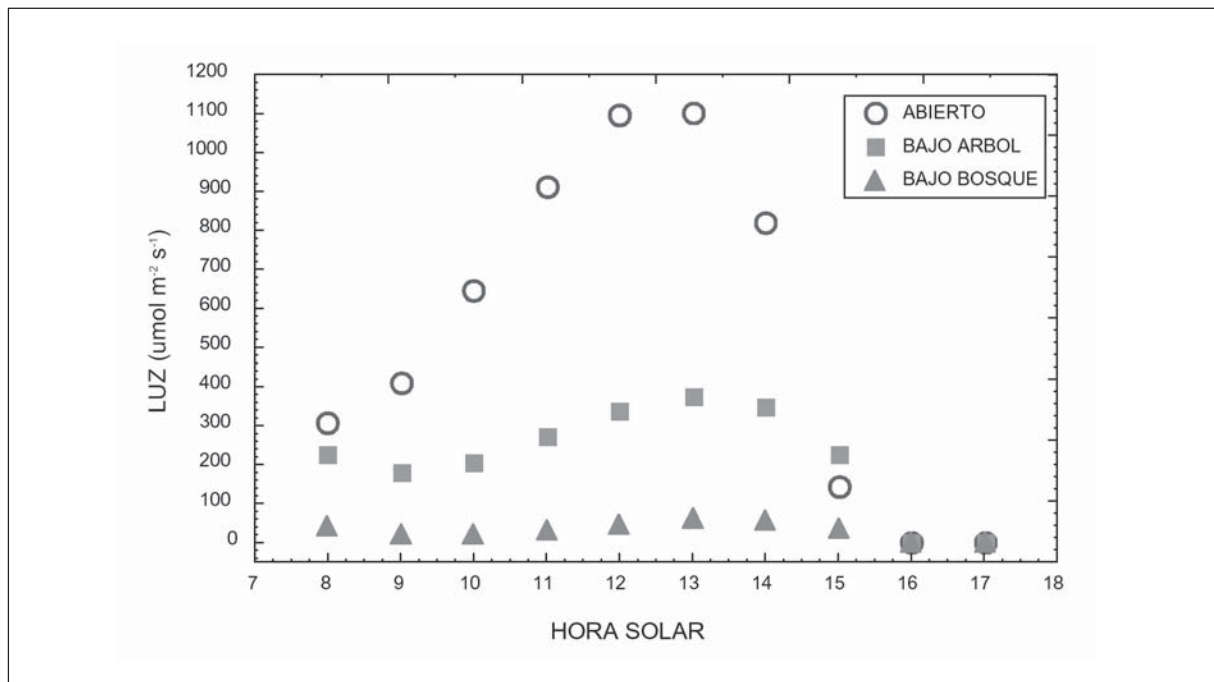


Figura 3. Radiación fotosintéticamente activa (PAR) durante un día sin nubes de marzo 2002, en los tres micrositios estudiados: ○, zonas descubiertas; ■, zonas con cobertura arbórea; ▲, zonas con cobertura arbórea y arbustiva (bajo bosque).

- la fotosíntesis máxima
- el punto de compensación a la luz, que es la cantidad de luz necesaria para equilibrar las pérdidas de carbono por respiración con las ganancias de carbono por fotosíntesis
- la tasa de respiración en oscuridad
- el punto de saturación a la luz, que es la radiación por encima de la cual la hoja no aumenta su tasa de fotosíntesis
- la fotoinhibición, que es el proceso por el cual se produce un descenso de la tasa de fotosíntesis con alta radiación

Este conjunto de parámetros nos permitirá conocer cuál es el microhábitat más adecuado para el éxito de las especies que estudiamos en un contexto de regeneración del bosque.

