



**VNiVERSiDAD
D SALAMANCA**

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA ANIMAL, ECOLOGÍA, PARASITOLOGÍA, EDAFOLOGÍA Y QUÍMICA AGRÍCOLA

TESIS DOCTORAL

**FOTOSÍNTESIS O PERSISTENCIA: IMPLICACIONES DE LA LONGEVIDAD
FOLIAR SOBRE LA FIJACIÓN DEL CARBONO EN ESPECIES LEÑOSAS
EN UN AMBIENTE ESTACIONAL**

Presentada por Teresa Del Río García para optar al grado de Doctor en
Biología por la Universidad de Salamanca

Dirigida por:

Dr. Alfonso Escudero Berián y Dra. Sonia Mediavilla Gregório

Salamanca, 2014

Los Doctores D. Alfonso Escudero Berián y Dña. Sonia Mediavilla Gregório, del Departamento de Biología Animal, Ecología, Parasitología, Edafología y Química Agrícola de la Universidad de Salamanca,

AUTORIZAN:

La presentación, para su lectura, de la Tesis Doctoral titulada **“FOTOSÍNTESIS O PERSISTENCIA: IMPLICACIONES DE LA LONGEVIDAD FOLIAR SOBRE LA FIJACIÓN DEL CARBONO EN ESPECIES LEÑOSAS EN UN AMBIENTE ESTACIONAL”**, realizada por Teresa Del Río García, bajo su dirección en la Universidad de Salamanca.

Fdo.D. Alfonso Escudero Berián

Fdo. Dña. Sonia Mediavilla Gregorio

Salamanca, a de Febrero de 2014

Índice

<i>Introducción</i>	1
<i>Especies y zonas de estudio</i>	7
<i><u>Capítulo 1.</u> Fenología y demografía foliar en cuatro especies quercíneas coexistentes en ambientes mediterráneos</i>	17
<i><u>Capítulo 2.</u> Disposición espacial de las hojas y la eficiencia de captura de la luz en la copa de especies arbóreas mediterráneas</i>	69
<i><u>Capítulo 3.</u> Diferencias en el rendimiento fotosintético de tres especies quercíneas coexistentes en respuesta a los factores de estrés típicos del clima mediterráneo...</i>	113
<i><u>Capítulo 4.</u> Efecto de la longevidad foliar sobre la integral fotosintética a lo largo de la vida de las hojas</i>	171

Introducción

La distribución geográfica de las comunidades dominadas por especies caducifolias o perennifolias ha atraído la atención de los investigadores desde hace tiempo (Reich et al. 1992). En general, las especies perennifolias, como cabría esperar, dominan en lugares con condiciones climáticas estables a lo largo del año, pero también aparecen asociadas a ambientes desfavorables por la falta de agua o nutrientes, aunque sean fuertemente estacionales. Las ventajas de la sempervirencia en climas con poca estacionalidad parecen evidentes (Givnish 2002), fundamentalmente la presencia de hojas en la copa durante todo el año permite alargar la estación fotosintéticamente activa. Sin embargo, resulta más difícil entender por qué las especies perennifolias también dominan lugares fuertemente estacionales como las regiones boreales, en las que los rigurosos inviernos hacen prácticamente imposible la fotosíntesis.

Frecuentemente, aunque no siempre, las diferencias en el hábito foliar aparecen asociadas a diferencias en la longevidad foliar. La longevidad es una propiedad de las hojas individuales, mientras que el hábito foliar es una propiedad de la población de hojas (Kikuzawa 1991), porque la sempervirencia puede obtenerse mediante la superposición de cohortes foliares aunque éstas sean de corta duración. Son, por lo tanto, propiedades diferentes con efectos también distintos (Aerts 1995). Una longevidad foliar en torno a un año evidentemente proporciona una copa siempre verde con posibilidades de aprovechar las ocasiones favorables para la fotosíntesis durante todo el año. Pero, frecuentemente, la duración de las hojas se extiende mucho más (hasta más de 40 años en algunas especies, según Aerts 1995), lo que evidentemente tiene otros efectos además de producir una copa siempre verde. Se ha demostrado que las diferencias en duración de las hojas están siempre asociadas a diferencias en muchos otros rasgos que afectan fuertemente a los intercambios gaseosos, siendo analizados dichos efectos desde hace tiempo por numerosos autores (Bazzaz 1979, Chapin 1980, Chabot & Hicks 1982, Field & Mooney 1986, Reich et al. 1992). La asociación entre

todos estos rasgos foliares determinados por las diferencias en longevidad ha sido recientemente descrita como un espectro (leaf economics spectrum) (Wright et al. 2004) que iría desde las especies con rápido retorno de la inversión de recursos en las hojas hasta las especies con una lenta velocidad de retorno. En el lado de “retorno rápido” se encontrarían especies con corta longevidad foliar, altas concentraciones de nutrientes y altas velocidades de fotosíntesis y respiración. En el lado más “lento” del espectro habría especies con larga duración foliar, hojas de construcción costosa y elevada masa por unidad de superficie y lentas tasas de fotosíntesis y respiración. A pesar del corto tiempo transcurrido desde la aparición de esta interpretación de las diferencias en longevidad, ha habido ya un considerable trabajo experimental tratando de precisar los diferentes componentes del espectro (Wright et al. 2002, 2004, Heberling & Fridley 2012, Wright & Sutton-Grier 2012).

Pero, además de comprender los patrones de distribución de las especies con distinta longevidad foliar, interpretar adecuadamente estas diferencias en longevidad tiene otras implicaciones, que cobran especial relevancia en el nuevo escenario climático que se prevé. Los sistemas forestales constituyen un elemento clave en el ciclo global del carbono (Holmén 1992), actuando en la regulación del porcentaje de este gas a nivel atmosférico (Goudriann 1993). Cualquier cambio en factores como la temperatura, precipitación o concentración de CO₂, propiciarán respuestas distintas en las diversas especies, que es necesario prever, ya que estas podrían provocar modificaciones en los equilibrios entre especies con distintos hábitos foliares, repercutiendo de manera decisiva sobre el ciclo global de carbono. Es fundamental, entonces, entender adecuadamente las implicaciones para el intercambio gaseoso y la eficiencia en el empleo de los recursos de las diferencias en longevidad foliar.

Los ambientes de clima mediterráneo proporcionan un entorno idóneo para comprobar los efectos de las diferencias en longevidad foliar sobre los equilibrios competitivos entre especies, porque son especialmente proclives a la mezcla de estrategias foliares. Efectivamente, aunque el número de especies arbóreas no sea especialmente elevado, encontramos aquí especies caducifolias y perennifolias con un amplio rango de longevidad foliar. Esto implicaría, en

principio, que en estos ambientes ninguno de los patrones foliares representaría una ventaja decisiva sobre el resto. El objetivo de esta Memoria es contrastar esta suposición analizando los efectos de las diferencias en longevidad foliar en especies arbóreas mediterráneas sobre el balance de carbono a lo largo de toda la vida de la hoja. Para ello, seleccionamos especies coexistentes en los mismos enclaves, de tal forma que la homogeneidad de condiciones nos permita determinar los efectos de la duración de las hojas en sí, sin otras variantes.

Para satisfacer este objetivo general, estructuramos la presente Memoria en cuatro capítulos, en cada uno de los cuales se aborda una cuestión fundamental para comprender las implicaciones de las diferencias en longevidad foliar.

En el primer capítulo se abordan las pautas fenológicas de las hojas de las distintas especies, así como su respuesta a las variaciones en las condiciones climáticas registradas a nivel de los dos distintos enclaves en que aparecen representadas y a lo largo de los cuatro años de estudio. Se analizaron las diferencias en emergencia y abscisión foliar, así como en longevidad, tanto entre las distintas especies bajo las mismas condiciones, como a nivel de cada especie en respuesta a posibles diferencias ambientales entre años o parcelas. Pretendemos con ello precisar las implicaciones de la fenología sobre la asimilación total en cada especie y predecir posibles repercusiones de los cambios ambientales previstos en el futuro.

En el segundo capítulo nos centramos en analizar los efectos que las diferencias en longevidad foliar pudieran tener sobre la eficiencia con la que cada especie utiliza la luz, uno de los factores externos de mayor relevancia en el proceso fotosintético. Teniendo en cuenta que las hojas de más edad van ocupando sucesivamente posiciones peor iluminadas en la copa, cabría esperar que la distinta proporción de hojas que ocupan posiciones más internas en cada especie, en función de su distinta longevidad foliar, condicionase en alguna medida las eficiencias de absorción de la radiación obtenidas en cada caso. Por ello, a partir de modelos tridimensionales, tratamos de determinar la eficiencia con que cada especie utiliza la luz y la

influencia que las diferentes estrategias en el diseño de sus copas ejercen sobre dicha eficiencia.

En el tercer capítulo, analizando la sensibilidad de cada especie a diversos factores ambientales, que frecuentemente actúan como limitantes en nuestros ambientes mediterráneos, pretendemos determinar la importancia cuantitativa de la producción en los distintos periodos por los que atraviesa la vida de las hojas en cada caso. Se trata, de este modo, de precisar las implicaciones de mantener las hojas durante varios años en las perennifolias, así como en periodos en que las caducifolias las han perdido. A diferencia de otros estudios llevados a cabo hasta ahora, empleamos para ello datos de asimilación integrada para cada día de la vida de las hojas de las tres especies, obtenidos a partir de modelos de predicción, basados en mediciones que abarcan múltiples escenarios climáticos.

Teniendo en cuenta todos los aspectos abordados en los capítulos anteriores, en el cuarto cuantificamos la producción fotosintética total para las hojas de cada una de nuestras especies de estudio, para finalmente tratar de precisar cómo afectan las distintas longevidades foliares al rendimiento final y, a través de él, a los equilibrios competitivos entre estas especies. Hasta ahora, los escasos trabajos que han tratado esta cuestión han basado sus conclusiones en mediciones llevadas a cabo en la época más favorable del año, por lo que nuestro estudio, que integra mediciones completas a lo largo de toda la vida de las hojas, teniendo en cuenta sus respuestas a los factores ambientales, y los cambios en rendimiento asociados a la edad y al deterioro del ambiente lumínico, puede hacer una importante contribución a la comprensión de los compromisos reales entre persistencia y productividad.

Bibliografía

Aerts R. 1995. The advantages of being evergreen. *Trends in Ecology and Evolution* 10, 402-407

- Bazzaz FA. 1979.** The physiological ecology of plant succession. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10, 351-371
- Chabot BF, Hicks DJ. 1982.** The ecology of leaf spans. *Annual Review Ecology and Systematics* 13, 229-259
- Chapin FS III. 1980.** The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review Ecology and Systematics* 11, 233-260
- Field CB, Mooney HA. 1986.** The photosynthesis – nitrogen relationship in wild plants. In: Givnish TJ, ed. On the economy of plant form and function. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 25–55
- Givnish TJ. 2002.** On the adaptive significance of evergreen vs. deciduous leaves: solving the triple paradox. *Silva Fennica* 36, 703-743
- Goudriaan J. 1993.** Interaction of ocean and biosphere in their transient responses to increasing atmospheric CO₂. *Vegetatio* 104/105, 329-337
- Heberling JM, Fridley JD. 2012.** Biogeographic constraints on the world-wide leaf economics spectrum. *Global Ecology and Biogeography* 21, 1137-1146
- Holmén K. 1992.** The global carbon cycle. *International Geophysics* 50, 239-262
- Kikuzawa K. 1991.** A cost-benefit analysis of leaf habit and leaf longevity of trees and their geographical pattern. *American Naturalist* 138, 1250-1263
- Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS. 1992.** Leaf life-span in relation to leaf, plant and stand processes in diverse ecosystems. *Ecological Monograph* 62, 365-392
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin FS, Cornelissen JHC, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom PK, Gulias J, Hikosaka K, Lamont BB, Lee T, Lusk C, Midgley JJ, Navas ML, Niinemets U, Oleksin J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov VI, Roumet C, Thomas SC, et al. 2004.** The world-wide leaf economics spectrum. *Nature* 428, 821-827
- Wright IJ, Sutton-Grier A. 2012.** Does the leaf economic spectrum hold within local species pools across varying environmental conditions? *Functional Ecology* 26, 1390-1398
- Wright IJ, Westoby M, Reich PB. 2002.** Convergence towards higher leaf mass per area in dry and nutrient-poor habitats has different consequences for leaf life span. *Journal of Ecology* 90, 534-543

Especies y zonas de estudio

El objeto de nuestro estudio lo constituyen cuatro especies arbóreas, que se encuentran entre las más representativas de la Península Ibérica y entre las que se observan distintas longevidades foliares medias características. Así, incluimos dos especies quercíneas caducifolias (*Quercus faginea* Lam. y *Q. pyrenaica* Willd.) y dos *Quercus* perennifolios, uno de ellos con una longevidad foliar media de en torno a un año (*Quercus suber* L.) y el otro con una duración de sus hojas ligeramente superior a los dos años (*Q. ilex* L. subsp *ballota* (Desf.) Samp.).

Estas **especies** muestran además ciertas diferencias en sus principales características ecológicas y áreas más comunes de distribución, las cuales describimos a continuación, a rasgos generales, siguiendo principalmente la “Guía de los árboles y arbustos de la Península Ibérica y Baleares” de G. López González (2007) y el “Atlas Forestal de Castilla y León” (2007).

Quercus pyrenaica (Roble rebollo o melojo). Árbol de no más de 20 ó 25 m de altura y copa irregular, con grandes hojas aterciopeladas y profundamente lobuladas. La densa capa de pelos estrellados recubre las hojas por ambas caras hasta su madurez, en la que pierden parcialmente los del haz. Son, al igual que en el quejigo, hojas marcescentes. Las flores, dispuestas igual que en el resto de especies del género *Quercus*, florecen por Abril, Mayo o principios de Junio. La fructificación ocurre por Octubre o Noviembre, obteniendo bellotas solitarias o en grupos de dos o tres, con cúpula hemisférica con numerosas escamas poco prominentes.

Ocupa principalmente las laderas y faldas de las montañas silíceas, raramente sobre calizas, desde los 400 a los 1500 m de altitud, llegando a alcanzar los 2000 m en Sierra Nevada. Muestra preferencia por los suelos sueltos y de textura arenosa y está muy bien adaptado a los



Figura 1. Mapa de distribución de *Q. pyrenaica*.

precipitación anual y muestra tendencia a situarse en zonas de relieve accidentado (Figura 1).

climas continentales, soportando las heladas por su corto periodo vegetativo. En la Península es más o menos frecuente en todas las regiones interiores, especialmente en la mitad norte y sobre todo en las montañas del cuadrante centro noroccidental. Precisa más de 500 mm de

Quercus faginea (Quejigo). Especie de tamaño medio (no suele superar los 20 m de altura), con copa redondeada o alargada no muy densa. Muestra hojas simples y alternas que se mantienen mucho tiempo marchitas sobre la planta (marcescentes) y exhiben una lámina correosa y un borde recorrido por lóbulos poco profundos, casi triangulares hacia fuera. Su haz es verde y lustroso, mientras que por la cara inferior son de color verde pálido. Florece en primavera, generalmente antes que la encina y el roble. Sus flores masculinas se disponen en amentos colgantes y suelen ser más numerosas que las femeninas. Las bellotas maduran por Septiembre u Octubre. Crece en todo tipo de suelos, tanto en los pobres, como en los ricos en cal. Algunas de sus razas aguantan muy bien los climas continentales, con fuertes contrastes

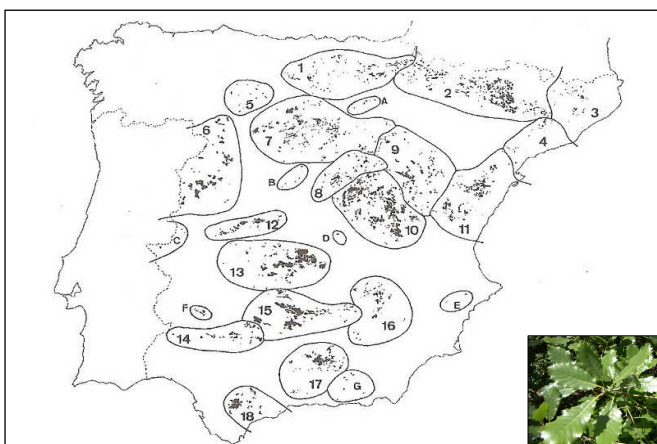


Figura 2. Mapa de distribución de *Q. faginea*.

de temperatura y humedad, pudiendo ascender en las montañas del sur hasta cerca de los 1900 m. Requiere unas condiciones similares a las de la encina, aunque necesita suelos algo más frescos y profundos, y es más xerófila que el rebollo. Se asocia con frecuencia a encinas,

melojos, alcornoques y con otros quejigos y robles, con muchos de los cuales forma híbridos que dificultan su identificación. Aparece representada en la mayor parte de la Península, salvo en su extremo noroccidental (Figura 2).

Quercus suber (Alcornoque). Árbol de tamaño medio (no suele sobrepasar los 20 ó 25 m de altura) con corteza suberosa. Sus hojas, parecidas a las de la encina, son más triangulares y con los nervios bien marcados, alternas y coriáceas, con el margen entero y dentado, el haz lampiño y el envés tomentoso. Florece entre Marzo y Mayo, aunque a veces la floración se alarga hasta el verano, y fructifica en otoño (bellotas cubiertas en parte por una cúpula leñosa con escamas alargadas), pudiendo extenderse hasta la primavera. Al igual que en el caso de la encina, las flores son de pequeño tamaño, unisexuales, las masculinas con envuelta amarillenta agrupadas en amentos finos y las femeninas solitarias o en grupos reducidos.

Se trata de una especie poco resistente al frío y las heladas, por lo que requiere inviernos suaves y algo húmedos, así como veranos calurosos. Rara vez aparece en lugares donde no se superan unos 500 mm de precipitación anual, encontrándose su óptimo entre los 600-1000 mm. Se sitúa entre el nivel del mar y los 1200 m de altitud, aunque su óptimo, por lo que a la altitud se refiere, está entre los 300-600 m. Prefiere suelos sueltos, arenosos y desprovistos de cal, formando masas sólo en los de naturaleza silíceo, aunque pequeños grupos o ejemplares

aislados pueden aparecer sobre suelos calizos descalcificados. Se asocia frecuentemente con la encina, si bien requiere más humedad y es más termófila que esta última especie, lo que determina que su área de distribución sea más restringida que la de la encina. Aunque pueden encontrarse alcornoques

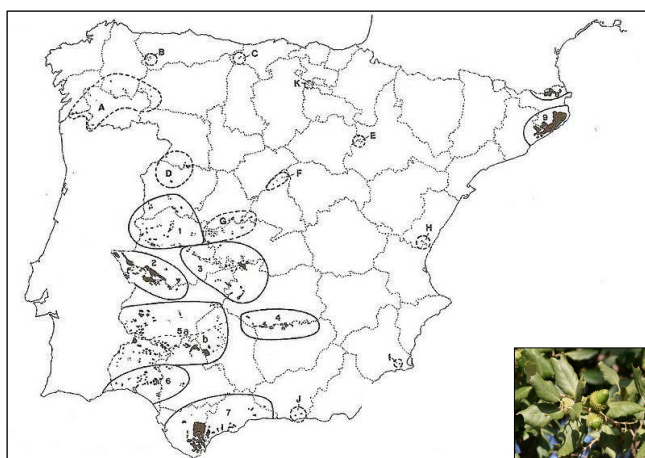


Figura 3. Mapa de distribución de *Q. suber*.

en gran parte de la Península, aparecen especialmente representados en su mitad occidental y en el nordeste de Cataluña (Figura 3).

Quercus ilex* L. subsp *ballota (Encina). Especie de copa densa y redondeada, tronco fuerte con corteza cenicienta y grietas poco profundas, que no suele sobrepasar los 15 o 20 m de altura. Sus hojas, de color verde intenso en el haz, son simples y coriáceas, con margen generalmente espinoso y cubiertas de una corta pubescencia en su cara inferior. Florece en primavera y los frutos maduran hacia el otoño. Las flores son de tamaño reducido, unisexuales, las masculinas sobre ejes flexibles y ramificados y las femeninas solitarias o en pequeños grupos. Frutos o bellotas ovoides rodeados en la base por un conjunto de escamas reducidas y soldadas formando una cúpula.

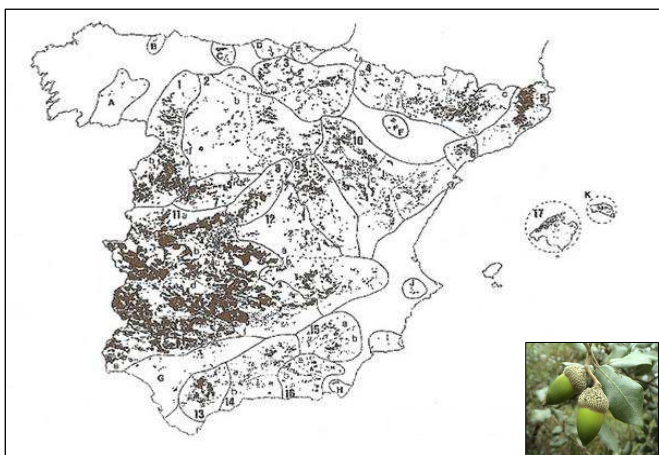


Figura 4. Mapa de distribución de *Q. ilex*.

La encina está adaptada tanto al clima mediterráneo como al continental, resistiendo bien temperaturas extremas y las fuertes sequías estivales. Dada esta gran resistencia y plasticidad, esta especie ocupa ambientes diversos, tanto desde el punto de vista climático como edáfico.

A pesar de ser indiferente en cuanto al tipo de suelo (crece tanto sobre suelos silíceos como calizos), tolera mal los terrenos húmedos o encharcados, donde cede paso a otras especies y tampoco le resultan favorables los suelos arcillosos, margosos y excesivamente compactos. Se extiende desde el nivel de mar hasta unos 1400 m de altitud, aunque, en ejemplares aislados y de porte arbustivo, puede ascender en las solanas hasta los 1900 m. Árbol dominante en la mayor parte de las regiones de clima mediterráneo seco, por lo que se distribuye por la práctica totalidad de la Península, abundando especialmente en la región centro-occidental (Figura 4).

A pesar de estas diferencias en algunas de sus exigencias ecológicas, las especies de estudio pueden ser encontradas coexistiendo en diversas zonas, lo que nos permite su selección en más de una parcela y nos posibilita la comparación no sólo de distintas especies bajo condiciones climáticas y edáficas semejantes, sino además de cada una de las especies bajo las distintas condiciones ambientales que puedan ofrecer distintos enclaves. En nuestro caso, dos **parcelas**, que describimos a continuación, fueron seleccionadas para la elaboración de la presente Memoria. Ambas (Valdelosa y Garcirrey) se encuentran emplazadas en la provincia de Salamanca y cuentan con representantes de las cuatro especies del género *Quercus*.

Los datos climáticos (temperatura media mensual característica de cada una de las parcelas, obtenida como promedio de los datos registrados en los últimos 10 años, y precipitación total anual para el periodo concreto a lo largo del cual se extiende nuestro estudio) han sido suministrados por la Agencia Estatal de Meteorología (AEMET), procedentes de las estaciones meteorológicas más próximas en cada caso. En el caso de la temperatura, dada su importancia condicionando numerosos aspectos de la fisiología y fenología foliar, recurrimos a una estimación más exhaustiva mediante la colocación bajo la copa de un ejemplar seleccionado al azar en cada una de las localizaciones de un registrador serie Hobo para intemperie (Hobo Pendant temperatura/light datalogger, Part UA-002-XX). Los sensores, que están programados para obtener estimaciones a intervalos de tan sólo 10 minutos, fueron mantenidos en el campo durante el periodo completo de estudio. Tanto su programación (fijación de la hora de inicio, modo para guardar valores y cuota de medición), como la lectura de los valores de medición, eran llevadas a cabo en el campo en cada una de las diferentes fechas de muestreo a través de un ordenador portátil con un software específico destinado a tal fin.

Por lo que se refiere a la información relativa a las características del sustrato edáfico de cada una de las parcelas, ésta se obtuvo tomando muestras de suelo a distintas profundidades y en diversas localizaciones para aumentar la representatividad. Determinaciones granulométricas, de pH y de las concentraciones de los principales nutrientes minerales fueron efectuadas en el Laboratorio de Suelos del Instituto de Recursos Naturales y Agrobiología (CSIC) de

Salamanca, con arreglo a los métodos descritos en Bremner (1960), Chapmann & Pratt (1973) y Walkley & Black (1934) (Tabla 1). La información concerniente a las series de vegetación fue extraída de Rivas Martínez (1987).

Tabla 1. Características edáficas de las parcelas de estudio

Análisis químico							
Parcela	pH	M. O. (%)	N (total) (%)	C/N	P asim. (ppm)	Ca asim. (ppm)	K asim. (ppm)
Valdelosa	4.5	0.37	0.021	10.3	4.00	56	30
Garcirrey	4.6	0.37	0.027	8.0	14	936	45

Análisis granulométrico					
Parcela	Arena gruesa (%)	Arena fina (%)	Limo(%)	Arcilla (%)	Textura
Valdelosa	58.2	16.1	13.5	12.2	Franco arenosa
Garcirrey	62.2	18.2	8.7	10.9	Franco arenosa

Valdelosa

Parcela situada en una zona de dehesa, próxima a la localidad de Valdelosa, ubicada en el centro norte de la provincia de Salamanca cerca de la frontera con Zamora. Sus coordenadas son 41°08'49.02"N de latitud y 5°47'17.38"W de longitud. La parcela se encuentra a una altitud sobre el nivel del mar de en torno a 826 m. El clima dominante es mediterráneo frío, con una temperatura media anual que varía entre los 11 y 12 °C. Las temperaturas mínimas corresponden a los meses de Enero y Diciembre (con una media comprendida entre los 2 y 6°C), recuperándose gradualmente desde la primera mitad de Febrero, mientras que las temperaturas medias de los meses más cálidos están entre los 20 y 24 °C. La precipitación



anual oscila entre los 350 y 500 mm, correspondiendo la parcela por su ubicación a la zona seca del noreste y centro de la provincia (Luis Calabuig, 1992). Las lluvias son particularmente escasas durante los meses de Julio y Agosto, en los que también son más altas las temperaturas, especialmente en el primero. Las precipitaciones son más abundantes normalmente durante el período primaveral y, en menor medida, en otoño, estación normalmente más húmeda que el invierno (Figura 5).

El relieve presenta formas planas que ocupan grandes extensiones con algunas ondulaciones suaves, desniveles inferiores al 18%. El suelo es un cambisol húmico, aunque, en determinadas zonas, pasa a ser cambisol eútrico (Tabla 1). La vegetación arbórea está integrada fundamentalmente por las cuatro especies quercíneas, mientras que en el sotobosque destaca la presencia de *Cistus ladanifer* L. y *Lavandula stoechas* L. La zona se adscribe a una vegetación potencial dentro de la Serie supramesomediterránea salmantina de encina (*Genisto hystricis- Querceto rotundifoliae sigmetum*).

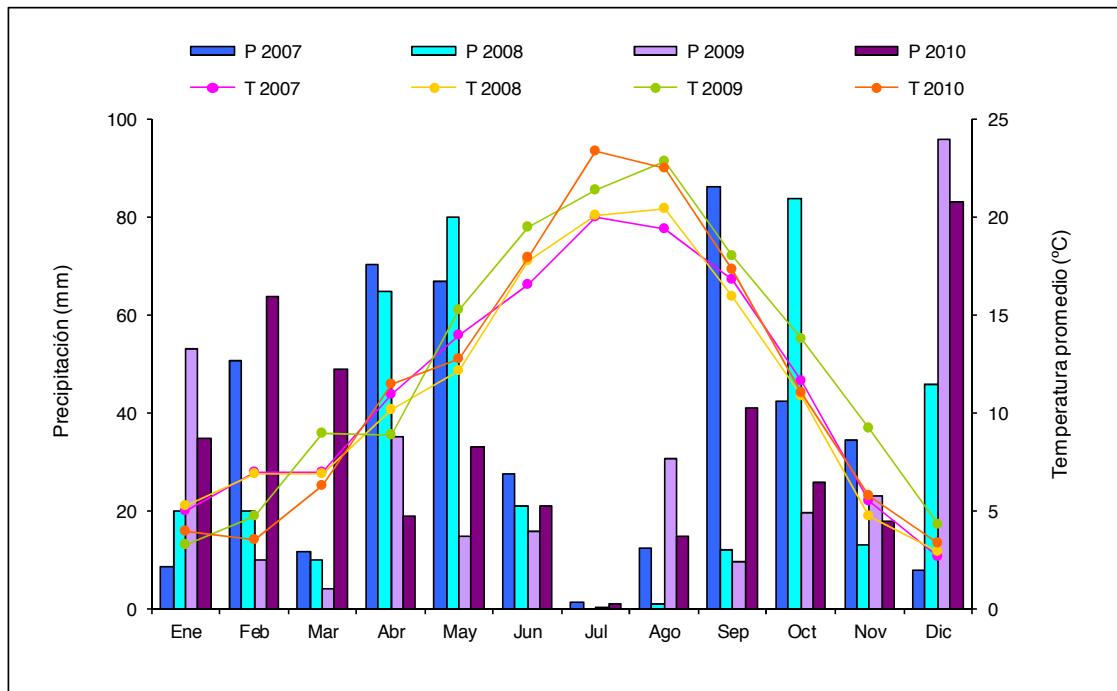


Figura 5. Precipitación total mensual (P) y temperatura media mensual (T) registradas en la parcela de Valdelosa a lo largo de los distintos años de estudio.

Garcirrey

Esta parcela se encuentra en el centro de la provincia de Salamanca, cercana al municipio del que toma su nombre. Presenta las coordenadas 40°55'1.94"N de latitud y 6°7'39.62"W de longitud y una altitud sobre el nivel del mar de unos 832m. Su climatología está caracterizada por una precipitación media anual de entre 400 y 600 mm y una temperatura media que oscila entre los 11 y 13 °C, por lo que se le puede catalogar, al igual que la parcela anterior, como de clima mediterráneo frío y zona seca (Figura 6). La orografía es la de una penillanura típica de las dehesas de esta provincia, con formas llanas y colinas suavemente inclinadas, inclinaciones menores al 10%. La parcela ocupa la parte media de la ladera de una vaguada poco profunda. Sus suelos, situados sobre granitos, se pueden clasificar como cambisoles dísticos, pobres en materia orgánica, de pH ácido y escaso en elementos nutritivos (Tabla 1).

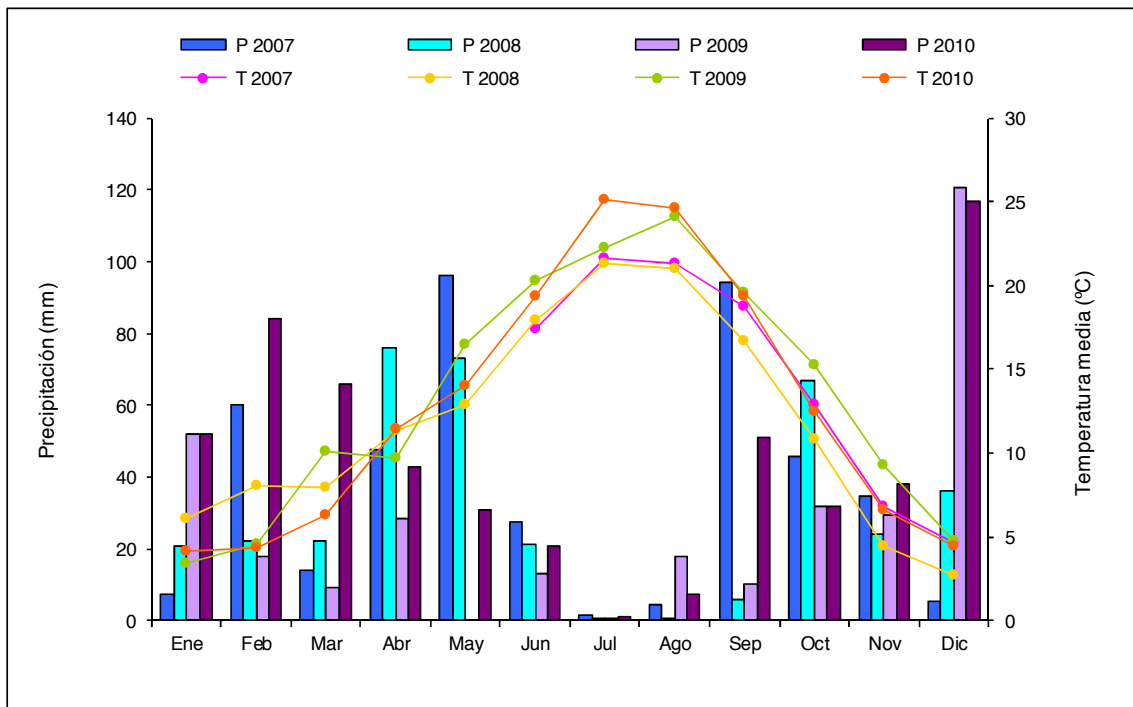


Figura 6. Precipitación total mensual (P) y temperatura media mensual (T) registradas en la parcela de Garcirrey a lo largo de los distintos años de estudio.

Ejemplares de las cuatro especies quercíneas de nuestro estudio constituyen la vegetación arbórea dominante, tanto en número como en cobertura. Entre ellas aparecen representantes de la especie *C. monogyna* Jacq., con ejemplares bastante dispersos, y *Pyrus bourgaeana* Decne., cuyos especímenes se agrupan normalmente en manchas de porte subarbóreo, aunque también se encuentran algunos individuos aislados de porte ya netamente arbóreo. Por su situación, esta parcela puede considerarse enclavada, en cuanto a su vegetación potencial, en la Serie supramesomediterránea salmantina de encina (*Genisto hystricis-Querceto rotundifoliae sigmetum*).

Bibliografía

- Bremner JM. 1960.** Determination of nitrogen in soil by the Kjeldahl method. *Journal of Agricultural Science* 55, 11-31
- Calabuig LE. 1992.** Bioclima. En: *El libro de las dehesas salmantinas* (Gómez Gutiérrez JM, ed.). Junta de Castilla y León, Salamanca, pp 125-178
- Chapmann HD, Pratt PF. 1973.** Methods of analysis for soils, plants and water. University of California Press, Riverside, California USA
- Gil Sánchez L, Torre Antón M. 2007.** *Atlas Forestal de Castilla Y León*. Junta de Castilla Y León. Consejería de Medio Ambiente. Valladolid. 2 volúmenes, Vol I: 388 p, Vol II: 492
- López G. 2007.** Guía de INCAFO de los árboles y arbustos de la Península Ibérica y Baleares. INCAFO. Madrid
- Rivas Martínez S. 1987.** Mapa y Memoria de las Series de vegetación de España. I.C.O.N.A. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Madrid
- Walkley A, Black IA. 1934.** An examination of the Degtjareff method for determining soil organic matter and a proposed modification of the chromic acid titration method. *Soil Science* 37, 29-38



Capítulo 1. Fenología y demografía foliar en cuatro especies quercíneas coexistentes en ambientes mediterráneos



Resumen

Las observaciones fenológicas constituyen una herramienta muy útil para comprobar cómo las distintas especies responden a las condiciones climáticas, por lo que se han convertido en parte integrante de los estudios relacionados con el cambio climático. Nuestro objetivo era comparar los patrones de fenología foliar en cuatro especies del género *Quercus* (*Q. pyrenaica* Willd., *Q. faginea* Lam., *Q. suber* L. y *Q. ilex* L.) con diferentes hábitos y longevidades foliares y analizar las relaciones con distintos factores climáticos para ayudar a predecir posibles implicaciones futuras.

Nuestras especies mostraban una emergencia temprana, concentrada en un flujo mayoritario o incluso único, completando su masa de hojas en un breve espacio de tiempo. La única excepción era *Q. suber*, en la que el despliegue foliar parece requerir de mayores temperaturas, iniciándose esta fenofase en torno a un mes después con respecto al resto de especies. Esta rápida y temprana emergencia podría responder tanto a una estrategia de protección contra el herbivorismo, como a un modo de maximizar la producción aprovechando las condiciones favorables. Entre los distintos años de estudio, en los dos *Quercus* caducifolios observamos diferencias en las fechas de senescencia y abscisión foliar que se ajustaban a diferencias también en alguno de los parámetros climáticos. Nuestros resultados sugieren que existe un umbral de temperatura máxima diaria por debajo del cual las hojas, no pudiendo alcanzar ya cifras de asimilación significativas en ningún momento del día, serían desechadas. En las dos especies perennifolias la máxima abscisión foliar se localizaba a finales de primavera, cuando se produce una fuerte reabsorción de recursos en las hojas viejas coincidiendo con la emergencia de una nueva cohorte, lo que refleja una mayor regulación interna y menor dependencia de los factores ambientales en relación a la emergencia.

Estos resultados sugieren posibles cambios en la fenología foliar en respuesta a las nuevas condiciones climáticas que se prevén, con muy distintas implicaciones en las diferentes especies. Una mayor mortalidad foliar en los *Quercus* perennifolios durante el verano, como consecuencia del incremento de la intensidad de la sequía, sumado a un aumento de la



duración de las hojas en las dos caducifolias, en respuesta al ascenso de las temperaturas, podría contribuir a reducir las diferencias en la longitud del periodo productivo entre ambos tipos de especies, mejorando la capacidad competitiva de los *Quercus* caducifolios, que podrían ver alterados sus patrones de distribución, en detrimento de las perennifolias.

Palabras clave. Abscisión, emergencia foliar, longevidad foliar, variables climáticas, *Quercus*.



INTRODUCCIÓN

La fenología y longevidad foliar constituyen rasgos ligados a un alto número de procesos esenciales para las plantas y, por tanto, para la biosfera en general, lo que hace que su estudio sea importante objeto de la investigación ecológica (Peñuelas et al. 2002, 2004, Morin et al. 2010). El momento exacto en el que suceden los distintos eventos en la vida de las hojas afecta al rendimiento fotosintético de las distintas especies, y a través de él, a sus tasas de crecimiento y supervivencia, sus relaciones de competencia y, por tanto, a la dinámica y propiedades de las comunidades de las que forman parte (Aerts 1995, Sherry et al. 2007). Y, puesto que los eventos fenológicos determinan los periodos de intercambio gaseoso, es indudable que la fenología juega un papel crucial afectando al ciclo del carbono a escala global (Chapin et al. 2002, Piao et al. 2007).

Como principales órganos para la ganancia de carbono, cabe esperar que los patrones de emergencia, abscisión y duración de las hojas sean el resultado de un proceso evolutivo encaminado a maximizar la asimilación fotosintética y minimizar las pérdidas foliares (Kikuzawa 1995, Wright et al. 2004). Pero la producción, remplazo y caída de las hojas están condicionados no sólo por factores genéticos, sino también por factores extrínsecos tanto abióticos, como bióticos, que afectan secundariamente la expresión de tales patrones fenológicos (Jansson & Thomas 2008). Efectivamente, la cronología de las diversas fases en vida de las hojas constituye un excelente bioindicador, debido a su sensibilidad y dependencia frente a las variables climáticas. De hecho, las observaciones fenológicas aportan importantes datos para identificar cómo responden las distintas especies a las condiciones climáticas, por lo que se han convertido en parte integrante de la mayor parte de los estudios relacionados con el cambio climático y sus efectos sobre la vegetación (Peñuelas et al. 2002, Menzel et al. 2006).

Muchos estudios han abordado el efecto de distintas variables ambientales sobre la fenología foliar, particularmente sobre la emergencia de las hojas. La temperatura se ha revelado como uno de los factores más importantes para la fenología, observándose un adelanto en la fecha



del despliegue de las hojas con el incremento de la temperatura (Menzel et al. 2006, Morin et al. 2010). Otros estudios, sin embargo, muestran efectos contrastados a nivel de distintos ambientes o diferentes especies (Norby et al. 2003) e incluso ausencia de efectos (Jones et al. 1997). Y, aunque son menos frecuentes los trabajos acerca del efecto sobre la senescencia, también en este caso las respuestas a la temperatura son altamente variables (Norby et al. 2003, Kipelainen et al. 2006). Algo similar ocurre con la precipitación y disponibilidad de agua edáfica. Mientras algunos autores encuentran efectos del incremento de la precipitación sobre la fenología (Jolly & Running 2004), en otros casos estos efectos no resultaban significativos (Sherry et al. 2007). Es evidente entonces que el grado en el que las distintas variables ambientales afectan a la fenología foliar varía entre localizaciones y especies, de modo que los factores que pueden explicar la emergencia y senescencia en unos ambientes no son válidos para la vegetación de otras regiones.

Uno de los ambientes para los que aún falta información sobre los efectos potenciales del cambio climático son las regiones mediterráneas (Spano et al. 2003, Gordo & Sanz 2009, 2010). Las características de estos ecosistemas son determinadas precisamente por la extrema variabilidad interanual y estacional de la temperatura y de los niveles de precipitación (Ogaya & Peñuelas 2004). Así, las fases finales de otoño y fundamentalmente el invierno se caracterizan por sus bajas temperaturas que, junto a las heladas (que se extienden en ocasiones hasta bien avanzada la primavera), reducen la duración de la estación de crecimiento a un corto período, coincidente en gran medida con la época estival. Este período potencialmente activo para las plantas se caracteriza por altas temperaturas, bajos niveles de precipitación y una alta demanda evaporativa atmosférica, que conducen a una reducida disponibilidad de agua en el suelo, la limitación más importante impuesta por el clima mediterráneo a la vegetación (Mitrakos 1980).

En el último siglo, se ha registrado una tendencia hacia el descenso generalizado en los niveles de precipitación, y similar, o incluso más intensa, se espera aún en el futuro (IPCC 2001). Asimismo, la temperatura ha experimentado un claro incremento, constatado también para las



áreas mediterráneas (Rambal & Hoff 1998, Gordo & Sanz 2005). El incremento en las temperaturas y de las tasas de evapotranspiración, sumado a una menor pluviosidad, inevitablemente han de llevar a una importante reducción en la disponibilidad de agua (Ogaya & Peñuelas 2004) acentuando esas limitaciones impuestas por la sequía característica de las regiones mediterráneas. Todo esto convierte a estas regiones en especialmente vulnerables (Sánchez et al. 2004). Las plantas de zonas con clima mediterráneo han mostrado ya evidencias de alteraciones en respuesta al reciente cambio climático en su distribución, fisiología y fenología (Gordo & Sanz 2005, 2010). En el caso de la fenología, las evidencias sugieren que se podrían estar alterando los ciclos de vida de las plantas con particular intensidad en estos ambientes (Menzel et al. 2006, Gordo & Sanz 2009). Se hace especialmente necesario, entonces, aportar nuevos datos que contribuyan a comprender y predecir las implicaciones del cambio global sobre las especies que ocupan estas áreas (Spano et al. 2003).