MATERIAL Y MÉTODOS

El estudio se llevó a cabo en una repoblación experimental realizada en el Parque Natural Los Alcornocales (Cádiz-Málaga) en diciembre de 2001. Las especies utilizadas fueron *Quercus suber* L. y *Quercus pyrenaica* Willd., que tienen estrategias perennifolia y caducifolia respectivamente. La zona presenta un clima influenciado por la proximidad de la costa, situado en el piso termomediterráneo, ombroclima húmedo y cuya precipitación alcanza los 1000-1500 mm y la temperatura oscila entre 2° y 36 °C.

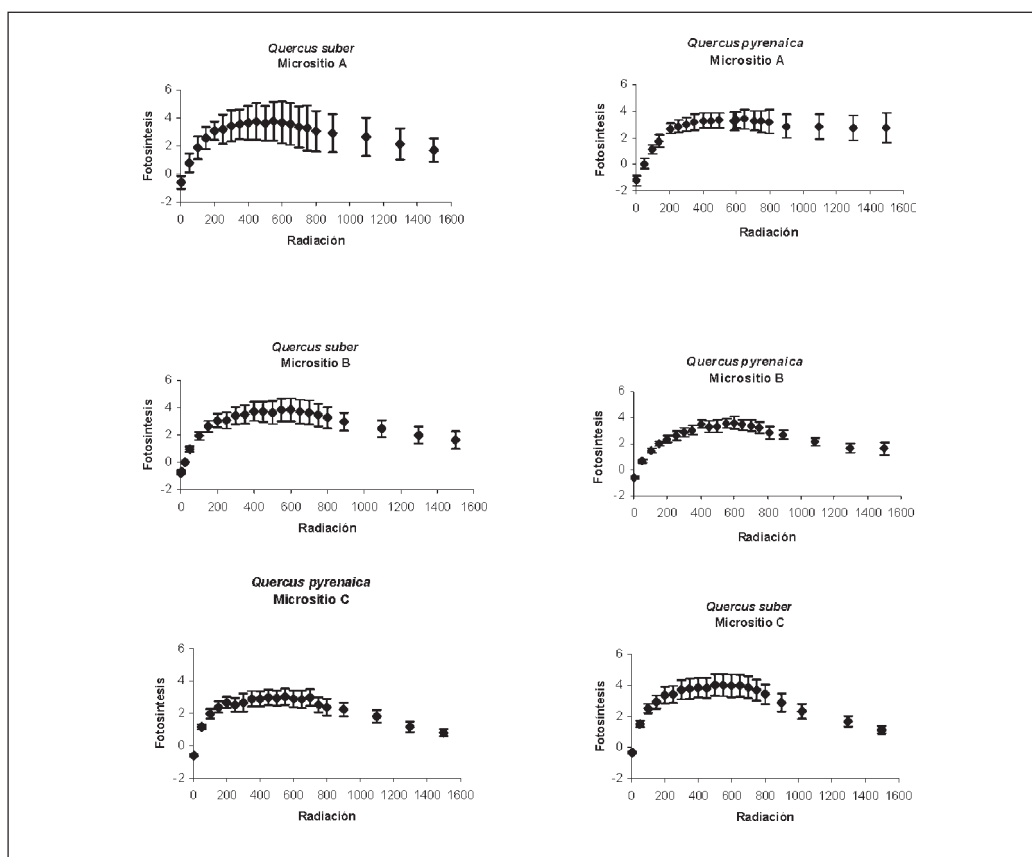


Figura 4. Evolución de la tasa de fotosíntesis ($\mu\text{moles de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) con la radiación ($\mu\text{moles de fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) en plántulas de alcornoque (*Q. suber*) y roble melojo (*Q. pyrenaica*), en los tres tipos de micrositios estudiados: A, zonas descubiertas; B, zonas con cobertura arbórea; C, zonas con cobertura arbórea y arbustiva (bajo bosque).

Se eligió una parcela de exclusión de grandes herbívoros, cerca de La Sauceda (UTM 30S 269433 4046107). En la parcela se escogieron tres tipos de micrositios según la cobertura vegetal: A, zonas abiertas sin cobertura; B, zonas con cobertura arbórea y C, zonas bajo bosque (con cobertura arbórea y arbustiva). Para cada micrositio se seleccionaron seis zonas donde se transplantaron plántulas de una savia procedentes de vivero y además se sembraron bellotas de las dos especies. Se llevaron a cabo medidas de radiación incidente en los diferentes micrositios con un medidor de transmisión que integra varios sensores de radiación fotosintéticamente activa (PAR, siglas en inglés) (400-700 nm) (EMS7 *Transmission meter*, PP-system). Los datos que se presentan son de un día claro correspondiente al 26 de marzo 2002.

A finales de mayo de 2002, se midieron las tasas de fotosíntesis de un grupo de seis plántulas de cada especie, tomadas al azar, dentro de cada micrositio. De cada plántula, se seleccionaba una hoja representativa. Estas medidas se realizaron con un aparato denominado IRGA (siglas en inglés de "*infrared gas analyzer*") (Ciras-2, PP-System) que consta de una cámara en la que se encierra a la hoja y donde se cuantifica el intercambio gaseoso que realiza la hoja con el medio (figura 2).

En las gráficas se muestran los valores medios de las variables y las barras del error estándar.

Con los datos de la respuesta de la tasa de fotosíntesis con la radiación para cada especie y micrositio (figura 1) se calculó la ganancia de carbono diaria. Para ello se calculó la tasa de fotosíntesis durante cada hora (según la intensidad luminosa a esa hora y la respuesta de la tasa de fotosíntesis con la radiación). Con estos datos se determinó una función (ganancia de carbono) respecto a la hora del día y se determinó la integral de esta función durante todo el día, resultando en la ganancia de carbono diaria (mmoles de CO₂ asimilados durante todo el día por m² de hoja). De la misma forma se calculó la pérdida de agua diaria, utilizando la respuesta de la transpiración con la radiación para cada especie y micrositio. La integral se calculó con el programa gratuito "Funciones para Windows" de Jordi Lagares i Roset (www.lagares.org).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

La evolución de la radiación PAR ($\mu\text{moles de fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) a lo largo del día fue muy diferente entre los tipos de micrositios (figura 3). Como era de esperar, las zonas A (abiertas y desprovistas de vegetación) presentaron una radiación mayor que las zonas B (bajo árbol) y éstas últimas presentaron mayor radiación que las zonas C (bajo bosque denso). Los valores máximos se encuentran al mediodía. Los valores medios de luz al mediodía (\pm error estándar) fueron: 993 ± 176 mmoles de fotones $\text{m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para las zonas abiertas; 306 ± 120 mmoles de fotones $\text{m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para las zonas bajo árbol; y 49 ± 26 $\mu\text{moles de fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para las zonas en el interior del bosque denso. Los porcentajes de radiación con respecto a las zonas abiertas fueron de un 31% para las zonas bajo árbol y de 5% para las zonas bajo bosque.

Las respuestas de las tasas de fotosíntesis con la luz, para las dos especies y en los distintos tipos de micrositios fueron muy similares entre sí (figura 4). En general, se observa un incremento de la fotosíntesis muy lineal a bajas intensidades luminosas (de 10 a 200 $\mu\text{moles de fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) para luego llegar a una asíntota entre 400 y 600 $\mu\text{moles de fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, niveles de luz en los que se producen las tasas de fotosíntesis máximas. A partir de 600 $\mu\text{moles de fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ se produce por lo general un descenso en la tasa de fotosíntesis por fotoinhibición (figura 4). Este patrón es el que normalmente se encuentra en todas las especies; en lo que difieren las especies y/o los tratamientos es en los valores de los distintos parámetros de esa curva: la tasa de fotosíntesis máxima, el punto de compensación a la luz y el porcentaje de fotoinhibición a altas radiaciones.