El objetivo de nuestro estudio es examinar y comparar los patrones de fenología foliar en cuatro especies arbóreas, coexistentes en amplias regiones, especialmente de clima mediterráneo, que exhiben claras diferencias en longevidad foliar. Para ello, analizaremos las posibles relaciones entre las pautas fenológicas y la distinta intensidad con que diversos parámetros ambientales se manifiestan a lo largo de cuatro años de estudio y en dos enclaves diferentes. Nos proponemos comprobar si efectivamente los dos factores ambientales que más se espera que cambien en el futuro, la temperatura y la disponibilidad de agua, son los mejores predictores de la fenología foliar y cual de ellos condiciona y en qué medida las distintas fenofases estudiadas para cada una de las cuatro especies. Aportar información sobre la sensibilidad frente a los factores climáticos puede ser fundamental para comprender las implicaciones de la fenología sobre el balance de carbono. Dadas las diferencias climáticas a lo largo del año y la corta duración de la estación de crecimiento, el ajuste de la fenología es crucial para determinar la productividad final en cada una de nuestras especies de estudio. Si finalmente las distintas especies exhiben diferentes respuestas fenológicas frente a los cambios en temperatura o disponibilidad de agua, estas diferentes respuestas pueden alterar las



relaciones de competencia entre ellas (Sherry et al. 2007), lo que, necesariamente, habrá de tener repercusiones sobre la composición de especies, en este caso, en nuestras regiones de clima mediterráneo.

MATERIAL Y MÉTODOS

Especies y zonas de estudio

Nuestro estudio se centra en cuatro especies arbóreas ampliamente representadas en la Península, en muchos casos coexistiendo, y entre las que se observan distintas longevidades foliares características. Así, incluimos dos quercíneas caducifolias (*Quercus faginea* Lam. y *Q. pyrenaica* Willd.) y dos *Quercus* perennifolios, uno de ellos con una longevidad foliar media de en torno a un año (*Quercus suber* L.) y el otro ligeramente superior a los dos años (*Q. ilex* L. *subsp. ballota* (Desf.) Samp.). Las cuatro especies fueron seleccionadas en dos enclaves, localizados en la provincia de Salamanca (Valdelosa y Garcirrey), en los que se encuentran representantes de todas ellas. La descripción general de las características de ambas parcelas aparecen reflejadas en la sección inicial de “Especies y zonas de estudio” de la presente Memoria (páginas 12-15).

Fenología foliar

En cada parcela, seleccionamos al azar cuatro individuos de cada especie. En cada uno de ellos seleccionamos, a su vez, ocho ramas en distintas orientaciones a media altura de la copa. Las hojas presentes en cada rama eran marcadas con alambres, asignándose diferente color para las hojas de cada clase de edad en el caso de las perennifolias. Además de seguir la vida de las hojas marcadas, presentes en el árbol al comienzo del estudio, en cada estación de crecimiento marcábamos también las nuevas hojas surgidas, anotando como fecha de emergencia el momento en el que se abren los botones foliares y comienzan a desplegarse las



primeras hojas en cada individuo. Una vez marcadas, en cada fecha de muestreo se contaba el número de hojas supervivientes de cada clase de edad presentes en cada rama y para cada árbol a lo largo de los cuatro años de estudio (desde Junio de 2007 a Diciembre de 2010). Los muestreos se efectuaban a intervalos aproximados de 15 días, incrementándose a una frecuencia semanal en aquellos periodos en los que normalmente se concentran las dos fases de interés en nuestra investigación (emergencia y abscisión foliar) (Mediavilla & Escudero 2003a). La variación temporal en el número de hojas por brote fue usada para elaborar tablas de vida de acuerdo a métodos estándar (Begon & Mortimer 1986) y, a partir de ellas, estimar la longevidad foliar media de cada especie (intervalo medio de tiempo durante el que se mantienen en el árbol más del 50% de las hojas presentes en la cohorte inicial). Las tasas de mortalidad se calcularon para las hojas de cada clase de edad como la diferencia en el número de hojas entre dos fechas consecutivas respecto al número de hojas presentes al inicio de ese intervalo, todo ello dividido por el número de días transcurrido entre ambas fechas. El análisis de la evolución en las tasas de mortalidad fue empleado para identificar los periodos de abscisión típicos de cada especie y localizar posibles diferencias tanto entre especies, como a nivel de una misma especie entre las distintas parcelas y años de estudio.

Medición de los parámetros ambientales

La caracterización ambiental de las dos parcelas se llevó a cabo mediante la colocación, a lo largo de todo el periodo de estudio, de distintos tipos de sensores con dataloggers que permiten almacenar los datos a lo largo del tiempo. Diversos autores han puesto de manifiesto el efecto de la radiación solar y fotoperiodo sobre la fenología foliar (Wright & van Schaik 1994, Kramer 1995). Sin embargo, en nuestro caso, la distancia entre las dos parcelas es demasiado reducida como para que entre ellas puedan detectarse diferencias en la intensidad de la radiación, de modo que descartamos estas mediciones para el objeto del presente capítulo. Las mediciones de temperatura se obtuvieron a través de sensores para intemperie serie Hobo (Hobo Pendant temperature/light data logger, Part UA-002-XX) colocados a la sombra bajo la copa de un ejemplar en cada parcela y programados para efectuar mediciones a intervalos de



10 minutos. Además, dos sensores (HOBO soil moisture smart sensor ECH2O-10 Dielectric Aquameter) enterrados a distintas profundidades (entre los 50 y 80 cm el primero y entre los 1 y 1.5 m el segundo) permitieron registrar los cambios estacionales en la humedad del suelo. Los datos suministrados por estos sensores del suelo fueron empleados para, junto a los datos de precipitación, temperatura y radiación, estimar el estatus hídrico del suelo y analizar los cambios a lo largo del tiempo en el déficit hídrico edáfico de las dos parcelas. Los datos de precipitación para el periodo completo de estudio fueron suministrados para cada una de las parcelas por la Agencia Estatal de Meteorología (AEMET), procedentes de las estaciones meteorológicas más próximas en cada caso.

Determinación de parámetros fisiológicos

Para completar la información y obtener una mejor estima del estatus hídrico de las hojas de nuestras especies, recurrimos además a determinaciones del potencial hídrico foliar, por medio de una cámara Scholander PMS Instruments Mod. 1002 (PMS Instruments Co., Corvallis, OR, US). Dos tipos de medidas fueron consideradas: las efectuadas antes del amanecer (potencial hídrico de base, Ψ_{pd}) y el potencial hídrico obtenido a mediodía (Ψ_{midday}), asumido como el valor mínimo de potencial foliar diario. Para facilitar las comparaciones, los datos se analizaron separadamente para cada uno de los dos periodos en los que se puede dividir la estación de crecimiento en función de los cambios en la disponibilidad de agua. Por un lado, consideramos el periodo más favorable desde el punto de vista de disponibilidad hídrica, que normalmente coincide con la primavera y primeras fechas del verano (al que denotamos como “primavera”) y, por otro, el periodo de mayor estrés, que normalmente se corresponde con el grueso del verano (al que denotamos como “verano”). Finalmente, la variación estacional en el potencial hídrico de base fue estimada como diferencia entre los valores máximos y mínimos de potencial, obtenidos como media de los dos valores máximos y mínimos del potencial de base registrados para cada año de estudio.



En especies leñosas mediterráneas es frecuente observar un periodo de intensa abscisión coincidiendo con la formación de una nueva cohorte foliar (De Lillis & Fontanella 1992, Castro-Diez & Montserrat-Martí 1998). Esto ha llevado a distintos autores a sugerir que las hojas viejas funcionan como fuentes de nutrientes para la producción de nuevos tejidos (Shaver 1981, Chabot & Hicks 1982). Intentando contrastar esta hipótesis, analizamos los cambios en el contenido de nitrógeno en las hojas desprendidas. Pretendíamos comprobar si las concentraciones más bajas y, por tanto, una retirada de nutrientes desde las hojas viejas más intensa, coincidía con las tasas de mortalidad más altas en estas hojas, lo que podría sugerir que la abscisión está más sometida a un control interno que afectada por factores ambientales. Para ello, en cada parcela colocamos, bajo la copa de cinco ejemplares en las dos especies perennifolias, cajas recolectoras de hojarasca debidamente recubiertas con una malla, cuyos contenidos eran recogidos en cada fecha de muestreo. Una vez pesadas, las muestras eran molidas y sometidas a análisis de nitrógeno. Las concentraciones de nitrógeno fueron obtenidas por el método Dumas mediante un autoanalizador CE Instruments NA-2100 (ThermoQuest, Milán, Italia). Tras ser analizadas, para cada especie en cada fecha de muestreo y parcela obtuvimos un valor del contenido de nitrógeno en la hojarasca como promedio de los valores relativos a las cinco cajas recolectoras correspondientes a esa especie en esa parcela y fecha de muestreo.

Análisis de los datos

La reserva de agua del suelo se estimó a partir de los valores suministrados por las sondas ECH2O-10 Dielectric Aquameter y del balance hídrico derivado de la siguiente ecuación entrada-salida (ver, por ejemplo, Landsberg 1986):

$$\Delta\theta_s = p - aet - q$$

donde $\Delta\theta_s$ es la variación a lo largo de un determinado intervalo de tiempo de la reserva de agua del suelo, p es la precipitación durante ese intervalo, aet es la evapotranspiración real y q es el excedente (escorrentía superficial más percolación profunda). Todas las variables se



expresan en milímetros. Asumimos una reserva igual a 0 al final del verano. A partir de ese momento, se estimó el balance acumulado hasta el instante en que las sondas de humedad alcanzaron la saturación. El balance acumulado hasta ese momento se tomó como nuestra estimación de la máxima cantidad de agua almacenada en el suelo (capacidad de campo). Cuando la demanda de la evapotranspiración potencial (ETP) no podía ser satisfecha por la humedad almacenada en el suelo (θ_s) más la precipitación (p), se estimó el déficit de agua correspondiente como:

$$\text{déficit} = \text{ETP} - p - \Delta\theta_s$$

donde todas las variables se expresan de nuevo en milímetros. La evapotranspiración potencial se calculó con arreglo a la ecuación de Jensen & Haise (1963). Estos datos se utilizaron sólo con fines comparativos y no se supone que representan los déficits hídricos verdaderos porque no tomamos en cuenta los controles de la evapotranspiración debido al cierre de los estomas. El déficit de agua real puede obviamente ser inferior a los valores estimados para aquellas especies capaces de reducir la evapotranspiración mediante la reducción de la apertura de los estomas.

El análisis de la varianza y el test LSD de Fisher fueron usados para comprobar la significación de las diferencias entre medias en longevidad foliar para $P \leq 0.05$, tras aplicar el test de Levene para comprobar la homoscedasticidad. El mismo procedimiento fue empleado para constatar la significación de las diferencias en el potencial hídrico foliar. Las comparaciones se hicieron a nivel de cada especie tomando las distintas localizaciones y años de estudio como fuente de variación.

Para analizar el efecto de los factores ambientales sobre la fenología, en el caso de la emergencia consideramos como variable dependiente el número de días transcurridos desde el primer día del año hasta la fecha en que detectamos el despliegue de las primeras hojas en los individuos de estudio. Por lo que respecta a la abscisión, consideramos los valores de las tasas de mortalidad obtenidos en cada parcela y año para cada especie (y clase de edad de las



hojas, en el caso de las perennifolias), descartando lógicamente los valores igual a cero y aquellos lo suficientemente bajos como para sugerir pérdidas debidas al azar.

Lógicamente, la cronología de los eventos fenológicos se verá influida por las características ambientales de un periodo de tiempo particular previo a la fecha en que acontecen. Respecto a la emergencia, cabría suponer en principio que se produciría cuando se supere un cierto número de grados día por encima de un determinado valor umbral de temperatura. Por ello, una vez identificada la fecha de emergencia, para cada especie, en cada parcela y año de estudio, estimamos la integral térmica sumando los valores de temperatura media de todos los días en los que, desde comienzos de año hasta el despliegue de las hojas, se superaba un determinado valor umbral. Los mismos cálculos fueron efectuados para sucesivos valores umbrales de temperatura ascendiendo entre 1 y 14 °C. El objetivo es tratar de identificar el número de grados día (y por encima de qué valor umbral) que deben alcanzarse para que se produzca el despliegue de las hojas en cada especie.

En cuanto a la mortalidad foliar, para determinar el periodo óptimo de tiempo durante el que los parámetros climáticos pudieran ejercer sus efectos de un modo más marcado, procedimos a procesar los datos de las variables independientes para distintos intervalos de tiempo crecientes en número de días. Así, una vez identificadas las fechas de mortalidad con valores significativos, estimamos el promedio de los datos de temperatura media diaria, media de las máximas y de las mínimas diarias de los quince días previos a la fecha del parámetro fenológico considerado, así como las máximas y mínimas absolutas de este periodo quincenal y el número total de días de heladas. Los mismos cálculos se efectuaron ampliando el intervalo hasta el mes previo, el mes y medio previo y los dos meses anteriores. De modo similar procedimos también con los datos de precipitación y humedad del suelo. Posteriormente, para las hojas de cada especie y clase de edad, analizamos por medio de regresión lineal (previa transformación de los datos a escala logarítmica) las relaciones entre tasas de mortalidad y factores ambientales, repitiendo los análisis con los valores de las variables ambientales obtenidos para cada uno de los distintos intervalos. Comparando los coeficientes de dichos



análisis, comprobamos que las relaciones más significativas se alcanzaban para un periodo de tiempo de quince días previos (datos no mostrados) a cada pico de mortalidad, de modo que tomamos este intervalo como el óptimo para identificar el efecto de los factores ambientales sobre la abscisión. Preciado el periodo de tiempo, se utilizó regresión múltiple, previo análisis de colinealidad, cuando era preciso para separar el efecto de dos variables independientes. Únicamente en el caso del potencial hídrico foliar utilizamos los datos de las fechas más próximas a las de los distintos valores de las tasas de mortalidad incluidas en el análisis de regresión. Todos los análisis estadísticos se llevaron a cabo empleando el programa SPSS (SPSS Inc., Chicago, IL, USA).

RESULTADOS

1. Condiciones ambientales: variabilidad entre parcelas y años de estudio.

Para tratar de detectar mejor posibles diferencias ambientales entre parcelas y años de estudio, recurrimos al análisis de los datos promediados por estaciones, tal y como se muestran en la Tabla 1.

Existían claras diferencias en temperatura entre las dos parcelas, con valores en general más altos en Garcirrey. Estos resultados se repiten para las distintas estimas de temperatura, aunque las diferencias resultaban especialmente marcadas durante el periodo estival y en relación a las temperaturas máximas (Tabla 1). A Valdelosa le corresponden las temperaturas mínimas más bajas en general, particularmente las mínimas absolutas. Esta parcela registra además, todos los años de estudio, un número de días de helada superior (66 días en promedio), los cuales se extienden a lo largo de más de 6 meses, entre la segunda mitad de Octubre e inicios de Mayo. En Garcirrey las heladas, sin embargo, (53 días al año en promedio) se extienden a lo largo de tan sólo en torno a 4 meses y medio, comenzando en Noviembre y no prolongándose más allá de la primera quincena de Abril (datos no mostrados). Las mismas



tendencias entre enclaves se repetían para los cuatro años de estudio, entre los que apenas existían diferencias en temperatura en cada parcela (Tabla 1). Únicamente en el periodo estival, las temperaturas medias (tanto medias mensuales como el promedio de las máximas y mínimas diarias) tienden a ser más altas en los dos últimos años, especialmente en 2010 (Tabla 1).

Las diferencias se manifiestan justamente de forma contraria a nivel de las precipitaciones, con niveles muy similares entre parcelas, pero claramente diferentes entre años, tanto en el total anual, como en el modo en que se distribuían entre estaciones. 2009 es el año más seco, con niveles de precipitación más de un 20% inferiores a los del año previo y más de un 40% en relación a 2010 (Tabla 1), el año más húmedo. En todos los casos las precipitaciones resultan particularmente escasas en el periodo estival, que registra menos del 10% del total anual, con la única excepción de 2009, en el que tormentas estivales permiten elevar esta cifra hasta un 15%. Los picos de máxima pluviosidad presentaban mayor desigualdad entre los distintos años. El invierno es en los dos últimos años de estudio la estación que aporta los mayores niveles de precipitación (más del 40% del total anual) (Tabla 1), mientras que en 2008, por el contrario, es la primavera la estación más húmeda (más del 45% del total anual) en ambas parcelas (Tabla 1).

A pesar de mostrar similares niveles de precipitación, sí se apreciaban diferencias entre parcelas en la disponibilidad de agua en el suelo. El análisis de la reserva edáfica de agua revelaba que el suelo de Valdelosa contaba para todo el periodo de estudio con una cantidad de agua superior al de Garcirrey (Figura 1). Garcirrey presenta, como ya hemos comentado, temperaturas más elevadas, lo que propicia mayores pérdidas de agua por evapotranspiración. Sin embargo, las diferencias en la reserva hídrica del suelo responden fundamentalmente a la distinta capacidad de almacenamiento de agua de los suelos en ambas parcelas. Valdelosa presenta suelos más profundos y con menor pedregosidad, lo que otorga una mayor capacidad máxima de almacenamiento de agua y, ante niveles similares de precipitación, permite mayor disponibilidad edáfica de agua y menor déficit que en Garcirrey (Figura 1).

Tabla 1. Valores de temperatura media, máxima y mínima diaria promedio y máxima y mínima absoluta (°C), así como niveles de precipitación (mm).

		Valdelosa		Garcirrey									
Estación	Año	Tª media mensual		Tª máxima media		Tª mínima media		Tª máxima absoluta		Tª mínima absoluta		Precipitación	
Verano	2007	18.7	20.6	26.4	32.4	9.22	12.5	36.7	41.3	3.01	4.41	41	34
Otoño	2007	6.60	8.16	13.3	16.5	1.86	2.54	21.7	29.8	-7.61	-4.51	162	175
Invierno	2008	6.38	7.37	12.4	15.8	1.42	2.19	21.6	24.9	-4.96	-3.97	48	49
Primavera	2008	13.4	14.0	20.1	22.3	5.93	8.13	32.0	34.8	-1.04	0.67	155	171
Verano	2008	18.8	19.7	27.0	29.5	10.6	11.2	36.7	43.8	3.72	4.00	22	22
Otoño	2008	6.18	6.00	11.6	12.6	1.54	0.44	23.7	28.6	-9.82	-12.6	109	97
Invierno	2009	5.68	6.03	11.6	13.4	0.28	0.07	24.6	29.2	-8.53	-9.73	109	106
Primavera	2009	14.5	15.5	22.1	25.9	7.01	8.27	34.9	37.9	-3.15	-0.44	54	38
Verano	2009	20.7	22.0	29.2	35.1	12.2	13.2	36.1	45.0	4.14	5.96	47	32
Otoño	2009	9.14	9.79	14.4	17.0	4.82	5.21	27.6	33.0	-10.3	-5.87	53	71
Invierno	2010	4.62	4.92	9.05	10.2	0.74	1.28	19.4	24.4	-8.17	-6.62	195	257
Primavera	2010	14.1	15.0	21.3	23.9	10.6	8.34	33.2	41.3	-2.48	-1.98	101	140
Verano	2010	21.1	23.0	29.5	35.3	12.9	15.1	36.6	44.1	4.19	5.55	37	30
Otoño	2010	6.72	7.87	12.1	15.8	2.30	3.27	23.7	32.1	-7.67	-6.92	85	121

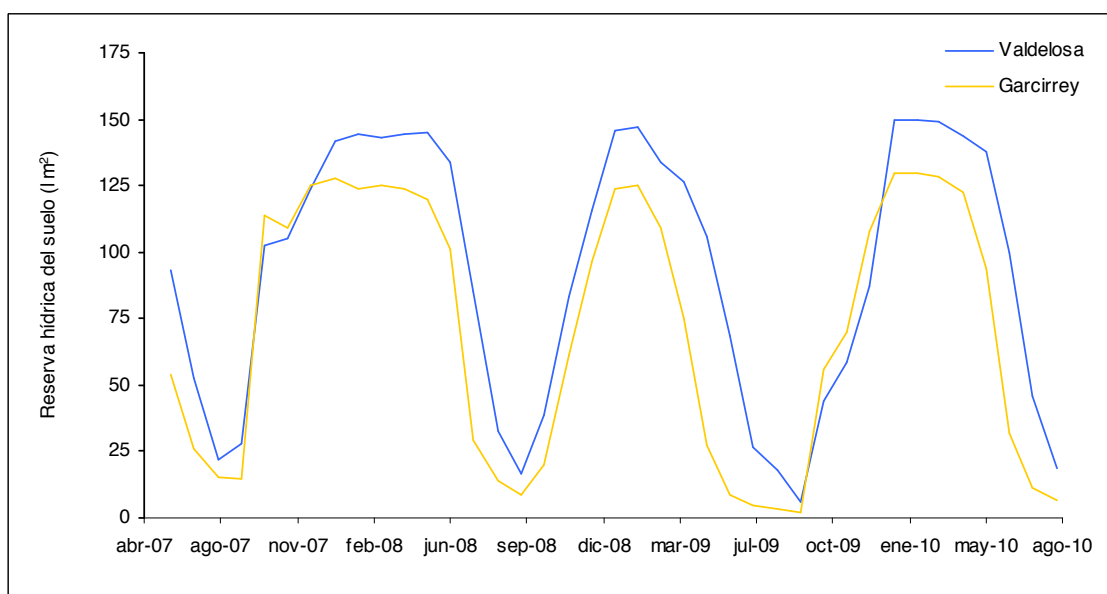


Figura 1. Evolución estacional de la reserva hídrica del suelo a lo largo de los cuatro años en las dos parcelas de estudio.

2. Estatus hídrico foliar

Los potenciales de base sufren un descenso a lo largo de la estación a medida que se consumen las reservas de agua del suelo. Este descenso resultaba siempre más acusado en la parcela de Garcirrey, en la que se registran en verano valores de Ψ_{pd} inferiores (más negativos) a los obtenidos en Valdelosa (Tabla 2). Un descenso más acusado de las reservas de agua del suelo se traduce en un rango estacional de Ψ_{pd} más alto en Garcirrey, resultado que se repite independientemente de la especie y del año de estudio. Pero las diferencias entre parcelas se manifestaban ya incluso en la estación favorable, con valores de Ψ_{pd} más altos de nuevo en Valdelosa (Tabla 2). Potenciales más altos, que se reducen solo ligeramente, confirman la mayor disponibilidad de agua en el suelo que ya vimos en esta parcela.

Por lo que respecta a la comparación entre años, las diferencias en general no resultan especialmente significativas, con la excepción de 2009, que, como ya comentamos, registraba niveles de precipitación claramente inferiores. Las distintas estimas del potencial hídrico foliar



revelan que, efectivamente, durante este año las especies están sometidas a una mayor intensidad del estrés hídrico. No solo los valores de Ψ_{pd} son inferiores al resto de los años ya en primavera, sino que además experimentan un descenso mucho más marcado a lo largo de la estación (Tabla 2).

No se obtienen tendencias comunes, sin embargo, con respecto a los mínimos potenciales absolutos, ni en las comparaciones entre parcelas, ni entre años de estudio. Las dos caducifolias reducen sus potenciales foliares a cifras siempre inferiores en la parcela de Garcirrey, en la que los valores más extremos se obtienen siempre en 2009, tanto para caducifolias como para perennifolias (Tabla 2). En Valdelosa, por el contrario, suelen ser las perennifolias las que reducen en mayor medida su potencial foliar, aunque en este caso sin tendencias claras entre años (Tabla 2).

Tabla 2. Valores medios (E.S. entre paréntesis, n = 5) de Ψ_{pd} (MPa) para cada una de las especies, parcela y año, en cada uno de los dos periodos diferenciados, junto con el valor mínimo absoluto y la amplitud estacional.

		Valdelosa		Garcirrey					
Especie	Año	Ψ_{pd} Primavera		Ψ_{pd} Verano		Ψ_{pd} Rango estacional		Ψ_{midday} min abs	
<i>Q. pyrenaica</i>	2007	-0.23 (0.02)	-0.56 (0.03)	-0.43 (0.03)	-1.42 (0.04)	0.37	1.12	-3.17	-3.55
<i>Q. pyrenaica</i>	2008	-0.24 (0.01)	-0.44 (0.02)	-0.45 (0.03)	-2.11 (0.08)	0.31	1.73	-3.22	-3.87
<i>Q. pyrenaica</i>	2009	-0.73 (0.04)	-1.68 (0.05)	-1.42 (0.05)	-3.12 (0.11)	0.77	1.95	-3.12	-4.78
<i>Q. pyrenaica</i>	2010	-0.56 (0.03)	-0.62 (0.03)	-1.27 (0.05)	-1.52 (0.06)	0.69	1.16	-2.57	-2.96
<i>Q. faginea</i>	2007	-0.26 (0.01)	-0.54 (0.02)	-0.43 (0.02)	-1.15 (0.06)	0.28	0.75	-3.45	-3.91
<i>Q. faginea</i>	2008	-0.24 (0.02)	-0.64 (0.02)	-0.46 (0.02)	-1.98 (0.08)	0.32	1.54	-2.45	-4.00
<i>Q. faginea</i>	2009	-0.65 (0.02)	-1.61 (0.06)	-1.36 (0.05)	-2.99 (0.10)	0.81	1.74	-3.11	-4.46
<i>Q. faginea</i>	2010	-0.46 (0.02)	-0.52 (0.02)	-1.22 (0.04)	-1.56 (0.06)	0.68	1.26	-2.51	-2.94
<i>Q. suber</i>	2007	-0.30 (0.02)	-0.52 (0.01)	-0.42 (0.01)	-1.42 (0.06)	0.38	1.02	-3.81	-3.21
<i>Q. suber</i>	2008	-0.34 (0.01)	-0.38 (0.01)	-0.42 (0.02)	-1.61 (0.05)	0.32	1.26	-3.10	-2.53
<i>Q. suber</i>	2009	-0.81 (0.02)	-1.34 (0.05)	-1.18 (0.04)	-2.34 (0.09)	0.57	1.35	-3.62	-3.71
<i>Q. suber</i>	2010	-0.68 (0.03)	-0.55 (0.03)	-1.12 (0.04)	-1.34 (0.04)	0.44	0.82	-3.19	-2.92
<i>Q. ilex</i>	2007	-0.22 (0.01)	-0.44 (0.02)	-0.51 (0.03)	-1.65 (0.05)	0.53	1.17	-3.50	-2.94
<i>Q. ilex</i>	2008	-0.43 (0.03)	-0.45 (0.02)	-0.59 (0.04)	-1.92 (0.06)	0.46	1.43	-3.12	-3.22
<i>Q. ilex</i>	2009	-0.80 (0.02)	-0.93 (0.04)	-1.19 (0.05)	-2.56 (0.08)	0.59	1.79	-3.30	-4.27
<i>Q. ilex</i>	2010	-0.71 (0.03)	-0.71 (0.03)	-1.03 (0.04)	-1.54 (0.06)	0.43	1.11	-2.42	-2.90



3. Fenología foliar. Pautas fenológicas y efecto de los parámetros ambientales

Especies caducifolias

La emergencia foliar se produce en las dos especies avanzada ya la primavera, entre la segunda quincena de Abril y primera de Mayo, con algunas diferencias dependiendo de la especie y parcela (Tabla 3). *Q. faginea* es siempre la especie con emergencia más temprana (en torno a 10 días antes), lo que sugiere una menor tolerancia a las bajas temperaturas en *Q. pyrenaica*. El despliegue de las hojas es muy rápido, pero mientras que en el roble se concentra en un único flujo, en *Q. faginea* se observan algunos brotes más tardíos en las semanas posteriores al despliegue inicial mayoritario (Figura 2). Entre parcelas, es también en Garcirrey donde las hojas aparecen antes (en torno a 12-15 días) (Tabla 3). Estos resultados se repiten en los distintos años, sin apenas diferencias entre ellos. La emergencia se retrasa en 2007 en las dos parcelas y para ambas especies, pero las diferencias no resultan en ningún caso significativas (Tabla 3).

Tabla 3. Valores medios (E.S. entre paréntesis, n = 4) de la fecha de emergencia (días transcurridos desde inicios del año hasta el despliegue foliar) y de la longevidad foliar media obtenidos para cada una de las especies caducifolias, en cada parcela y año de estudio.

Especie	Año			Longevidad foliar media (días)	
		Valdelosa	Garcirrey		
<i>Q. pyrenaica</i>	2007	138 (4.69)	125 (2.07)	180 (5.57)	200 (3.77)
<i>Q. pyrenaica</i>	2008	133 (3.29)	115 (3.89)	182 (1.60)	200 (4.21)
<i>Q. pyrenaica</i>	2009	125 (4.99)	116 (4.65)	181 (12.1)	190 (7.49)
<i>Q. pyrenaica</i>	2010	135 (5.21)	113 (5.78)	175 (0.25)	184 (2.66)
<i>Q. faginea</i>	2007	125 (5.05)	112 (3.32)	207 (2.35)	214 (5.98)
<i>Q. faginea</i>	2008	119 (2.27)	107 (1.69)	193 (3.97)	220 (3.20)
<i>Q. faginea</i>	2009	118 (4.45)	108 (5.54)	208 (7.30)	224 (9.43)
<i>Q. faginea</i>	2010	115 (5.32)	105 (4.98)	185 (4.32)	209 (8.33)

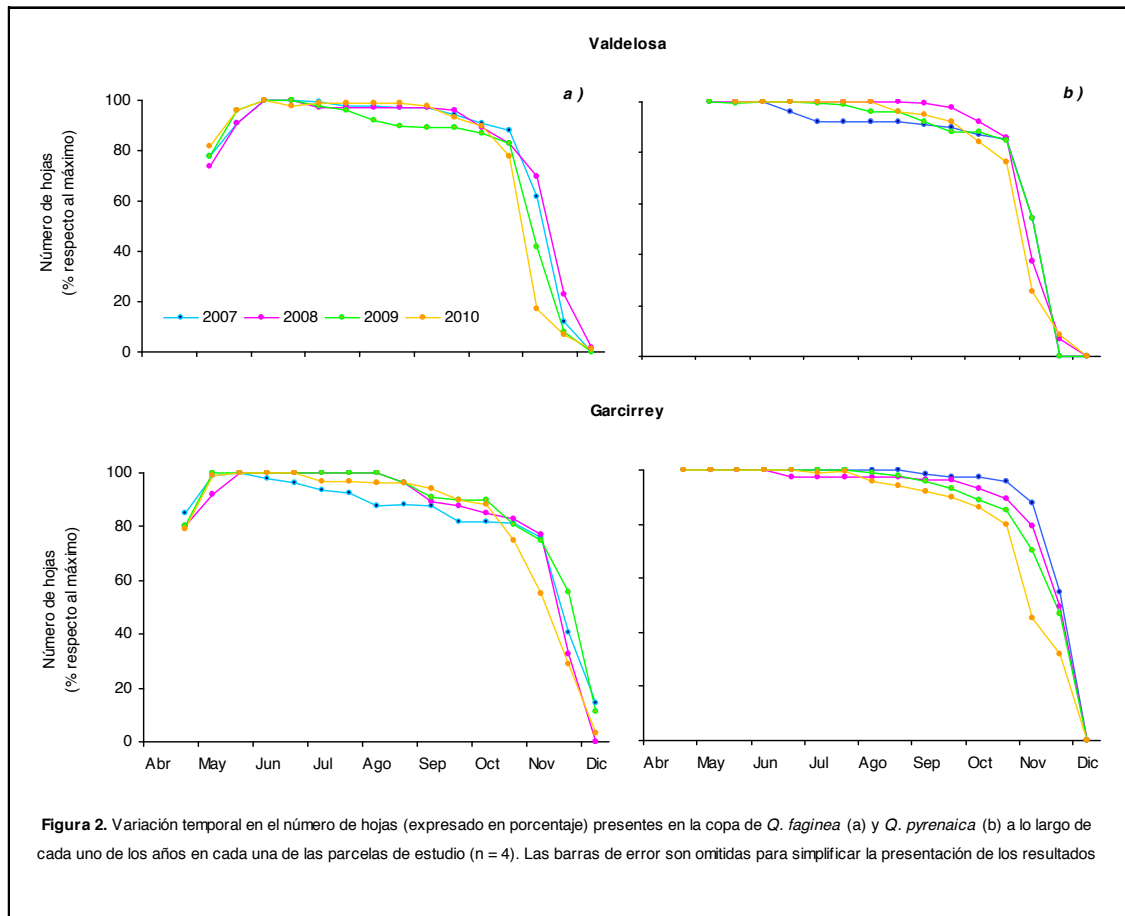


Figura 2. Variación temporal en el número de hojas (expresado en porcentaje) presentes en la copa de *Q. faginea* (a) y *Q. pyrenaica* (b) a lo largo de cada uno de los años en cada una de las parcelas de estudio (n = 4). Las barras de error son omitidas para simplificar la presentación de los resultados

Obtenidas las fechas de emergencia, efectuamos el cálculo de la integral térmica para distintos valores umbrales de temperatura, para tratar de identificar el número de grados día necesarios para que se produzca el despliegue de las hojas en cada especie. Nuestras estimas revelaron una enorme variabilidad para una misma especie entre parcelas y años de estudio (Tabla 4). Este resultado sugiere que, al contrario de nuestra suposición inicial, la aparición de las hojas de las dos caducifolias no depende de que se supere un cierto número de días con una temperatura por encima de un determinado valor umbral.



Tabla 4. Integral térmica (°C día) estimada para el total de días que, superando distintos valores umbrales de temperatura media diaria, transcurren entre inicios de año y las distintas fechas de emergencia de las hojas de *Q. faginea* y *Q. pyrenaica* en las diferentes parcelas y años de estudio.

	Valdelosa		Garcirrey							
<i>Q. faginea</i>										
	2 °C		4 °C		6 °C		8 °C		10° C	
2007	975	678	938	629	836	509	628	260	373	164
2008	917	485	895	455	772	357	536	229	315	75
2009	808	620	774	570	646	476	503	302	276	131
2010	756	586	712	557	616	475	469	321	288	138
<i>Q. pyrenaica</i>										
2007	1178	801	1141	752	1039	609	831	367	576	234
2008	1159	569	1136	540	1014	437	770	293	531	130
2009	955	697	920	647	793	541	650	364	422	156
2010	1014	685	969	655	873	555	699	411	472	216

Las diferencias entre parcelas sí parecían responder, sin embargo, a diferencias en las temperaturas mínimas y en la duración del periodo durante el que se prolongan las heladas. En Garcirrey no se registraba ningún día con temperaturas negativas en las dos semanas previas a la emergencia de las hojas de ninguna de las dos especies (Tabla 5a). En Valdelosa, en ese mismo periodo de tiempo, comprobamos que las temperaturas mínimas diarias alcanzaban cifras claramente más bajas y aún se registran días de helada (Tabla 5a). Las temperaturas medias o las medias de las máximas diarias se mantienen, sin embargo, más próximas entre las dos parcelas e incluso son superiores en Valdelosa en muchos casos. En fechas posteriores, cuando se produce la emergencia en Valdelosa, las temperaturas mínimas (de las dos semanas previas) ya se han elevado considerablemente y desaparecen las heladas en esta parcela (Tabla 5b). De estos resultados se deduce que el retraso en la emergencia en Valdelosa responde a la necesidad de que las temperaturas mínimas se eleven lo suficiente como para garantizar la supervivencia de las hojas recién desplegadas, lo cual debido a su carácter más cálido ocurre antes en Garcirrey.



Tabla 5. Temperatura media diaria, media de las máximas diarias y media de las mínimas diarias (°C) y número de días de helada que durante el periodo del año (los 15 días previos a la fecha de emergencia de las hojas de cada especie en cada uno de los años en la parcela de Garcirrey) se registran en las dos parcelas de estudio (a). Temperatura media de las mínimas diarias y número de días de helada que se registran en los 15 días previos a la fecha de emergencia de las hojas en las parcela de Valdelosa (b).

		Valdelosa		Garcirrey							
<i>Q. faginea</i>											
a) 15 días previos a la fecha de emergencia					b) 15 días previos						
Emergencia en Garcirrey	Tª media		Tª med max		Tª med min		Nº días helada		Emergencia en Valdelosa	Tª med min	Nº días helada
23/04/2007	11.0	11.9	17.95	19.4	3.70	2.43	0	2	06/05/2007	4.89	0
18/04/2008	8.85	9.77	15.67	17.2	2.41	1.62	0	2	30/04/2008	3.10	0
19/04/2009	8.09	7.98	16.51	15.0	2.00	1.16	0	5	29/04/2009	3.00	0
16/04/2010	8.01	9.05	14.66	16.4	2.30	1.57	0	5	26/04/2010	5.10	0
<i>Q. pyrenaica</i>											
a) 15 días previos a la fecha de emergencia					b) 15 días previos						
Emergencia en Garcirrey	Tª media		Tª med max		Tª med min		Nº días helada		Emergencia en Valdelosa	Tª med min	Nº días helada
06/05/2007	11.0	12.3	17.1	18.0	5.51	4.40	0	0	19/05/2007	6.40	0
26/04/2008	8.77	9.49	14.1	15.9	3.26	2.90	0	2	14/05/2008	6.19	0
27/04/2009	9.70	8.90	19.3	15.7	3.50	2.80	0	2	06/05/2009	5.00	0
24/04/2010	11.1	11.7	17.2	18.2	5.23	4.20	0	2	16/05/2010	3.60	0

Completada la masa de hojas, ésta permanece prácticamente constante hasta finales del verano, cuando empiezan a apreciarse algunos descensos que no comienzan a ser significativos hasta varias semanas después (Figura 2). Así, ambas especies mantienen en torno al 80% del total de sus hojas hasta el mes de Noviembre, cuando empieza a manifestarse la senescencia, aunque con algunas diferencias entre especies y parcelas. En Valdelosa, para el roble la caída de hojas comienza a ser significativa ya hacia mediados del mes de Noviembre, con picos de mortalidad que alcanzan su máximo en las dos semanas iniciales de Diciembre. En Garcirrey, sin embargo, el grueso de hojas se mantiene hasta finales de Noviembre y la máxima senescencia no se registra hasta la segunda quincena de Diciembre. Tendencias similares se aprecian en el quejigo, en el que el inicio de la senescencia y la mortalidad máxima se retrasan en torno a 10-15 días en Garcirrey con respecto a Valdelosa, y en ambos casos en torno a una semana con respecto al roble (Figura 2). Estas pautas se aprecian en los distintos años con apenas diferencias entre ellos, a excepción de un ligero



anticipo de la senescencia (en los dos enclaves y para las dos especies) en 2010, que comienza en Octubre y se produce de un modo más gradual durante el resto del año.

Cuando analizamos la relación entre las tasas de mortalidad y los distintos parámetros ambientales, comprobamos que existía una clara relación con la temperatura. La mortalidad resultaba más elevada a medida que descendía la temperatura (tanto las medias, como las mínimas y máximas) y se incrementa el número de días de heladas, aunque eran siempre las temperaturas máximas las que conseguían un mayor porcentaje de la variación explicada (datos no mostrados). Esta relación resultaba totalmente esperable teniendo en cuenta que, aunque la senescencia se manifiesta ya desde Noviembre, los picos máximos se concentran en las fechas finales del año, cuando las temperaturas son más bajas. Pero, cuando en regresión múltiple incluíamos distintas combinaciones de las variables ambientales, esta respuesta únicamente se manifestaba a nivel de las temperaturas máximas, y en particular con las máximas absolutas (Tabla 6 a y b). El valor de la máxima temperatura absoluta registrada en las dos semanas previas ejercía su efecto sobre las tasas de mortalidad independientemente del resto de las variables ambientales, mostrando además las tasas de mortalidad frente a esta temperatura las pendientes de respuesta más altas en valor absoluto (Tabla 6 a y b). En regresión múltiple tendía a desaparecer, sin embargo, el efecto de las temperaturas medias, las mínimas o el número de días de heladas (Tabla 6 a y b). Puesto que la mortalidad se concentra en los meses finales del año, en los que las precipitaciones han permitido la recuperación tras la sequía estival, no detectamos, como era de esperar, ninguna relación entre mortalidad foliar y niveles de precipitación, potencial hídrico o VPD (datos no mostrados). Nuestros resultados sugieren, por tanto, que el descenso de las temperaturas máximas, en concreto de las máximas absolutas, es el factor que condiciona la mortalidad de las hojas en las dos especies caducifolias.

Estos resultados parecen confirmarse cuando analizamos las diferencias para las distintas estimas de temperatura entre las dos parcelas de estudio. Como ya hemos comentado, en las dos especies se apreciaba un retraso en el inicio de la senescencia y la mortalidad máxima de



Tabla 6a. Resultados del análisis de regresión múltiple entre las tasas de mortalidad (días⁻¹; datos transformados logarítmicamente) obtenidas para *Q. faginea*, como variable dependiente, y distintas estimas de temperatura (valores transformados logarítmicamente) correspondientes a las dos semanas previas a cada uno de los picos de mortalidad como variables independientes.

Variables independientes	Interceptación	Pendiente	P	Múltiple	
				R ²	P
T ^a media T ^a med max	3.14	-0.61 -1.29	0.3226 0.1679	0.62	< 0.0001
T ^a media T ^a med min	0.75	-2.33 2.12	0.0015 0.1339	0.63	0.4816
T ^a media T ^a max abs	3.75	-0.56 -1.66	0.4450 0.0056	0.62	< 0.0001
T ^a media T ^a min abs	2.53	-1.16 -0.43	0.0024 0.2796	0.61	< 0.0001
T ^a media Nº días helada	-0.28	-0.67 1.78	0.2920 0.2095	0.62	0.8921
T ^a med max T ^a med min	3.14	-2.73 1.00	0.0021 0.3778	0.62	< 0.0001
T ^a med max T ^a max abs	4.18	-1.11 -1.37	0.1978 0.0218	0.64	< 0.0001
T ^a med max T ^a min abs	3.66	-1.69 -0.62	0.0004 0.0644	0.66	< 0.0001
T ^a med max Nº días helada	0.66	-1.19 1.65	0.0715 0.0950	0.65	0.7017
T ^a med min T ^a max abs	4.42	0.36 -2.87	0.7180 0.0029	0.61	< 0.0001
T ^a med min T ^a min abs	3.56	-1.51 -0.78	0.0799 0.0935	0.47	< 0.0001
T ^a med min Nº días helada	-3.95	0.73 3.81	0.5138 0.0032	0.60	0.1202
T ^a max abs T ^a min abs	4.34	-2.27 -0.29	0.0021 0.4725	0.61	< 0.0001
T ^a max abs Nº días helada	1.32	-1.47 1.52	0.0155 0.2511	0.63	< 0.0001
T ^a min abs N ^a días helada	-1.99	-0.15 2.92	0.7491 0.0033	0.60	0.1526



Tabla 6b. Resultados del análisis de regresión múltiple entre las tasas de mortalidad (días⁻¹; n=20, datos transformados logarítmicamente) obtenidas para *Q. pyrenaica*, como variable dependiente, y distintas estimas de temperatura (valores transformados logarítmicamente) correspondientes a las dos semanas previas a cada uno de los picos de mortalidad como variables independientes.

Variables independientes	Interceptación	Pendiente	P	R ²	Múltiple P
T ^a media	3.60	-0.81	0.1462	0.64	< 0.0001
T ^a med max		-1.43	0.0568		
T ^a media	3.59	-1.27	0.0073	0.62	< 0.0001
T ^a med min		-1.12	0.1191		
T ^a media	5.50	-0.11	0.8662	0.69	< 0.0001
T ^a max abs		-3.22	0.0134		
T ^a media	2.76	-1.27	0.0517	0.57	< 0.0001
T ^a min abs		-0.46	0.4286		
T ^a media	0.01	-0.85	0.2988	0.59	0.9959
Nº días helada		1.81	0.2643		
T ^a med max	3.99	-2.06	0.0122	0.60	< 0.0001
T ^a med min		-0.34	0.7096		
T ^a med max	5.38	-0.70	0.3438	0.71	< 0.0001
T ^a max abs		-2.57	0.0194		
T ^a med max	3.70	-1.74	0.0156	0.62	< 0.0001
T ^a min abs		-0.51	0.2794		
T ^a med max	0.98	-1.41	0.0409	0.66	0.5694
Nº días helada		1.71	0.0927		
T ^a med min	5.86	-0.86	0.1466	0.73	< 0.0001
T ^a max abs		-2.84	0.0003		
T ^a med min	3.63	-1.37	0.0706	0.56	< 0.0001
T ^a min abs		-0.97	0.0572		
T ^a med min	0.35	-1.09	0.1311	0.62	0.8200
Nº días helada		2.53	0.0072		
T ^a max abs	5.47	-3.17	0.0022	0.69	< 0.0001
T ^a min abs		-0.14	0.7543		
T ^a max abs	4.56	-2.99	0.0135	0.70	0.0998
Nº días helada		0.50	0.6759		
T ^a min abs	-1.58	-0.29	0.6661	0.56	0.4520
Nº días helada		2.79	0.0609		



en torno a 10-15 días en Garcirrey con respecto a Valdelosa. Comparando los valores de temperatura durante el otoño e invierno de los distintos años de estudio en cada parcela, se comprueba que apenas existen diferencias en las temperaturas medias y algo similar ocurre con las mínimas, inferiores incluso en algunos casos en Garcirrey (Tabla 1). Sin embargo, sí son más acusadas las diferencias entre parcelas en las temperaturas máximas y particularmente en las máximas absolutas, con valores para otoño e invierno claramente más altos en Garcirrey (entre 3 - 8°C) (Tabla 1). Estas diferencias justificarían el retraso de la mortalidad en la parcela de Garcirrey, que es capaz de mantener temperaturas máximas mucho más elevadas hasta incluso en estas fases finales del año.

Las diferencias en emergencia y mortalidad entre las dos parcelas se traducen en diferencias en longevidad foliar que, aunque no alcanzan la significación, sí se repiten para las dos especies en todos los años de estudio. Tanto las hojas de quejigo como las de roble mostraban una duración media en torno a dos semanas superior en Garcirrey (191 días en promedio frente a 179 en Valdelosa para *Q. pyrenaica*, y 217 en Garcirrey frente a 198 en Valdelosa para *Q. faginea*), en la que no solo se adelanta ligeramente la emergencia, sino que además se retrasa también en alguna medida la senescencia. Entre años, la longevidad resultaba solo ligeramente inferior en 2010, debido al adelanto de la senescencia que ya hemos comentado, aunque las diferencias tampoco alcanzaban la significación en ningún caso (Tabla 3).

Especies perennifolias

Q. suber mostraba un patrón claramente distinto al de los dos *Quercus* caducifolios, no sólo en la duración media de sus hojas, sino también en la localización temporal de su emergencia y abscisión. El despliegue de las hojas en esta especie es más tardío, concentrándose en las fechas finales de Mayo o iniciales de Junio, con variaciones despreciables entre parcelas, y prácticamente también entre años (Tabla 7).



Tabla 7. Valores medios (E.S. entre paréntesis, n = 4) de la fecha de emergencia (días transcurridos desde inicios del año hasta el despliegue foliar) y de la longevidad foliar media obtenidos para cada especie, en cada parcela y año de estudio.

		Valdelosa	Garcirrey		
Especie	Año	Días hasta la emergencia		Longevidad foliar media (días)	
<i>Q. suber</i>	2007	144 (3.22)	150 (4.21)	403 (6.35)	394 (7.27)
<i>Q. suber</i>	2008	159 (2.67)	157 (5.32)	390 (5.00)	386 (2.65)
<i>Q. suber</i>	2009	152 (6.65)	151 (3.23)	376 (6.45)	369 (6.41)
<i>Q. suber</i>	2010	151 (4.23)	147 (4.34)	-	-
<i>Q. ilex</i>	2007	126 (3.23)	122 (2.21)	760 (14.2)	765 (13.7)
<i>Q. ilex</i>	2008	122 (1.78)	119 (4.11)	774 (11.4)	759 (8.98)
<i>Q. ilex</i>	2009	113 (4.32)	111 (2.67)	769 (17.8)	787 (17.5)
<i>Q. ilex</i>	2010	115 (3.23)	113 (2.67)	783 (9.60)	789 (16.4)

Cuando calculamos la integral térmica para distintos valores umbrales de temperatura, obtuvimos nuevamente una fuerte variabilidad entre parcelas y años de estudio (Tabla 8), que sugiere que tampoco en este caso la emergencia parece depender de que se supere un cierto número de días con una temperatura por encima de un determinado valor umbral. Sin embargo, el retraso en la aparición de las hojas en 2008, aunque simplemente se limita a una o dos semanas, parece sugerir que en esta especie son más bien las temperaturas máximas las que condicionan en alguna medida la emergencia foliar. Analizando los datos climáticos de la última quincena de Mayo (es decir, las dos semanas previas a las fechas en que emergen las hojas de esta especie en la mayor parte de los años), comprobamos que en 2008, en esa quincena las temperaturas mínimas diarias son similares a las del resto de años en ambas parcelas, e incluso más elevadas en el caso de los valores mínimos absolutos (datos no mostrados). Por tanto, no es a causa de las temperaturas mínimas por lo que se retrasa la emergencia. Sin embargo, sí se aprecian diferencias en cuanto a las máximas, que en 2008, en las semanas previas a las fechas típicas de emergencia de las hojas el resto de los años, son significativamente más bajas. Es posible, por tanto, que este retraso en la emergencia en 2008

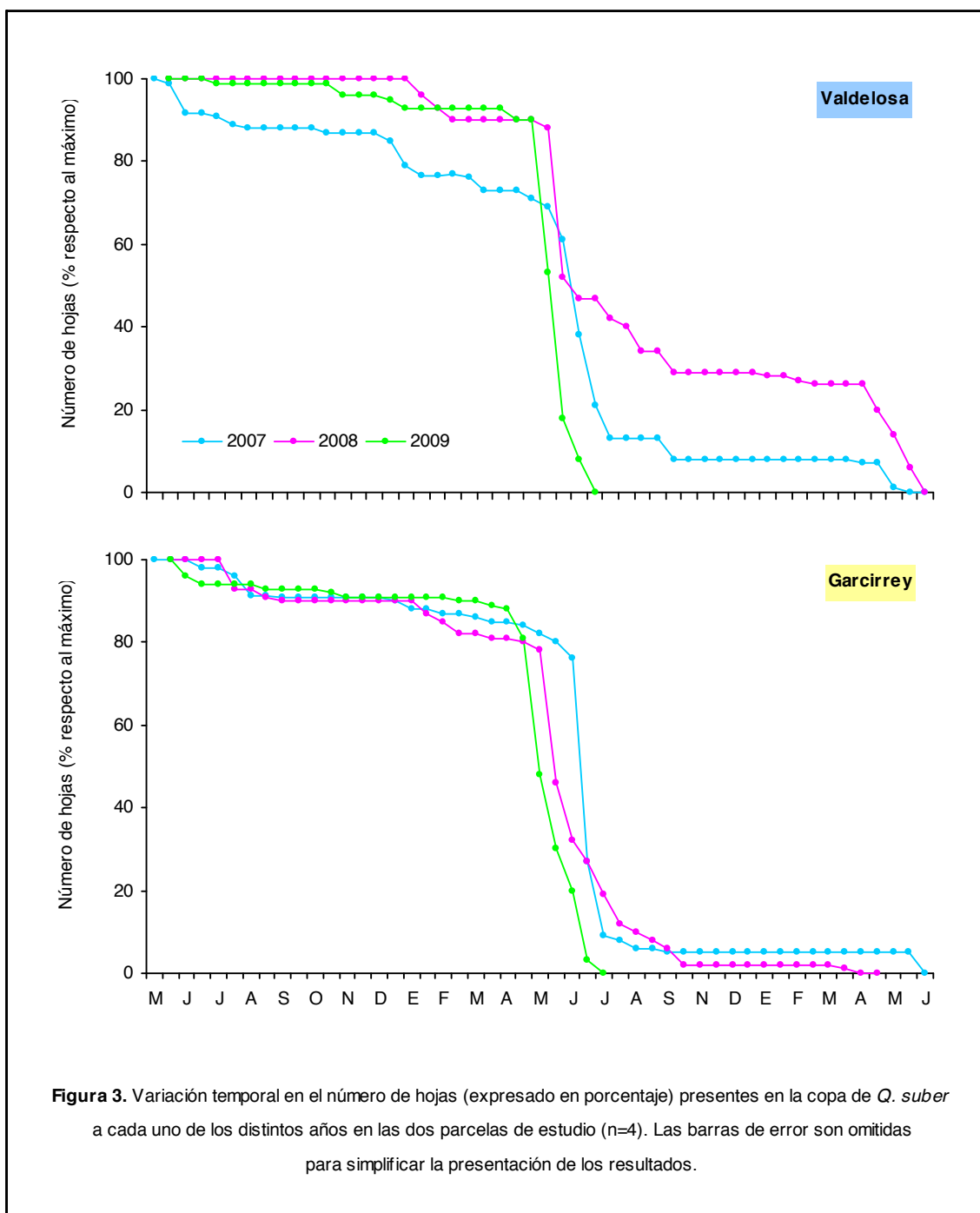


se explique por la necesidad de avanzar más en la estación para alcanzar temperaturas máximas lo suficientemente elevadas como para inducir el despliegue de las hojas.

Tabla 8. Integral térmica (°C día) estimada para el total de días que, superando distintos valores umbrales de temperatura media diaria, transcurren entre inicios de año y las distintas fechas de emergencia de las hojas de *Q. suber* en las diferentes parcelas y años de estudio.

	Valdelosa		Garcirrey											
	<i>Q. suber</i>													
	2 °C		4 °C		6 °C		8 °C		10° C		12 °C		14° C	
2007	1267	1113	1233	1068	1151	945	951	712	685	538	489	340	307	172
2008	1507	1065	1485	1039	1369	932	1126	781	930	574	586	367	325	135
2009	1368	965	1336	915	1210	821	1069	632	864	434	589	237	461	186
2010	1270	1106	1225	1077	1136	987	955	799	729	554	563	424	461	243

Una vez producidas, el grueso de las hojas se mantiene en el árbol, en cifras superiores al 80-85% del total, superando su primer año de vida (Figura 3). Las pérdidas durante este periodo corresponden a picos de mortalidad que se concentran coincidiendo con cierta intensificación del estrés; por un lado, durante el mes de Agosto, cuando las temperaturas son más altas y el déficit hídrico más acentuado y, por otro lado, durante los meses de Enero y Febrero, cuando se registran los descensos más acusados en las temperaturas, especialmente las mínimas (Figura 3). Las hojas que superan el primer año se reducen drásticamente en número a partir de finales de Mayo inicios del mes de Junio, coincidiendo con el despliegue de la nueva cohorte, antes, por tanto, de que se eleven demasiado las temperaturas y claramente antes de que comience a manifestarse el déficit hídrico estival. De hecho, ya a finales de Junio de este su segundo año, el número de hojas supervivientes se limita a tan solo en torno al 25-30% de las de la cohorte inicial, y aún a cifras inferiores en algunos casos. La abscisión se prolonga durante el resto de la estación estival, al final de la cual los árboles mantienen una masa de hojas viejas muy reducida (tan solo en torno al 10% del total inicial), o incluso nula, como ocurre en 2009. Las escasas hojas remanentes se mantiene sin notables alteraciones a lo largo de prácticamente todo el segundo año de su vida, hasta su desaparición total con la emergencia de una nueva cohorte a finales de Mayo del año siguiente (Figura 3).



Las mismas pautas, con escasas variaciones, se mantenían en ambas parcelas (Figura 3). Esto se traduce en ausencia de diferencias significativas en la longevidad media obtenida para las hojas cuya vida pudimos completar a lo largo de nuestro estudio (Tabla 7). Las hojas de *Q. suber* alcanzaban en promedio una duración de en torno a 13 meses, tanto para Valdelosa



como para Garcirrey. Entre años, aunque en 2009 la duración era algo menor, las diferencias eran tan reducidas que en ningún caso resultan tampoco significativas (Tabla 7).

Del mismo modo que para las caducifolias, también en *Q. suber* analizamos los efectos de los distintos factores ambientales sobre las tasas de mortalidad. Como la mortalidad de las hojas durante su primer año es tan baja y contamos con tan pocos datos, limitamos este análisis a las hojas de la segunda cohorte. Los análisis no revelaron en este caso ninguna respuesta de la abscisión a ninguna de las estimas de temperatura, ni tampoco a ninguno de los indicadores de disponibilidad del agua (precipitación, déficit hídrico o potencial hídrico foliar) (datos no mostrados), resultado esperable teniendo en cuenta que la máxima abscisión de las hojas se localiza cuando aún no ha comenzado a manifestarse el déficit hídrico.

Dada la proximidad entre las máximas tasas de mortalidad de las hojas viejas con la emergencia de las nuevas, tratamos de comprobar hasta qué punto ambos eventos pudieran estar relacionados. Para ello, buscamos en primer lugar la relación entre las tasas de mortalidad de las hojas viejas y la distancia en días a las fechas en las que aparecen las hojas nuevas. La relación

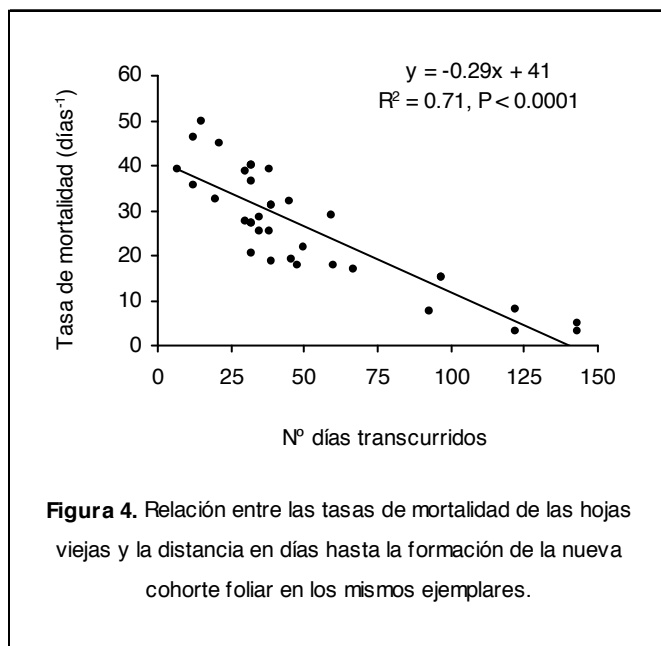


Figura 4. Relación entre las tasas de mortalidad de las hojas viejas y la distancia en días hasta la formación de la nueva cohorte foliar en los mismos ejemplares.

obtenida (Figura 4), reveló que, aunque la abscisión se extiende a lo largo de varias semanas, la mortalidad es máxima en las fechas más próximas a la salida de las hojas nuevas, reduciéndose a medida que nos alejamos de las fechas de emergencia de la nueva cohorte. Esta relación significativa parece sugerir que, de algún modo, la muerte de las hojas viejas está condicionada por la aparición de las hojas nuevas. Diversos autores han propuesto que esta



relación se basa en la necesidad de reabsorción de nutrientes desde las hojas viejas para sustentar el desarrollo de las nuevas más productivas. Si esto es así, cabría esperar que las máximas tasas de mortalidad coincidan con una reabsorción más intensa y, por tanto, con cifras mínimas de nutrientes en la hojarasca.

Analizando los cambios temporales en las concentraciones de N comprobamos que, efectivamente, las mínimas cantidades en la hojarasca correspondían siempre a aquellas fechas más próximas a los picos máximos de mortalidad en las hojas viejas (Tabla 9). Este resultado parece confirmar que la abscisión en *Q. suber* está, en cierta medida al menos, sometida a un control interno.

Tabla 9. Cambios en el contenido de nitrógeno (% respecto al peso seco) en la hojarasca de *Q. suber* recolectada a lo largo de los distintos años en las dos parcelas de estudio. Omitimos los dos datos del año 2007, en el que la recolección de la hojarasca se inició en fechas posteriores a la emergencia de la nueva cohorte, avanzado el mes de junio.

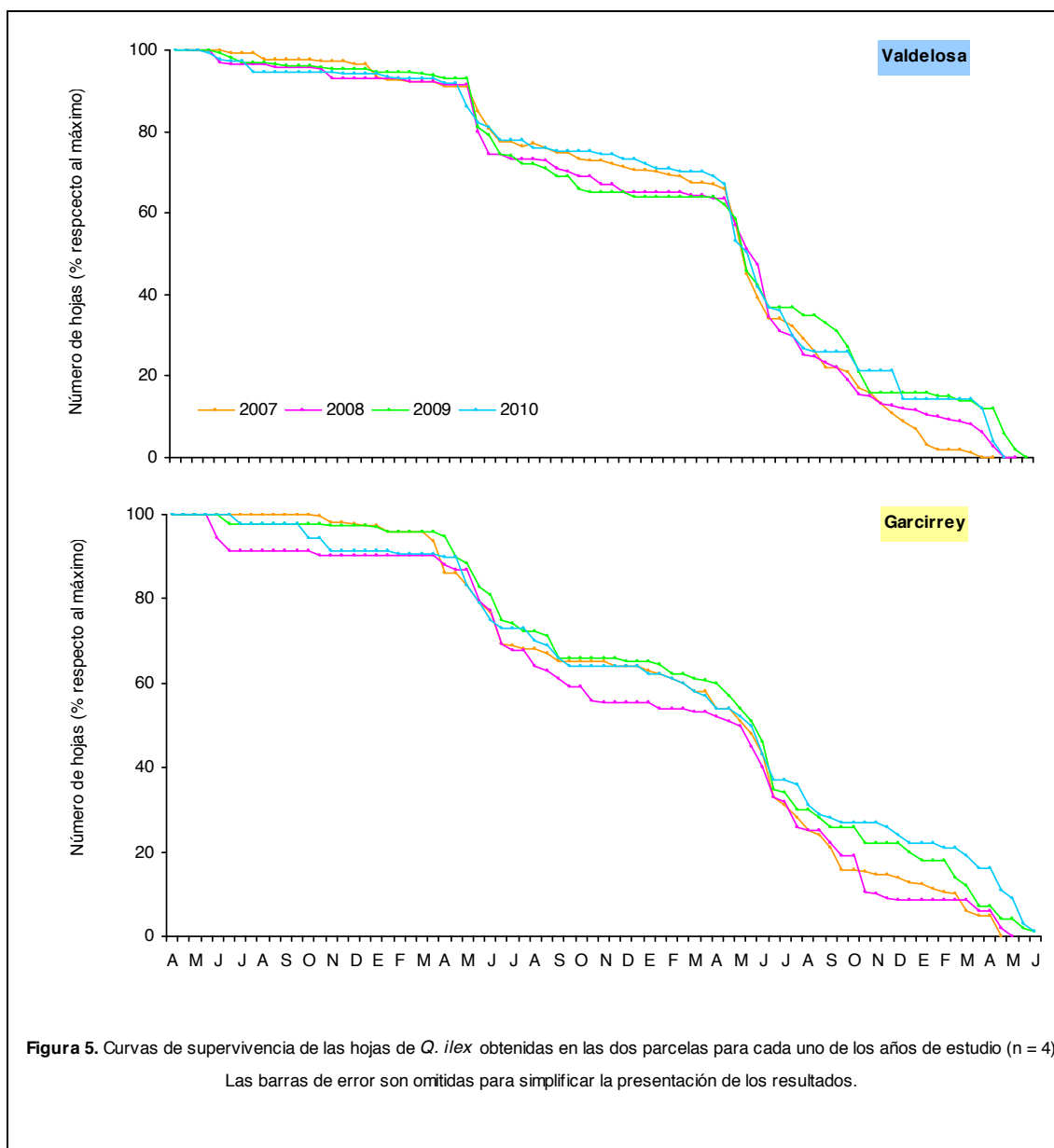
Mes	días	VALDELOSA			GARCIRREY		
		2008	2009	2010	2008	2009	2010
Enero		1.52	1.76	1.95	1.98	1.37	1.70
Febrero		1.51	1.95	1.73	1.42	1.33	1.68
Marzo		1.82	1.77	1.84	1.37	1.97	1.36
Abril		1.94	1.23	1.37	1.31	1.58	1.56
Mayo		0.93	0.97	1.09	1.16	1.11	1.18
Junio	1-15	0.82	0.86	0.85	1.03	0.91	1.03
	15-30	0.87	1.14	0.85	1.21	1.02	1.27
Julio	1-15	0.98	1.22	0.90	1.16	1.20	1.41
	15-30	0.89	1.29	1.21	1.21	1.35	1.32
Agosto	1-15	0.94	1.23	1.17	1.28	1.23	1.29
	15-30	-	-	-	-	-	-
Septiembre	1-15	0.89	0.92	1.00	1.42	1.30	1.35
	15-30	0.87	0.96	1.09	1.29	1.18	1.14
Octubre	1-15	1.06	0.91	1.22	1.48	1.26	1.43
	15-30	1.14	1.01	1.36	1.46	1.37	1.22
Noviembre	1-15	1.38	0.98	1.37	2.00	1.29	1.78
	15-30	1.55	1.10	1.69	1.72	1.44	1.60
Diciembre	1-15	1.63	1.03	-	1.72	1.33	-
	15-30	1.34	1.23	-	1.65	1.17	-



Q. ilex, desplegaba sus hojas también en un único flujo, en los últimos días de Abril o inicios de Mayo, un mes antes, por tanto, que en *Q. suber* (Tabla 7). El mismo patrón se repetía en las distintas parcelas y años de estudio, de modo que no pudimos identificar ningún factor ambiental condicionando el momento en que se produce el despliegue de las hojas en esta especie.

Durante su primer año de vida, la cohorte de hojas mantiene prácticamente toda su dotación, con sólo descensos poco significativos (Figura 5). Transcurrido su primer año, concretamente hacia finales de Abril o inicios de Mayo del año siguiente, y coincidiendo de nuevo con la emergencia de una nueva cohorte, se registra un primer periodo marcado de abscisión, que se prolonga hasta finales de Junio en Valdelosa y continúa hasta finales de verano en Garcirrey (Figura 5). Esto se traduce en una mortalidad más marcada en las hojas de la segunda cohorte en este último enclave, donde sobrevive tan solo en torno a un 55%, mientras que en Valdelosa los árboles mantienen siempre más del 60% de sus hojas durante su segundo año de vida (Figura 5). Las hojas se mantienen en el árbol, con algunos descensos durante el invierno, hasta la siguiente estación de crecimiento, cuando, también en Mayo, se inicia un nuevo periodo de abscisión (Figura 5), reduciéndose el número de hojas supervivientes a en torno a un 25% del total inicial al final del verano. Este grueso de hojas supervivientes permanece, con ligeras pérdidas asociadas al comienzo de las heladas, hasta un nuevo episodio de abscisión que, como en los años previos, coincide con la emergencia de una nueva cohorte foliar (Figura 5).

Estas pequeñas diferencias entre parcelas no resultaban lo suficientemente marcadas como para reflejarse en diferencias reseñables en la duración media de la vida de las hojas. La longevidad foliar para *Q. ilex* se extiende, en promedio, en torno a 26 meses en ambas parcelas (Tabla 7). Únicamente en 2007 las hojas alcanzaban una longevidad media algo inferior respecto a 2010, año que arroja la longevidad media más elevada en los dos enclaves. Sin embargo, tampoco en este caso las diferencias alcanzan la significación.



En *Q. ilex* las mayores tasas de mortalidad, lógicamente, corresponden a las hojas de la tercera cohorte y las pocas que hayan podido llegar hasta su cuarto año de vida, que han superado la longevidad media característica de la especie. Las cifras de mortalidad son más reducidas para las hojas de la segunda cohorte y menos significativas aún para las hojas en su primer año. En este último caso hay tan pocas cifras de mortalidad y poco relevantes que no hemos obtenido relación significativa con ninguno de los factores ambientales considerados (datos no



mostrados). Sí se aprecia, no obstante, que la mortalidad corresponde en todos los casos a finales de Junio mediados de Julio, así como a los meses de Febrero y finales de Enero, los dos periodos del año en que se registran las temperaturas más extremas, tanto por lo que a las altas, como a las mínimas se refiere.

Cuando tratamos de buscar qué factores ambientales pudieran condicionar las tasas de mortalidad para las hojas de la segunda y tercera cohorte, encontramos que la relación no alcanzaba la significación para ninguno de los factores estudiados (datos no mostrados). Sin embargo, observamos algunas diferencias en la distribución de la mortalidad en el tiempo entre las dos parcelas, que nos permiten sacar algunas conclusiones.

Durante su segundo año, el número de hojas de encina se reduce entre un 25-30% en Valdelosa y entre un 30-35% en Garcirrey. Del total de hojas desaparecidas durante este segundo año, en Valdelosa cerca del 60% mueren entre Mayo y Junio. La mortalidad se produce, por tanto, de un modo abrupto, concentrándose los valores máximos en unas pocas semanas previas al verano. A lo largo del periodo estival, las pérdidas se limitan ya a tan solo en torno a un 14% del total de las hojas que desaparecen en su segundo año de vida. En Garcirrey, el mayor porcentaje de hojas de edad 2, en torno al 50%, se pierde entre Mayo y Junio. Sin embargo, durante el verano las pérdidas son también notables (en torno a un 25%). Estos resultados apuntan al estrés térmico y principalmente hídrico más acentuado en Garcirrey (que por otro lado apenas se manifiesta en Valdelosa) como el responsable de las diferencias en la mortalidad que experimentan las hojas de la segunda cohorte entre los dos enclaves. Resultados similares se obtenían para las hojas de la tercera cohorte foliar, cuya máxima mortalidad se registraba en el periodo pre-estival en Valdelosa (en torno al 50% del total de las muertes durante el tercer año de vida, frente a un 17% durante el verano), mientras que de nuevo en Garcirrey la mortalidad era más gradual (40% de las hojas que mueren en su tercer año lo hacen entre Mayo y Junio y un 25% en los meses de verano).



Un segundo periodo de abscisión, menos significativo, pero también apreciable (entre el 20 y 25% del total de hojas muertas en cada cohorte), y ligeramente más alto siempre en Valdelosa, se registraba en la segunda quincena de Octubre e inicios de Noviembre. Aunque tampoco obtuvimos relación significativa con ninguno de los factores ambientales analizados, dichos picos coinciden claramente con el inicio de las heladas en ambas parcelas, lo que parece sugerir que este es el factor desencadenante de la mortalidad de las hojas viejas que han superado el periodo estival.

En *Q. ilex*, la mortalidad de las hojas viejas se produce, por tanto, a través de varios picos que se registran en distintas épocas del año y bajo condiciones ambientales muy contrastadas. El hecho de que los distintos picos respondan a condiciones tan distintas, podría explicar la ausencia de relación que obteníamos para esta especie cuando confrontamos los valores de mortalidad con los factores ambientales en las semanas previas. Además, aunque se registra mortalidad en otras fases del año, un porcentaje muy elevado se concentra entre Mayo y Junio, cuando las temperaturas están aún lejos de alcanzar sus máximos y el agua todavía no actúa como limitante, lo que también contribuiría a justificar la ausencia de efectos significativos de estos parámetros ambientales que hemos obtenido.

Como la máxima mortalidad de las hojas viejas coincidía con la formación y desarrollo de las nuevas (especialmente en Valdelosa), tratamos de comprobar también en este caso si existía alguna relación entre ambos eventos que pudiera sugerir que las hojas viejas mueren tras actuar como reservorios de nutrientes para la formación de una nueva cohorte. Para ello nuevamente analizamos los cambios a lo largo del tiempo en la concentración de nitrógeno en la hojarasca desprendida en ambas parcelas (Tabla 10). Con la única excepción de la parcela de Valdelosa en 2010, en el resto de los casos se confirmaba que las cantidades inferiores de nutriente en la hojarasca se alcanzaban en aquellas fechas más próximas a la emergencia de una nueva cohorte (Tabla 10). Estos datos vuelven a sugerir un control interno del proceso de



retranslocación y al menos de parte de la mortalidad de las hojas viejas, también en esta especie.

Tabla 10. Cambios en el contenido de nitrógeno (% respecto al peso seco) en la hojarasca de *Q. ilex* recolectada a lo largo de los distintos años en las dos parcelas de estudio. Omitimos los datos del año 2007, en el que la recolección de la hojarasca se inició en fechas posteriores a la emergencia de la nueva cohorte, avanzado el mes de junio.

Mes	días	VALDELOSA			GARCIRREY		
		2008	2009	2010	2008	2009	2010
Enero		0.95	1.23	1.04	1.12	1.11	1.21
Febrero		1.26	1.24	1.15	1.42	0.91	1.12
Marzo		1.20	1.31	1.10	1.19	0.84	1.33
Abril		1.17	1.16	0.92	0.96	0.97	0.90
Mayo		0.76	0.79	0.86	0.81	0.78	0.78
		0.79	0.80	0.83	0.83	0.81	0.79
Junio	1-15	0.82	0.81	0.76	0.89	0.83	0.82
	15-30	0.84	0.82	0.77	0.92	0.84	0.85
Julio	1-15	0.89	0.85	0.74	0.95	0.88	0.87
	15-30	0.85	0.90	0.60	1.00	0.88	0.93
Agosto	1-15	0.93	1.02	0.67	0.90	0.79	0.80
	15-30	-	-	-	-	-	-
Septiembre	1-15	1.13	0.88	0.74	0.89	0.99	0.85
	15-30	0.83	0.89	0.81	1.00	0.91	0.86
Octubre	1-15	0.87	0.85	0.75	0.98	0.82	0.93
	15-30	0.89	0.93	0.86	0.98	0.92	0.90
Noviembre	1-15	0.91	0.89	0.89	0.97	0.93	1.33
	15-30	0.90	0.90	-	0.87	0.96	-
Diciembre	1-15	1.14	0.91	-	1.00	0.91	-
	15-30	1.06	1.10	-	0.99	0.94	-

DISCUSIÓN

Nuestros resultados confirman la variedad de hábitos foliares entre árboles coexistentes en áreas mediterráneas, ya apuntada por distintos autores (Escudero et al. 1987, de Lillis & Fontanella 1992, Montserrat-Martí et al. 2004). Diferentes especies despliegan distintas pautas fenológicas frente a las mismas condiciones ambientales, lo que revela distintas estrategias condicionadas por factores intrínsecos. Pero, además, las distintas especies difieren en el



modo en que responden a los factores ambientales, o dicho de otro modo, también nuestro estudio revela, como otros numerosos trabajos, que las respuestas fenológicas a los factores ambientales son altamente dependientes de la especie (Kramer et al 2000, Vitasse et al 2009, Valdez–Hernández et al. 2010).

Nuestras especies muestran una emergencia temprana, aunque siempre condicionada por la incidencia de las heladas de primavera, completando su población de hojas en un breve espacio de tiempo, similar a lo descrito para otras especies mediterráneas (Montenegro 1987, Correia et al. 1992). En la mayoría de nuestros *Quercus*, estas primeras etapas tenían lugar durante Abril y Mayo, cuando existe una mayor disponibilidad hídrica y las temperaturas aún no han ascendido lo suficiente como para propiciar altas tasas de transpiración. Únicamente en *Q. suber* el inicio de esta fase se retrasa en torno a un mes con respecto al resto de los *Quercus* con los que coincide en las parcelas de estudio.

Diversos modelos, basados en el análisis de costes y beneficios, sugieren que la rápida emergencia y expansión foliar actúa no sólo como una estrategia de protección contra los herbívoros, sino también como un modo de acaparar los recursos e invertirlos convenientemente, mientras las condiciones son todavía propicias para maximizar la fotosíntesis (Mooney et al. 1974, Chabot & Hicks 1982, Kikuzawa 1995). En ambientes de clima mediterráneo frío, como el nuestro, las bajas temperaturas invernales y la sequía estival limitan la actividad fotosintética a un corto periodo durante finales de primavera y comienzos de verano (Mitrakos 1980). Nuestros *Quercus* muestran altas tasas de asimilación en las escasas semanas con estas condiciones favorables, seguido por un marcado cierre estomático, especialmente en las perennifolias, durante las fases de alto estrés hídrico estival (Mediavilla & Escudero 2003b). De este modo, estas especies obtienen la mayor parte de su asimilación total durante unas pocas semanas iniciales de la estación de crecimiento (Mooney et al. 1974, Mitrakos 1980). Un temprano y breve desarrollo de su biomasa foliar puede tener, entonces, una enorme influencia sobre la ganancia de carbono a lo largo del año, permitiendo tener desplegada su capacidad fotosintética durante las fases más óptimas (Kramer 1995, Mediavilla



& Escudero 2003a). El modelo de producción de hojas, concentrado en un flujo mayoritario o incluso único, se ajustaría a esta estrategia de maximizar la ganancia total de carbono.

Sin embargo, también es cierto que entre nuestras especies se dan diferencias notables en la fecha de emergencia. Considerando el número de días desde el inicio del año hasta la aparición de las nuevas yemas (promedio de los dos enclaves y cuatro años de estudio), las mayores diferencias se daban a nivel de *Q. suber*, con un retraso de en torno a 26 días respecto a la emergencia en *Q. pyrenaica*, 37 más tarde que en *Q. faginea* y sobre 33 días de diferencia con la otra perennifolia. Dadas las enormes variaciones en la capacidad fotosintética esperables a lo largo de la estación de crecimiento, diferencias tan considerables en la emergencia deberían tener importantes repercusiones sobre la fijación acumulada de carbono de cada uno de los tipos de hoja. En este sentido, resulta sorprendente que especies coexistentes no mantengan los mismos patrones fenológicos. Asimismo, serían esperables mayores variaciones en los patrones de emergencia entre los distintos años en una misma parcela. En los siguientes capítulos intentaremos calcular el efecto de los patrones fenológicos de cada especie sobre la asimilación total de carbono a lo largo de la estación de crecimiento, con el fin de estimar el grado de optimización de la fenología de cada especie en las condiciones climáticas de nuestras parcelas.

Q. faginea y *Q. pyrenaica*, debido a su carácter caducifolio, necesitan alcanzar el periodo más favorable disponiendo de la máxima cantidad posible de hojas recientes y muy productivas. Puesto que las hojas disponen de menos tiempo para fotosintetizar y devolver a la planta los recursos invertidos en su construcción, se hace imprescindible maximizar la producción y aprovechar el reducido tiempo en que las condiciones lo permiten. Entre las perennifolias, *Q. ilex* acumula hasta tres cohortes foliares durante una misma estación de crecimiento. La presencia de hojas viejas durante estas fases favorables podría, en principio, hacer menos acuciante que en el caso de las caducifolias la necesidad de un despliegue temprano de las nuevas hojas. No obstante, en esta especie se aprecia un marcado declive de la capacidad fotosintética de las hojas a lo largo de su vida (Escudero & Mediavilla 2003), de modo que esta



disminución en la producción, sumado a la marcada sensibilidad estomática que muestran frente al estrés hídrico (Mediavilla & Escudero 2003b), reduce de forma significativa la ganancia de carbono proporcionada por estas cohortes de mayor edad. El temprano despliegue de una nueva cohorte de hojas más productivas puede contribuir a mejorar el balance de carbono de esta especie. En *Q. suber*, sin embargo, apenas hay coincidencia de distintas cohortes foliares, puesto que la abscisión de las hojas viejas coincide mayoritariamente con la emergencia de una nueva cohorte foliar. Pero, debido a su menor longevidad en comparación a *Q. ilex*, las hojas de *Q. suber* no experimentan un descenso tan acusado de la capacidad fotosintética a lo largo de su vida (Mediavilla & Escudero 2003b). Según hemos observado, las hojas viejas de *Q. suber* mantienen hasta un 75% de la capacidad fotosintética que alcanzan las nuevas (Mediavilla & Escudero 2003c). En esta especie, por tanto, no es tan importante desplegar las hojas tan pronto como el resto, lo que además puede permitir a *Q. suber* reducir el riesgo de sufrir daños por las heladas tardías o de disminuir demasiado pronto las reservas hídricas del suelo. La sequía estival y sus efectos sobre la ganancia de carbono parecen revelarse, entonces, como el factor predominante en la selección de la estrategia fenológica adoptada por las distintas especies en relación a la primera fase foliar.

Pero, al margen de estas diferencias interespecíficas, se observaban también algunas diferencias a nivel de cada especie condicionadas por los cambios en los factores ambientales. Distintas hipótesis sobre la relación entre el momento de despliegue de las hojas y diversas variables ambientales han sido contrastadas en un amplio número de estudios, que arrojan una variedad de opiniones sobre la importancia de estas variables exógenas. Trabajos como, por ejemplo, el de García-Mozo et al. (2008) o Pinto et al. (2011) sugieren que el desarrollo de las nuevas hojas está condicionado por los niveles de precipitación y cambios en el estatus hídrico. Un mayor número de autores resaltan la importancia de la temperatura como principal factor condicionando las diferencias en la fecha de despliegue de las hojas, fundamentalmente para los árboles en zonas templadas (Peñuelas et al. 2002, Menzel et al. 2006, Morin et al. 2010). Sin embargo, también existen estudios, como los de Seiwa (1999) o Lee et al. (2009), que no encontraron correlación entre la emergencia y la temperatura ambiente o la precipitación.



Nuestros resultados coinciden con los de la mayoría de autores apuntando también a la temperatura como factor determinante de las diferencias en el despliegue de las hojas, pero con algunas variaciones entre las especies. En las dos caducifolias, son las temperaturas mínimas las que determinan las diferencias en la fecha de emergencia, que, según nuestro estudio, se produciría cuando las temperaturas mínimas se elevan lo suficiente como para garantizar la supervivencia de las hojas recién desplegadas. En *Q. suber* el despliegue de las hojas parece requerir de las temperaturas más elevadas que se dan a finales de Mayo o inicios de Junio, tal y como han observado otros autores (Oliveira et al. 1994). Pero, además detectamos también algunas diferencias entre años condicionadas por las temperaturas máximas. La relevancia de las temperaturas máximas para la emergencia foliar ha sido propuesta por otros autores trabajando también en ambientes de clima mediterráneo (Gordo & Sanz 2005, 2010). Únicamente en el caso de *Q. ilex* la ausencia de variabilidad en la fecha de emergencia entre años y parcelas nos impide obtener ninguna conclusión sobre los posibles efectos del clima sobre este evento fenológico.

Al igual que sucede con la emergencia, también existían diferencias en la senescencia tanto entre especies, como en la intensidad de su respuesta a los cambios en las condiciones ambientales entre años y enclaves. En los dos *Quercus* caducifolios la mortalidad foliar se sitúa al final de la estación vegetativa, antes de comenzar el invierno, retrasándose el desprendimiento de sus hojas debido a su carácter marcescente. Se trata, por tanto, de caducifolias otoñales en las que la muerte de las hojas parece producirse en respuesta al descenso de las temperaturas, lo que ha sido interpretado como una adaptación para evadir el estrés térmico del invierno (Chabot & Hicks 1982). Cuando analizamos la relación entre las tasas de mortalidad y distintos parámetros ambientales, comprobamos que las hojas parecen ser desechadas cuando las temperaturas máximas diarias se reducen por debajo de un determinado umbral. Ya en el mes de Octubre las temperaturas mínimas comienzan a reducirse lo suficiente como para resultar limitantes para la fotosíntesis (Mediavilla 2000). Sin embargo, las máximas aún son en estas fechas lo suficientemente elevadas como para permitir ciertas cifras de asimilación, al menos durante algunas horas del día (Mediavilla 2000).