Si estudiamos con detalle la tasa de fotosíntesis máxima, observamos que no hay diferencias significativas entre especies ni entre micrositios (la significación del ANOVA fue de $P=0.45$; figura 5 A). Aunque los valores medios para el alcornoque ($4,1 \pm 0,4 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) fueron algo mayores que para el roble ($3,6 \pm 0,30 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), existe una gran variación en la tasa de fotosíntesis máxima, tanto para una especie, como para un micrositio concreto, de modo que las diferencias no son estadísticamente significativas. El coeficiente de variación fue de un 42% para el alcornoque y de un 33% para el roble. En cuanto al punto de compensación de luz, las diferencias fueron significativas entre especies y micrositios ($P<0,05$; figura 5 B). El roble mostró valores de punto de compensación mayores que los de alcornoque (31 ± 5 frente a 19 ± 2 $\mu\text{moles de fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Por lo general, el punto de compensación fue menor en las zonas con cobertura arbórea y arbustiva, como era de esperar, teniendo en cuenta que las plantas de estos micrositios están aclimatadas a una menor radiación (Valladares *et al.*, 2000).

Se han observado algunas tendencias en la fotoinhibición entre especies y tratamientos (figura 6 A). Para el alcornoque no se observan diferencias (estadísticamente significativas) entre micrositios, siendo los valores medios de $64 \pm 5\%$. En cambio, para el roble se observa la tendencia de un aumento de fotoinhibición desde los micrositios abiertos (A, $40 \pm 17\%$), a los micrositios bajo cobertura arbórea (B, $60 \pm 8\%$), siendo máxima para las plátulas en el interior del bosque denso (C, $76 \pm 5\%$) (figura 6 A).