Mediciones llevadas a cabo en nuestras especies confirman que la capacidad de asimilación en estas hojas deciduas se mantiene más o menos constante hasta su senescencia (Reich et al. 1991, Morecroft & Roberts 1999). Puesto que el carácter caducifolio impone un periodo productivo más corto, cabe esperar que las hojas sean mantenidas mientras las condiciones ambientales les permitan cierta asimilación que contribuya a incrementar la producción total reportada. Y, según revelan nuestros resultados, serán las temperaturas máximas y el tiempo durante el que se mantienen por encima de un umbral que permita cifras significativas de asimilación, las que condicionen el mayor o menor retraso en la abscisión de las hojas de estas dos especies. Intentaremos también estimar el grado de optimización de la abscisión foliar en *Q. faginea* con datos de asimilación de carbono en los siguientes capítulos.

En *Q. suber* y *Q. ilex* la mortalidad afecta mayoritariamente a las hojas de la segunda y tercera cohorte, las cuales han superado la longevidad media característica de la especie. En ambos casos, fundamentalmente en *Q. suber*, los mayores picos se registran al final de primavera, coincidiendo con el desarrollo de una nueva cohorte. Posteriores descensos, aunque menos significativos, se registraban también en *Q. ilex* a lo largo de la estación seca, así como avanzado el otoño, coincidiendo con el inicio de las heladas.

Numerosos estudios proponen a los cambios en el estatus hídrico como el principal determinante de la fenología de la abscisión en diversas plantas leñosas (Borchert et al. 2002, Valdez-Hernández et al. 2010). En ambientes mediterráneos, con un periodo de estrés hídrico estival siempre presente, las pautas de abscisión observadas en muchas especies se interpretan incluso como un mecanismo de evitación de la sequía (Mooney & Dunn 1970). La abscisión foliar se asocia con el descenso en la humedad del suelo, y la caída gradual de las hojas a lo largo del periodo estival se interpreta como un medio de hacer frente a la gradualidad en la aparición del estrés hídrico (Kramer et al. 2000, Peñuelas et al. 2004). En nuestro caso, la mortalidad registrada durante el periodo estival en *Q. ilex* y el hecho de que sea siempre más acusada Garcirrey (con menor disponibilidad edáfica de agua y en la que se alcanzan potenciales foliares siempre más bajos) sugiere efectivamente cierta dependencia de la



disponibilidad hídrica por parte de la mortalidad. Sin embargo, la máxima abscisión de las hojas de las dos especies perennifolias se localizaba claramente en las fechas finales de primavera, cuando aún no ha comenzado a manifestarse el déficit hídrico, por lo que ninguno de los distintos indicadores de disponibilidad del agua mostraban relación significativa con las tasas de mortalidad. Este resultado coincidiría con el de otros diversos autores (Gordo & Sanz 2005, Morin et al. 2010, Seghieri et al. 2012), quienes tampoco encuentran resultados concluyentes respecto a la relación entre senescencia y factores ambientales como temperatura o disponibilidad de agua.

El hecho de que el patrón de abscisión foliar observado en nuestras dos especies sea frecuente en especies leñosas de otros biomas ha llevado a sugerir a algunos autores que no depende de las condiciones ambientales, sino que probablemente está condicionado por regulación interna (Killmann & Thong 1995, Olivares 1997). Dado que el mecanismo desencadenante de la abscisión actúa antes de haberse manifestado el déficit hídrico, distintos autores han interpretado estas pautas de abscisión como una respuesta al desarrollo de nuevos sumideros de recursos, que imponen una movilización intensa de los nutrientes desde las hojas viejas hacia las nuevas hojas en crecimiento (Shaver 1981, Chabot & Hicks 1982). A diferencia de lo reportado para otras especies, en las que la reabsorción del nitrógeno es gradual y comienza poco después de la expansión foliar (Marty et al. 2010), en nuestras especies la reabsorción de recursos desde las hojas viejas no se produce hasta el final de su vida, coincidiendo con su senescencia, de modo que la retirada de nutrientes desde una hoja coincide con su pérdida (Escudero & Mediavilla 2003). En estas condiciones, si la abscisión coincide con la emergencia de las nuevas hojas, la redistribución de los nutrientes hacia el nuevo aparato fotosintético sería directa y permitiría un óptimo aprovechamiento de los nutrientes en la fotosíntesis. Por tanto, si la abscisión de las hojas viejas estuviese determinada por la retirada de nutrientes para la formación de las nuevas, debería ocurrir que las cantidades inferiores de nutrientes en la hojarasca se alcanzasen en las fechas más próximas a la emergencia de una nueva cohorte, lo que efectivamente se confirma en nuestro estudio. Es probable, entonces, que los recursos reabsorbidos desde las hojas senescentes sean indispensables para satisfacer la importante



demanda de recursos que impone la producción sincrónica de las nuevas hojas, contribuyendo a disminuir la dependencia de los recursos edáficos y a incrementar la cantidad de nueva biomasa producida si las hojas viejas son descartadas (Escudero & Mediavilla 2003). Nuestros resultados parecen sugerir entonces un control interno del proceso de retranslocación y, por tanto, de parte al menos de la mortalidad de estas hojas viejas. La senescencia en ambas especies parece mostrar entonces una menor dependencia de los factores ambientales en relación a la emergencia, resultado que coincide con lo observado por otros autores (Gordo & Sanz 2005, Vitasse et al. 2009). Por tanto, y a pesar del fuerte estrés hídrico esperable en nuestras condiciones climáticas durante el verano, la fenología de la abscisión foliar en las dos especies perennifolias parece más orientada a maximizar la eficiencia en el empleo de los nutrientes en la fotosíntesis que a responder a la intensificación del estrés a lo largo de la estación seca.

La fuerte variabilidad climática tanto intra como interanual característica de las regiones de clima mediterráneo hace quizá más difícil en este caso predecir los cambios futuros y, por tanto, extrapolar nuestros resultados al nuevo escenario climático. No obstante, las predicciones del cambio climático para estas regiones aportan condiciones más cálidas y secas (IPCC 2001). Estos importantes cambios han de tener una respuesta visible por parte de las distintas especies, afectando a su fisiología, fenología, crecimiento y reproducción, lo que podría repercutir en sus pautas de competencia y patrones de distribución (Morin et al. 2010).

Puesto que nuestras especies exhiben una respuesta distinta en su fenología foliar frente a los diferentes factores ambientales, es obvio que las implicaciones de los posibles cambios climáticos serán diferentes en unas y otras. En nuestro estudio el despliegue foliar era el evento fenológico más fuertemente influenciado por el clima, concretamente por la temperatura, mientras la caída de las hojas parece mostrar, al menos en las dos especies perennifolias, una menor dependencia de las condiciones ambientales. Serían, entonces, los eventos en primavera los que experimenten más cambios debido a su mayor sensibilidad. Tanto en



Q. suber, como en los dos *Quercus* caducifolios, la emergencia parece estar condicionada por umbrales de temperatura que deben ser superados para desencadenar el despliegue de las nuevas hojas. Cabría esperar, por tanto, que el incremento previsto en las temperaturas provocase un adelanto de la emergencia en estas especies. En las dos caducifolias además son también las temperaturas, máximas en este caso, las que parecen condicionar cambios en las fechas de abscisión, que se retrasarían si las temperaturas ascienden y se prolonga el tiempo durante el que permiten cifras significativas de asimilación, al menos durante parte del día. Una emergencia más temprana en primavera y una abscisión más tardía en otoño incrementarían la duración de la estación de crecimiento. Una tendencia al aumento de la duración de la estación de crecimiento ha sido constatada en las últimas décadas en diferentes especies de ambientes mediterráneos (Peñuelas et al. 2002, Gordo & Sanz 2005, 2009), lo que podría ayudar a mitigar el cambio climático, si aumenta el potencial para la ganancia de carbono.

En las dos especies perennifolias, la abscisión parece estar sometida en mayor medida a control interno. Según esto, entonces, el incremento en la temperatura sería el principal factor responsable de los cambios fenológicos en nuestra área de estudio. Sin embargo, también el cambio climático implica alteraciones importantes en la disponibilidad de agua, que podrían modificar la fenología de nuestras especies en distinto sentido. Aunque nosotros no encontramos efecto de la disponibilidad de agua sobre la mortalidad de las hojas de los dos *Quercus* caducifolios o alcornoque, es posible que este resultado se deba al hecho de que nuestros datos no ofrecen suficiente variabilidad a este respecto, ni revelan la existencia de un estrés hídrico excesivamente acusado. De hecho, como ya hemos visto, sí detectamos cierta mortalidad diferencial entre enclaves durante el periodo estival en las hojas viejas de *Q. ilex*. Si efectivamente la sequía acentúa la mortalidad de las hojas, podríamos esperar en el futuro una mayor abscisión foliar durante la época seca, al menos en *Q. ilex*. Esta mayor mortalidad estival, sumada al incremento de la duración de las hojas en las dos caducifolias, en respuesta al ascenso de las temperaturas que se prevé, podría contribuir a reducir las diferencias en la longitud del periodo productivo entre ambos tipos de especies. Un periodo productivo más



prolongado en las caducifolias, a las que, además, las características de sus hojas les confieren mayor capacidad fotosintética (Mediavilla & Escudero 2003b, c), mejoraría la capacidad competitiva de los *Quercus* caducifolios, que podrían ver alterados sus patrones de distribución en detrimento de las perennifolias.

Es obvio que extraer conclusiones en relación a las posibles implicaciones del cambio climático requiere estudios más prolongados, que abarquen una mayor variabilidad en las condiciones ambientales y que incluyan distintos aspectos de la fisiología que puedan interferir o repercutir sobre la fenología foliar. No obstante, es imprescindible que estudios como el presente ofrezcan observaciones de campo que permitan comprender cuales son los factores ambientales que actúan como relevantes para incrementar la capacidad predictiva de los modelos que en la actualidad se están llevando a cabo.



Conclusiones

■ Nuestras especies muestran una emergencia temprana, concentrada en un flujo mayoritario, completando su masa de hojas en un breve espacio de tiempo. La única excepción es *Q. suber*, cuyo despliegue foliar se retrasa en torno a un mes con respecto al resto. La necesidad de maximizar la producción total aprovechando el corto periodo que, en el clima mediterráneo, ofrece condiciones favorables para la fotosíntesis parece condicionar estas pautas de producción de las hojas.

■ En las especies caducifolias, parecen ser las temperaturas mínimas y el periodo durante el cual se prolongan las heladas los que determinan diferencias entre años y enclaves en la fecha de emergencia foliar, la cual, según nuestro estudio, se produce cuando las temperaturas mínimas se elevan lo suficiente como para garantizar la supervivencia de las hojas recién desplegadas. Las diferencias intraespecíficas en *Q. suber* parecen responder más bien a la necesidad de alcanzar temperaturas particularmente máximas lo suficientemente elevadas como para inducir el despliegue de las hojas. *Q. ilex* es la única especie en la que no detectamos variabilidad entre periodos y/o parcelas en esta fenofase, lo que nos impide obtener ninguna conclusión sobre el posible efecto de los factores ambientales.

■ Por lo que se refiere a la mortalidad, según sugieren nuestros resultados, son las temperaturas máximas y el tiempo durante el cual sus valores se mantienen por encima de un umbral que permita cifras significativas de asimilación los que condicionan el mayor o menor retraso en la abscisión de las hojas en los dos *Quercus* caducifolios. En los perennifolios, la máxima abscisión foliar se localiza a finales de primavera, cuando aún no ha comenzado el déficit hídrico, y cuando, coincidiendo con la emergencia de una nueva cohorte, se produce una fuerte reabsorción de recursos en las hojas viejas, lo que refleja una mayor regulación interna y menor dependencia de los factores ambientales en relación a la emergencia.

■ Aunque aún preliminares, nuestros resultados sugieren que el cambio climático podría producir cambios en la fenología foliar con muy distintas implicaciones en las distintas especies. Una emergencia más temprana y una abscisión más tardía, como consecuencia del incremento en las temperaturas, incrementarían la duración de la estación de crecimiento en las dos caducifolias. Por otro lado, una mayor limitación en la disponibilidad hídrica prevista podría aumentar la abscisión foliar durante el periodo estival en las perennifolias, más sensibles a la sequía, lo que, sumado al incremento de la duración de las hojas en las caducifolias, podría contribuir a reducir las diferencias en la longitud del periodo productivo entre ambos tipos de especies, alterando sus relaciones de competencia y patrones de distribución.



BIBLIOGRAFÍA

- Aerts R. 1995.** The advantages of being evergreen. *Trends in Ecology and Evolution* 10, 402-407
- Begon M, Mortimer A. 1986.** *Population Ecology*. Blackwell Scientific Publications. Oxford
- Borchet R, Rivera G, Hagnauer W. 2002.** Modifications of vegetative phenology in a tropical semi-deciduous forest by abnormal drought and rain. *Biotropica* 34, 27-39
- Castro-Díez P, Montserrat-Martí G. 1998.** Phenological pattern of fifteen Mediterranean phanerophytes from *Quercus ilex* communities of NE-Spain. *Plant Ecology* 139, 103-112
- Correia OA, Martins AC, Catarino FM. 1992.** Comparative phenology and seasonal foliar nitrogen variation in Mediterranean species of Portugal. *Ecologia Mediterranea* 18, 7-18
- Chabot BF, Hicks D. 1982.** The ecology of leaf life spans. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13, 229-259
- Chapin FS III, Mattson PA, Mooney HA. 2002.** Principles of terrestrial ecosystems ecology. New York, NY, USA, Springer
- De Lillis M & Fontanella A. 1992.** Comparative phenology and growth in different species of the Mediterranean maquis of central Italy. *Vegetatio* 99/100, 83-96
- Escudero A, Del Arco JM, Moreira MS. 1987.** Variation saisonnière de la production de la litière par plusieurs espèces ligneuses méditerranéennes. *Forêt Méditerranéenne* 1, 15-22
- Escudero A, Mediavilla S. 2003.** Decline in photosynthetic nitrogen use efficiency with leaf age and nitrogen resorption as determinants of leaf life span. *Journal of Ecology* 91, 880-889
- García-Mozo H, Chuine I, Pérez-Badía R, Galán C. 2008.** Aerobiological and meteorological factors' influence on olive (*Olea europaea* L.) crop yield in Castilla-La Mancha (Central Spain). *Aerobiologia* 24, 13-18
- Gordo O, Sanz JJ. 2005.** Phenology and climate change: a long term study in a Mediterranean locality. *Oecologia* 146, 484-495
- Gordo O, Sanz JJ. 2009.** Long-term temporal changes of plant phenology in the Western Mediterranean. *Global Change Biology* 15, 1930-1948
- Gordo O, Sanz JJ. 2010.** Impact of climate change on plant phenology in Mediterranean ecosystems. *Global Change Biology* 16, 1082-1106
- IPCC. 2001.** *Climate Change 2001: the scientific Basis. Contribution of working group I in the Third Assessment report of intergovernmental panel on Climate Change.* (Houghton JT, Ding Y, Griggs



- J, Noguier M, van der Linden PJ, Dai X, Maskell K, Jonson CA, eds.). Cambridge University Press. Cambridge
- Jansson S, Thomas H. 2008.** Senescence: developmental program or timetable? *New Phytologist* 179, 575-579
- Jensen ME, Haise HR. 1963.** Estimating evapotranspiration from solar radiation. *Journal of the Irrigation and Drainage Division* 89, 15-41
- Jolly W, Running SW. 2004.** Effects of precipitation and soil water potential on drought deciduous phenology in the Kalahari. *Global Change Biology* 10, 303-308
- Jones RH, Allen BP, Sharitz RR. 1997.** Why do early-emerging tree seedlings have survival advantages?: a test using *Acer rubrum* (Aceraceae). *American Journal of Botany* 84, 1714-1718
- Kikuzawa K. 1995.** The basis for variation in leaf longevity of plants. *Vegetatio* 121, 89-100
- Killmann W, Thong HL. 1995.** The periodicity of growth in tropical trees with special reference to Dipterocarpaceae – a review. *IAWA Journal* 16, 329-335
- Kipelainen A, Peltola H, Rouvinen I, Kellomaki S. 2006.** Dynamics of daily height growth in Scots pine trees at elevated temperature and CO₂. *Trees: structure and function* 20, 16-27
- Kramer K, Leinonen I, Loustau D. 2000.** The importance of phenology for the evaluation of impact of climate change on growth of boreal, temperate and Mediterranean forest ecosystems: an overview. *International Journal Biometeorology* 44, 67-75
- Kramer K. 1995.** Phenotypic plasticity of the phenology of seven European tree species in relation to climatic warming. *Plant Cell Environment* 18, 93-104
- Landsberg JJ. 1986.** 'Physiological ecology of forest production.' (Academic Press: London)
- Lee PH, Lin TT, Chiou, WL. 2009.** Phenology of 16 species of ferns in a subtropical forest of northeastern Taiwan. *Journal of Plant Research* 122, 61-67
- Lillis de M, Fontanella A. 1992.** Comparative phenology and growth in different species of the Mediterranean masques of central Italy. *Vegetatio* 99-100, 83-96
- Marty C, Lamaze T, Pornon A. 2010.** Leaf life span optimizes annual biomass production rather than plant photosynthetic capacity in an evergreen shrub. *New Phytologist* 187, 407-416
- Mediavilla S, Escudero A. 2003a.** Relative growth rate of leaf biomass and leaf nitrogen content in several Mediterranean woody species. *Plant Ecology* 168, 321-332
- Mediavilla S, Escudero A. 2003b.** Stomatal responses to drought at a Mediterranean site: a comparative study of co-occurring woody species differing in leaf longevity. *Tree Physiology* 23, 987-996



- Mediavilla S, Escudero A. 2003c.** Photosynthetic capacity, integrated over the lifetime of a leaf, is predicted to be independent of leaf longevity in some tree species. *New Phytologist* 159, 203-211
- Mediavilla S. 2000.** Intercambios gaseosos en especies leñosas mediterráneas. Efectos de la longevidad y de otros rasgos foliares sobre la eficiencia fotosintética en el empleo del agua y el nitrógeno. *Tesis Doctoral*
- Menzel A, Sparks TH, Estrella N et al. 2006.** European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biology* 12, 1969-1976
- Mitrakos KA. 1980.** A theory for Mediterranean plant life. *Acta Oecologica* 1, 245-252
- Montenegro G. 1987.** Quantification of Mediterranean plant phenology and growth. NATO ASI series, vol. G 15. In: *Plant responses to stress* (tenhunen JD, Catarino FM, Lange OL, Oechel WC, eds.). Springer-Verlag, New York, Berlin, Heidelberg, Tokyo, pp 469-488
- Montserrat Martí G, Palacio S, Milla R. 2004.** Fenología y características funcionales de las plantas leñosas mediterráneas. En: *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante* (Valladares F, ed.). Ministerio de Medio Ambiente, pp 129-162
- Mooney HA, Dunn EL. 1970.** Convergent evolution of Mediterranean-climate evergreen sclerophyll shrubs. *Evolution* 24, 292-303
- Mooney HA, Parsons DJ, Kummerow J. 1974.** Plant development in Mediterranean climates. In: *Phenology and seasonality modeling* (Lieth H, ed.). Springer-Verlag, Amsterdam, Oxford, New York, pp 225-267
- Morecroft MD, Roberts JM. 1999.** Photosynthesis and stomatal conductance of mature canopy oak (*Quercus robur*) and Sycamore (*Acer pseudoplatanus*) trees throughout the growing season. *Functional Ecology* 13, 332-342
- Morin X, Roy J, Sonié L, Chuine I. 2010.** Changes in leaf phenology of three European oak species in response to experimental climate change. *New Phytologist* 186, 900-910
- Norby RJ, Hartz-Rubin JS, Verbrugge MJ. 2003.** Phenological responses in maple to experimental atmospheric warming and CO₂ enrichment. *Global Change Biology* 9, 1792-1801
- Ogaya R, Peñuelas J. 2004.** Phenological patterns of *Quercus ilex*, *Phillyrea latifolia*, and *Arbutus unedo* growing under a field experimental drought. *Ecoscience* 11, 263-270
- Olivares E. 1997.** Prolonged leaf senescence in *Clusia multiflora* HBK. *Trees* 11, 370-377
- Oliveira G, Correia O, Martins-Loução MA, Catarino FM. 1994.** Phenological and growth patterns of Mediterranean oak *Quercus suber* L. *Trees* 9, 41-46



- Peñuelas J, Filella I, Comas P. 2002.** Changed plant and animal life cycles from 1952-2000 in Mediterranean regions. *Global Change Biology* 8, 531-544
- Peñuelas J, Filella I, Zhang X, Llorens L, Ogaya R, Lloret F, Comas P, Estiarte M, Terradas J. 2004.** Complex spatiotemporal phenological shifts as a response to rainfall changes. *New Phytologist* 161, 837- 846
- Pinto CA, Henriques MO, Figueiredo JP, David JS, Abreu FG, Pereira JS, Correia I, David TS. 2011.** Phenology and growth dynamics in Mediterranean Evergreen Oaks: Effects of environmental conditions and water relations. *Forest Ecology and Management* 262, 500-508
- Piao S, Friedlingstein P, Ciais P, Viovy N, Demarty J. 2007.** Growing season extension and its impact on terrestrial carbon cycle in the Northern Hemisphere over the past 2 decades. *Global Biogeochemistry Cycles* 21, GB3018
- Rambal S, Hoff C. 1998.** Mediterranean ecosystems and FIRE: the trick of global change. In: *Large forest fires* (Moreno JM, ed.). Backhuys Publishers, *The Netherlands*, pp 187-213
- Reich PB, Uhl C, Walters MB, Ellsworth DS. 1991.** Leaf lifespan as a determinant of leaf structure and function among 23 Amazonian tree species. *Oecologia* 86, 16-24
- Sánchez E, Gallardo C, Gaertner MA, Arribas A, Castro M. 2004.** Future climate extreme events in the Mediterranean simulated by a regional climate model: a first approach. *Global and Planetary Change* 44, 163-180
- Seghier J, Carreau J, Boulain N, De Rosnay P, Arjounin M, Timouk F. 2012.** Is water availability really the main environmental factor controlling the phenology of woody vegetation in the central Sahel? *Plant Ecology* 213, 861-870
- Seiwa K. 1999.** Changes in leaf phenology are dependent on tree height in *Acer mono*, a deciduous broad-leaved tree. *Annals of Botany* 83, 355-361
- Shaver GR. 1981.** Mineral nutrition and leaf longevity in an evergreen shrub, *Ledum palustre* ssp. *Decumbens*. *Oecologia* 49, 362-365
- Sherry RA, Zhou X, Gu S et al. 2007.** Divergence of reproductive phenology under climate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 104, 198-202
- Spano D, Zinder RL, Cesaraccio C. 2003.** Mediterranean climates. In: *Phenology: an integrative environmental science* (Schwartz MD, ed.). Kluwer Academic Publishers, London, pp 139- 156
- Valdez-Hernández M, Andrade JL, Jackson PC, Rebolledo-Vieyra M. 2010.** Phenology of five tree species of a tropical dry forest in Yucatan, Mexico: effects of environmental and physiological factors. *Plant and soil* 329, 155-171



- Vitasse Y, Delzon S, Dufrêne E, Pontailier J-Y, Louvet J-M, Kremer A, Michalet R. 2009.** Leaf phenology sensitivity to temperature in European trees: Do within-species populations exhibit similar responses?. *Agricultural and Forest Meteorology* 149, 735-744
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin FS, Cornelissen JHC, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom PK, Gulias J, Hikosaka K, Lamont BB, Lee T, Lusk C, Midgley JJ, Navas ML, Niinemets U, Oleksin J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov VI, Roumet C, Thomas SC, et al. 2004.** The world-wide leaf economics spectrum. *Nature* 428, 821-827
- Wright SJ, van Schaik CP. 1994.** Light and phenology of tropical trees. *The American Naturalist* 143, 192-199



Capítulo 2. Disposición espacial de las hojas y la eficiencia de captura de la luz
en la copa de especies arbóreas mediterráneas



Resumen

Las variaciones en la cantidad de radiación en la copa de las especies arbóreas condicionan numerosos aspectos en su morfología y fisiología foliar, de modo que es imprescindible comprender la eficiencia con la que diferentes especies usan la luz y las estrategias que, en cuanto al diseño de su copa, despliega cada una para maximizar dicha eficiencia. Con este fin, a partir de ramas recolectadas en el campo, y empleando el programa Y-plant, se construyeron modelos tridimensionales de las partes aéreas de tres especies coexistentes (*Quercus ilex*, *Q. suber* y *Q. faginea*) con el objetivo de evaluar la diferente arquitectura del dosel y la captura de luz por parte de hojas con distinta disposición y duración. La hipótesis de partida era que una mayor longevidad foliar debería contribuir a incrementar el autosombreado, particularmente intenso a nivel de las hojas más viejas, el cual a su vez condicionaría menores eficiencias en la captación de luz para el promedio de la copa. El análisis de la cantidad de luz disponible para cada una de las hojas individuales reveló un fuerte deterioro en el ambiente lumínico a medida que ocupan posiciones más internas, debido a la superposición de las nuevas cohortes. No obstante, las diferencias entre especies en su eficiencia de absorción de la luz están determinadas además por distintos rasgos que, condicionando cambios en la densidad de la copa, propician distintos niveles de autosombreado. El alcornoque es la especie que consigue mayor eficiencia, gracias a una mayor longitud de las ramas, que permiten doseles más abiertos y anchos, con nodos y hojas más distantes, sustentadas además por un pecíolo significativamente más largo. La encina, por el contrario, mostraba una eficiencia de absorción de la luz claramente limitada por los mayores niveles de autosombreado que se originan como consecuencia de características opuestas. Es evidente, entonces, que, además de la longevidad foliar, otros aspectos relacionados con el diseño de la copa afectan a la captación luminosa, condicionando el balance final de C.

Palabras clave. Arquitectura del dosel, autosombreado, eficiencia de absorción de la luz, longevidad foliar, *Quercus*, Y-plant



INTRODUCCIÓN

La radiación solar es uno de los factores clave para el funcionamiento de los ecosistemas (Kohen et al. 1995), influyendo en numerosos aspectos tanto a nivel fisiológico, como morfológico y reproductivo. En el caso de las plantas, su papel es especialmente relevante por su implicación en el proceso fotosintético, de modo que diferencias en la capacidad de absorción de luz a través de las hojas pueden determinar también importantes diferencias en las pautas de crecimiento y reproducción y, por tanto, en la capacidad competitiva de las distintas especies.

Aspectos como el ritmo de producción de las hojas, continua o sincrónica en uno o varios flujos, pueden determinar diferencias importantes en la cantidad de luz absorbida (Kikuzawa et al. 1996). Pero son fundamentalmente la arquitectura de la copa y la disposición de las hojas los dos parámetros básicos que condicionan las diferencias en la eficiencia en la captura de la luz y rendimiento fotosintético (Dickman et al. 1990, Kuuluvainen 1992), que se observan incluso entre la vegetación coexistente en el mismo hábitat (Falster & Westoby 2003). Numerosas investigaciones han puesto de manifiesto la importancia que para la interceptación de la radiación tiene no sólo el modo en que se distribuyen las ramas, sino además la disposición de las hojas a lo largo de ellas. Diferencias en rasgos como la filotaxia (disposición de las hojas en el tallo), ángulo y tamaño foliar, longitud de los peciolo, distancia entre nodos consecutivos y orientación de las hojas, permiten explicar el amplio espectro de eficiencias que en relación a la luz se obtienen en distintas especies (Niklas 1988, Berendse et al. 1999, Valladares & Brittes 2004), en función entre otras cosas de los mayores o menores niveles de autosombreado que todos estos aspectos determinen en la copa.

A nivel de la planta, el crecimiento en altura del dosel inevitablemente tiene como consecuencia el autosombreado de las hojas, conduciendo a una disminución también en la ganancia de carbono. Distintas especies pueden modificar o reducir los niveles de autosombreado a través de cambios por ejemplo en la inclinación de los brotes (Hatta et al. 1999), presentando filotaxia



opuesta (Valladares 1999), crecimiento horizontal en vez de vertical (Koyama 1991), aumentando la longitud del peciolo (Galvez & Percy 2004) o a través de cambios en el tamaño de las hojas (Niklas 1989). Sin embargo, los cambios en el ambiente lumínico de las hojas a lo largo de su vida son inevitables, fundamentalmente en aquellas especies en las que la formación de las nuevas cohortes va desplazando a las hojas viejas a posiciones más internas y, por tanto, menos iluminadas (Field 1983, Ackerly & Bazzaz 1995). Numerosos modelos, basados en el análisis de costes y beneficios, han sido propuestos para tratar de explicar las diferencias en la duración de las hojas de las distintas especies y en todos ellos el periodo de tiempo durante el cual las hojas deben ser mantenidas se relaciona con su balance de carbono (Kikuzawa 1991, Reich et al. 1992, Ackerly 1996). Diversos estudios han revelado un descenso en la concentración de nitrógeno y, por tanto, de la capacidad fotosintética a medida que las hojas envejecen (Field 1983). Pero es evidente que el deterioro en el ambiente lumínico a medida que ocupan posiciones más internas en la copa debe afectar de algún modo también a la disminución en la ganancia de carbono de estas hojas más viejas (Reich et al. 2009). Distintas especies, por tanto, en función de la geometría de su copa y de la disposición y características de sus hojas, mostrarán distintos patrones en el modo en que cambia el ambiente lumínico. Resulta indispensable, entonces, analizar estas diferencias estructurales a nivel de la copa para comprender las diferencias que también se observan a nivel interespecífico en rendimiento fotosintético.

En el presente trabajo nos proponemos analizar las características de la copa de tres especies arbóreas (*Quercus faginea*, *Q. suber* y *Q. ilex*) que, coexistiendo en un ambiente de clima mediterráneo, presentan atributos claramente diferenciados tanto en la forma y tamaño de sus hojas, como en su duración media y, por tanto, número de cohortes presentes en un mismo momento (y en consecuencia intensidad del autosombreado). Las formaciones que muchas veces ocupan estas regiones (bosques abiertos, arboledas y dehesas) presentan predominio de radiación directa (Endler 1993), lo que, sumado a las limitaciones hídricas típicas durante el periodo estival, en ocasiones origina una intensidad lumínica excesiva que puede causar estrés, redundando negativamente en la fotosíntesis (Valladares 2001, Cabrera 2002). A pesar



de estas particularidades, son escasos, sin embargo, los estudios que analicen las distintas estrategias que en relación a la estructura de la copa despliegan las especies en estos ambientes para hacer frente al exceso de radiación, pero maximizando a la vez en la medida de lo posible su rendimiento fotosintético.

El empleo de modelos de reconstrucción tridimensionales, como el que ofrece el programa YPLANT (Percy & Yang 1996), se ha revelado como una herramienta de gran utilidad para el estudio comparativo de la arquitectura vegetal, permitiendo simular el ambiente lumínico y, de esta manera, analizar la captura de luz por parte de las hojas y relacionarla con la asimilación potencial de carbono a nivel de la planta. A través de esta metodología, pretendemos analizar la arquitectura del dosel y estudiar las diferencias en la incidencia de la luz en la copa de las distintas especies seleccionadas, y su relación con las diferencias en la posición, forma, tamaño y edad de las hojas que la integran en cada caso. La finalidad última es obtener información que contribuya a explicar las diferencias en productividad y en otros aspectos de la vida de las hojas de las tres especies. Proponemos como hipótesis que las especies con mayor longevidad foliar deben mostrar mayor autosombreado, porque una larga longevidad foliar en principio debe contribuir a incrementar el número de hojas a lo largo de un brote individual (Ackerly & Bazzaz 1995). Por este motivo, el envejecimiento de las hojas debe traducirse también en una menor disponibilidad de luz (Kitajima et al. 2002, Reich et al. 2009).

MATERIAL Y MÉTODOS

Especies y zona de estudio

El estudio se realizó en tres especies quercíneas: *Q. faginea* Lam., *Q. suber* L. y *Q. ilex* L. *subsp. ballota* (Desf.) Samp.. Las tres especies, ampliamente representadas en regiones de clima mediterráneo, se caracterizan por presentar hojas claramente diferenciadas no sólo en forma y tamaño, sino también en su duración media: desde en torno a 7 meses en el quejigo,



14 meses en el alcornoque y algo superior a dos años en el caso de la encina. Representantes de todas ellas fueron seleccionados en la parcela de Valdelosa (41°08'49.02"N, 5°47'17.38"W), ubicada en la zona norte de la provincia de Salamanca. El clima es mediterráneo frío, con una temperatura media anual de entre 11-12 °C y una precipitación total anual que oscila entre los 350 y 500 mm. El suelo es un cambisol húmico, aunque, en determinadas zonas, pasa a ser cambisol eútrico. La parcela es una típica zona de dehesa con ejemplares aislados (en torno a 50 especímenes ha⁻¹) y áreas de pasto entre ellos. Los árboles, ejemplares adultos en todos los casos, mostraban un diámetro del tronco (tomado a 1.3 m de altura) de entre 40 a 60 cm y una altura de entre 8-10 m.

Reconstrucción de la arquitectura de la copa

Para cada especie fueron seleccionados al azar seis ejemplares, de cada uno de los cuales se extrajo una rama, cortada de la zona más alta del dosel y en posición vertical, anotándose la disposición y orientación exacta en la que se encontraba en el árbol. Lógicamente, los resultados obtenidos sólo son extrapolables a las ramas orientadas hacia arriba y en la parte alta de la copa, que es donde se concentra la mayor parte de la biomasa foliar en nuestras especies. Las ramas eran transportadas al laboratorio, donde se disponían sobre un trípode simulando su posición real de campo, para posteriormente efectuar las distintas mediciones necesarias para la reconstrucción tridimensional de la arquitectura de la copa por medio del programa YPLANT (Pearcy & Yang 1996). Las mediciones necesarias para la aplicación del método son extremadamente laboriosas, por lo que cada una de las ramas debía ser tomada independientemente en cada salida para que pudiera ser procesada lo antes posible y evitar así que el deterioro, tras ser seccionada, pudiera afectar fundamentalmente a la disposición de las hojas.

El programa interpreta la planta como un sistema formado por un conjunto de nodos ("nodos madre") que, distribuidos desde la base al extremo a lo largo del tallo principal y de cada una de las ramas, conforman la estructura principal sobre la que se dispondrán después nuevas



ramas u hojas. Así, cada uno de estos nodos, conectado al nodo madre anterior por un segmento de tallo o rama, puede estar unido a un nuevo segmento de tallo, un segmento de rama o simplemente mantener hojas. La información requerida por el programa para reconstruir tridimensionalmente el dosel implica mediciones de distintos parámetros en tallo, ramas y pecíolos (diámetro, longitud, azimut, orientación y ángulo vertical), así como en las hojas (longitud, orientación, azimut y ángulo respecto a la horizontal). Las mediciones se llevaron a cabo con calibre digital, brújula e inclinómetro digital respectivamente. Para completar el diseño de las ramas, el programa permite además reproducir la morfología de las hojas para cada especie y clase de edad, pudiendo diferenciar hasta 20 modelos de hojas diferentes. Finalmente, en el estudio fueron identificados un total de 8983 nodos, mientras que 7887 fueron las hojas medidas.

Una vez efectuadas todas las mediciones, la información proporcionada por el programa YPLANT se completó a través del conjunto de herramientas del paquete YpTools del Programa R (R Foundation for Statistical Computing, 2013) (Duursma & Cieslak 2013), que permite visualizar la arquitectura de manera más exhaustiva, debido a la posibilidad de rotación de la rama sobre su eje en todas las direcciones y a su ampliación por medio del zoom. De este modo, pudieron ser analizadas numerosas variables estructurales, algunas ya facilitadas por Yplant, permitiendo el contraste de resultados, y otras de nueva tasación, como el valor medio de inclinación del ángulo foliar ($^{\circ}$), la longitud media de pecíolos (mm), longitud promedio de las hojas (cm), distancia media entre nodos sucesivos (mm), distancia entre hojas (distancia real media entre una hoja y las 5 hojas vecinas más cercanas, cm), la densidad de la copa (área total de hojas/área total del contorno de la rama, $m^2 m^{-2}$), longitud y ancho de la copa (m) etc, todas ellas imprescindibles para estimar la eficiencia de captación de la luz en las ramas de las distintas especies.

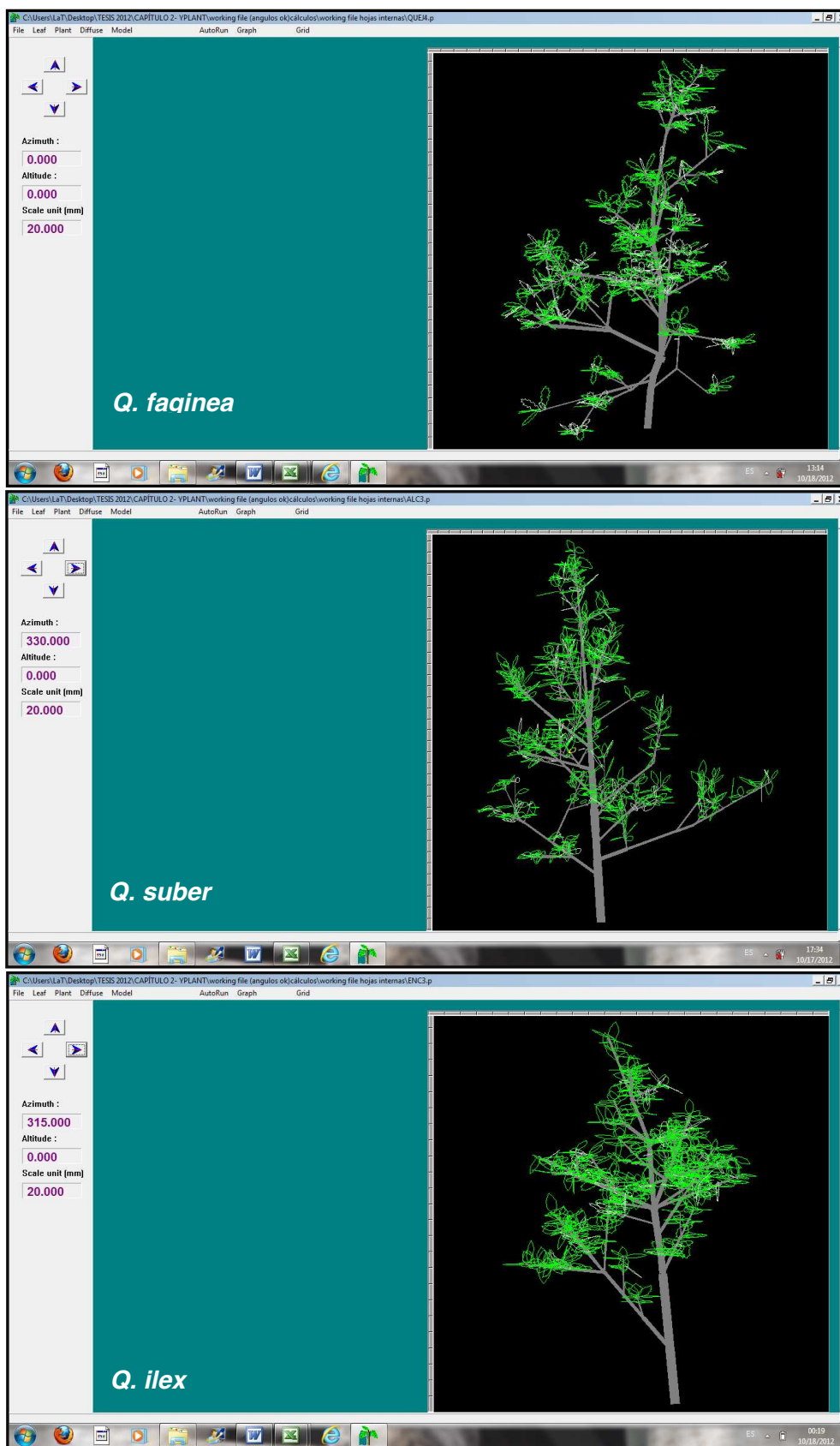


Figura 1. Ejemplo de reconstrucción (con el programa Y-plant) de las ramas de las tres especies de estudio.



Estimación de los distintos parámetros y análisis de los datos

Una vez reconstruida la imagen tridimensional de cada rama, el programa fue utilizado para obtener los distintos parámetros necesarios para estimar la cantidad de luz interceptada en cada caso. En primer lugar, se estimó tanto el área foliar proyectada (PA) como el área desplegada (DA), entendiendo por PA la superficie total de las hojas proyectada hacia la fuente de luz, considerando el ángulo y la orientación de las mismas, mientras que DA se obtendría restando al área foliar total proyectada la parte sombreada por el follaje y ramas del dosel. Ambas áreas se calcularon para cada uno de los 160 sectores en los que se divide el cielo con respecto al recorrido solar (8 clases de azimut y 20 ángulos de elevación solar), considerando la densidad del flujo de fotones (PFD, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) desde cada uno de los sectores. En cada caso, fue estimado tanto el PFD absorbido por el conjunto de las hojas de cada muestra, interpretado como la cantidad de fotones interceptados por la superficie de las hojas de la rama teniendo en cuenta la disposición real de esta y el ángulo de las hojas frente al haz luminoso, así como el PFD incidente, es decir, cantidad de luz que llega a cada una de las ramas considerándolas como una superficie horizontal. Ambas estimaciones de PFD eran simuladas a intervalos de 30 minutos, obteniéndose el total incidente o absorbido a lo largo del día por cada una de las ramas como el sumatorio del PFD de todas las hojas que integran dicha rama, así como el PFD medio por unidad de área foliar captado por el conjunto de las hojas de la rama. Para estas simulaciones asumimos un cielo claro permanente, con coeficiente de extinción de la atmósfera de 0.79%.

En tres de las ramas para cada especie, se evaluó, a su vez, la luz recibida individualmente por todas y cada una de sus hojas según su disposición real en la rama, con el fin de estudiar los cambios en la intensidad de la luz recibida por cada una de ellas en función de su posición. A partir de los datos de PFD registrados a intervalos de 10 minutos, obtuvimos información sobre la cantidad de luz absorbida por cada hoja individual a lo largo de un año, los cuales fueron empleados posteriormente para contrastar la influencia de las diversas variables morfológicas y arquitecturales sobre la captación luminosa conseguida en cada caso. Todos los cálculos se



efectuaron a una latitud constante de 42° N, a lo largo de una anualidad, lo que nos permitió observar la evolución en el ambiente lumínico en la copa a lo largo del año, siempre asumiendo un cielo libre de nubes.