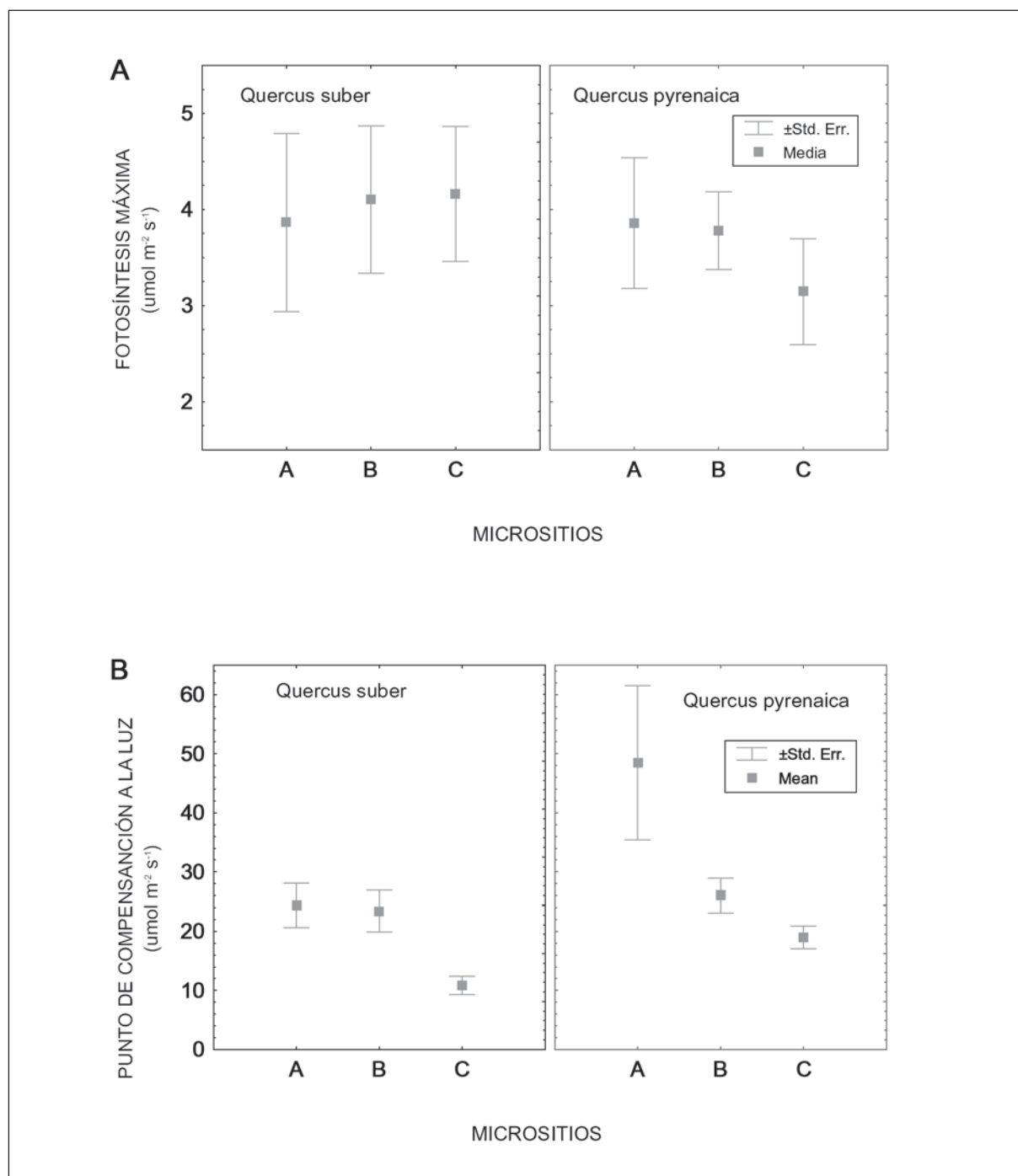


Figura 5. Fotosíntesis máxima (A) ($\mu\text{moles CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) y punto de compensación a la luz (B) ($\mu\text{moles de fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) en hojas de *Q. suber* y *Q. pyrenaica* en los distintos microsítios estudiados: A, zonas descubiertas; B, zonas con cobertura arbórea; C, zonas con cobertura arbórea y arbustiva.