Otros parámetros, obtenidos a través del programa Y-plant, fueron analizados para caracterizar la eficiencia en la captura de luz de las distintas especies (Tabla 1). En primer lugar, la eficiencia de absorción de luz (E_a) fue estimada para cada uno de los intervalos de simulación diaria, como el cociente entre el PFD absorbido por unidad de área foliar de la copa y el PFD incidente por unidad de área sobre una superficie horizontal. La eficiencia proyectada (E_p), por su parte, fue obtenida como cociente entre el sumatorio del área foliar proyectada (PA) de todas las hojas de la rama respecto al área foliar total, y la eficiencia desplegada (E_d) como el cociente entre el sumatorio del área foliar desplegada (DA) de todas las hojas respecto al área foliar total. Ambas eficiencias fueron estimadas, como en el caso de E_a , para los distintos intervalos de simulación diaria (cada 30 minutos), los cuales determinan la dirección considerada del área foliar frente a la luz incidente como consecuencia de la rotación solar. La fracción de superficie foliar sombreada en el interior de la copa se calculó como la diferencia entre eficiencia proyectada y desplegada ($E_p - E_d$) en cada intervalo. Por último, a través de la media ponderada de la masa por unidad de superficie foliar (LMA) de cada una de las especies, teniendo en cuenta las diferentes edades foliares en perennifolias, se pudo calcular la eficiencia de nuestras especies en la inversión de biomasa para la captura de luz, LAR_e , como el PFD absorbido por unidad de masa foliar dividido por el PFD incidente sobre una superficie horizontal equivalente al área foliar total ($m^2 g^{-1}$). Los datos para cada una de las eficiencias correspondientes a cada rama fueron obtenidos como promedio de los valores de doce días, uno por mes, a lo largo de una anualidad. Más información acerca del programa puede ser obtenida en Pearcy & Yang (1996, 1998) y Valladares & Pearcy (1998).

Obtenidos todos los datos, se utilizó el análisis de la varianza de una vía (ANOVA) para examinar las posibles diferencias entre especies en los distintos parámetros estimados. A través de regresión lineal (tanto simple como múltiple) se comprobó la relación entre las



eficiencias y las distintas variables arquitecturales estudiadas. Todos los test se llevaron a cabo con el programa SPSS (SPSS Inc., Chicago, IL, USA).

$$E_a = \frac{\text{PFD absorbido}}{\text{PFD incidente (sobre superficie horizontal)}}$$
$$E_p = \frac{\text{Área foliar proyectada (PA)}}{\text{Área foliar total}}$$
$$E_d = \frac{\text{Área foliar desplegada (DA)}}{\text{Área foliar total}}$$
$$\text{Autosombreado} = E_p - E_d$$
$$\text{LAR}_e = \frac{\text{PFD absorbido por unidad de masa}}{\text{PFD incidente (sobre superficie horizontal)}} \quad (\text{m}^2 \text{g}^{-1})$$

Tabla 1. Resumen y descripción de las eficiencias en la captura de la luz calculadas a partir de Yplant.

RESULTADOS

Características arquitecturales de la copa: diferencias interespecíficas.

A través del análisis de varianza, comprobamos en primer lugar posibles diferencias en las características de la copa de nuestras especies (Tabla 2), que pudiesen condicionar diferencias en PFD. Aunque al tomarlas en el campo procurábamos que las ramas tuviesen similar tamaño, *Q. ilex* era la especie que mostraba siempre un número significativamente más alto de



nodos y hojas, que no se traducía, sin embargo, en mayor área foliar total, debido al menor tamaño de cada hoja individual. Este mayor número de hojas y nodos se distribuyen sobre una superficie leñosa menor que en las otras dos especies (Tabla 2), lo que impone más proximidad entre ellos (tanto entre nodos, como entre hojas) y se traduce en un número más alto de hojas por brote, no sólo a nivel de las hojas de la primera cohorte (Tabla 2), sino también cuando el recuento se efectuaba para el total de hojas dispuestas a lo largo de un mismo eje, contadas independientemente de su edad (datos no mostrados).

Tabla 2. Valores medios (error típico, n = 6 ramas por especie) de distintos parámetros de la arquitectura de la copa de las tres especies de estudio. Distintas letras en la misma fila representan diferencias significativas entre especies para $P < 0.05$.

Parámetros	<i>Q. faginea</i>	<i>Q. suber</i>	<i>Q. ilex</i>
Nº total nodos	492 (90) b	466 (46) b	647 (97) a
Nº total hojas	408 (77) b	410 (40) b	597 (86) a
Área foliar total (m ²)	0.16 (0.058) a	0.11 (0.007) a	0.10 (0.015) a
Superficie ramas (cm ²)	290 (52) ab	327 (59) a	246 (23) b
Distancia media entre nodos (mm)	4.59 (0.57) b	6.99 (0.60) a	4.24 (0.73) b
Distancia media entre hojas (cm)	1.74 (0.13) ab	1.93 (0.12) a	1.33 (0.13) b
Nº hojas/brote	5 (0.52) b	6 (0.58) b	9 (0.44) a
Longitud foliar (cm)	3.46 (0.45) a	2.78 (0.08) ab	1.84 (0.11) b
Ángulo foliar (°)	40 (4.55) ab	45 (2.70) a	37 (0.94) b
Longitud media peciolo (mm)	5.57 (0.54) a	5.70 (0.91) a	3.16 (0.18) b
Densidad copa (m ² m ⁻²)	0.363 (0.052) ab	0.329 (0.063) b	0.430 (0.057) a
Longitud copa (m)	0.369 (0.035) a	0.368 (0.055) a	0.347 (0.038) a
Ancho copa (m)	0.343 (0.030) ab	0.377 (0.048) a	0.276 (0.019) b

Las diferencias (salvo en el número de hojas por brote) no llegan a alcanzar la significación con *Q. faginea*, pero sí con *Q. suber*, especie que presenta la mayor superficie de ramas, con nodos y hojas más alejados entre sí. Entre estas dos especies, quejigo y alcornoque, las



diferencias no son tan altas como para resultar siempre significativas, pero sí es siempre *Q. suber* la especie que muestra los valores más elevados. Las hojas de encina, además de ser más pequeñas, presentan también un peciolo significativamente más corto que el de las hojas de los otros dos *Quercus*, entre los cuales el alcornoque mostraba los valores ligeramente superiores. En relación a las hojas, finalmente, eran las de *Q. suber* las que mostraban el ángulo de inserción más elevado, mientras que a las de encina les correspondía el ángulo más bajo, con diferencias significativas entre los valores de ambas especies y *Q. faginea* exhibiendo valores intermedios entre ellas (Tabla 2).

Por lo que se refiere a las copas, las tres especies mostraban una longitud similar, sólo ligeramente inferior en encina. Sin embargo, sí había diferencias en anchura de la copa, significativamente más elevada en alcornoque que en encina, alcanzando de nuevo el quejigo valores intermedios entre ambas. Como consecuencia de todas estas diferencias, los resultados se manifestaban en sentido inverso en relación a la densidad del dosel. *Q. ilex* mostraba las copas más densas, no significativamente distintas de las de *Q. faginea*, pero sí de las de *Q. suber*, especie que se caracteriza por exhibir la menor densidad en su copa (Tabla 2).

Para completar la caracterización de la disposición de las hojas, procedimos finalmente a analizar el patrón general de despliegue en cada especie, es decir, hacia dónde se orientan en promedio la mayoría de las hojas que integran cada rama, información que puede ser obtenida a partir del cálculo de los valores de DA (área desplegada) y PA (área proyectada). Teniendo en cuenta el volumen de datos disponibles, limitamos los cálculos únicamente a la mitad de las ramas seleccionadas para cada especie. Para ello, se escogieron de los 160 sectores en los que se divide el cielo con respecto al recorrido solar, aquellos 20 sectores vinculados a una mayor área del dosel, examinando posteriormente, por un lado, la orientación predominante y el número de sectores que la representan, y por otro lado, aquellas disposiciones de las hojas que no se dan en estas secciones con mayor área foliar de la rama (Tabla 3). Esto nos permitió identificar desde qué sector se consigue una mayor incidencia e intercepción de luz por parte de la superficie foliar de cada una de nuestras ramas.

Tabla 3. Orientación foliar predominante y evitada asociadas al DA (área desplegada, cm²) y PA (área proyectada, cm²) observada en los 20 sectores del cielo con mayor área foliar, en tres ramas seleccionadas de cada una de las especies de estudio. Ángulo (°) asociado al sector promedio de los 20 considerados. Ángulo foliar (°) promedio para el conjunto de hojas presentes en cada rama.

Spp	Orientación predominante		Orientación evitada		Ángulo asociado al sector		Ángulo foliar
	DA	PA	DA	PA	DA	PA	
<i>Q. faginea</i>	3O, 3NO, 4N, 3SO, 5NE, 1S, 1E	5SO, 3S, 4O, 3SE, 2NO, 1N, 1E, 1NE	SE	-	83.3	83.3	39.3
	8NE, 6N, 6E	4N, 4NO, 3NE, 2E, 3O, 2SO, 1SE, 1S	S, SO, SE, O, NE	-	65.3	83.3	33.7
	7NO, 7N, 6O	3SO, 3S, 3O, 2NE, 3SE, 2NO, 2E, 2N	S, SO, SE	-	56.3	83.3	28.6
<i>Q. suber</i>	9NE, 8E, 2N, 1NO	9NE, 6N, 5E	S, O, SE, SO	S, SE, SO, O	56.3	69.8	41.8
	11NE, 9E	11NE, 6E, 2N	S, O, SE, SO, NO, N	S, O, SE, SO, NO	33.8	56.3	58.0
	7NE, 5N, 6E, 1SE	7NE, 6N, 4E, 3NO	S, SO, O, NO	S, O, SO, SE	74.3	78.8	40.8
<i>Q. ilex</i>	10SE, 7E, 3E	4NE, 4N, 3E, 3NO, 2O, 2SE, 1SO, 1S	N, O, NO, NE	-	60.8	83.3	36.4
	11NE, 8N, 1SO	5NE, 4N, 3E, 3NO, 2SE, 1O, 1S, 1SO	S, E, O, NO, SE	-	51.8	83.3	32.8
	8NO, 7N, 4NE, 1O	3SE, 3S, 3E, 2O, 2NE, 2SO, 2N, 2NO	S, E, SE	-	69.8	83.3	32.8



Las hojas de *Q. suber* se encuentran, en estos sectores de mayor área desplegada y proyectada, mayoritariamente orientadas hacia el noreste (Tabla 3). Esto, sumado al hecho de que la orientación que parecen evitar fundamentalmente es el oeste y el sur (en toda su amplitud, suroeste y sureste), induce a pensar que, puesto que el sol sale por el este, la disposición de las hojas en *Q. suber* es tal que les permite maximizar la captación de la luz directa de las primeras horas de la mañana, cuando las temperaturas son más bajas. En las otras dos especies se obtenía una fuerte variabilidad entre ramas, lo que nos impide extraer conclusiones respecto a la orientación mayoritaria de sus hojas (Tabla 3).

En las tres especies, se observa claramente una relación inversa entre el ángulo que, en valor promedio, forman las hojas con la horizontal y el ángulo de elevación correspondiente al sector obtenido como promedio de los 20 máximos relativos al área proyectada, de manera que, cuanto mayor es el ángulo foliar (como ocurre en nuestro caso con *Q. suber*), menor es el ángulo de ese sector promedio (Tabla 3). Obviamente, esto se debe al hecho de que la mayoría de los brotes estaban dispuestos en sentido vertical. La relación no resulta tan evidente, sin embargo, con los ángulos asociados al sector promedio obtenido para el área desplegada (Tabla 3).

Estimación de la cantidad de luz capturada por las hojas de las tres especies

A través de la información proporcionada por el programa YPLANT, pudimos obtener una estimación de la variación diaria de los valores de PFD ($\text{mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$) que inciden en promedio sobre la superficie de las hojas que integran las ramas de las tres especies, la cual se muestra (como promedio a su vez de las seis ramas analizadas en cada caso) en la Figura 2.

Como era de esperar el PFD se incrementa coincidiendo con el comienzo de la primavera, hasta alcanzar su valor máximo en Junio, iniciándose posteriormente un ligero descenso, que se acentúa en los meses de otoño y se prolonga hasta Diciembre, mes en el que se alcanzan los valores mínimos, para continuar con un nuevo ascenso hasta la siguiente primavera.



Obviamente, los valores de PFD incidente sobre la parte superior de cada rama (datos no mostrados), en los que no se consideran, por ejemplo, los distintos ángulos de las hojas respecto a la luz, se sitúan a lo largo de todo el año por encima de los del PFD que realmente llega a la superficie de las hojas, a los que superaban en más de un 60% en sus picos máximos, mientras que la diferencia se

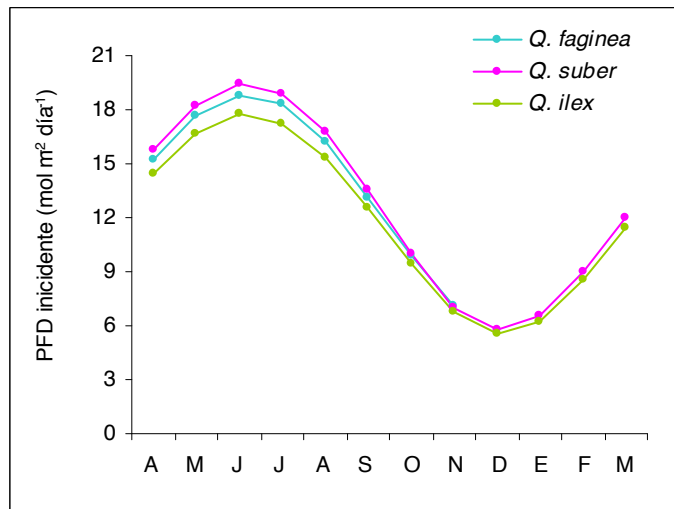


Figura 2. Evolución temporal de los valores de cantidad de radiación incidiendo en promedio sobre las hojas de las ramas de cada especie de estudio (valores medios para las seis ramas analizadas en cada caso). Las barras de error han sido omitidas para facilitar las comparaciones entre especies.

encontraba próxima al 50% en relación a sus valores mínimos. El ANOVA indicaba ausencia de diferencias significativas entre especies en cuanto al PFD que incide en promedio por unidad de superficie foliar para el conjunto de la rama (datos no mostrados). Sin embargo, sí se aprecian algunas diferencias, correspondiendo los valores más altos a *Q. suber*, mientras que los más bajos se registraban en *Q. ilex*, lo que sugiere que las ramas de esta especie deben presentar alguna característica que determine mayor niveles de autosombreado.

Para intentar precisar las diferencias en la cantidad de radiación absorbida por las hojas de las tres especies y determinar qué factores pudieran condicionar dichas diferencias, procedimos a un análisis más exhaustivo, centrándonos en el PFD incidente sobre cada una de las hojas individuales. Para simplificar el manejo de datos, volvemos, en este caso, a utilizar solo tres de las ramas en cada especie. Puesto que nuestras especies difieren en longevidad y, por tanto, muestran distintas proporciones de hojas en diferentes posiciones a lo largo de cada rama, cabe esperar que estas distintas proporciones determinen diferencias en la cantidad de luz



recibida en cada caso. Para ello, a través del programa Yplant, fue estimado el PFD incidente sobre cada una de las hojas individuales a intervalos de 10 minutos a lo largo de un año completo. Calculado el PFD diario recibido por cada hoja, se obtuvo un valor promedio de disponibilidad real de luz a lo largo del año para cada una de las unidades foliares de las tres ramas consideradas en cada especie. Estos datos fueron empleados para comprobar el efecto que pudieran ejercer rasgos tales como el ángulo de inclinación, profundidad foliar en la copa (entendida como la suma del área de todas las hojas inmediatamente por encima de cada hoja dispuestas en un mismo eje), longitud tanto del peciolo como de la hoja, distancia de una hoja a la siguiente y su azimut (dirección a la que se dirige la perpendicular al limbo de cada hoja en relación al norte magnético terrestre).

La cantidad de radiación diaria recibida por las hojas tendía a decrecer a medida que se incrementaba su profundidad y estas ocupaban posiciones más internas (Figura 3). No obstante, se apreciaba una marcada dispersión de los puntos, obteniéndose una fuerte variabilidad en la cantidad de luz incidente sobre las distintas hojas incluso a pesar de presentar la misma profundidad. Así, por ejemplo, entre las hojas más externas (profundidad

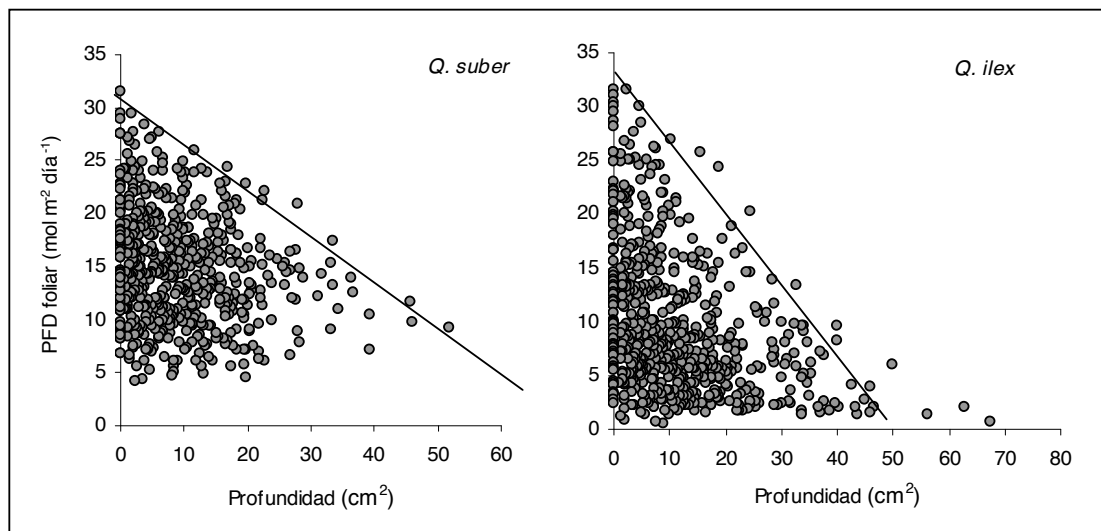


Figura 3. Ejemplos de la variación en la cantidad de radiación promedio recibida diariamente por las hojas en función de su profundidad en la copa. *Q. suber* (n=578) y *Q. ilex* (n=618).



ceros), el PFD recibido oscilaba entre valores próximos a cero y máximos superiores a $30 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ (Figura 3). Obviamente, entonces, otros rasgos, además de su posición, deben condicionar la cantidad de luz de la que realmente disponen las hojas, los cuales explicarían esta dispersión. Como a su vez estos rasgos pueden condicionar en alguna medida los efectos de la profundidad, para comprobar el efecto directo de cada uno de ellos sobre la cantidad de luz recibida, recurrimos a análisis de regresión múltiple, incluyendo siempre la profundidad como variable independiente.

La profundidad mantenía su efecto negativo y altamente significativo sobre la cantidad de luz incidiendo sobre cada hoja en prácticamente todos los casos, independientemente del resto de variables consideradas (Tabla 4).

Tabla 4. Resultados del análisis de regresión múltiple entre el PFD absorbido ($\text{mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$) por las hojas de cada una de las tres especies, como variable dependiente, y distintos rasgos morfológicos y arquitecturales como variables independientes.

Variables independientes	Interceptación	Pendiente	P	R ²	Múltiple P
<i>Q. faginea</i> (n = 965)					
Profundidad (cm ²)	12.7	-0.132	0.0002	0.019	0.0009
Azimut (°)		-0.001	0.8096		
Ángulo foliar (°)		-0.005	0.5589		
Longitud entre nodos (mm)		0.475	0.0005		
<i>Q. suber</i> (n = 1249)					
Profundidad (cm ²)	13.3	-0.112	1.90E-12	0.266	2.20E-16
Azimut (°)		0.049	2.00E-16		
Ángulo foliar (°)		-0.034	4.85E-10		
Longitud entre nodos (mm)		-0.121	3.34E-05		
<i>Q. ilex</i> (n = 1434)					
Profundidad (cm ²)	15.1	-0.368	2.00E-16	0.164	2.20E-16
Azimut (°)		0.024	5.09E-10		
Ángulo foliar (°)		-0.068	3.86E-16		
Longitud entre nodos (mm)		0.212	1.05E-05		

En las tres especies, la distancia entre nodos afecta al PFD, al margen de la profundidad de las hojas. Como cabría esperar, en *Q. suber* y *Q. ilex* el azimut de la normal a la superficie de la



hoja tenía un fuerte efecto positivo (para simplificar, asumimos en estas regresiones el valor 0° para un azimut N y 180° para el S, sin diferenciar entre este y oeste), mientras que el ángulo con la horizontal ejerce un efecto negativo (hojas más horizontales tienden a recibir más luz). Para el resto de los parámetros los resultados variaban entre las tres especies (datos no mostrados).

Como último paso para precisar las implicaciones de la posición de las hojas en la copa, procedimos a comparar cómo varía la cantidad de luz absorbida por hojas que, ubicadas en un mismo eje, ocupasen posiciones distintas a lo largo de él. Para ello, en tres ramas por especie, seleccionamos tres hojas de cada una de las posiciones consideradas, dispuestas sobre el mismo eje, desde la más distal a la más interna, procurando que presentaran similar disposición relativa a lo largo del eje. Lógicamente, en las especies perennifolias las hojas en diferentes posiciones correspondían a distintas clases de edad. Las comparaciones se hicieron para cada uno de los meses del año, tomando en cada caso el valor de PFD total incidiendo sobre cada tipo de hoja en el día central del mes.

Todos los tipos de hoja mostraban una evolución similar a lo largo del año, obviamente condicionada por los cambios que en función de la rotación solar se dan en la cantidad de radiación disponible (Figura 4). Sin embargo, se apreciaban diferencias entre ellas en la intensidad con que responden a dichos cambios. Las hojas jóvenes y, por tanto, más externas, que lógicamente son las que reciben los mayores niveles de PFD, son también las que exhiben los cambios más acusados a lo largo de todo el año. Los cambios tienden a ser menos intensos en las hojas de mayor edad que, a medida que van ocupando posiciones más internas, ven incrementados los niveles de autosombreado. Este efecto de la profundidad se aprecia incluso en la especie caducifolia, que registra descensos de hasta un 23% en la cantidad de luz que, durante el periodo de máxima disponibilidad, incide sobre las hojas que ocupan las posiciones más internas en el brote respecto a las más externas. En *Q. suber*, esta

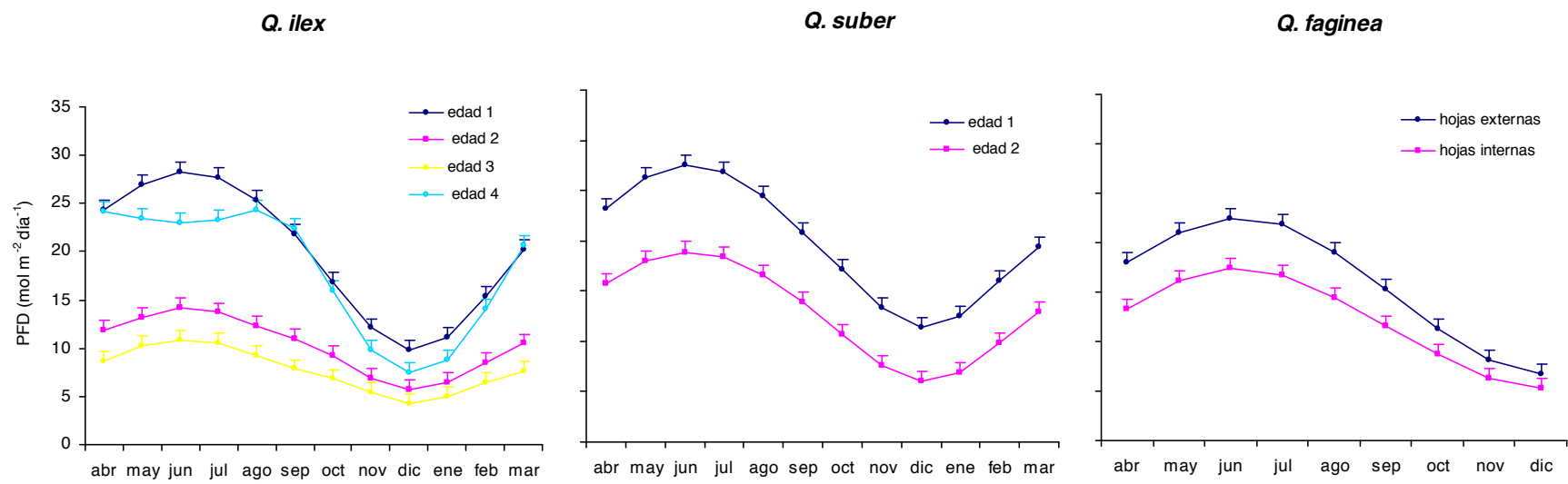


Figura 4. Variación a lo largo del año en la cantidad de radiación incidente (PFD, mol m⁻² día⁻¹) sobre las hojas de las tres especies de estudio (valores medios, n = 9 hojas, excepto para la edad 4 de Q. ilex n = 3) en función de su posición (en el brote en *Q. faginea*, o bien de su edad y, por tanto, posición en la rama en las dos especies perennifolias).



reducción en la cantidad de radiación incidente sobre las hojas de mayor edad respecto a las jóvenes ascendía hasta en torno un 31%. *Q. ilex* es la especie en la que se aprecia un mayor deterioro lumínico con la posición de las hojas, de hasta un 50% entre las hojas de edad uno y dos y de en torno a un 61% en las hojas de la tercera cohorte respecto a las más externas (Figura 4). Por lo que respecta a la última clase de edad presente en esta especie, aunque el número de hojas disponibles probablemente sea insuficiente como para que los datos resulten representativos, sí llama la atención el hecho de que sus niveles de luz se aproximaban mucho a los recibidos por la primera cohorte, superando los valores obtenidos para las edades dos y tres (Figura 4). Es importante destacar también que se observan diferencias incluso a nivel de hojas ocupando similares posiciones, que de nuevo ponen de manifiesto el efecto de otros parámetros. Así, por ejemplo, entre las hojas más externas son las de *Q. faginea* las que registran los menores niveles de PFD, lo que sugiere que, otros rasgos de las hojas, además de su posición, condicionan distintos niveles en la cantidad de luz que reciben.

Teniendo en cuenta este fuerte deterioro lumínico con la posición en el dosel, nos planteamos si podrían existir hojas en las que la interceptación de luz pudiese ser tan reducida como para llegar a condicionar un balance negativo de carbono de forma permanente. Para comprobarlo, seleccionamos 5 hojas por rama, intentando que ocupasen las posiciones más internas de la copa, de manera que estuviesen sometidas a altos niveles de autosombreado. Una vez seleccionadas, estimamos para cada una de ellas el PFD instantáneo absorbido a lo largo del día, tomando las fechas medias para cada uno de los meses del año, siempre asumiendo un cielo libre de nubosidad. Los valores se registraban a intervalos de 30 minutos desde la aparición de los primeros rayos de luz hasta el anochecer.

Para determinar los valores críticos de PFD relevantes, recurrimos a la elaboración de curvas de respuesta de la fotosíntesis neta (PN) a distintos niveles de PFD, mediante mediciones realizadas en campo con un equipo IRGA portátil (CIRAS-2, PP Systems, Hertfordshire, R.U) (la descripción del equipo y la y la elaboración de las curvas serán explicadas con detalle en el capítulo posterior). Dichas curvas nos permitieron estimar el punto de saturación (intensidad



Tabla 5. Valores medios de PFD (error típico) correspondientes al punto de saturación de la fotosíntesis y al de compensación obtenidos mediante mediciones en campo con un equipo IRGA para las distintas cohortes foliares y en las diferentes especies.

Especie	Edad foliar	n	Punto de Saturación ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	Punto de Compensación ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
<i>Q. faginea</i>	1	30	717 (64)	86 (10)
<i>Q. suber</i>	1	35	1006 (99)	110 (13)
	2	8	1218 (179)	110 (17)
<i>Q. ilex</i>	1	24	844 (123)	103 (13)
	2	6	622 (65)	75 (10)
	3	6	519 (25)	19 (3)

luminosa a partir de la cual desaparece la respuesta de la fotosíntesis) y el punto de compensación (PFD al que la fotosíntesis neta se hace cero) de cada uno de los tipos de hoja estudiados (Tabla 5). Comparando las hojas jóvenes de las tres especies, las de *Q. faginea* eran las que mostraban tanto el punto de compensación, como de saturación más bajo. Entre las

perennifolias, ambos valores resultaban inferiores en *Q. ilex*, con diferencias entre las dos especies particularmente notables en el caso del PFD necesario para la saturación. En la especie de mayor longevidad foliar, se apreciaba un descenso claro de los valores correspondientes a ambas variables a medida que las hojas envejecen y van ocupando posiciones más internas en la copa (Tabla 5).

Obtenida toda la información, combinamos los datos de intensidad luminosa y sus cambios con el tiempo con los datos correspondientes a las curvas obtenidas en las mediciones de campo. Nuestros resultados revelaron que durante aproximadamente tres cuartas partes del día, incluyendo el periodo correspondiente a la noche, la cantidad de luz recibida por las hojas que ocupan las posiciones más internas es inferior a $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Las cifras concretamente alcanzan el 81, 74 y 72% del total diario para las hojas más internas de encina, quejigo y alcornoque respectivamente (Tabla 6). Esto significa que, con arreglo a los valores obtenidos para el punto de compensación (Tabla 5), las hojas seleccionadas en nuestros *Quercus* recibirían durante la mayor parte del día una cantidad de luz por debajo del límite inferior necesario para mantener un balance de C positivo, quizá con la excepción de las hojas más



viejas de *Q. ilex* (segunda y tercera cohorte), que parecen requerir intensidades luminosas más bajas para seguir realizando la función fotosintética.

Tabla 6. Periodo de tiempo a lo largo del día (expresado en porcentaje) durante el cual los niveles de PFD recibido por las hojas ocupando posiciones internas en las ramas de las tres especies se hallan por debajo o encima de determinados valores tomados como umbrales (100, 500 y 800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Valores obtenidos a partir de las estimaciones llevadas a cabo en 15 hojas por especie.

Mes	% diario PFD < 100 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$			% diario PFD < 500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$			% diario PFD > 800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$		
	<i>Q. faginea</i>	<i>Q. suber</i>	<i>Q. ilex</i>	<i>Q. faginea</i>	<i>Q. suber</i>	<i>Q. ilex</i>	<i>Q. faginea</i>	<i>Q. suber</i>	<i>Q. ilex</i>
Enero	84.0	83.1	84.7	99.7	98.6	97.4	0	0	0
Febrero	79.9	76.8	83.1	97.8	96.1	95.8	0	0.14	1.53
Marzo	74.3	73.3	80.3	95.6	92.8	95.1	1.11	1.67	2.22
Abril	70.6	68.8	79.9	94.3	88.8	95.4	2.78	3.33	1.94
Mayo	68.1	64.9	79.4	92.4	87.1	95.1	4.03	5.00	1.39
Junio	67.2	63.3	75.4	93.1	85.3	94.6	3.89	7.50	1.53
Julio	67.5	61.5	77.2	93.3	84.6	93.9	3.75	6.67	1.11
Agosto	66.9	66.3	78.9	93.5	85.0	95.4	3.75	4.86	1.39
Septiembre	71.3	69.9	79.9	94.9	90.0	95.3	2.08	3.33	2.22
Octubre	75.0	74.2	80.7	96.0	94.4	95.1	0.56	1.11	1.94
Noviembre	80.8	79.0	82.8	98.5	97.2	96.1	0	0	0.56
Diciembre	84.4	84.9	84.3	100	98.8	97.8	0	0	0
Promedio	74.2	72.2	80.5	95.7	91.6	95.6	1.83	2.80	1.32

Cuando ascendíamos hasta 500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, el periodo de tiempo durante el cual las hojas más profundas recibían una cantidad de luz inferior a este valor superaba en todas las especies el 90% del total diario (Tabla 6). Finalmente, el porcentaje de tiempo en el que estas hojas más internas reciben una intensidad de luz superior a los 800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ se situaba en valores de tan sólo entre el 1 y 3% (Tabla 6). *Q. suber* era la especie que superaba durante una mayor proporción de tiempo este valor de 800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, el cual, sin embargo, se sitúa bastante por debajo de los niveles de luz necesarios para que sus hojas consigan la saturación de la fotosíntesis (Tabla 5). Esto significa que en las hojas más internas de las ramas de *Q. suber* la cantidad de luz recibida alcanza siempre niveles limitantes para la fotosíntesis. *Q. ilex* era la especie en la que las hojas más internas reciben niveles de luz por encima de los 800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ durante una menor proporción de tiempo. Sin embargo, estas hojas más viejas son también las que presentaban un punto de compensación más bajo, inferior a los 800 $\mu\text{mol m}^{-2}$



s¹, lo que significa que, durante una pequeña porción del día, reciben luz suficiente como para no ser limitante para la fotosíntesis, si bien este tiempo es ciertamente reducido.

Finalmente, como resumen de las limitaciones en el ambiente lumínico sufridas por hojas de diferentes edades, incluimos en la Tabla 7 el número total de hojas de diferentes clases de edad encontradas en las ramas empleadas y el número de hojas que todos los días del año recibían un PFD total diario inferior a 8 mol m^{-2} , como valor mínimo para posibilitar un balance positivo de carbono que justifique el mantenimiento de la hoja. Consideramos cada anualidad como el periodo de tiempo transcurrido entre el nacimiento de dos cohortes sucesivas. Como se explicó en el capítulo anterior, el nacimiento de una nueva cohorte se ve acompañado de la abscisión de un número elevado de hojas de la cohorte anterior en las dos especies perennifolias, de modo que el número de supervivientes se reduce drásticamente justo al final de cada anualidad. Por lo que se refiere a la cohorte más joven, el número de hojas severamente limitadas por falta de luz (menos de 8 mol m^{-2} en todos los días de la estación favorable) era prácticamente despreciable en el caso de *Q. suber*.

Tabla 7. Resumen del número de hojas supervivientes de distinta clase de edad y de aquellas que reciben valores inferiores a $8 \text{ mol m}^2 \text{ día}^{-1}$, así como el porcentaje de equivalencia de estas últimas con respecto al total de supervivientes.

		<i>Q. faginea</i>	<i>Q. suber</i>	<i>Q. ilex</i>
1er año	nº de hojas supervivientes	1144	1073	1059
	nº de hojas que reciben menos de $8 \text{ mol m}^2 \text{ día}^{-1}$	174	38	185
	%	15	4	17
2º año	nº de hojas supervivientes	-	181	341
	nº de hojas que reciben menos de $8 \text{ mol m}^2 \text{ día}^{-1}$	-	28	124
	%	-	15	36
3er año	nº de hojas supervivientes	-	-	37
	nº de hojas que reciben menos de $8 \text{ mol m}^2 \text{ día}^{-1}$	-	-	7
	%	-	-	19
4º año	nº de hojas supervivientes	-	-	27
	nº de hojas que reciben menos de $8 \text{ mol m}^2 \text{ día}^{-1}$	-	-	6
	%	-	-	22



Por lo que se refiere a la cohorte más joven, el número de hojas severamente limitadas por falta de luz (menos de 8 mol m^{-2} en todos los días de la estación favorable) era prácticamente despreciable en el caso de *Q. suber*. Por el contrario, superaba el 10% en las otras dos especies, lo que sugiere que una buena parte de la superficie foliar en estas especies sufre fuertes limitaciones por falta de luz ya desde los primeros momentos de su vida. En el caso de *Q. ilex*, el número de hojas por debajo de $8 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ llega al 36% durante su segundo año de vida, a pesar de lo cual la mayoría de estas hojas llegaban al final de esa anualidad. Curiosamente, el porcentaje de hojas severamente limitadas tiende a disminuir para las hojas que alcanzan la tercera y la cuarta anualidad.

Diferencias interespecíficas en la eficiencia de absorción de la radiación. Efecto de las variables arquitecturales estimadas.

Una vez analizadas las diferencias en las características de la copa de las tres especies y en la cantidad de radiación incidente, procedimos a comprobar las posibles diferencias interespecíficas a nivel de las distintas estimas de eficiencia. En cuanto a la eficiencia de absorción de la radiación (E_a), las diferencias no llegaban a alcanzar la significación entre ninguna de las tres especies. Sin embargo, claramente *Q. suber* era la que alcanzaba los valores máximos, superando en torno a un 12% a los obtenidos en promedio por la especie menos eficiente, *Q. ilex* (Tabla 8). Tampoco las diferencias interespecíficas en eficiencia proyectada (E_p) y desplegada (E_d) son significativas, pero sí lo suficientemente acusadas como para manifestarse en distintos valores de autosombreado, mostrando *Q. suber* los niveles más bajos, frente a *Q. ilex* que alcanzaba los más altos. El quejigo muestra valores de autosombreado intermedios, sin diferencias significativas con ninguno de los otros dos *Quercus*. Finalmente, por lo que respecta a la inversión de biomasa para la captura de luz (LAR_e), en este caso es la especie caducifolia la que exhibe los valores significativamente más altos, mientras que las diferencias entre las dos perennifolias no alcanzaban la significación.



Tabla 8. Valores medios (error típico, n = 6 ramas por especie) de distintas estimas de la eficiencia (E_a = Eficiencia de absorción, E_p = Eficiencia proyectada, E_d = Eficiencia desplegada, LAR_e = Eficiencia de la proporción de área foliar), así como de los niveles de autosombreado en cada una de las especies de estudio. Distintas letras en la misma fila representan diferencias significativas entre especies para $P < 0.05$.

Parámetros	<i>Q. faginea</i>	<i>Q. suber</i>	<i>Q. ilex</i>
E_a	0.373 (0.034) a	0.401 (0.021) a	0.360 (0.008) a
E_p	0.508 (0.017) a	0.479 (0.017) a	0.526 (0.003) a
E_d	0.242 (0.023) a	0.243 (0.014) a	0.228 (0.006) a
LAR_e ($m^2 kg^{-1}$)	3.291 (0.284) a	2.059 (0.134) b	1.525 (0.036) b
Autosombreado ($E_p - E_d$)	0.266 (0.030) ab	0.233 (0.017) b	0.299 (0.008) a

Para comprobar los efectos que las distintas variables relativas a la arquitectura de la copa pudieran ejercer sobre la eficiencia de absorción luminosa, recurrimos al análisis de regresión lineal, incluyendo los datos relativos a las tres especies (Tabla 9). A excepción del número de hojas por brote, tamaño de las hojas y ángulo foliar, ante los que E_a no parecía mostrar ninguna respuesta (datos no mostrados), el resto de las variables afectaban significativamente a la eficiencia, de forma positiva, salvo la densidad de la copa y autosombreado, que obviamente contribuyen a reducir la eficiencia de absorción. La relación más significativa se obtenía para estas dos últimas variables, llegando a explicar el autosombreado hasta un 81% de la variabilidad obtenida en E_a (Tabla 9, Figura 5a).

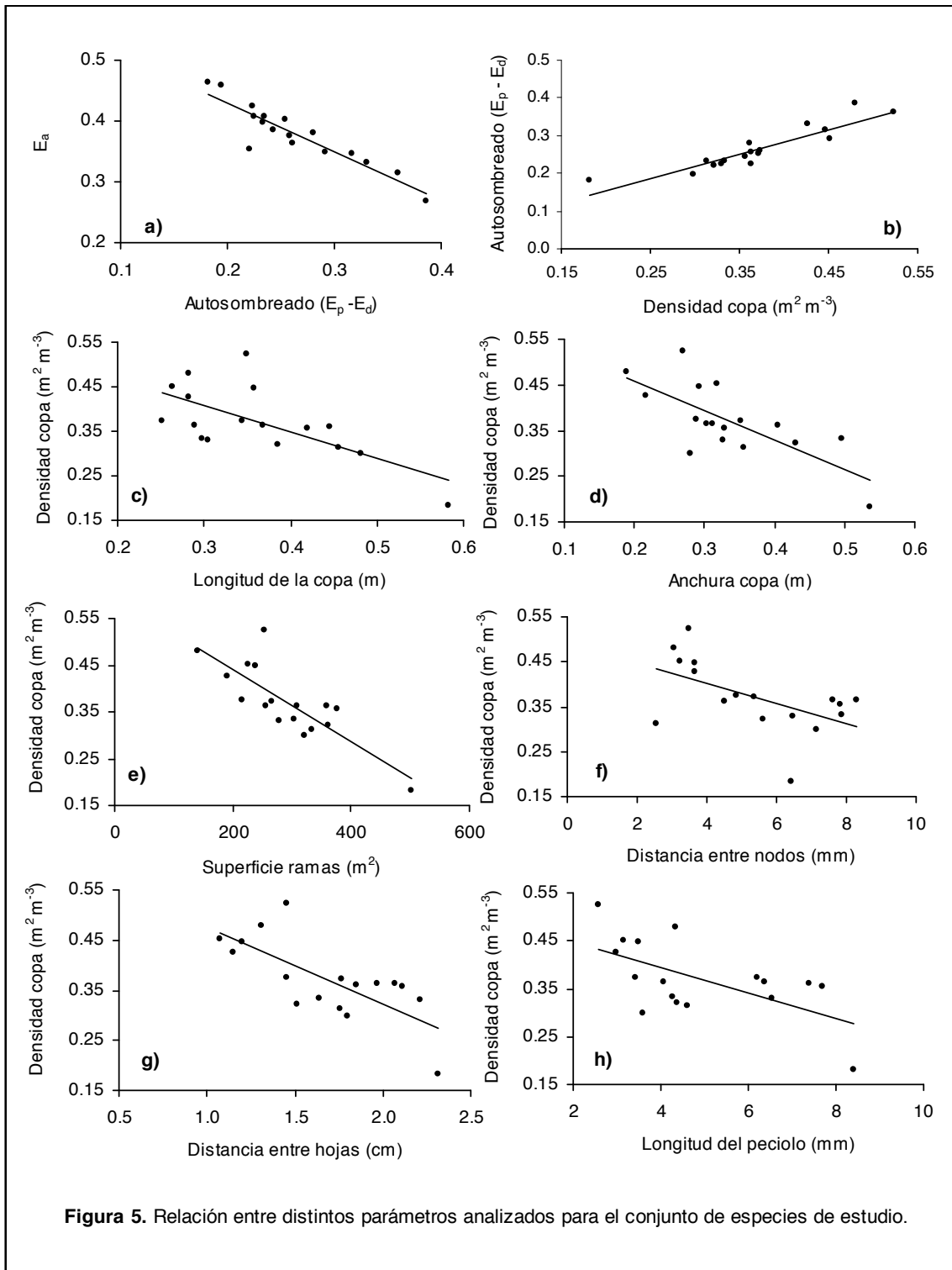
Puesto que el autosombreado es la variable que en mayor medida condiciona E_a , procedimos a buscar los parámetros implicados en el diseño de la copa que determinan las diferencias en autosombreado. Todos los parámetros analizados (de nuevo a excepción del número de hojas por brote, tamaño de las hojas y ángulo foliar) mostraban un efecto significativo sobre los niveles de autosombreado, que disminuyen con el incremento de la longitud y anchura de la copa, así como de la superficie leñosa, con una mayor distancia entre hojas y nodos y pecíolos más largos. Únicamente la densidad de la copa ejerce un efecto claramente positivo, aumentando significativamente el autosombreado en las copas más densas. La densidad de la



copa era la variable que conseguía explicar un mayor porcentaje de variación en los niveles de autosombreado, concretamente hasta un 88% (Tabla 9, Figura 5b).

Tabla 9. Resultados del análisis de regresión simple obtenidos relacionando los distintos parámetros analizados (unidades como en Tabla 1).

Variables independientes	Variable dependiente	Todas las especies (n = 18)		
Autosombreado ($E_p - E_d$)	E_a	$y = -0.75x + 0.58$	$R^2 = 0.81$	$P < 0.0001$
Densidad de la copa	E_a	$y = -0.60x + 0.59$	$R^2 = 0.70$	$P < 0.0001$
Longitud de la copa	E_a	$y = 0.32x + 0.25$	$R^2 = 0.26$	$P = 0.0387$
Anchura de la copa	E_a	$y = 0.37x + 0.24$	$R^2 = 0.34$	$P = 0.0135$
Superficie ramas	E_a	$y = 0.01x + 0.24$	$R^2 = 0.44$	$P = 0.0039$
Distancia entre hojas	E_a	$y = 0.11x + 0.18$	$R^2 = 0.57$	$P = 0.0005$
Longitud peciolo	E_a	$y = 0.02x + 0.28$	$R^2 = 0.34$	$P = 0.0134$
Distancia entre nodos	E_a	$y = 0.02x + 0.26$	$R^2 = 0.48$	$P = 0.0021$
Densidad de la copa	Autosombreado	$y = 0.80x + 0.02$	$R^2 = 0.88$	$P < 0.0001$
Longitud de la copa	Autosombreado	$y = -0.42x + 0.43$	$R^2 = 0.31$	$P = 0.0228$
Anchura de la copa	Autosombreado	$y = -0.49x + 0.44$	$R^2 = 0.42$	$P = 0.0050$
Superficie ramas	Autosombreado	$y = -0.01x + 0.46$	$R^2 = 0.60$	$P = 0.0003$
Distancia entre nodos	Autosombreado	$y = -0.02x + 0.40$	$R^2 = 0.40$	$P = 0.0061$
Distancia entre hojas	Autosombreado	$y = -0.14x + 0.51$	$R^2 = 0.57$	$P = 0.0005$
Longitud peciolo	Autosombreado	$y = -0.03x + 0.50$	$R^2 = 0.37$	$P = 0.0162$
Longitud de la copa	Densidad copa	$y = -0.59x + 0.59$	$R^2 = 0.45$	$P = 0.0033$
Anchura de la copa	Densidad copa	$y = -0.64x + 0.59$	$R^2 = 0.53$	$P = 0.0010$
Superficie ramas	Densidad copa	$y = -0.01x + 0.59$	$R^2 = 0.66$	$P < 0.0001$
Distancia entre nodos	Densidad copa	$y = -0.02x + 0.49$	$R^2 = 0.29$	$P = 0.0321$
Distancia entre hojas	Densidad copa	$y = -0.15x + 0.62$	$R^2 = 0.52$	$P = 0.0011$
Longitud peciolo	Densidad copa	$y = -0.03x + 0.50$	$R^2 = 0.37$	$P = 0.0089$



Como todas las variables que afectan a E_a afectan también al autosombreado (que, a su vez, como hemos dicho, es el parámetro que mejor explica los cambios en eficiencia), pudiera ser que el efecto de estas variables sobre E_a no sea directo, sino únicamente indirecto a través de



su influencia sobre el autosombreado. Para comprobarlo recurrimos a análisis de regresión múltiple, el cual reveló que se mantenía siempre el efecto del autosombreado, pero desaparecía el efecto de todo el resto de las variables sobre E_a (datos no mostrados). Es decir, que el autosombreado afecta a E_a independientemente de cualquier otra variable, pero ni la densidad, anchura, longitud de la copa, ni superficie de ramas, distancia entre hojas y nodos, ni longitud del peciolo afectaban a E_a para un nivel de autosombreado constante. Por tanto, es el autosombreado la variable que condiciona E_a y las demás únicamente ejercen un efecto indirecto sobre la eficiencia a través de los cambios que determinan en el nivel de autosombreado.

Los cambios en autosombreado se explican fundamentalmente por cambios en la densidad, la cual cabe pensar que se vea a su vez condicionada por cambios en rasgos tales como la anchura o longitud de la copa, la cantidad de ramas que permitan una copa más o menos abierta, o la distancia entre hojas y nodos. Las relaciones obtenidas de la densidad con todas esas variables, efectivamente, mostraban un claro efecto negativo y significativo, de modo que copas más anchas y largas, con mayor superficie leñosa y nodos más distanciados, así como hojas con pecíolos más largos favorecen una menor densidad (Tabla 9, Figura 5c, d, e, f, g, h). Pudiera ser entonces que, como anteriormente, el efecto de todas estas variables sobre el autosombreado se ejerciese a través de los cambios que propician en la densidad de la copa. Para comprobarlo, recurrimos de nuevo a un análisis de regresión múltiple en el que incluimos como variables independientes siempre la densidad, combinada con cada una de las distintas variables cuyo efecto sobre el autosombreado habíamos analizado en regresión simple. También en este caso, el análisis de regresión múltiple reveló que se mantenía siempre el efecto de la densidad, pero desaparecía el efecto de todo el resto de las variables sobre el autosombreado (datos no mostrados). Es decir que la densidad afecta al autosombreado independientemente de cualquier otra variable, pero ni la anchura, longitud de la copa, ni superficie de ramas, distancia entre hojas y nodos, ni longitud del peciolo afectaban al autosombreado para una densidad de la copa dada. Por tanto, es la densidad de la copa la



variable que condiciona el autosombreado y las demás únicamente ejercen un efecto indirecto a través de los cambios que determinan en densidad.

La Figura 6 resume finalmente la forma en la que el análisis de los datos refleja que se manifiestan las relaciones entre los diversos parámetros de estudio.

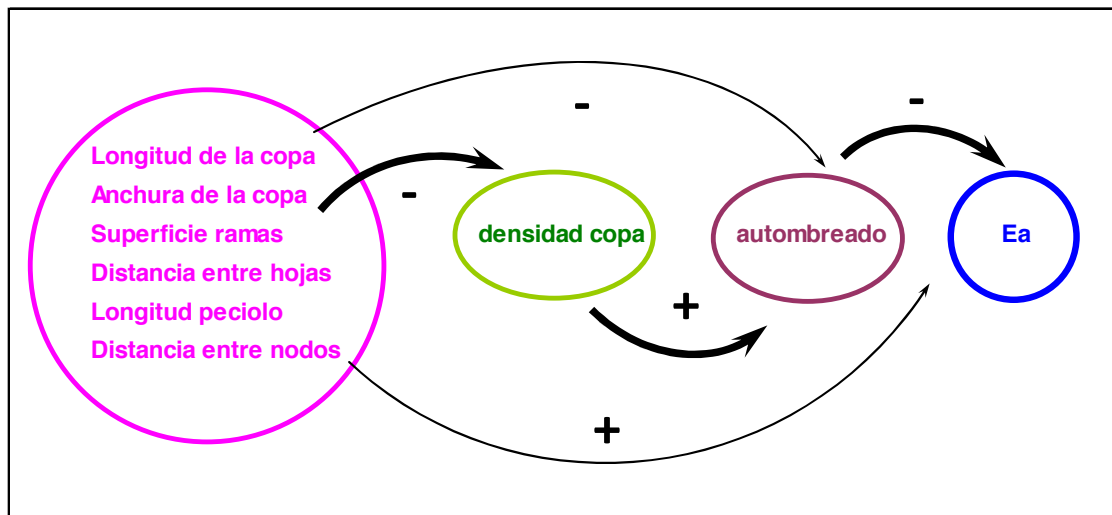


Figura 6. Resumen de las relaciones entre los distintos parámetros de estudio.

DISCUSIÓN

Las especies de estudio fueron seleccionadas en la misma parcela, por lo que todas ellas estaban sometidas a la misma intensidad de radiación solar incidente por encima de la copa. Por lo tanto, nuestro objetivo era el análisis de las posibles diferencias en su capacidad para captar la radiación, en función únicamente de las características estructurales de la copa.

El estudio reveló valores próximos de la cantidad de luz recibida en promedio por la totalidad de las hojas que integran las ramas de las distintas especies. Esto se traduce en ausencia de significación también en las diferencias entre especies en los valores de eficiencia de absorción



de la radiación. Sin embargo, se aprecian tendencias claras que sugieren que nuestros resultados quizá obedecen a un número de muestras insuficiente como para arrojar significación estadística. *Q. suber* mostraba la eficiencia de captación luminosa más elevada, mientras que a *Q. ilex* le correspondieron los valores claramente inferiores, de forma inversa a como ocurre con sus niveles de autosombreado. Distintos estudios han demostrado que E_a está significativamente influenciada por el autosombreado, mostrando valores más bajos al incrementarse la fracción de sombra (Valladares et al. 2002). Y efectivamente nuestros resultados confirman un efecto negativo y altamente significativo de los niveles de autosombreado sobre la eficiencia de absorción de la radiación. Estas diferencias lógicamente deben venir determinadas por diferencias en las características del dosel, que son las que esencialmente influyen en la capacidad para absorber la radiación incidente por el conjunto de la planta (Dickman et al. 1990, Kuuluvainen 1992).

Teniendo en cuenta las diferencias en longevidad foliar entre nuestras especies y, puesto que las hojas de más edad van ocupando sucesivamente posiciones peor iluminadas dentro de la copa (Kikuzawa 2003, Wright et al. 2006), cabría esperar que la distinta proporción de hojas que ocupan posiciones más internas en cada caso condicionase en alguna medida las eficiencias de absorción de la radiación obtenidas para cada una de ellas. Tradicionalmente, se ha considerado que existen dos gradientes verticales simultáneos desde la parte más alta a la más baja del dosel. Por un lado, el relativo a la capacidad fotosintética (máxima intensidad de la fotosíntesis bajo luz saturante) y por otro, el referido a la disponibilidad de PFD, descendiendo ambos con el incremento de la edad de las hojas a medida que ocupan posiciones más internas (Hirose et al. 1988, Hikosaka et al. 1993). En estas circunstancias, podría esperarse que la máxima longevidad foliar vendría determinada por el ritmo de reducción de la fotosíntesis con el incremento de la profundidad en la copa (Ackerly & Bazzaz 1995), teniendo en cuenta que las especies con mayor longevidad foliar experimentarían en principio una mayor intensidad de autosombreado (Reich et al. 2009).



Nuestros resultados revelaron efectivamente un descenso en la disponibilidad de luz a lo largo de las sucesivas clases de edad en las especies perennifolias. Pero, aunque no tan elevados, incluso en la especie caducifolia se apreciaban descensos importantes de PFD desde las hojas más externas a las más internas de cada brote. Dado que la producción de hojas en *Q. faginea* es sincrónica, como en las otras dos especies, estas diferencias de iluminación afectan a todas las hojas desde los primeros días de vida (Kikuzawa et al. 1996). Sin embargo, paradójicamente, las hojas del cuarto año de edad en la encina mostraban una disponibilidad de luz superior a la de las edades anteriores, aunque sin alcanzar los niveles recibidos por las hojas más jóvenes. Aunque los datos respecto a la última cohorte no sean suficientes como para considerarlos concluyentes, este resultado probablemente se debe al hecho de que las hojas más viejas frecuentemente están situadas en zonas de la copa con menor densidad de follaje, al haberse perdido ya la mayoría de las hojas de las mismas cohortes, por lo que pueden recibir iluminación lateral en las ramas dispuestas verticalmente. Este resultado podría explicar la elevada longevidad foliar máxima de esta especie, en la que es frecuente encontrar un cierto número de hojas de mayor edad que mantienen un punto de compensación más bajo y pueden, por tanto, obtener cierta ganancia de C al aprovechar un rango de luz distinto al de las hojas más jóvenes. Nuestras observaciones respecto a *Q. ilex* contradecirían, pues, a la mayoría de autores que aseguran que la disponibilidad de luz va disminuyendo a lo largo de un gradiente vertical a través del dosel y, por tanto, en las hojas de mayor edad a medida que ocupan posiciones más internas (Kikuzawa 2003, Wright et al. 2006).

Hemos de tener en cuenta, sin embargo, que las muestras seleccionadas en nuestro estudio proceden de la zona más alta de la copa de árboles adultos, generalmente aislados y de porte esférico, lo que supone que se encuentran totalmente expuestas a la radiación y libres de sombra por parte de la vegetación circundante, por lo que se favorece la entrada de luz lateral a ciertas horas del día. Este hecho también podría explicar que el descenso medio en los niveles de luz entre las sucesivas clases de edad sea relativamente reducido en comparación con las observaciones de otros autores. Schoettle y Smith (1991) y Ackerly y Bazzaz (1995), por ejemplo, midiendo la luz recibida por las hojas externas y las más interiores de la copa de



diversas especies arbóreas encontraron una reducción del orden de un 75%, una extinción más fuerte que la obtenida en el presente estudio. Estos mismos autores coinciden en estimar valores mínimos de PFD incidentes por día durante la estación de crecimiento de en torno a 8 mol m^{-2} para garantizar la permanencia de las hojas, produciéndose la abscisión foliar para valores inferiores a este umbral por resultar excesivamente limitantes para la fotosíntesis. En nuestro estudio, en promedio, las hojas situadas en posiciones más internas en la copa tendían a recibir en la mayoría de los casos PFD superiores a este límite, lo que sugiere que en nuestras especies la máxima longevidad foliar puede venir determinada por otros factores y no sólo la limitación por falta de luz. En cualquier caso, estos resultados y el hecho de que también las hojas de la especie caducifolia experimenten cierta degradación en el ambiente lumínico a medida que se adentran en el dosel, nos conducen a considerar que sea la disposición de las hojas en el tallo y no su edad el factor que pudiera afectar mayoritariamente a la eficiencia en la captación luminosa (Ackerly 1999).

Pero, además de su posición en la copa, hay otros aspectos que pueden afectar a la captación de luz por parte de las hojas, contribuyendo a explicar las diferencias obtenidas entre nuestras especies. Entre nuestros *Quercus*, tal y como hemos comentado, es el alcornoque el que consigue mayor eficiencia, gracias a un diseño que conduce a una reducción en la densidad de sus copas, facilitando así la penetración de la luz y minimizando el autosombreado. Esta menor densidad está propiciada por una mayor longitud de las ramas, que permiten copas más abiertas y anchas, con nodos y hojas más distantes, sustentadas además por un pecíolo más largo. La distancia entre hojas depende en parte de la longitud de los entrenudos, pero también de la distancia entre brotes con hojas, que, a su vez, depende de la longitud de las ramas que los soportan. Una mayor superficie leñosa constituye la estructura de soporte primaria para maximizar el espaciado entre nudos y minimizar la superposición de las hojas. Una mayor longitud entre nodos sucesivos puede reducir el sombreado creado por una ineficiente filotaxia (Niklas 1998), contribuyendo a incrementar E_a , especialmente cuando existe luz lateral significativa (Brites & Valladares 2005). Esta estrategia, la inversión en el aumento de la longitud entre nodos, supone, no obstante, un coste adicional en términos de C que se asigna a



los tallos en lugar de a las hojas (Percy & Yang 1998). Asimismo, la disposición más espaciada de las hojas posibilita un dosel más abierto, que permite mayor entrada de luz al interior de la copa, lo cual reduce el autosombreado y aumenta E_a . La eficiente configuración de la copa de *Q. suber* se traduce en que son muy pocas las hojas que sufren severas limitaciones por la falta de luz. Incluso para las hojas más viejas de esta especie, el porcentaje de hojas que reciben niveles diarios inferiores a 8 mol m^{-2} tiende a ser menor o similar al de las hojas más jóvenes de las otras dos especies, lo que probablemente se debe a la posición más vertical de las hojas superiores, que permite una mayor entrada de luz a las situadas más abajo. En las zonas mediterráneas abundan plantas con hojas opuestas, fruto probablemente de la baja presión selectiva con respecto a la eficiencia en la intercepción de luz, ya que en estos ecosistemas este factor no es comúnmente limitante (Valladares 2003). La disposición de hojas opuestas supone una desventaja, ya que los nodos se alternan quedando justo unos encima de otros (Gálvez & Percy 2003), como resultado de lo cual se produce un aumento del autosombreado (Valladares & Brites 2004). Sin embargo, el tipo de filotaxia con una disposición de las hojas en espiral, propia de las especies de nuestro estudio, es potencialmente más eficiente, porque maximiza la distancia entre hojas (Bell 1991), posibilitando una mayor eficiencia en la absorción de la radiación.

La encina, por el contrario, se sitúa en el extremo opuesto, mostrando una eficiencia de absorción de la luz claramente limitada por los mayores niveles de autosombreado que se originan como consecuencia de la mayor densidad de sus copas. También mantiene un elevado porcentaje de hojas con muy bajos niveles de PFD ya desde los primeros instantes de su vida. Presentan la menor superficie de ramas, que propician copas más cerradas, en las que los nodos se encuentran escasamente distanciados y el elevado número de hojas con las que cuenta se disponen más próximas y en mayor número por brote, mostrando además un pecíolo más corto. Algunos autores proponen que un aumento del área foliar, el cual depende a su vez del tamaño y número de hojas, disminuye la eficiencia en la absorción de radiación (Valladares & Pugnaire 1999, Posada et al. 2012). A pesar de que nosotros no hemos encontrado ninguna relación entre la longitud de las hojas y la eficiencia de absorción, en principio cabría esperar



que un menor tamaño de las hojas contribuyera a reducir los niveles de autosombreado. *Q. ilex* presenta hojas más pequeñas, pero en mucho mayor número, de modo que finalmente los tres *Quercus* mostraban valores similares en el área foliar total, lo que se traduce en ausencia de relación entre esta variable y la eficiencia de absorción de la luz.

Tampoco obtuvimos relación con el número de hojas por brote, otra de las características que suponíamos decisiva condicionando distintos valores en la captura de luz. Es lógico suponer que una mayor longevidad foliar trajera consigo un mayor número de hojas superpuestas. El número de hojas producido anualmente en cada brote resultaba superior en *Q. ilex*. Esto, obviamente, debería conducir a un mayor número total de hojas a lo largo de un eje en esta especie, que mantiene varias clases de edad simultáneamente. Sin embargo, las diferencias entre especies desaparecían a nivel del número de hojas obtenido de la suma de las hojas de distinta edad presentes a lo largo de un mismo eje (datos no mostrados). Esta similitud entre especies es probable que se deba al hecho de que *Q. ilex* presenta numerosos brotes con hojas viejas que no han desarrollado nuevas cohortes por encima, de modo que, finalmente, el número total de hojas por eje no resulta mayor que en especies de menor longevidad foliar.

Otro parámetro al que diversos autores han asignado un importante papel a la hora de condicionar diferencias en la eficiencia de absorción, es el ángulo de despliegue de las hojas con respecto a la dirección de la luz predominante (Valladares & Pearcy 1998, Brites & Valladares 2005). Un mayor ángulo de inclinación de las hojas, medido con respecto a la horizontal, indica hojas menos expuestas, lo que reduciría su interceptación de la luz, permitiendo su paso a las hojas de posiciones más internas y contribuyendo a una mayor eficiencia de absorción promedio para las hojas de cada rama. Pero además, un mayor ángulo foliar permitiría maximizar la ganancia de carbono, minimizando el tiempo de exposición a irradiación excesiva (Valladares & Pearcy 1998). Una menor superficie expuesta a altas tasas de insolación implica menor riesgo de sobrecalentamiento, disminuyendo la posibilidad de sufrir fotoinhibición y permitiendo una mayor eficiencia en el uso del agua (King et al. 1997, Valladares & Pugnaire 1999), por lo que, en ambientes soleados, como es el nuestro, un



ángulo foliar más elevado habría de resultar, en principio, beneficioso. Nuestros resultados sí revelan diferencias significativas en el ángulo foliar, aunque es cierto que no obtuvimos ninguna relación de esta variable con los niveles de autosombreado o E_a , probablemente, de nuevo, por un reducido tamaño de muestra. Efectivamente, *Q. ilex* era la especie que mostraba las hojas con un menor ángulo, mayor autosombreado y menor E_a , en contraposición al alcornoque con los valores contrarios más extremos.

Por último, es importante conocer también cómo las plantas reciben la luz y cuándo alcanzan mayor entrada de este recurso. Obviamente, no es igual disponer de una misma cantidad de luz que sea interceptada mayoritariamente por la mañana que por la tarde, ya que a cada momento del día se asocia distinta temperatura, humedad y orientación de la radiación (Valladares et al. 2004). En *Q. suber* una importante proporción de hojas del dosel orientaban el limbo para recibir la luz directa durante las primeras horas del día, cuando las temperaturas son más bajas y la disponibilidad hídrica mayor, lo que nos induce a pensar que la disposición de las hojas de *Q. suber* está orientada a maximizar las tasas de asimilación cuando las condiciones son más favorables para la fotosíntesis (Escudero et al. 2013). En las otras dos especies se obtenía una fuerte variabilidad entre ramas, lo que nos impide extraer conclusiones. Sí resulta llamativo que en *Q. faginea* una buena parte de las hojas presentaba sus pecíolos retorcidos, orientando el limbo hacia el suroeste. La torsión de los pecíolos es interpretada por algunos autores como un mecanismo para incrementar la eficiencia en la captura de la luz y, por tanto, la ganancia de carbono, en ambientes en los que este recurso es limitante, o en otros casos, como un modo de evitar estrés por exceso lumínico (Valladares & Pearcy 1998, Gálvez & Pearcy 2003). En nuestro caso, los ejemplares de quejigo se encontraban plenamente expuestos al sol, por lo que, al menos las hojas de las partes más externas de la copa no deberían presentar mayores deficiencias de luz que las de las otras dos especies. No obstante, las predicciones en torno a la orientación de las hojas en estas especies son, de momento, meramente provisionales, debido a la falta de una suficiente base de datos.



Los efectos de las diferencias en longevidad foliar sobre la fotosíntesis integrada a lo largo de la vida de la hoja han sido objeto de largo debate (Chabot & Hicks 1982, Hiremath 2000). El declive de la fotosíntesis instantánea con la edad de las hojas es un componente esencial en la estimación del balance integrado de C a lo largo de la vida de la hoja, puesto que, en especies de larga longevidad foliar, una parte sustancial del área foliar total corresponde a hojas viejas, que han perdido parte de su potencial para la fotosíntesis (Mediavilla & Escudero 2003). A su vez, el declive de la asimilación con la edad de la hoja obedece en parte a un deterioro de la capacidad fotosintética y en parte al deterioro del ambiente lumínico de las hojas más viejas a medida que quedan cubiertas por las hojas más jóvenes (Ackerly & Bazzaz 1995, Reich et al. 2009). Era de esperar, en principio, que especies de hojas más longevas tuvieran mayor biomasa foliar en áreas profundas de la copa fuertemente autosombreadas, lo que contribuiría a reducir más el balance de carbono integrado de dichas especies. Sin embargo, en función de los resultados del presente trabajo, la intensidad del autosombreado no parece totalmente condicionada por las diferencias en longevidad foliar, pues, como observamos, el alcornoque registra menores niveles de autosombreado que el quejigo, a pesar de ser la primera una especie perennifolia. Asimismo, el porcentaje de hojas con severas limitaciones por falta de luz tampoco aumenta drásticamente con la edad en las especies perennifolias, de modo que no parece que el deterioro del ambiente lumínico con la edad sea especialmente acentuado ni que se pueda considerar la principal causa del aumento de la mortalidad a lo largo de la vida de las hojas. Es evidente, entonces, que otros aspectos relacionados con el diseño de la copa afectan a la captación luminosa, contribuyendo a que las hojas consigan mayor o menor balance de C.

Nuestros resultados secundan el papel que se le atribuye a diferentes características de las hojas y la copa como factores determinantes en la eficiencia de captación de la luz, aunque no encontramos resultados decisivos para otras de esas características en nuestras especies. Pocos estudios han considerado la organización del dosel en especies arbóreas en hábitats abiertos y bien iluminados (Mediavilla & Escudero 2010, Niinemets et al. 2004), por lo que se hacía imprescindible una primera valoración comparativa entre estas especies. Sin duda, sería necesario ampliar el número de muestras que facilitaran resultados más concluyentes, y



aunque las observaciones obtenidas no coincidieron en todos los casos con aquellas derivadas de otros modelos de optimización del dosel, el presente estudio facilita importante información del comportamiento de estas especies frente al factor luminoso.



Conclusiones

- A nivel de la rama completa, se observaban diferencias en la eficiencia de captación luminosa de las tres especies de estudio, que ponen de manifiesto el efecto que ejercen las diferencias en las características del dosel. Una mayor longitud de las ramas, que permiten doseles más abiertos y anchos, con nodos y hojas más distantes, sustentadas por un pecíolo significativamente más largo, contribuyen a minimizar el autosombreado y maximizar la eficiencia de absorción de la luz en la copa de *Q. suber*. La encina, por el contrario, muestra una eficiencia de absorción de la luz claramente limitada por los mayores niveles de autosombreado que se originan como consecuencia de la mayor densidad de sus copas, a la que conducen los rasgos opuestos.
- La cantidad de radiación recibida anualmente por cada hoja individual tendía a decrecer en todos los casos a medida que se incrementaba su profundidad y estas ocupaban, por tanto, posiciones más internas. No obstante, además de su posición, otros rasgos como la distancia entre nodos, o el ángulo ejercían un claro efecto sobre PFD, de modo que una hoja ocupando posiciones similares a otra puede conseguir una mayor captación de luz a través de una mayor distancia con el resto.
- A pesar del fuerte deterioro lumínico que experimentan las hojas en función de su posición, incluso las más internas tendían a recibir niveles de PFD superiores al valor por debajo del cual, según distintos autores, se produciría la abscisión foliar por resultar excesivamente limitantes para la fotosíntesis, lo que sugiere que la máxima longevidad foliar puede venir determinada por otros factores y no sólo la limitación por falta de luz. Esto, sumado al hecho de que también las hojas de la especie caducifolia experimentan cierta degradación en el ambiente lumínico a medida que se adentran en el dosel, nos conduce a considerar que sea la disposición de las hojas en el tallo y no su edad el factor que pudiera afectar mayoritariamente a la eficiencia en la captación luminosa.
- En función de los resultados del presente trabajo, la intensidad del autosombreado no parece totalmente condicionada por las diferencias en longevidad foliar. Es evidente, entonces, que otros aspectos relacionados con el diseño de la copa afectan a la captación luminosa, contribuyendo a que las hojas consigan mayor o menor eficiencia, los cuales deben afectar al balance de C total de las hojas.



BIBLIOGRAFÍA

- Ackerly DD, Bazzaz FA. 1995.** Leaf dynamics, self-shading and carbon gain in seedlings of a tropical pioneer tree. *Oecologia* 101, 289-298
- Ackerly DD. 1996.** Canopy structure and dynamics: integration of growth processes in tropical pioneer trees. En: Mulkey SS, Chazdon RL, Smith AP (eds) *Tropical forest plant ecophysiology*. Chapman & Hall, London, pp 619-658
- Ackerly D. 1999.** Self-shading, carbon gain and leaf dynamics: a test of alternative optimality models. *Oecologia* 119, 300-310
- Bell AD. 1991.** *Plant form: an illustrated guide to flowering plant morphology*. Oxford University Press, Oxford
- Berendse F, Kroon H, Braakhekke WG. 1999.** Acquisition, use, and loss of nutrients. En: Pugnaire FI, Valladares F(eds). *Handbook of functional plant ecology*. Marcel Dekker, New York, Estados Unidos, pp 315-346
- Brites D, Valladares F. 2005.** Implications of opposite phyllotaxis for light interception efficiency of Mediterranean woody plants. *Trees* 19, 671-679
- Cabreara HH. 2002.** Respuestas ecofisiológicas de plantas en ecosistemas de zonas de clima mediterráneo y ambientes de alta montaña. *Revista chilena de historia natural* 75, 625- 637
- Chabot BF, Hicks DJ. 1982.** The ecology of leaf spans. *Annual Review of Ecology and Systematics* 56, 341-347
- Cowan I. 1982.** Regulation of water use in relation to carbon gain in higher plants. *Encyclopedia of Plant Physiology* 12, 589-612
- Dickmann DI, Michael DA, Isebrands JG, Westin S. 1990.** Effects of leaf display on light interception and apparent photosynthesis in two contrasting *Populus* cultivars during their second growing season. *Tree physiology* 7, 7-20
- Duursma R, Cieslak M. 2013.** YplantQMC: Plant modelling in R with Yplant-QuasiMC. Bitbucket. org
- Endler JA. 1993.** The color of light in forests and its implications. *Ecological Monographs* 61, 1-27
- Escudero A, Fernández J, Cordero A, Mediavilla S. 2013.** Distribution of leaf characteristics in relation to orientation within the canopy of woody species. *Acta Oecologica* 48, 13-20
- Falster DS, Westoby M. 2003.** Leaf size and angle vary widely across species: what consequences for light interception?. *New Phytologist* 158, 509-525



- Field CB. 1983.** Allocating leaf nitrogen for the maximization of carbon gain: leaf age as a control on the allocation program. *Oecologia* 56, 341-347
- Gálvez D, Pearcy RW. 2003.** Petiole twisting in the crowns of *Psychotria limonensis*: implications for light interception and daily carbon gain. *Oecologia* 135, 22-29
- Hatta H, Honda H, Fisher JB. 1999.** Branching principles governing the architecture of *Cornus kousa* (*Cornaceae*). *Annals of Botany* 84, 183-193
- Herbert T. 1996.** On the relationship of plant geometry to photosynthetic response. En: Mulkey SS, Chazdon RL, Smith AP (eds) *Tropical forest plant ecophysiology*. Chapman and Hall. New York, pp139-161
- Hikosaka K, Okada K, Terashima I, Katoh S. 1993.** Acclimation and senescence of leaves : their roles in canopy photosynthesis. En: Yamamoto HY, Smith CM (eds) *Photosynthetic responses to the environment*. American Society of Plant Physiologists, New York, pp 1-13
- Hiremath AJ. 2000.** Photosynthetic nutrient-use efficiency in three fast-growing tropical trees with differing leaf longevities. *Tree Physiology* 20, 937-944
- Hirose T, Werger M, Pons T, van Rheenen J. 1988.** Canopy structures and leaf nitrogen distribution in a stand of *Lysimachia vulgaris* L. as influenced by a stand density. *Oecologia* 77, 145-150
- King DA, Leigh EG, Condit R, Foster RB, Hubbell SP. 1997.** Relationships between branch spacing, growth rate and light in tropical forest saplings. *Functional Ecology* 11, 627-635
- Kikuzawa K. 1991.** A cost benefit analysis of leaf habit and leaf longevity of trees and their geographical pattern. *American Naturalist* 138, 1250-1263
- Kikuzawa K. 2003.** Phenological and morphological adaptations to the light environment in two woody and two herbaceous plant species. *Functional Ecology* 17, 29-38
- Kikuzawa K, Koyama H, Umeki k, Lechowicz MJ. 1996.** Some evidence for an adaptive linkage between leaf phenology and shoot architecture in sapling trees. *Functional Ecology* 10, 252-257
- Kitajima K, Mulkey SS, Samaniego M, Wright SJ. 2002.** Decline of photosynthetic capacity with leaf age and position in two tropical pioneer tree species. *American Journal of Botany* 89, 1925-1932
- Kohen E, Santus R, Hirschberg JG. 1995.** *Photobiology*. Academic Press. London
- Koyama T. 1991.** A functional model describing sapling growth under a tropical forest canopy. *Functional Ecology* 5, 83-90
- Kuuluvainen T. 1992.** Tree architectures adapted to efficient light utilization: is there a basis for latitudinal gradients?. *Oikos* 65, 275-284



- Mediavilla S, Escudero A. 2003.** Photosynthetic capacity, integrated over the lifetime of a leaf, is predicted to be independent of leaf longevity in some tree species. *New phytologist* 159, 203-211
- Mediavilla S, Escudero A. 2010.** Differences in biomass allocation patterns between saplings of two co-occurring Mediterranean oaks as reflecting different strategies in the use of light and water. *European Journal of Forest Research* 129, 697-706
- Niinemets Ü, Tenhunen JD, Beyshlag W. 2004.** Spatial and age-dependent modifications of photosynthetic capacity in four Mediterranean oak species. *Functional Plant Biology* 31, 1179-1193
- Niklas KJ. 1988.** The role of phyllotactic pattern as a “developmental constraint” on the interception of light by leaf surfaces. *Evolution* 42, 1-16
- Niklas KJ. 1989.** The effect of leaf-lobing on the interception of direct solar-radiation. *Oecologia* 80, 59-64
- Niklas KJ. 1998.** Light harvesting “fitness landscapes” for vertical shoots with different phyllotactic patterns. En: Jean RV, Barabé D (eds) *Symmetry in plants*. World Scientific Publishing Co. Pte. Ltd., Singapore, pp 759-773
- Pearcy RW, Yang W. 1996.** A three-dimensional crow architecture model for assessment of light capture and carbon gain by understory plants. *Oecologia* 108, 1-12
- Pearcy RW, Yang W. 1998.** The functional morphology of light capture and carbon gain in the redwood-forest understory plant, *Adenocaulon bicolor* Hook. *Functional Ecology*. 12, 543-552
- Posada JM, Sievänen R, Messier Ch, Perttunen J, Nikinmaa E, Lechowicz MJ. 2012.** Contributions of leaf photosynthetic capacity, leaf angle and self-shading to the maximization of net photosynthesis in *Acer saccharum*: a modeling assessment. *Annals of Botany* 106, 1-11
- Reich PB, Falster DS, Ellsworth DS, Wright IJ, Westoby M, Oleksyn J, Lee TD. 2009.** Controls on declining carbon balance with leaf age among 10 woody species in Australian woodland: do leaves have zero daily net carbon balances when they die?. *New Phytologist* 183, 153-66
- Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS. 1992.** Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs* 62, 365-392
- Schoettle AW, Smith WK. 1991.** Interrelation between shoot characteristics and solar irradiance in the crown of *Pinus contorta* ssp. *latifolia*. *Tree Physiology* 9, 245–254
- Valladares F. 1999.** Architecture, ecology and evolution of plants crowns. Páginas 121-194 En: FI Pugnaire, F Valladares (editors) *Handbook of functional plant ecology*. Marcel Decker. New York



- Valladares F. 2001.** Características mediterráneas de la conversión fotosintética de la luz en biomasa: de órgano a organismo. En: Zamora R, Pugnaire F (eds) Aspectos funcionales de los ecosistemas mediterráneos. CSIC-AEET, Granada, pp 67-94
- Valladares F. 2003.** Light heterogeneity and plants: From ecophysiology to species coexistence and biodiversity. En: Esser K, Lüttge U, Beyschlag W, Hellwig F (eds) Progress in Botany, vol 64. Springer Verlag, Heidelberg, pp 439-471
- Valladares F, Aranda I, Sánchez- Gómez D. 2004.** La luz como factor ecológico y evolutivo para las plantas y su interacción con el agua. En: Valladares F (ed) Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante. Ministerio de Medio Ambiente, pp 335-369
- Valladares F, Brittes D. 2004.** Leaf phyllotaxis: does it really affect light capture?. *Plant Ecology* 174, 11-17
- Valladares F, Pearcy RW. 1998.** The functional ecology of shoot architecture in sun and shade plants of *Heteromeles arbutifolia* M. Roem., a Californian chaparral shrub. *Oecologia* 114, 1–10
- Valladares F, Pugnaire FI. 1999.** Tradeoffs between irradiance capture and avoidance in semi-arid environments assessed with a crown architecture model. *Annals of Botany* 83, 459-469
- Valladares F, Skillman JB, Pearcy RW. 2002.** Convergence in light capture efficiencies among tropical forest understory plants with contrasting crown architectures: a case of morphological compensation. *American Journal of Botany* 89(8), 1275-1284
- Wright IJ, Leishman MR, Read C, Westoby M. 2006.** Gradients of light availability and leaf traits with leaf age and canopy position in 28 Australian shrubs and trees. *Functional Plant Biology* 33, 407-419



Capítulo 3. Diferencias en el rendimiento fotosintético de tres especies quercíneas coexistentes en respuesta a los factores de estrés típicos del clima mediterráneo



Resumen

La mayoría de los autores que han abordado los compromisos entre persistencia y productividad consideran como explicación más probable para una larga longevidad foliar las ventajas derivadas del alargamiento de la vida productiva de la hoja, que lógicamente permitiría incrementar la cantidad total de carbono asimilada y ayudaría a compensar los costes de producción. Sin embargo, prácticamente en todos los casos en que se ha tratado esta cuestión se ha resuelto empleando mediciones de fotosíntesis obtenidas únicamente durante la época más favorable, sin tener en cuenta, por tanto, los cambios en respuesta a las variaciones en las condiciones ambientales, que inevitablemente han de afectar al balance final de carbono. En el presente estudio, analizando la sensibilidad de tres especies quercíneas con distinta longevidad foliar (*Q. faginea*, *Q. suber* y *Q. ilex*) ante diferentes factores ambientales, pretendemos comprobar cuáles limitan el rendimiento en mayor o menor medida en cada especie y determinar así la importancia cuantitativa de la producción en los distintos periodos por los que atraviesa la vida de las hojas en cada caso. A diferencia de otros estudios, incluimos aquí datos de asimilación integrada día por día a través de la vida completa de las hojas de las tres especies, obtenidos a partir de modelos de predicción basados en mediciones efectuadas a lo largo de varios años y en dos enclaves, abarcando por tanto una fuerte variabilidad ambiental.

La cantidad de carbono asimilado diario respondía a las distintas variables climáticas de manera similar en todos los tipos de hoja, incrementándose al hacerlo la cantidad de radiación y la temperatura mínima, y descendiendo una vez que, superado un valor umbral, se intensificaba el déficit hídrico atmosférico y edáfico. Sin embargo, las distintas especies respondían a estos factores con distinta intensidad. *Q. faginea* es la especie que muestra mayor sensibilidad a la luz y al aumento de las temperaturas, con un comportamiento menos conservativo frente al déficit hídrico, lo que, sumado a su temprana emergencia foliar, determina que la mayor parte de su producción se concentre en primavera y verano. Entre las dos perennifolias, la sensibilidad a los distintos factores ambientales parecía estar bien correlacionada con las diferencias en longevidad media y en la edad de las hojas,



particularmente en relación al estrés hídrico. Menores tasas de asimilación, sumadas a una mayor sensibilidad frente al estrés hídrico, y un fuerte retraso en el despliegue de las hojas en el caso de *Q. suber*, se traducen en un rendimiento más bajo durante el periodo más productivo del año, que, teniendo en cuenta la escasa contribución de la asimilación en invierno, sólo podría ser compensado prolongando el periodo productivo de sus hojas a lo largo de varios años. La distinta sensibilidad a los factores ambientales y los cambios en la intensidad con que se manifiestan en las distintas fases de la vida de las hojas en cada una de las especies, en función de su distinta fenología, deben ser tenidos en cuenta, por tanto, a la hora de comprender los compromisos reales entre persistencia y productividad y explicar el rendimiento finalmente alcanzado en cada caso.

Palabras clave: déficit de presión de vapor, limitaciones hídricas, PPF, producción acumulada, *Quercus*, temperatura.



INTRODUCCIÓN

Los ambientes de clima mediterráneo presentan la particularidad de que cuentan con una gran diversidad de estrategias y hábitos foliares coexistiendo entre sí. Prácticamente todos los tipos de hoja y todos los patrones demográficos foliares observados en diferentes ambientes del globo pueden encontrarse reunidos en estas regiones, incluso en los mismos enclaves. Probablemente esta diversidad obedece al gran número de factores de estrés que podemos hallar en estos ambientes. Las bajas temperaturas invernales y el déficit hídrico estival, por ejemplo, imponen una doble limitación (Mitrakos 1980), que limita el periodo productivo en el que puede concentrarse la mayor parte de la producción total anual a unas pocas semanas de finales de primavera y principios del verano. Las distintas especies responden manteniendo altas tasas de asimilación incluso ya entrada la época de estrés hídrico para aprovechar esta corta estación favorable, o bien a través de estrategias más conservativas que les imponen tasas más reducidas, pero más prolongadas en el tiempo a través de una mayor duración foliar.

El estudio de las implicaciones de las diferencias en longevidad foliar sobre el rendimiento fotosintético ha centrado una parte muy importante de la investigación en ecofisiología (Kikuzawa 1991, Ackerly 1999, Westoby et al. 2000, Takashima et al. 2004). La longevidad foliar varía a través de un amplio rango, no sólo entre distintas especies en diferentes ambientes, sino incluso a nivel de un mismo ambiente (Aerts 1995). El incremento en la duración de las hojas conlleva una serie de rasgos, que varían a través del conocido como “leaf economics spectrum”, y que implican distintos costes y beneficios a nivel fotosintético (Wright et al. 2002, 2004, Heberling & Fridley 2012, Wright & Sutton-Grier 2012). Así, conseguir una mayor longevidad requiere atributos tales como mayor espesor y peso por unidad de superficie, que se acompañan de menor contenido de nutrientes y menores tasas fotosintéticas. Desde hace tiempo se discute si las ventajas derivadas de una mayor duración de la vida productiva de la hoja se compensa o no con los inconvenientes de una menor asimilación instantánea en las hojas más longevas (Westoby et al. 2000).