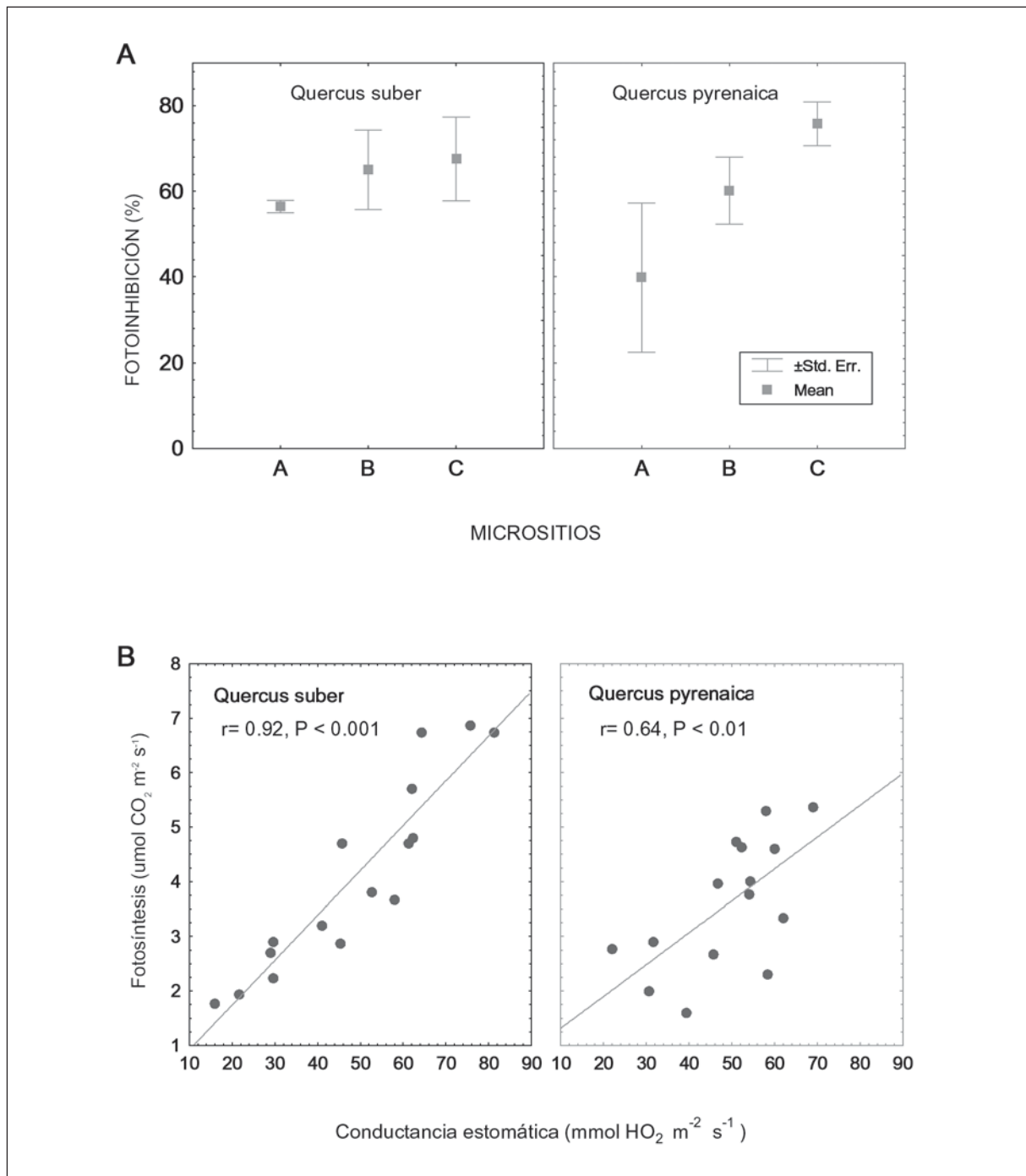


Figura 6. Porcentaje de fotoinhibición (A) en hojas de *Q. suber* y *Q. pyrenaica* en los distintos microsítios estudiados: A, zonas descubiertas; B, zonas con cobertura arbórea; C, zonas con cobertura arbórea y arbustiva. (B) Relación entre la tasa de fotosíntesis ($\mu\text{moles CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) y la conductancia estomática ($\text{mmoles HO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$).

La fotoinhibición es un proceso que implica una reducción en la ganancia de carbono (Werner *et al.*, 2001) y puede ser resultado del cierre de estomas al producirse un aumento de la temperatura de la hoja con la alta radiación. Este mecanismo puede ser beneficioso para la planta, a pesar de que supone una pérdida potencial de carbono, si consigue reducir la pérdida de agua por la hoja, ya que el agua es el recurso más limitante durante el verano mediterráneo.

Por otro lado, las tasas de fotosíntesis estuvieron muy correlacionadas con el grado de apertura de los estomas (conductancia estomática), apoyando la hipótesis que la fotoinhibición es debida al cierre estomático. La correlación entre fotosíntesis y conductancia estomática fue significativa para las dos especies ($P < 0,05$), pero mucho más fuerte para el alcornoque (figura 6 B).

Los cálculos de ganancia de carbono diaria por medio de fotosíntesis fueron similares para las dos especies, pero muy diferentes entre microsítios (figura 7 A). Los valores más bajos los presentan los microsítios C (bajo bosque) debido a que la radiación que llega a estos microsítios es muy baja (en torno a los $50 \mu\text{moles de fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$). En estas condiciones las plantas tienen limitado su crecimiento por falta de luz. Es de destacar que a pesar de que los microsítios B (bajo cubierta arbórea) tienen una radiación PAR mucho menor que los microsítios A (abierto), la ganancia de carbono diaria es similar o incluso mayor (para el caso del alcornoque). Esto puede ser debido a que los microsítios bajo cobertura arbórea no suelen sufrir radiaciones altas que den lugar a efectos de fotoinhibición, por tanto la ganancia neta de carbono es igual o mayor que los microsítios abiertos.