No obstante, lo cierto es que en la mayoría de los casos en que se ha tratado esta cuestión se ha resuelto simplemente midiendo la fotosíntesis máxima obtenida por hojas jóvenes durante la época más favorable y comparándola directamente con la longevidad foliar (Gower et al. 1993, Reich et al. 1995, Mediavilla & Escudero 2003a, Kikuzawa & Lechowicz 2006). Sin embargo, evidentemente, este procedimiento no es adecuado porque los intercambios gaseosos varían en intensidad a lo largo de la vida de la hoja, en función entre otras cosas de los cambios asociados a la madurez y senescencia y a la variación a lo largo de las estaciones en las condiciones ambientales, y estas variaciones afectan al balance final de carbono.

Numerosos estudios demuestran que la capacidad fotosintética neta (A_{max}) desciende con el envejecimiento de las hojas (Mediavilla & Escudero 2003, Kikuzawa & Lechowicz 2006). Esta disminución en la asimilación de carbono en hojas más viejas ha sido interpretada por algunos autores como el resultado de la transferencia de recursos desde las hojas de mayor edad a aquellas de nueva producción (Field & Mooney 1983), y al deterioro en la función de algunos tejidos, asociado a la disminución en la concentración foliar de nitrógeno (Field 1983, Field & Mooney 1983, Reich et al. 1991). Otros autores, sugieren que los cambios producidos en la asimilación de carbono en las hojas como resultado del envejecimiento pueden deberse a un aumento del sombreado, consecuencia inevitable del crecimiento de las plantas (Ackerly & Bazzaz 1995, Kitajima et al, 2005). Esta relación entre los cambios fisiológicos derivados del aumento de la edad y la distinta disponibilidad de recursos por parte de la hoja según su posición en el árbol no está, sin embargo, todavía bien caracterizada (Field 1983, Ackerly 1999). En cualquier caso, considerando el deterioro en la asimilación de carbono atribuida a las hojas de mayor edad, resulta inevitable plantearse hasta qué punto su mantenimiento en la copa en las especies perennifolias representa una estrategia eficaz a nivel productivo. Cabe suponer que las hojas sean mantenidas en la copa mientras su balance de carbono sea positivo, siendo desechadas cuando este se hace cero o negativo. Efectivamente, varios estudios parecen revelar que las hojas, a nivel individual, continúan en el árbol mientras que su A_{max} es sustancialmente superior a cero, y esto ocurre hasta una edad próxima a la senescencia (Kitajima et al. 2002, Mediavilla & Escudero 2003, Reich et al. 2009). Este balance



de carbono positivo podría ser suficiente como para compensar los costes de respiración, tejidos de raíces y brotes asociados al mantenimiento del flujo de agua, y al soporte estructural de cada hoja (Reich et al. 2009).

Las variaciones diurnas y particularmente estacionales que en los climas templados experimentan la temperatura, humedad del aire y el suelo y niveles de luz, lógicamente deben afectar a las tasas fotosintéticas y al rendimiento, de distinto modo dependiendo de cómo respondan las distintas especies. Esto es particularmente cierto en nuestros ambientes de clima mediterráneo, donde las condiciones ambientales son especialmente heterogéneas en el tiempo. Los bosques mediterráneos experimentan una estación seca de forma recurrente durante el verano, cuando la radiación, temperatura y el déficit de presión de vapor (VPD) son máximas, constituyendo las limitaciones hídricas el principal factor controlando la estructura y funcionamiento de la vegetación en estos ecosistemas (Rambal 2001). El invierno, por su parte, más húmedo, se caracteriza por un fuerte descenso de las temperaturas, que muchas veces resultan también limitantes para la fotosíntesis.

Las respuestas fotosintéticas a cada uno de estos factores han sido extensamente estudiadas. Pueden citarse numerosos trabajos analizando los efectos sobre la asimilación tanto de la temperatura (Hikosaka 1997, Bassow & Bazzaz 1998, Dreyer et al. 2001), como de la intensidad luminosa (Ruimy et al. 1995, Rosati et al. 2004, Niinemets et al. 2006, Marino et al. 2010) o el déficit de presión de vapor (Guehl & Aussenac 1987, Eamus et al. 1999, Cunningham 2004, Mott & Peak 2013). Y especial atención ha recibido la respuesta de la fotosíntesis al estrés hídrico, particularmente en plantas mediterráneas (Tenhunen et al. 1985, Gulías et al. 2002, Chaves et al. 2003, Flexas et al. 2006, Galmes et al. 2007a,b, West et al. 2012, Limousin et al. 2013).

Todos estos estudios ponen de manifiesto que, efectivamente, es imprescindible considerar los cambios que experimenta la fotosíntesis en respuesta a la evolución temporal de los distintos factores ambientales para comprender las cifras reales de producción total de una determinada



especie. Pero más importante aún es que ponen de manifiesto que la sensibilidad a las condiciones ambientales puede diferir significativamente entre especies coexistentes (Nardini et al. 1999, Medrano et al. 2009, Peñuelas et al. 2011, Quero et al. 2011, Moreno-Gutiérrez et al. 2012), de modo que los cambios en dichas condiciones pueden afectar de forma diferente al rendimiento final en cada caso y, por tanto, alterar los resultados de las comparaciones interespecíficas que se desprenden de los modelos que únicamente incorporan las mediciones obtenidas bajo condiciones favorables. Es imprescindible entonces comprender el efecto limitante que los distintos factores ambientales ejercen sobre la producción en las distintas especies para poder precisar adecuadamente los compromisos reales entre persistencia y productividad.

El objetivo de nuestro estudio es comprobar, bajo condiciones naturales, cómo los factores ambientales que más variabilidad estacional experimentan en ambientes de clima mediterráneo afectan al rendimiento fotosintético de tres especies quercíneas coexistentes (*Quercus faginea*, *Q. suber* y *Q. ilex*), pero que difieren claramente en longevidad foliar. Las diferencias en longevidad y fenología obviamente determinan diferencias en el periodo de tiempo del que las hojas disponen para producir, de modo que es imprescindible comprender cómo responden a las condiciones por las que atraviesan a lo largo de su vida. Pretendemos, comparando las respuestas de las distintas especies a la humedad atmosférica y edáfica, intensidad de la radiación y temperatura, comprobar qué factores limitan el rendimiento en mayor o menor medida en cada especie y determinar así la importancia cuantitativa de la producción en los distintos periodos por los que atraviesa la vida de sus hojas en cada caso. El análisis de sus respuestas a dichas condiciones es un paso indispensable para contribuir a explicar sus diferencias en productividad. Y, más aún, para tratar de determinar cómo los cambios climáticos esperados pueden afectar a la producción de las distintas especies. Esto es particularmente importante para nuestras especies de climas mediterráneos, para los que recientes proyecciones climáticas incluyen un descenso de la precipitación de más del 20% en primavera y verano, combinado con mayor demanda evaporativa debido al aumento de la radiación y temperatura (Arndt 2006, Giorgi 2006). Dependiendo entonces de cómo respondan



las plantas a estos factores, verán más o menos afectado su rendimiento, lo que obviamente puede conducir a posibles desplazamientos de los equilibrios competitivos existentes.

Aunque, como ya se ha comentado, hay abundante información sobre la forma de respuesta de la fotosíntesis a los cambios en diversos factores ambientales, la mayoría de estos estudios se basan en medidas puntuales tomadas en épocas en las que el factor ambiental objeto de estudio se manifiesta como limitante (Damesin & Rambal 1995, Eamus et al. 1999, Quero et al. 2011), a partir de las cuales se elaboran modelos que se extrapolan a similares épocas del año y a distintas especies (Hikosaka 1997, Mott & Peak 2013). Por supuesto, estas limitaciones en los datos obedecen al hecho de que medir las variaciones en fotosíntesis a corta escala temporal a lo largo de toda la vida de la hoja es extraordinariamente complicado y requiere un esfuerzo experimental desmesurado. En el presente estudio mejoramos la información existente incorporando datos de asimilación integrada día por día, obtenida a partir de modelos de predicción, que incluyen mediciones prolongadas a lo largo de varios años y en distintas parcelas. El hecho de incorporar un número tan elevado de mediciones, tanto de fotosíntesis como de los distintos factores ambientales y sus cambios a lo largo del tiempo, arroja importante información para ayudarnos a determinar qué factores limitan la actividad fotosintética en cada momento y con que intensidad según la especie, permitiendo además precisar la contribución de las hojas al balance total en distintas etapas de su vida.

El objetivo final de las mediciones efectuadas era contribuir a determinar el balance de carbono a lo largo de la vida de las hojas y su relación con la duración foliar total. Como se ha explicado a lo largo de esta introducción, numerosos autores han descrito una relación negativa entre la máxima asimilación instantánea y la longevidad foliar (Mediavilla & Escudero 2003a, Reich et al. 1992). Es todavía tema de debate si la disminución de asimilación instantánea compensa exactamente el aumento de la duración de la vida productiva de la hoja (Falster et al. 2011). Si las respuestas de la fotosíntesis a las variaciones en los factores de estrés a lo largo del tiempo fueran independientes de la longevidad foliar, el problema se resolvería simplemente calculando el producto de la longevidad foliar y la máxima asimilación instantánea por unidad



de tiempo. Obviamente, este producto sería superior a la producción total de la hoja a lo largo de su vida, porque no tiene en cuenta la disminución de los intercambios gaseosos durante las épocas desfavorables, pero si esta disminución es de igual magnitud en diferentes especies, las comparaciones entre las diferentes especies no se verían afectadas. Contrariamente, proponemos la hipótesis de que las respuestas de los intercambios gaseosos a los factores de estrés son más intensas en las especies de mayor longevidad foliar, porque mantener fuertes intercambios gaseosos implica riesgos de mortalidad foliar prematura tanto en condiciones de sequía (Wang et al. 1992, Cochard et al. 2002, Vesik & Westoby 2003) como en periodos de bajas temperaturas (Beck et al. 2007, Corcuera et al. 2005). Los costes en términos de pérdida de producción futura a causa de la muerte prematura de las hojas deben ser en principio mayores en hojas de larga duración (Escudero et al. 2008), lo que también debería propiciar un comportamiento más conservativo durante los periodos de estrés. Esta mayor sensibilidad a los factores de estrés de las especies de mayor longevidad foliar debería contribuir a reducir el balance de carbono final de las hojas de larga duración en relación a las hojas de corta vida.

MATERIAL Y MÉTODOS

Especies y zonas de estudio

El estudio se llevó a cabo en tres especies quercíneas representantes de un amplio rango de longevidad foliar: la caducifolia *Q. faginea* Lam., y las dos perennifolias *Q. suber* L., con una duración foliar media de en torno a un año, y *Q. ilex* L. *subsp. ballota* (Desf.) Samp., con una longevidad foliar algo superior a los dos años. Ejemplares de todas ellas (individuos adultos plenamente expuestos al sol en todos los casos) fueron seleccionados coexistiendo en dos parcelas (Valdelosa y Garcirrey), ubicadas en el centro oeste de la Península Ibérica en la provincia de Salamanca. La descripción general de las características de ambas parcelas aparece reflejada en la sección inicial de “Especies y zonas de estudio” de la presente Memoria (página 12-15).



Las mediciones de las distintas variables ambientales de cada parcela se realizaron mediante la colocación, a principios de junio del 2007, de sensores con dataloggers que fueron mantenidos en el campo a lo largo de todo el periodo de estudio. Así, en cada parcela, se instaló un medidor de intensidad luminosa (Amplified quantum Sensor SQ-200 Series), dispuesto sobre un soporte vertical en la parte superior de la copa, y dos sensores para intemperie, uno de temperatura (Hobo Pendant temperature/light data logger, Part UA-002-XX) y otro de humedad del aire (Hobo Pro v2 temperature/RH%), estos bajo la copa de dos ejemplares seleccionados al azar y próximos a los considerados para las mediciones de intercambios gaseosos. Finalmente, dos nuevos sensores (HOBO soil moisture smart sensor ECH2O-10 Dielectric Aquameter) enterrados a distintas profundidades, entre los 50 y 80 cm el primero y entre 1 y 1.5 m el segundo, nos permitieron registrar los cambios estacionales en la humedad del suelo. Los sensores se programaron para almacenar los datos cada 10 minutos, obteniéndose así información muy detallada de los cambios en las condiciones atmosféricas y edáficas a lo largo de todo el periodo de estudio.

Medición de intercambios gaseosos

En cuatro o cinco ejemplares de cada especie se llevaron a cabo mediciones de intercambios gaseosos en las hojas de las diferentes clases de edad presentes en la copa. Las mediciones se efectuaban a lo largo de todo el día en días seleccionados durante todo el año, con el fin de abarcar el mayor rango posible de condiciones ambientales, durante 2008, 2009 y 2010. Las medidas se realizaron con un equipo IRGA portátil, con funcionamiento de sistema abierto (CIRAS-2, PP Systems, Hertfordshire, R.U), que ofrece la posibilidad de controlar las principales variables ambientales (luz, temperatura, concentraciones de CO₂ y humedad) y efectuar mediciones bajo las condiciones deseadas. Las respuestas a cada uno de los factores (luz, temperatura y déficit de presión de vapor entre la hoja y el aire, VPD) se determinaban sometiendo a las hojas a incrementos o descensos graduales del factor seleccionado en cada caso. En cada paso se permitía a la hoja estabilizar sus intercambios gaseosos durante al menos 10 minutos antes de registrar el resultado. Aunque 10 minutos pueden ser un tiempo



insuficiente para que la respuesta se manifieste adecuadamente, al utilizar el mismo procedimiento para todas las especies, esperamos que las respuestas de las distintas especies puedan al menos compararse adecuadamente. Junto a las tasas de asimilación en respuesta a los cambios programados en las condiciones ambientales, el equipo fue empleado además para registrar las tasas de respiración en condiciones de oscuridad de los diversos tipos de hoja y a diferentes temperaturas. Todos estos datos fueron utilizados después para la elaboración de los distintos modelos fotosintéticos. Una vez efectuadas las mediciones, las hojas empleadas, debidamente identificadas, eran trasladadas al laboratorio para su posterior procesamiento.

Procesamiento de las muestras en laboratorio

Durante los años que duró el trabajo experimental, para cada parcela y fecha de muestreo se seleccionaron dos o tres individuos al azar de cada especie, de los cuales se extraía una muestra de ramas con hojas por individuo. Estas, empaquetadas en bolsas de polietileno debidamente identificadas, separadas por especie y clase de edad, eran transportadas en una nevera portátil hasta el laboratorio donde se conservaban en una cámara frigorífica hasta ser procesadas. Estos muestreos adicionales se realizaron con la finalidad de hacer análisis morfológicos y químicos que nos permitieran una caracterización más precisa de las hojas de las distintas especies.

Una vez descongeladas, de cada especie, clase de edad, parcela y fecha de muestreo, eran seleccionadas al azar un total de 25 hojas, de las cuales se determinaba el área mediante un analizador de imagen Delta-T Mod. DIAS II (Delta-T Devices, Burwell, Cambridge, U.K.), y el peso en una balanza analítica Sauter AR70 (tras ser desecadas en una estufa de aire forzado a 65°C hasta peso constante), para obtener finalmente el peso por unidad de área foliar (LMA), como cociente entre ambos, peso seco y superficie de cada hoja. El mismo proceso era seguido con las hojas empleadas en las mediciones de intercambios gaseosos, en las que, además de obtenerse la superficie total de cada hoja, se estimaba también la superficie de la



fracción foliar realmente incluida en cada medida en la cámara del equipo IRGA. Una vez procesadas las hojas, las tasas de asimilación pudieron ser expresadas tanto en relación al área ($A_{\text{área}}$, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), como al peso seco foliar (A_{masa} , $\text{mmol g}^{-1} \text{s}^{-1}$).

Estimados todos estos distintos parámetros, tanto las muestras de las hojas empleadas en mediciones de intercambios gaseosos, como las muestras recogidas periódicamente en las fechas de muestreo, eran molidas para análisis químicos. Las concentraciones de nitrógeno fueron determinadas en todas las muestras, por el método Dumas mediante un autoanalizador CE Instruments NA-2100 (ThermoQuest, Milán, Italia). Tras conocer la concentración de nitrógeno en las distintas muestras, se pudo a su vez, expresar el contenido de nitrógeno de cada una de ellas, tanto por unidad de masa (N_{masa} , mg g^{-1}) como por unidad de área foliar ($N_{\text{área}}$, g m^{-2}), obtenidos estos últimos como producto entre N_{masa} y su correspondiente LMA.

Análisis de los datos

Obtenidos todos los datos, procedimos a elaborar modelos que nos permitiesen predecir la asimilación de las hojas de nuestras tres especies, en función de sus respuestas a los cambios en las condiciones ambientales, así como de los efectos que las diferencias en los rasgos foliares y sus cambios con la edad pudiesen condicionar en su rendimiento fotosintético. Para modelar las repuestas fotosintéticas a las distintas variables climáticas, recurrimos a los datos de las curvas de respuesta de la fotosíntesis a cambios programados en radiación, temperatura y VPD obtenidas en las mediciones llevadas a cabo con el equipo CIRAS. Habitualmente, las respuestas de la conductancia estomática y la fotosíntesis a los factores ambientales sólo se producen a partir de un cierto umbral para cada uno de los factores, por lo que la regresión lineal sería inapropiada en la mayoría de los casos. La respuesta a la luz fue modelada mediante un modelo hiperbólico rectangular (Hanson et al. 1987):

$$1) A = A_{\text{max}} [1 - (1 - R_{\text{dark}}/A_{\text{max}})^{1-Q/RQ}]$$



Donde A = fotosíntesis neta ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) a un valor dado de Q ; Q = PPFD ($\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); A_{max} = fotosíntesis neta a saturación; R_{dark} = velocidad de respiración en oscuridad ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); Γ_Q = PPFD en el punto de compensación ($\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Los parámetros de las ecuaciones ajustadas a cada observación se obtuvieron por regresión no lineal con el programa estadístico SPSS.

Las respuestas de la fotosíntesis (A) a las variaciones en el déficit de presión de vapor (VPD) y en la temperatura foliar (TL) entre dos mediciones sucesivas se determinaron mediante las siguientes ecuaciones:

$$2) \text{ RESPTA}_{\text{VPD}} [\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ mbar}^{-1}] = (A1 - A2)/(\text{VPD1} - \text{VPD2})$$

$$3) \text{ RESPTA}_{\text{TL}} [\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ }^\circ\text{C}^{-1}] = (A1 - A2)/(\text{TL1} - \text{TL2})$$

Siendo $A1$, $A2$, VPD1 , VPD2 , TL1 , TL2 los valores en dos mediciones sucesivas (dentro de una curva programada de respuesta a cambios en VPD o TL) de las variables correspondientes. Similares expresiones se utilizaron para modelar la respuesta de la respiración en oscuridad a los cambios en la temperatura foliar. Estos cocientes representarían los cambios en la velocidad del intercambio gaseoso frente a una variación de una unidad en el factor ambiental. Las respuestas también se expresaron en términos relativos, como fracción de la fotosíntesis absoluta registrada en el momento de la medición:

$$4) \text{ RESPTAREL}_{\text{VPD}} [\text{mbar}^{-1}] = (A1 - A2)/A1/(\text{VPD1} - \text{VPD2})$$

$$5) \text{ RESPTAREL}_{\text{TL}} [^\circ\text{C}^{-1}] = (A1 - A2)/A1/(\text{TL1} - \text{TL2})$$

Las respuestas estaban a su vez relacionadas con el valor del factor ambiental en cada instante. Por ejemplo, las respuestas al incremento de VPD eran tanto mayores cuanto mayor era el valor de VPD de partida. Mediante regresión lineal entre la respuesta y el factor ambiental determinamos la interceptación sobre el eje horizontal de la línea ajustada, que



representa el valor del factor para el que la respuesta es cero y se puede tomar, por tanto, como un umbral a partir del cual la fotosíntesis comienza a responder. Finalmente, determinamos por regresión múltiple los efectos de otras variables ambientales, así como de la edad de las hojas y otros rasgos foliares sobre la respuesta y elaboramos predicciones de las respuestas de la fotosíntesis a todas las variables ambientales medidas a intervalos de 10 minutos. Cada uno de los modelos de regresión elaborados nos proporcionaría una estimación instantánea del intercambio gaseoso bajo la suposición de que sólo el factor ambiental usado como predictor de la respuesta limita eventualmente la fotosíntesis. Pueden ser tomados, por lo tanto, como submodelos que permiten finalmente obtener una estimación del intercambio gaseoso en cada instante como el valor mínimo de las predicciones proporcionadas por los diferentes submodelos.

Para cada tipo de hoja en cada fecha de muestreo obtuvimos dos estimas de asimilación total diaria, predichas cada una de ellas bajo distintas condiciones lumínicas. En una de ellas, la asimilación se obtuvo asumiendo para cada hoja una cantidad de luz equivalente a la que recibiría adoptando una disposición horizontal con respecto a los rayos solares y en ausencia de sombra, por tanto, bajo simulación de total disponibilidad de la luz ambiental existente en cada momento (escenario al que nos referiremos en adelante como “luz horizontal”). En la segunda, la asimilación predicha se obtuvo empleando los datos de disponibilidad real de luz de las hojas dentro de la copa, obtenidas a través del programa Yplant para las ramas empleadas en el Capítulo II (condiciones a las que nos referiremos en adelante como “luz real”). Obtenidos todos los datos, procedimos a comprobar en qué medida las cifras de asimilación pudieran verse afectadas por los factores ambientales en cada tipo de hoja. Como variables independientes, incluimos aquellos factores que más varían a lo largo del tiempo en los ambientes de clima mediterráneo, concretamente la cantidad de luz (PFD) disponible, la temperatura mínima y el máximo VPD registrados cada día y la concentración de agua edáfica suministrada por los sensores de humedad colocados en el suelo de cada parcela.



La relación entre la radiación fotosintéticamente activa y la asimilación integrada para las mismas fechas fue descrita por medio de regresión lineal, tras comprobar que este era el ajuste que proporcionaba los mejores resultados. El análisis de regresión lineal fue empleado también para analizar las relaciones entre asimilación acumulada diaria y temperatura mínima, sometiendo en este caso a transformación logarítmica los datos para linealizar las relaciones y poder efectuar posteriormente una comparación de pendientes. La respuesta de la asimilación a ambos factores se analizó separadamente para cada tipo de hoja (especie y clase de edad), combinando los datos correspondientes a las distintas parcelas y años de estudio, tras comprobar que no existían diferencias significativas a nivel de los distintos años y enclaves (datos no mostrados). Las diferencias entre los tipos de hoja en cuanto a la sensibilidad a estos factores se analizaron mediante un test (Análisis de covarianza, ANCOVA) de comprobación de diferencias entre las pendientes de las líneas de regresión ajustadas (Sokal & Rohlf, 1979) para las dos estimas de asimilación por separado (bajo condiciones de luz horizontal y luz real). El mismo procedimiento se empleó también para comprobar posibles diferencias a nivel de cada tipo de hoja en la intensidad de la respuesta bajo los dos ambientes lumínicos considerados (luz horizontal y luz real).

Como estimas de la intensidad del estrés hídrico tomamos el déficit de presión de vapor del aire y la disponibilidad de agua edáfica. La asimilación total diaria mostraba un descenso frente al incremento del déficit hídrico atmosférico, a partir de un determinado umbral de VPD, el cual identificamos para cada especie y tipo de hoja en cada uno de los dos supuestos de luz. Por supuesto, el umbral de VPD para la asimilación total de cada día era diferente al umbral calculado para las respuestas instantáneas que explicamos más arriba. En el caso de la disponibilidad de agua en el suelo, para analizar cómo limita las cifras de asimilación, consideramos únicamente los datos relativos a aquellas fechas a lo largo de las que se manifiesta gradualmente el déficit hídrico (Junio - Septiembre). Obviamente aquí debemos descartar aquellas fechas en las que otros factores, tales como la disponibilidad de luz o las temperaturas mínimas, necesariamente van a propiciar cifras reducidas de asimilación, a pesar de una buena disponibilidad edáfica de agua (tal y como ocurre en muchas fechas de otoño e



invierno) y restringir nuestro análisis a aquellas fechas en las que el agua claramente actúa como limitante. En este caso además el análisis del efecto de la reducción en la disponibilidad de agua edáfica sobre la asimilación diaria fue efectuado separadamente en cada una de las dos parcelas de estudio, entre las que Valdelosa mostraba una reserva edáfica de agua superior a Garcirrey para todo el periodo de estudio (Figura 1, Capítulo 1). Las distintas especies mantenían valores de asimilación máximos bajo condiciones de elevada disponibilidad de agua, experimentando un marcado descenso a partir de un determinado valor límite, por debajo del cual se aprecia una reducción en la asimilación. Identificado el valor umbral en cada caso, la intensidad de la respuesta al descenso en la reserva de agua fue comparada para las distintas clases de hoja en cada supuesto de luz a través de un test de comparación de las pendientes. Todos los análisis estadísticos se llevaron a cabo empleando el programa SPSS (SPSS Inc., Chicago, IL, USA).

RESULTADOS

Respuestas de la fotosíntesis y la respiración instantáneas a las variaciones en los factores ambientales.

Los parámetros obtenidos en los ajustes no lineales de respuesta de la fotosíntesis a variaciones en PFD, indicaban algunas diferencias entre las tres especies de estudio (Tabla 1). *Q. suber* presentaba valores de A_{\max} menores que en los otros dos *Quercus*, aunque, como veremos más adelante, esta tendencia no se confirma en el conjunto total de mediciones efectuadas. Por algún motivo, las submuestras de las hojas de *Q. suber* empleadas para estudiar las respuestas a la luz presentaban valores máximos de fotosíntesis inferiores a lo que en un principio cabría esperar. En los otros dos parámetros (respiración en oscuridad, R_{dark} , y punto de compensación, Γ_Q) las diferencias entre especies no alcanzaban la significación estadística. Sin embargo, en las hojas de la encina existe una tendencia no significativa a presentar valores algo menores de respiración en oscuridad que en las otras dos especies. De



la misma manera, por lo que se refiere a los valores del punto de compensación, aunque tampoco había diferencias significativas, también es la encina la que tendía a mantener los valores mínimos, mientras que *Q. suber* exhibía los valores más altos de las tres especies (Tabla 1).

Tabla 1. Valores medios ajustados de distintos parámetros, A_{\max} ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)= fotosíntesis neta a saturación, R_{dark} ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)= velocidad de respiración en oscuridad y Γ_Q ($\mu\text{mol fotones m}^{-1} \text{ s}^{-1}$)= PPFD en el punto de compensación. Error típico y n entre paréntesis. Distintas letras en la misma fila representan diferencias significativas entre especies para $P < 0.05$.

	<i>Q. faginea</i>	<i>Q. suber</i>	<i>Q. ilex</i>
A_{\max}	9.83b (0.77, 37)	7.27a (0.59, 40)	10.1b (0.81, 44)
R_{dark}	3.18a (0.21, 37)	3.29a (0.35, 40)	2.86a (0.38, 44)
Γ_Q	83.31a (11.8, 37)	98.1a (9.36, 40)	78.4a (10.9, 44)

En cada una de nuestras especies de estudio, estos mismos parámetros mostraban relación, a su vez, con diversas variables ambientales y rasgos foliares (Tabla 2). En la especie *Q. faginea*, dado su carácter caducifolio, no se producía ningún efecto significativo de la edad de la hoja y los parámetros anteriores. Sin embargo, la temperatura foliar (TL) mantenía con A_{\max} una relación cercana a la significación ($P = 0.088$). Por otro lado, tanto para R_{dark} como para el punto de compensación (Γ_Q), la relación entre estas dos variables y TL fue altamente significativa, ofreciendo una mayor temperatura de las hojas un PFD de compensación también superior. En el quejigo, además, los resultados a nivel de la masa por unidad de superficie (LMA) fueron los esperados, correspondiéndose valores superiores de LMA con mayores puntos de compensación. Esto se debe, probablemente, a que las diferencias en este rasgo foliar son el reflejo de diferencias en cuanto al ambiente lumínico de las hojas individuales. Por otro lado, entre la fotosíntesis neta de saturación (A_{\max}) y la respiración de las hojas en oscuridad (R_{dark}) no encontramos ninguna relación estadística para esta especie, por el contrario, entre R_{dark} y Γ_Q si detectamos una relación significativa entre ambas variables.



En el caso de *Q. suber*, tanto A_{\max} como R_{dark} disminuyen a medida que se incrementa la edad de la hoja. La pendiente positiva, como se observa en la relación entre R_{dark} y la edad foliar, implica valores menos negativos de respiración con el aumento de la duración de las hojas (Tabla 2). Por otro lado, aunque los valores del punto de compensación también descendían con el envejecimiento de las hojas, entre ambas variables la relación no llegaba a ser significativa (datos no mostrados). Un incremento de la temperatura foliar en el alcornoque tiene un efecto también de aumento en los valores de respiración y punto de compensación, así como en A_{\max} . Aunque en principio, podríamos esperar que las hojas de sol, al tener mayor masa por unidad de superficie (LMA), establecieran una relación positiva entre esta variable y el punto de compensación, esto no sucedía en las hojas de esta especie (datos no mostrados). Por último, la relación entre R_{dark} y A_{\max} fue significativa estadísticamente hablando y con carácter negativo, marcado este, por el signo de la pendiente, que implica que mayores valores de A_{\max} suponen una también superior pérdida de CO_2 por respiración en las mismas hojas bajo condiciones de oscuridad. De igual manera, entre R_{dark} y Γ_Q existía una relación negativa, como era de esperar, mientras que para A_{\max} y el punto de compensación la relación fue positiva, significativas en ambos casos.

En cuanto a la especie de hojas más longeva, *Q. ilex*, encontramos, igual que el caso anterior, que la edad foliar se relacionaba de forma negativa con A_{\max} . También con Γ_Q se establece una relación negativa, lo que sugiere que el aumento del sombreado en las hojas viejas reduce el PFD de compensación así como su rendimiento fotosintético. Mientras, a medida que se incrementaba la edad de las hojas de esta especie los valores de R_{dark} eran cada vez menos negativos, lo que originaba entre las dos variables una relación positiva y, por tanto, estadísticamente significativa. Al considerar la temperatura foliar en la encina, observamos que los efectos de esta variable sobre A_{\max} y Γ_Q eran positivos, mientras que con la respiración en oscuridad el efecto que produce la temperatura de la hoja era negativo, aunque esta última relación era solo marginalmente significativa $P = 0.0793$. En *Q. ilex*, tanto LMA como R_{dark} estaban negativamente relacionadas con Γ_Q , dándose con la respiración en oscuridad una



relación negativa especialmente fuerte. Finalmente, la relación negativa que se produce para las variables A_{\max} y R_{dark} simplemente se aproximaba a la significación ($P = 0.088$).

Tabla 2. Relaciones entre los parámetros de la respuesta a la luz y distintas variables ambientales y rasgos foliares. Unidades: A_{\max} ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), R_{dark} ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), Γ_Q ($\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), TL ($^{\circ}\text{C}$), LMA (g m^{-2}), Edad (días).

Variables dependientes	Variables independientes	Ecuación	R ²	P
<i>Q. faginea</i>				
A_{\max}	TL	$y = 0.21x + 5.70$	0.08	0.0886
R_{dark}	TL	$y = -0.10x - 1.12$	0.27	0.0009
Γ_Q	TL	$y = 8.56x - 84.3$	0.56	8.40E-08
Γ_Q	LMA	$y = 2.57x - 205$	0.23	0.0029
R_{dark}	Γ_Q	$y = -0.008x - 2.52$	0.20	0.0053
<i>Q. suber</i>				
A_{\max}	Edad	$y = -0.007x + 8.83$	0.10	0.0428
R_{dark}	Edad	$y = 0.006x - 4.46$	0.17	0.0087
Γ_Q	TL	$y = 5.51x - 14.9$	0.63	9.75E-10
R_{dark}	TL	$y = -0.17x + 0.22$	0.44	2.91E-06
A_{\max}	TL	$y = 0.23x + 2.41$	0.29	0.0003
R_{dark}	A_{\max}	$y = -0.42x - 0.22$	0.51	1.98E-07
Γ_Q	A_{\max}	$y = 8.92x + 33.1$	0.32	0.0002
Γ_Q	R_{dark}	$y = -22.3x + 24.5$	0.69	3.65E-11
<i>Q. ilex</i>				
A_{\max}	Edad	$y = -0.011x + 12.4$	0.26	0.0004
R_{dark}	Edad	$y = 0.005x - 3.98$	0.26	0.0004
Γ_Q	Edad	$y = -0.14x + 107$	0.22	0.0015
A_{\max}	TL	$y = 0.21x + 6.33$	0.10	0.0340
R_{dark}	TL	$y = -0.08x - 1.39$	0.07	0.0793
Γ_Q	TL	$y = 5.42x - 17.0$	0.37	1.00E-05
Γ_Q	LMA	$y = -0.64x + 229$	0.11	0.0306
A_{\max}	R_{dark}	$y = -0.55x + 8.47$	0.07	0.0883
Γ_Q	R_{dark}	$y = -20.4x + 20.1$	0.51	5.80E-08

Otro de los efectos importantes en nuestra investigación, fueron las respuestas de la fotosíntesis instantánea a la temperatura bajo PFD saturante, estas eran positivas hasta alcanzar un cierto valor de “saturación”, a partir del cual, la respuesta de la asimilación tendía a disminuir con el incremento en la temperatura. Por este motivo, las mediciones de respuesta a esta variable ambiental solo se llevaron a cabo durante periodos del año de temperaturas relativamente bajas. En consecuencia, no incluimos en este análisis a la especie caducifolia



porque probablemente sufre pocas limitaciones por bajas temperaturas en los momentos del año en que posee hojas, dada su correspondencia con el periodo de menor limitación por bajos valores en este factor. Para detectar la temperatura de saturación, incluimos en la Tabla 3 las regresiones lineales entre temperatura foliar (TL) y la respuesta de la fotosíntesis al incremento de la temperatura (RESPTA_{TL}), calculada como se explicó en el apartado Material y Métodos (Ecuación 3). Las respuestas tendían a disminuir a medida que aumentaba la temperatura de la hoja. En concreto, pasaban de ser positivas cuando la temperatura es baja a ser negativas para temperaturas más altas. El punto de interceptación de la recta ajustada entre ambas variables sobre el eje X determina el valor al cual cambia el signo de la respuesta, considerado como la temperatura de saturación, más allá de la cual las bajas temperaturas dejan de limitar la asimilación del carbono. La temperatura de saturación era ligeramente mayor en *Q. suber* que en *Q. ilex* (Tabla 3).

Tabla 3. Respuestas de la fotosíntesis al incremento de la temperatura foliar (RESPTA_{TL}, $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ }^\circ\text{C}^{-1}$) en función de la temperatura foliar de partida.

Especie	Ecuación	R ²	P	interceptación sobre eje x
<i>Q. suber</i>	RESPTA _{TL} = -0.015TL + 0.22	0.12	5.90E-05	14.68
<i>Q. ilex</i>	RESPTA _{TL} = -0.029TL + 0.41	0.18	4.24E-09	13.65

Sin embargo, otras variables como la edad de la hoja y otros rasgos foliares no mostraron efectos significativos sobre la respuesta fotosintética a la temperatura en ninguna de las dos especies.

Dada la existencia de un valor de temperatura por encima del cual esta deja de ser limitante para la fotosíntesis, comparamos las dos especies perennifolias exclusivamente dentro del rango de temperaturas limitantes para cada una. Como es lógico, las respuestas que obteníamos eran en todos los casos positivas: a mayor temperatura, mayor velocidad de la



fotosíntesis, siempre que no se supere la temperatura de saturación (Tabla 4). La respuesta absoluta era significativamente mayor para *Q. ilex* que para *Q. suber*. En cambio, aunque la respuesta relativa ($RESPTAREL_{TL}$) de la encina seguía siendo mayor, la diferencia entre las dos especies no alcanzaba la significación (Tabla 4).

Tabla 4. Respuestas medias (error típico, n=163 en *Q. suber* y n=158 para *Q. ilex*) absolutas ($REPTA_{TL}$, $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ }^\circ\text{C}^{-1}$) y relativas ($RESPTAREL_{TL}$, $^\circ\text{C}^{-1}$) de la fotosíntesis al incremento de la temperatura para el rango de temperaturas limitantes en cada especie.

	<i>Q. suber</i>	<i>Q. ilex</i>	F	P
$RESPTA_{TL}$	0.116 (0.012)	0.202 (0.020)	15.3	0.0001
$RESPTAREL_{TL}$	0.030 (0.007)	0.042 (0.004)	2.25	0.1350

En cuanto a la respuesta de la velocidad de respiración en oscuridad, esta tendía a aumentar conforme se incrementaba la temperatura de la hoja, como era de esperar. En consecuencia, las respuestas calculadas como se explicó anteriormente son positivas en promedio (Tabla 5). En este caso, y para facilitar las comparaciones, expresamos la respiración con valores positivos.

Tabla 5. Respuestas medias (error típico, n=55 para *Q. faginea*, n=106 para *Q. suber* y n=191 para *Q. ilex*) absolutas ($REPTA_{TL}$, $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ }^\circ\text{C}^{-1}$) y relativas ($RESPTAREL_{TL}$, $^\circ\text{C}^{-1}$) de la respiración al incremento de la temperatura de cada especie.

	<i>Q. faginea</i>	<i>Q. suber</i>	<i>Q. ilex</i>	F	P
$RESPTA_{TL}$	0.150 (0.017)	0.124 (0.011)	0.112 (0.009)	2.071	0.1276
$RESPTAREL_{TL}$	0.061 (0.006)	0.073 (0.005)	0.087 (0.007)	2.919	0.0554

Las diferencias entre las tres especies no resultaron significativas para la respuesta absoluta, aunque rozaban la significación para la respuesta relativa (expresada como fracción de la tasa



respiratoria en el momento de la medición), aunque sólo porque la respuesta relativa de *Q. faginea* es menor que en las otras dos especies.

A su vez, la respuesta absoluta de la respiración tendía a incrementarse a mayor temperatura foliar (Tabla 6), como se deduce de la pendiente positiva de la regresión lineal entre $RESPTA_{TL}$ y la temperatura foliar. Pero este efecto desaparece cuando se usa la respuesta relativa (datos no mostrados). Esto quiere decir que la respuesta en términos relativos tiende a ser constante e independiente de la temperatura. La relación observada para la respuesta absoluta se debe solo a que a mayor temperatura se incrementa la respiración y, como consecuencia, las variaciones absolutas son mayores. La interceptación de las regresiones lineales es próxima a 0 en las tres especies. Solo fue significativamente distinta de 0 en *Q. suber* ($P = 0.037$). El resto de las variables no tenían ningún efecto sobre la intensidad de la respuesta de la respiración a la temperatura.

Tabla 6. Respuestas de la respiración al incremento de la temperatura foliar ($RESPTA_{TL}$, $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ }^\circ\text{C}^{-1}$) en función de la temperatura foliar de partida.

Especie	Ecuación	R ²	P
<i>Q. faginea</i>	$RESPTA_{TL} = 0.009TL - 0.09$	0.26	0.0001
<i>Q. suber</i>	$RESPTA_{TL} = 0.005TL + 0.04$	0.23	1.97E-07
<i>Q. ilex</i>	$RESPTA_{TL} = 0.008TL - 0.02$	0.36	2.20E-16

Por último, en cuanto al efecto de los factores ambientales sobre la fotosíntesis instantánea, en la tabla 7 se muestran los parámetros de las regresiones entre $\ln VPD$ y las respuestas fotosintéticas al incremento de VPD. Estas respuestas tienden a ser más negativas cuanto mayores son los valores del déficit de presión de vapor; por tanto, mayor VPD, supone un mayor descenso en la asimilación por cada unidad de aumento de dicho factor. Para obtener regresión lineal entre ambas variables, se realizó la transformación logarítmica de VPD previamente. Todas las relaciones fueron altamente significativas para las tres especies. A



partir del punto de interceptación de la recta con el eje X, estimamos el valor de VPD umbral a partir del cual las respuestas comienzan a ser negativas. Por debajo de este umbral, los aumentos de VPD no provocan descensos de la fotosíntesis o incluso tienen efectos positivos, porque valores tan bajos de VPD se corresponden normalmente con temperaturas limitantes para la fotosíntesis. Sin embargo, los umbrales eran diferentes entre las diferentes especies, lo que implica diferencias en la sensibilidad de los estomas al incremento de la demanda evaporativa de la atmósfera. *Q. ilex* era la especie más sensible y, por tanto, más proclive a reaccionar ante aumentos de VPD, incluso aunque el valor de partida de VPD no sea muy alto. En cambio, *Q. suber* mostraba el mayor umbral de las tres especies.

Tabla 7. Parámetros de las regresiones entre $RESPTA_{VPD}$ ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ mbar}^{-1}$) y $\ln VPD$ (Pa KPa^{-1}).

Especie	n	Pendiente	interceptación	umbral	R ²	P
<i>Q. faginea</i>	508	-0.0251	0.070	16.73	0.11	<0.0001
<i>Q. suber</i>	510	-0.0249	0.074	19.17	0.11	<0.0001
<i>Q. ilex</i>	514	-0.0246	0.067	14.45	0.10	<0.0001

Las respuestas promedio de las diferentes especies, una vez eliminados los valores correspondientes a un VPD inferior al umbral, no resultaron significativamente diferentes (Tabla 8), aunque el valor más negativo correspondió a *Q. ilex*. En este caso, expresamos la respuesta solamente en términos relativos: dividiendo la respuesta absoluta por la fotosíntesis instantánea en cada medición.

Tabla 8. Respuestas medias relativas ($RESPTAREL_{VPD}$, mbar^{-1}) de la fotosíntesis al incremento de VPD (Pa KPa^{-1}) por encima del umbral en cada especie.