Con respecto a la pérdida de agua diaria (figura 7 B), podemos observar cómo las diferencias entre especies son pequeñas, pero entre microsítios son más claras. Por lo general, la pérdida de agua se hace menor desde los microsítios abiertos (A) a los más sombreados (C), aunque la disminución es menor que la observada para la ganancia de carbono (figura 7 A).

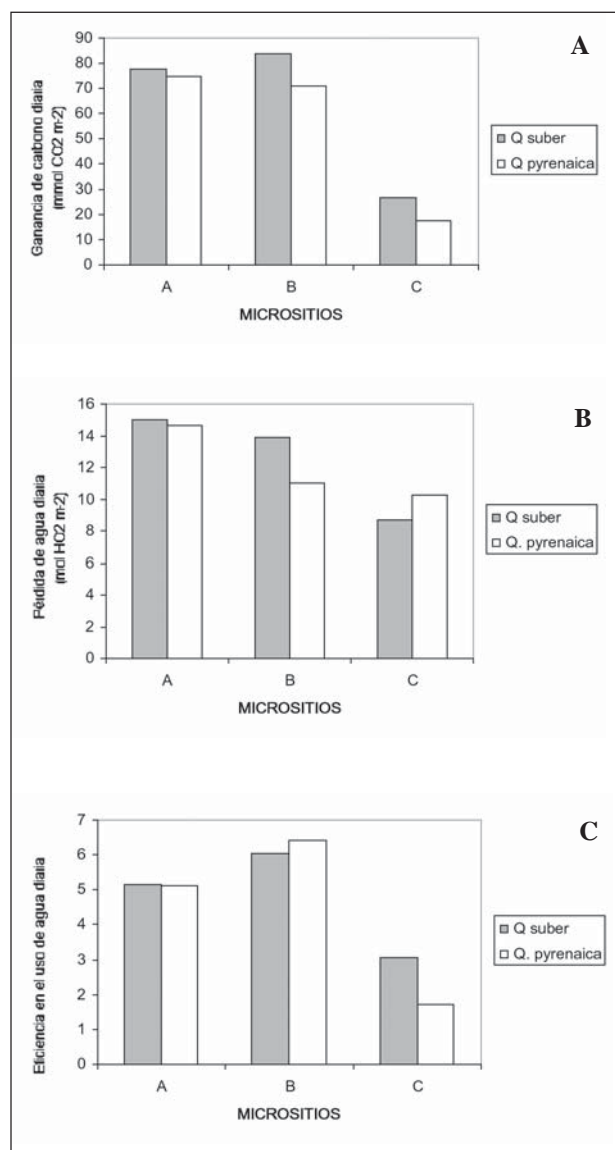


Figura 7. Ganancia de carbono diaria (A), pérdida de agua diaria (B) y eficiencia en el uso del agua (C) (Ganancia de carbono / Pérdida de agua), en hojas de *Q. suber* y *Q. pyrenaica* en los distintos microsítios estudiados: A, zonas descubiertas; B, zonas con cobertura arbórea; C, zonas con cobertura arbórea y arbustiva.

El cociente entre la ganancia de carbono y la pérdida de agua nos da la eficiencia del uso de agua. Podemos observar cómo los micrositios B (bajo cobertura arbórea) son los más favorables, en el sentido que las plantas son más eficientes en el uso de agua y por otro lado no hay una merma en la ganancia de carbono (figura 7 C y 7 A). Es de destacar que las plantas de los micrositios C, son las que tienen una peor eficiencia en el uso de agua, pues tienen restringida la ganancia de carbono por la escasa luz, pero sin embargo no cierran tanto los estomas comparativamente a la ganancia de carbono como en las plantas de otros micrositios. Es de destacar también que las unidades de ganancia de carbono (referida a $\mu\text{moles de CO}_2$ por m^2) son diferentes de las usadas para la pérdida de agua (que se refiere a moles de H_2O por m^2). En consecuencia, la eficiencia de uso del agua oscila entre 2 y 6 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ absorbidos por cada 1000 $\mu\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ perdidos por la hoja, lo cual representa un enorme gasto de agua por unidad de carbono asimilado.

CONCLUSIONES

Combinando los resultados de las respuestas fotosintéticas a la luz de las especies objeto de estudio con la radiación que llega a los micrositios considerados, podemos concluir que las zonas más adecuadas para la regeneración de *Quercus suber* y *Quercus pyrenaica* son aquellas donde la radiación media incidente ronda los 600 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ seg}^{-1}$, correspondientes en nuestro experimento a las zonas bajo cobertura arbórea. Estos valores de radiación (aproximadamente entre el 30 y 50% de la radiación incidente) también se pueden encontrar en distintas zonas que se corresponden con el nicho potencial de regeneración de estas especies, como por ejemplo zonas arbustivas menos densas que las consideradas en nuestro estudio. Pese a ser uno de los más importantes, no sólo la luz juega un papel en la regeneración. Aún quedan por explorar muchos factores que determinan el nicho efectivo de éstas especies y que, de la misma manera que se ha hecho con la luz, se plantea como objetivo cuantificar todas estas variables. Con esta información, el gestor contará con una base ecológica que le permita tomar decisiones en cualquier estrategia de restauración forestal.

BIBLIOGRAFÍA

- CASTRO, J., R. Zamora, J. A. Hódar y J. M. Gómez. "Use of shrubs as nurse plants: A new technique for reforestation in Mediterranean mountains", *Restoration Ecology* 10 (2002), pp. 297-305.
- CHAPARRO, J. y M. A. Esteve. "Criterios para restaurar la vegetación en ambientes mediterráneos", *Quercus* 121 (1996), pp. 14-17.
- HARRINGTON, CA. "Forest planted for ecosystem restoration or conservation", *New Forest* 17 (1999), pp. 175-190.
- LAMBERS, H., F. S. Chapin III y T. L. Pons "Plant Physiological Ecology". (1998). Springer-Verlag, New York Inc.
- VALLADARES, F. "Características mediterráneas de la conversión fotosintética de la luz en biomasa: de órgano a organismo". pp 67-93, en Zamora, R. Y F. Pugnaire. (2001 a). Ecosistemas Mediterráneos. Análisis funcional. CSIC, AEET.
- VALLADARES, F. "Luz y evolución vegetal". *Investigación y Ciencia* 303 (2001 b), pp 73-79.
- VALLADARES, F., E. Martínez-Ferri, L. Balaguer, E. Pérez-Corona y E. Manrique, "Low leaf-level response to light and nutrients in Mediterranean evergreen oaks: a conservative resource-use strategy?", *New Phytologist* 148 (2000), pp. 79-91.
- WERNER, C., R.J. Ryel, O. Correia, y W. Beyschlag. "Effects of photoinhibition on whole-plant carbon gain assessed with a photosynthesis model". *Plant, Cell & Environment* 24 (2001), pp. 27-40.
- YU, G.R., J. Zhuang, y Z.L. Yu. "An attempt to establish a synthetic model of photosynthesis-transpiration based on stomatal behavior for maize and soybean plants grown in field". *Journal of Plant Physiology* 158 (2001), pp. 861-874.

Estudio financiado por los Proyectos PB1998-1031 y REN2002-04041 CO2-02 del Ministerio de Ciencia y Tecnología. Línea de investigación coordinada integrada en REDBOME (Red Andaluza de Estudios del Bosque Mediterráneo).