	<i>Q. faginea</i>	<i>Q. suber</i>	<i>Q. ilex</i>	F	P
$RESPTAREL_{VPD}$	-0.0142	-0.0126	-0.0183	1.9893	0.1373
n	358	349	446		



Para terminar de conocer el efecto del VPD sobre la asimilación instantánea, realizamos regresiones múltiples entre las respuestas a VPD (siempre en términos relativos, $RESPTAREL_{VPD}$) y diferentes variables ambientales y rasgos foliares para cada especie (Tabla 9). En la mayoría de los casos, las respuestas a VPD dependían del efecto combinado de VPD instantáneo, que presenta coeficiente negativo, es decir, que a mayor VPD, se obtiene una respuesta negativa de la fotosíntesis más fuerte. Por otro lado, el efecto obtenido para la reserva de agua del suelo fue positivo, es decir, una mayor cantidad de agua edáfica originaba una respuesta menos intensa sobre la asimilación. De la misma manera, el efecto del PAR, fue también positivo (aparentemente, una mayor disponibilidad de luz produciría una respuesta menos negativa sobre la producción que en situación de escasez luminosa). En cuanto a rasgos foliares, se utilizó, para las dos especies perennifolias, el contenido de N por unidad de masa foliar (N_{masa}), el cual producía, tanto en *Q. ilex* como *Q. faginea*, efecto negativo sobre la asimilación, de manera que hojas con mayor N tienden a ser más sensibles al aumento de VPD.

Tabla 9. Resultados del análisis de regresión múltiple entre la respuesta de la fotosíntesis al aumentar el VPD ($RESPTAREL_{VPD}$, $mbar^{-1}$) y diversas variables ambientales ($LnVPD$, Reserva hídrica del suelo y PAR) y N_{masa} como rasgo foliar.

Variables independientes	Interceptación	Pendiente	P	Múltiple	
				R ²	P
<i>Q. faginea</i> (n= 448)					
$Ln VPD (Pa KPa^{-1})$	0.049	-0.0315	< 0.0001	0.14	< 0.0001
Reserva hídrica ($l m^{-2}$)		0.0002	0.0070		
PAR ($mol m^{-2} día^{-1}$)		0.0173	< 0.0001		
<i>Q. suber</i> (n=464)					
$Ln VPD (Pa KPa^{-1})$	0.088	-0.0323	< 0.0001	0.16	< 0.0001
Reserva hídrica ($l m^{-2}$)		0.0001	0.0290		
PAR ($mol m^{-2} día^{-1}$)		0.0145	0.0730		
$N_{masa} (mg g^{-1})$		-0.0017	0.0340		
<i>Q. ilex</i> (n=508)					
$Ln VPD (Pa KPa^{-1})$	0.082	-0.0380	< 0.0001	0.13	< 0.0001
Reserva hídrica ($l m^{-2}$)		0.0002	0.0050		
PAR ($mol m^{-2} día^{-1}$)		0.0285	< 0.0001		
$N_{masa} (mg g^{-1})$		-0.0025	0.0860		



Es obvio por tanto que no todas las hojas y clases de edad de nuestras especies responden con la misma intensidad a los distintos factores de estrés que se manifiestan a lo largo del año. Analizaremos, por tanto, a continuación cómo la asimilación total a lo largo de la vida de las hojas varía con los cambios en algunos de los factores ambientales que frecuentemente actúan como limitantes y más marcadamente varían a lo largo del tiempo en nuestros ambientes.

Evolución temporal de la asimilación de carbono acumulada por las hojas de las distintas especies

Como paso previo al análisis de las respuestas de la asimilación a los diversos factores ambientales, analizamos cómo evolucionan las cifras de fotosíntesis registradas en cada especie a lo largo del año, a medida que van cambiando dichas condiciones ambientales. La Figura 1 refleja los cambios en la asimilación conseguida por las hojas de cada especie para cada uno de los meses durante los que se extiende su vida, obtenidos los datos como promedio de las cifras registradas en las dos parcelas y en los tres años de estudio. Como era de esperar, en todas las especies se registra un descenso de la producción mensual predicha cuando la luz sufre una cierta limitación respecto a la disponibilidad máxima (Figura 1). No obstante, las curvas de evolución mensual presentan en todos los casos una tendencia similar en los dos escenarios. La asimilación se incrementa durante la primavera hasta alcanzar los valores más altos a finales de esta estación. Estos se mantienen hasta mediados del periodo estival, cuando, coincidiendo con la intensificación del estrés hídrico atmosférico y edáfico, comienzan un descenso que se prolongaba durante el otoño, a medida que descienden las temperaturas y se reduce el fotoperiodo. Lógicamente, los valores máximos de asimilación mucho más reducidos que se obtienen en condiciones de luz más limitadas se traducen también en descensos menos marcados a lo largo del periodo estival, dado que es menor el margen disponible para la reducción.

El rendimiento mínimo se obtiene siempre en el último mes del año, de manera que a partir de Enero, en las especies de hábito perennifolio comienza un ligero ascenso que se prolonga



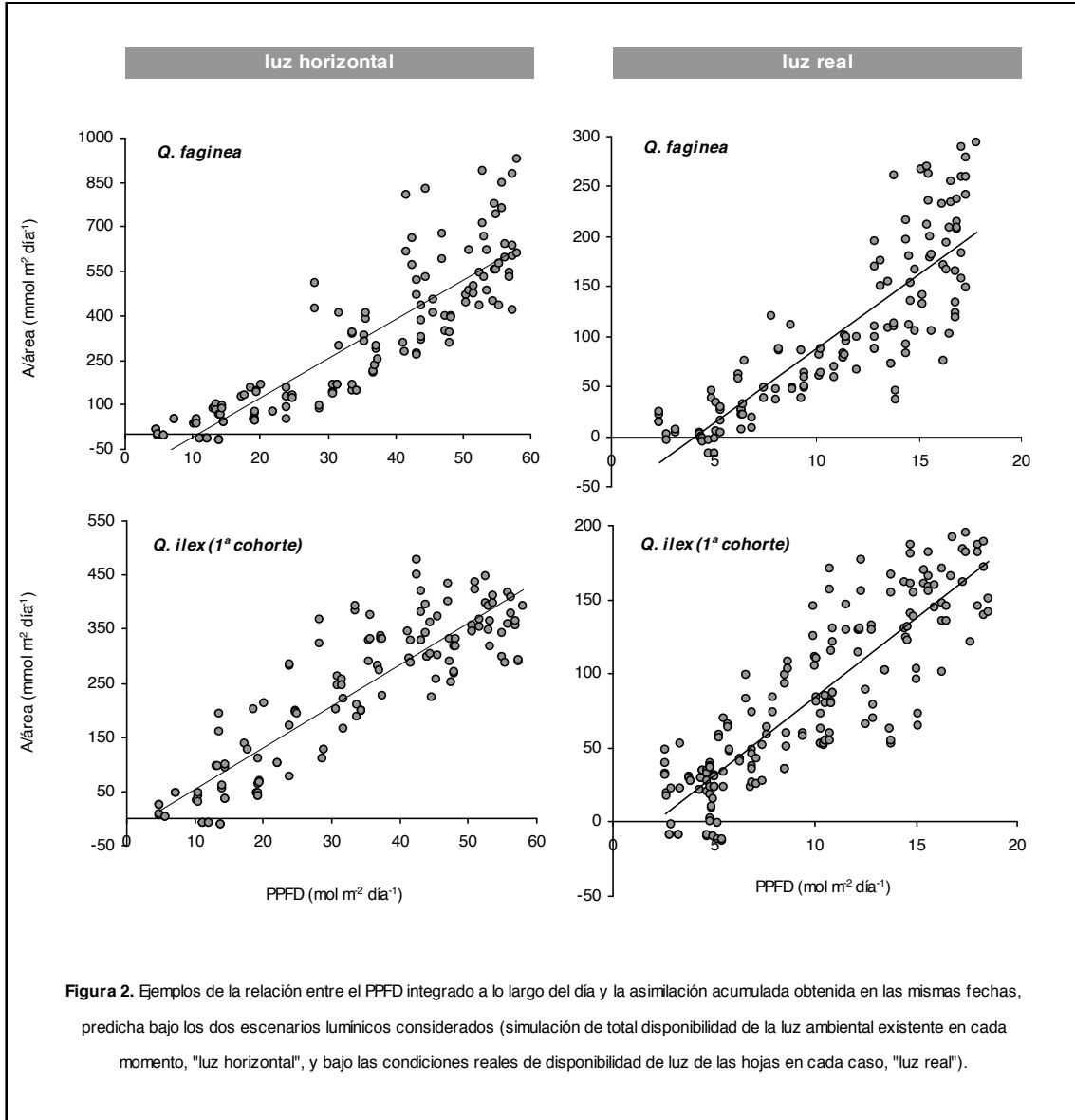
descenso progresivo a través de las distintas clases de edad, particularmente en sus cotas más altas (Figura 1). En *Q. suber*, sin embargo, las hojas durante su segundo año consiguen cifras máximas de asimilación durante el periodo favorable próximas a las alcanzadas el año previo. Tendencias similares se observaban en relación a la asimilación expresada por unidad de masa (datos no mostrados).

Respuestas de la asimilación total diaria (A/área) a los cambios en la cantidad de radiación fotosintéticamente activa disponible (PPFD)

Todos los tipos foliares respondían de forma positiva y altamente significativa al incremento en la disponibilidad de luz (Figura 2). Las mismas respuestas que para A/área se obtenían cuando la asimilación se expresaba por unidad de masa, tanto en relación a la radiación, como al resto de los factores ambientales, de modo que, para simplificar, limitaremos la exposición de los resultados a la asimilación expresada por unidad de área foliar. Contrariamente a la asimilación instantánea, para la que se aprecia un valor de PFD a partir del cual se produce saturación, en el caso de la asimilación total diaria el efecto favorable de la radiación se mantenía a lo largo de todo el rango de valores de PFD registrados.

Definida la forma de la respuesta, recurrimos a un análisis de comparación de pendientes para comprobar posibles diferencias en el efecto de la luz sobre la asimilación, tanto entre los distintos tipos de hoja, como a nivel de cada tipo de hoja bajo los dos ambientes lumínicos considerados (Tabla 10). Los resultados de los ANCOVAS revelaron que, frente a un mismo incremento en la cantidad de radiación, la especie caducifolia era la que mostraba un incremento más acusado en la cantidad de carbono asimilado, con diferencias significativas con el resto (Tabla 10). Las hojas jóvenes de las perennifolias mostraban una respuesta menos acusada, sin diferencias significativas entre ellas, pero sí con las hojas viejas, que eran las que incrementaban en menor medida su asimilación en respuesta al ascenso en la disponibilidad de luz (Tabla 1). Los mismos resultados a nivel interespecífico se repiten tanto para la

asimilación predicha suponiendo a las hojas dispuestas horizontalmente respecto a la luz, como bajo condiciones de disponibilidad real de luz en función de su posición.



Sí se aprecian, sin embargo, diferencias a nivel de cada tipo de hoja entre ambos escenarios. Así la A/área diaria predicha bajo condiciones de "luz horizontal" mostraba una respuesta menos acusada frente PPFD que la asimilación predicha bajo condiciones reales de disponibilidad de luz. Únicamente en la especie caducifolia las diferencias entre ambas pendientes no llegaban a alcanzar la significación (Tabla 10). El resultado es esperable

Tabla 10. Resultados del análisis de regresión obtenidos en los distintos tipos de hoja al relacionar la asimilación acumulada diaria ($\text{mmol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$) predicha bajo los dos supuestos lumínicos considerados (disponibilidad total de la luz ambiente incidiendo sobre la superficie horizontal de la hoja y disponibilidad real de luz en función de su posición, profundidad y grado de inclinación) con el PPFD acumulado ($\text{mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$) registrado en las mismas fechas. Distintas letras en los valores de la pendiente para cada ambiente lumínico indican diferencias significativas en la intensidad de la respuesta de A/área a PPFD entre los distintos tipos de hoja. Para cada tipo de hoja, la última columna refleja la significación de las diferencias en la pendiente de respuesta a PPFD de los valores de asimilación obtenidos bajo los dos escenarios de luz.

Especie	n	Luz horizontal					Luz real					Significación de las diferencias entre ambientes lumínicos para cada tipo de hoja
		Pendiente	Intercep. en Y	Intercep. en X	R ²	P	Pendiente	Intercep. en Y	Intercep. en X	R ²	P	
<i>Q. faginea</i>	138	13.2 a	-142	10.7	0.77	<0.0001	14.9 a	-61.2	4.11	0.72	<0.0001	N.S.
<i>Q. suber</i> (1ª cohorte)	216	7.80 b	-55.4	7.10	0.87	<0.0001	11.2 b	-51.2	4.56	0.78	<0.0001	<0.0001
<i>Q. suber</i> (2ª cohorte)	222	6.72 c	-40.4	6.01	0.75	<0.0001	10.2 bc	-37.0	3.63	0.73	<0.0001	<0.0001
<i>Q. ilex</i> (1ª cohorte)	216	7.69 b	-23.7	3.08	0.78	<0.0001	10.7 bc	-21.9	2.06	0.76	<0.0001	<0.0001
<i>Q. ilex</i> (2ª cohorte)	216	6.11 c	-23.1	3.76	0.73	<0.0001	9.83 c	-17.6	1.79	0.86	<0.0001	0.0004
<i>Q. ilex</i> (3ª cohorte)	216	5.35 d	-15.5	2.90	0.72	<0.0001	8.36 d	-15.8	1.88	0.75	<0.0001	0.0015



teniendo en cuenta el fuerte deterioro que experimenta la cantidad de luz realmente disponible respecto a la luz con la que contarían las hojas asumiendo una disposición horizontal y sin autosombreado por parte de otras hojas.

Todas estas diferencias se traducen en diferencias también en los puntos de compensación. Así, la especie caducifolia es la que parece requerir mayores niveles de PFD acumulada para registrar cifras positivas de asimilación, mientras que los requerimientos se reducen en las hojas más longevas y entre estas en las de mayor edad, que son capaces de alcanzar un rendimiento positivo con menores cantidades de luz (Tabla 10). Los resultados se repiten para la asimilación predicha bajo los dos escenarios de luz, aunque, en todos los casos, los valores de PFD necesarios para que las hojas consigan rendimientos positivos a lo largo del día eran inferiores bajo “luz real” (Tabla 10). La disminución de los requerimientos de luz para las hojas viejas refleja que las hojas están adaptadas para maximizar su producción bajo las condiciones lumínicas a las que frecuentemente se encuentran.

Efectos de la temperatura mínima diaria sobre las cifras de asimilación total conseguida en las mismas fechas

Cuando confrontamos los datos de asimilación obtenida en cada fecha con las temperaturas mínimas de esos mismos días, comprobamos que en todos los casos temperaturas mínimas más altas daban como resultado cifras también más altas de asimilación total. Sin embargo, este ascenso en la asimilación únicamente se manifestaba para un cierto rango de valores de temperatura, detectándose una temperatura mínima a partir de la cual posteriores incrementos afectaban negativamente al rendimiento diario. Dicho valor resultaba siempre más bajo, en torno a 3°C, para las cifras de asimilación predichas por el modelo bajo condiciones más limitadas de luz (luz real) (Tabla 11). No obstante, en ambos escenarios (asimilación predicha bajo disponibilidad real de luz y la predicha asumiendo una disposición horizontal de las hojas) se obtenía la misma secuencia en los valores de temperatura umbral obtenidos para los distintos tipos de hoja. La especie caducifolia era la que mostraba un umbral de temperatura

Tabla 11. Resultados del análisis de regresión obtenidos en los distintos tipos de hoja al relacionar la asimilación acumulada diaria ($\text{mmol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$) predicha bajo los dos supuestos lumínicos considerados (disponibilidad total de la luz ambiente incidiendo sobre la superficie horizontal de la hoja y disponibilidad real de luz en función de su posición, profundidad y grado de inclinación) con la temperatura mínima registrada en las mismas fechas. Las regresiones corresponden únicamente a los valores registrados para el rango de temperaturas hasta el valor por debajo del cual se registra una respuesta positiva de la asimilación. Distintas letras en los valores de la pendiente para cada ambiente lumínico indican diferencias significativas en la intensidad de la respuesta de A/área a T_{min} entre los distintos tipos de hoja. Para cada tipo de hoja, la última columna refleja la significación de las diferencias en la pendiente de respuesta a T_{min} de los valores de asimilación obtenidos bajo los dos escenarios de luz.

Especie	Luz horizontal					Luz real					Significación de las diferencias entre ambientes lumínicos para cada tipo de hoja
	T^{a} min saturación	n	Pendiente	R ²	P	T^{a} min saturación	n	Pendiente	R ²	P	
<i>Q. faginea</i>	17 °C	127	5.67 a	0.77	<0.0001	14 °C	110	4.98 a	0.79	<0.0001	N.S.
<i>Q. suber</i> (1ª cohorte)	16 °C	187	6.10 a	0.77	<0.0001	13 °C	181	5.03 ab	0.85	<0.0001	<0.0001
<i>Q. suber</i> (2ª cohorte)	15 °C	181	5.19 ab	0.74	<0.0001	12 °C	174	4.36 b	0.78	<0.0001	0.0184
<i>Q. ilex</i> (1ª cohorte)	15 °C	176	4.73 bc	0.83	<0.0001	12 °C	169	3.37 c	0.66	<0.0001	<0.0001
<i>Q. ilex</i> (2ª cohorte)	14 °C	167	4.51 c	0.79	<0.0001	11 °C	158	3.03 c	0.60	<0.0001	<0.0001
<i>Q. ilex</i> (3ª cohorte)	14 °C	160	4.38 c	0.80	<0.0001	11 °C	155	3.00 c	0.60	<0.0001	<0.0001



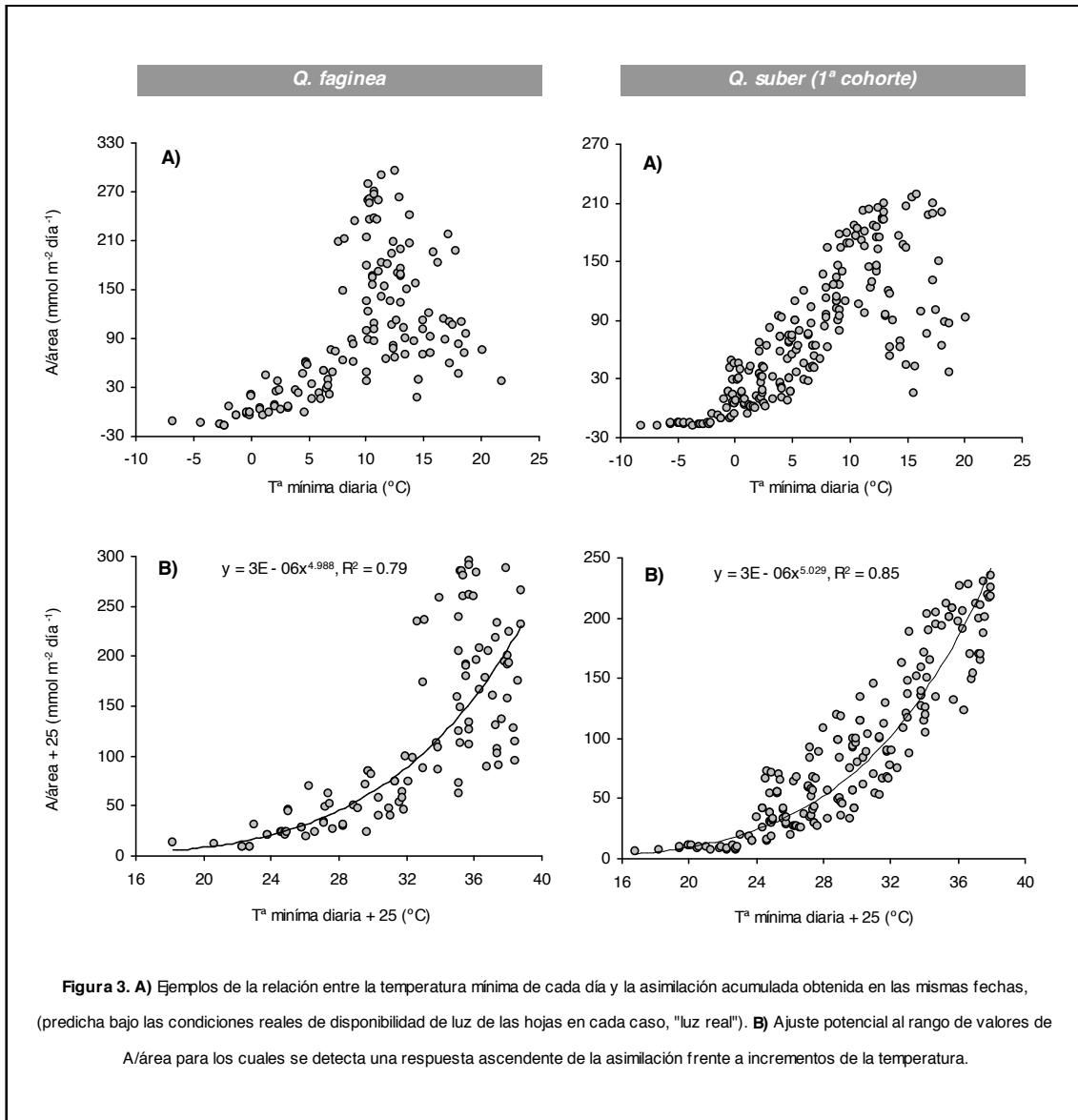
mínima diaria más alto, mientras que el rango se reduce en las perennifolias, particularmente en la especie de hojas más longevas y, en ambos casos, más aún en las hojas de mayor edad (Tabla 11).

Detectado el rango de valores de temperatura para los que asciende la asimilación, procedimos a comprobar cuál pudiera ser el tipo de ajuste que ofreciera los mejores resultados. Para ello recurrimos en primer lugar a la transformación de los datos, incrementándolos en una magnitud que nos permitiera eliminar los valores negativos (tanto de temperatura mínima, como de asimilación), que impedirían el ajuste de determinados tipos de curvas. Las distintas pruebas efectuadas revelaron que finalmente la evolución de la asimilación diaria en respuesta a la temperatura mínima presentaba como mejor ajuste el potencial, del modo en que se muestra en la Figura 3.

La comparación de las pendientes de las rectas de regresión obtenidas confrontando ambos parámetros (previa transformación logarítmica de los datos, imprescindible para linearizar la relación) reveló una respuesta menos acusada en el caso de la asimilación predicha bajo disponibilidad real de luz. Este resultado probablemente se debe a que, tanto el rango de valores de T_{\min} para los que asciende $A/\text{área}$, como los propios valores de $A/\text{área}$ predichos en estas condiciones resultan mucho más reducidos que los obtenidos en el supuesto de luz horizontal, lo que limita notablemente el margen de ascenso en las cifras de asimilación. Aún así, en ambos casos, el efecto de la temperatura mínima sobre $A/\text{área}$ fue más acusado en las hojas nuevas del alcornoque, con una pendiente significativamente diferente de la de todos los tipos de hoja, excepto de las de *Q. faginea* (Tabla 11). La producción fotosintética del quejigo presentaba una sensibilidad a las mínimas temperaturas intermedia entre las dos cohortes foliares de *Q. suber*, con las que no se obtenían diferencias significativas. Las hojas de *Q. ilex*, exhibían pendientes que, aunque tendían a reducirse en las hojas más viejas, no diferían significativamente entre ellas. Sí lo hacían, sin embargo, con la especie caducifolia y con el alcornoque, a excepción de las pendientes entre las hojas viejas de *Q. suber* y las nuevas de *Q. ilex* que no siempre llegaban a diferenciarse estadísticamente (Tabla 11). A pesar de la



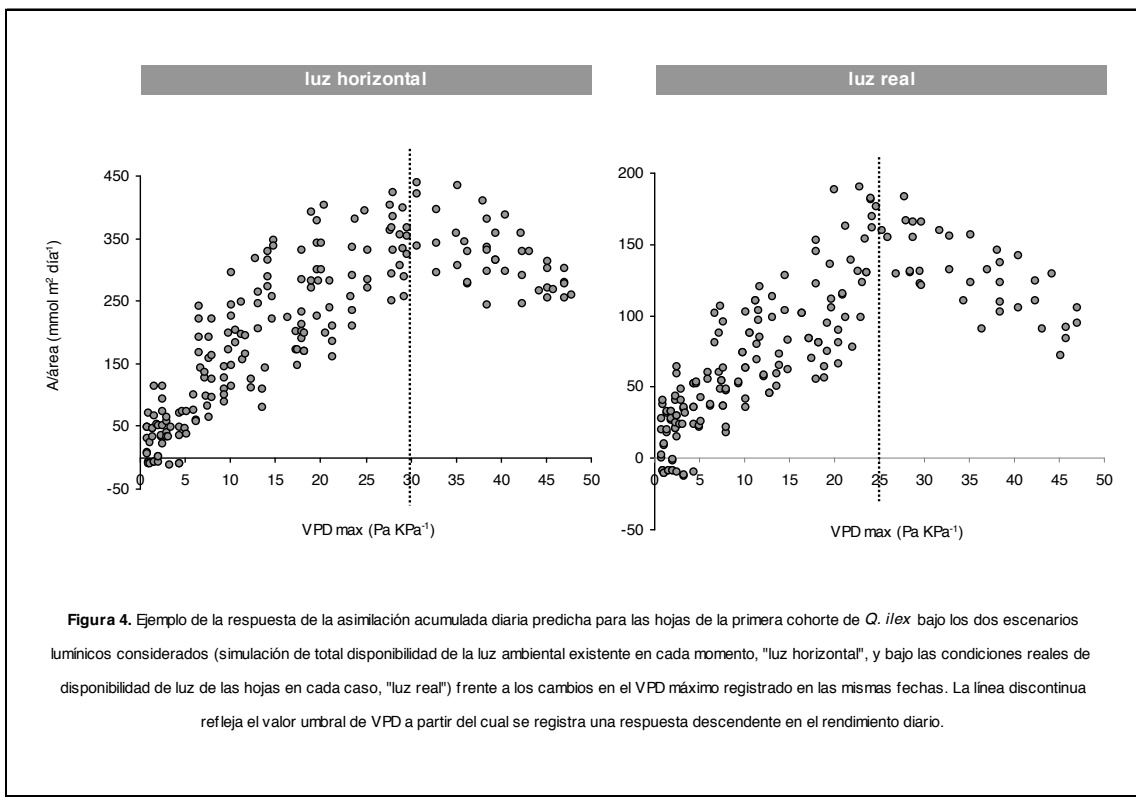
relación entre la temperatura y la cantidad de radiación, el análisis de regresión múltiple incluyendo ambas variables reveló que estos efectos de la temperatura sobre la asimilación se mantenían en todos los casos independientemente de la luz (datos no mostrados).



Respuesta del rendimiento fotosintético diario al incremento en el déficit de presión de vapor (VPD)

En el caso de VPD_{max} (entendido como la diferencia entre el vapor de agua realmente presente en el aire externo a las hojas y la máxima humedad posible para una temperatura dada), de

nuevo se aprecia un valor umbral, superado el cual la asimilación registra sucesivos descensos en respuesta al incremento del déficit de presión de vapor. Obviamente, sin embargo, el valor umbral de VPD es claramente distinto del que estimamos antes para las respuestas instantáneas, porque ahora se trata del máximo VPD diario. En la Figura 4 reflejamos algún ejemplo, para no extender excesivamente la exposición de los resultados. Este comportamiento se repite en las distintas especies y en los dos supuestos de disponibilidad de luz considerados.



En todos los casos, el valor de VPD máximo que debe ser alcanzado para desencadenar un descenso en la asimilación resultaba más reducido para la asimilación predicha bajo condiciones de luz real. Sin embargo, en ambos supuestos lumínicos, los diversos tipos de hoja se ordenaban siguiendo la misma secuencia respecto a ese VPD_{max} umbral: *Q. faginea* (40 Pa KPa⁻¹ y 35 Pa Kpa⁻¹ bajo luz horizontal y luz real respectivamente) > *Q. suber* (1^a cohorte, 35 y 30 Pa KPa⁻¹) > *Q. suber* (2^a cohorte, 30 y 25 Pa KPa⁻¹) = *Q. ilex* (1^a cohorte, 30 y 25 Pa KPa⁻¹)



¹⁾ > *Q. ilex* (2ª cohorte, 25 y 20 Pa KPa⁻¹) = *Q. ilex* (3ª cohorte, 25 y 20 Pa KPa⁻¹). La especie de hojas más longevas, y particularmente sus hojas más viejas, es la que muestra un comportamiento más conservativo, mientras que la especie caducifolia figura como la que es capaz de mantener sus estomas abiertos para un rango de valores de VPD más elevado. La respuesta a VPD, al menos por lo que a los valores umbrales necesarios para desencadenar el cierre estomático se refiere, se ajusta muy bien a las diferencias en la duración entre los distintos tipos de hoja, manteniendo las de *Q. suber* una sensibilidad intermedia, más alta en sus hojas más viejas.

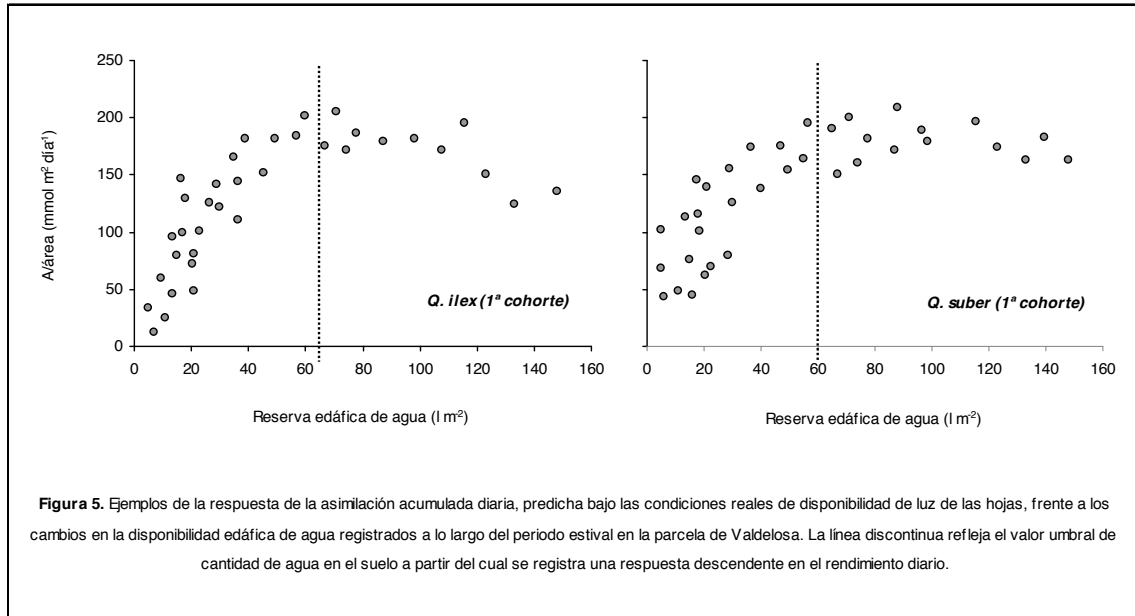
El elevado valor umbral de VPD necesario para detectar descensos en la asimilación en las hojas de *Q. faginea* y hojas jóvenes de *Q. suber* hace que el número de datos para cifras de VPD_{max} superiores a dicho umbral resulte insuficiente como para poder efectuar ningún ajuste significativo. Por este motivo, en este caso, no pudimos llevar a cabo ningún test de comparación de pendientes que nos permitiese comprobar posibles diferencias en la intensidad de la respuesta de A/área frente al ascenso de VPD.

Efectos del descenso en la reserva hídrica edáfica sobre el rendimiento fotosintético diario

Tal y como comentamos en “Material y métodos”, en el caso de la disponibilidad de agua edáfica analizamos la respuesta separadamente para cada una de las parcelas de estudio, dadas las diferencias detectadas entre ellas. De nuevo, se aprecia claramente la existencia de un determinado valor umbral a partir del cual cualquier descenso posterior en la reserva hídrica del suelo desencadena descensos acusados en la cantidad de carbono asimilado (Figura 5). Este valor umbral decrecía entre las especies en el mismo sentido en las dos parcelas de estudio y en los dos escenarios de luz considerados. *Q. ilex* era la especie que mostraba un comportamiento más conservativo, comenzando a cerrar sus estomas cuando la disponibilidad de agua en el suelo aún mantiene valores relativamente altos, muy superiores a los registrados en la especie caducifolia, y, aunque en menor medida, también para las hojas jóvenes de



Q. suber (Tabla 12). Entre las hojas de las perennifolias las más viejas tendían a presentar en general más sensibilidad a este factor ambiental, comenzando a reducirse su asimilación frente a una disponibilidad de agua en el suelo más elevada que en el caso de las hojas jóvenes.



Nuestros datos revelan un comportamiento más conservativo en relación a la asimilación predicha bajo condiciones de disponibilidad real de luz, descendiendo frente a cantidades de agua superiores a las que se detectan en el caso de la asimilación predicha bajo condiciones de mayor disponibilidad de luz (luz horizontal) (Tabla 12). Estos resultados confirman los obtenidos en relación al déficit de presión de vapor, para el que ya vimos que también todos los tipos de hoja comienzan a cerrar sus estomas en presencia de un menor déficit hídrico atmosférico para luminosidad real.

Asimismo se observan en ambos casos diferencias a nivel de cada especie entre las dos parcelas de estudio. Como hemos comentado, Garcirrey registra una reserva de agua en el suelo inferior a Valdelosa a lo largo de prácticamente todo el periodo de estudio, por lo que en principio esperaríamos un comportamiento más conservativo de nuestras especies en este enclave. Sin embargo, en todos los casos era la parcela de Garcirrey a la que le correspondían los valores umbrales de la reserva de agua inferiores a los registrados para el mismo tipo de



hoja en Valdelosa (Tabla 12). Probablemente esta discrepancia se deba a que la profundidad a la que han sido colocados los sensores en la parcela de Garcirrey no permite detectar reservas de agua más profundas, a las que tendrían acceso las raíces de nuestros ejemplares de estudio. De hecho, cuando comparamos la pendiente de descenso de la asimilación frente a descensos en el agua edáfica, comprobamos que en todos los casos resultaba claramente superior en Garcirrey en comparación a Valdelosa (Tabla 12).

Tabla 12. Resultados del análisis de regresión obtenidos en los distintos tipos de hoja al relacionar la asimilación acumulada diaria predicha bajo los dos supuestos lumínicos considerados (disponibilidad total de la luz ambiente incidiendo sobre la superficie horizontal de la hoja y disponibilidad real de luz en función de su posición, profundidad y grado de inclinación) con los cambios en la reserva edáfica de agua registrados a lo largo del periodo estival. Las regresiones corresponden únicamente a los valores inferiores al valor umbral en la cantidad de agua, por debajo del cual se registra una respuesta negativa de la asimilación. Distintas letras en los valores de la pendiente para cada ambiente lumínico y parcela indican diferencias significativas en la intensidad de la respuesta de A/área a la disponibilidad de agua edáfica entre los distintos tipos de hoja.

Especie	Luz horizontal					Luz real				
	Umbral	n	Pendiente	R ²	P	Umbral	n	Pendiente	R ²	P
Valdelosa										
<i>Q. faginea</i>	45	21	7.98 a	0.55	< 0.0001	50	24	4.04 a	0.78	< 0.0001
<i>Q. suber (1ª cohorte)</i>	55	23	2.76 b	0.60	< 0.0001	60	26	2.31 bc	0.64	< 0.0001
<i>Q. suber (2ª cohorte)</i>	60	26	2.90 b	0.75	< 0.0001	65	29	1.67 c	0.56	< 0.0001
<i>Q. ilex (1ª cohorte)</i>	60	26	3.37 b	0.64	< 0.0001	65	29	3.04 b	0.64	< 0.0001
<i>Q. ilex (2ª cohorte)</i>	65	29	3.45 b	0.79	< 0.0001	70	32	1.88 c	0.87	< 0.0001
Garcirrey										
<i>Q. faginea</i>	30	20	17.3 a	0.38	0.0010	30	23	7.84 a	0.43	0.0009
<i>Q. suber (1ª cohorte)</i>	35	21	4.61 b	0.49	< 0.0001	35	24	3.99 b	0.34	0.0023
<i>Q. suber (2ª cohorte)</i>	40	24	4.71 b	0.62	< 0.0001	40	27	2.79 c	0.73	< 0.0001
<i>Q. ilex (1ª cohorte)</i>	40	24	4.85 b	0.60	< 0.0001	40	27	4.43 b	0.69	< 0.0001
<i>Q. ilex (2ª cohorte)</i>	40	24	4.66 b	0.66	< 0.0001	40	27	3.00 c	0.75	< 0.0001



A nivel de los diversos tipos de hoja, el análisis de comparación de pendientes (ANCOVAS) reflejaba en las dos parcelas y en los dos ambientes lumínicos diferencias significativas entre *Q. faginea* y todo el resto de tipos foliares (Tabla 12). Obviamente, las mayores tasas de asimilación de la especie caducifolia deben contribuir a incrementar su sensibilidad, puesto que aumentaría el margen disponible para la reducción de la asimilación. Por este mismo motivo, también las pendientes de descenso frente al agua edáfica resultaban en todos los casos superiores para la asimilación predicha bajo condiciones de luz horizontal, que presenta valores más altos, con mayor margen para el descenso (Tabla 12). Entre el resto de los tipos foliares, las comparaciones de pendientes ofrecían distintos resultados en los dos ambientes lumínicos, si bien en todos los casos *Q. ilex* tendía a mostrar una respuesta más intensa frente al descenso en la reserva hídrica edáfica, superior a las hojas de *Q. suber*.

DISCUSIÓN

Los parámetros de la respuesta de la fotosíntesis instantánea a los cambios en PFD eran similares a los reportados para hojas de luz por otros autores (Ye 2007, Reich et al. 2009). Aunque las tres especies nos mostraban diferencias significativas, lo cierto es que los valores del PFD de compensación aparecían correlacionados con el ambiente lumínico experimentado por cada una. Así, *Q. suber* mantenía el mayor punto de compensación, lo que parece corresponder con el mayor PFD medio que recibían sus hojas, tal y como explicamos en el capítulo anterior. Por el contrario, el mínimo PFD de compensación medio se daba en *Q. ilex*, probablemente como consecuencia del gran número de hojas viejas pobremente iluminadas de sus copas. Estas diferencias son, por lo tanto, consistentes con la generalmente observada correlación positiva entre PFD promedio recibido y punto de compensación (Givnish et al. 2004). En general, dentro de cada especie hay una relación positiva entre A_{\max} y R_{dark} , lo que también coincide con lo encontrado por otros autores (Reich et al. 2009). Para *Q. faginea* observamos una fuerte relación positiva entre LMA de cada hoja y su PFD de compensación. Este resultado era esperable, dada la relación positiva que suele encontrarse entre los niveles



de PFD medio recibidos por cada hoja y su LMA (Givnish et al. 2004). Aunque para las mediciones procurábamos siempre utilizar hojas plenamente expuestas a la luz, a la vista de los resultados obtenidos, incluso pequeñas diferencias en la posición de cada hoja se traducen en diferencias significativas en LMA asociadas también a diferencias en el punto de compensación. Esto quizá pueda justificar el elevado número de hojas que encontrábamos en el capítulo anterior experimentando niveles de PFD fuertemente limitantes. Probablemente, dichas hojas poseen caracteres típicos de las hojas de sombra, que les permiten obtener cifras positivas de asimilación incluso en condiciones tan limitantes. Por el contrario, en la encina encontramos una relación negativa entre LMA y punto de compensación. Sin duda esto obedece a la tendencia de las hojas más viejas a poseer un mayor LMA que las más jóvenes, al tiempo que aparecen más profundas en la copa y con menores niveles de luz. Esta tendencia es claramente contradictoria con las predicciones de los modelos de optimización (Wright et al. 2006), lo que evidentemente hace más difícil de entender algunas de las tendencias que observamos en los rasgos foliares a lo largo de la vida de las hojas en especies de larga longevidad foliar (Mediavilla et al. 2011).

Las respuestas de la fotosíntesis instantánea al aumento de las temperaturas mostraban, como cabría esperar, un valor de “saturación” más allá del cual la temperatura dejaba de tener efectos positivos. Los valores estimados eran muy bajos para las dos especies perennifolias, probablemente porque las mediciones se han hecho en meses de temperatura relativamente baja. Seguramente las temperaturas de saturación serían mayores a medida que las hojas se van aclimatando a temperaturas superiores a lo largo de la estación de crecimiento (Campbell et al. 2007). Aparentemente, la encina mostraba respuestas más fuertes a la temperatura, en términos absolutos, aunque no relativos. Probablemente esto indica que *Q. ilex* tiende a tener una tasa de asimilación mayor que *Q. suber* para las bajas temperaturas de estas mediciones. Esto implica que, si asumimos que a 0°C la fotosíntesis debería ser próxima a 0, a temperaturas superiores, pero todavía por debajo de la saturación, la encina debería tener cifras algo más altas que el alcornoque, lo que efectivamente sugiere que esta última especie tiende a ser termófila en comparación con la encina, tal y como explicamos anteriormente.



También la temperatura de saturación era ligeramente mayor en alcornoque, lo que puede compensar en parte las menores tasas de asimilación de esta especie a temperaturas menores. Por lo que se refiere a los efectos de la temperatura sobre la respiración, no detectamos temperatura de “saturación” alguna, mientras que las respuestas observadas tendían a 0 a 0°C, de modo que la respiración ya no responde a una reducción adicional de la temperatura. Probablemente esto implica que a 0°C, como cabría esperar, la respiración se hace 0 y la respuesta a una posterior reducción de la temperatura desaparece, porque en caso contrario el intercambio de CO₂ se haría incluso positivo.

Finalmente, por lo que se refiere a las respuestas de la fotosíntesis al aumento del déficit de presión de vapor, *Q. ilex* aparecía como la especie más sensible: más proclive a reaccionar ante aumentos de VPD, incluso aunque VPD no sea muy alto. También presentaba respuestas más fuertes cuando se superaba el valor umbral de VPD, aunque la diferencia no resultó significativa. Probablemente la mayor sensibilidad de la encina es una demostración de que, conforme a nuestra hipótesis, a mayor longevidad foliar, mayor sensibilidad estomática, con el fin de evitar el elevado coste del desprendimiento anticipado en poblaciones foliares con larga expectativa de vida (Escudero et al. 2008). Contrariamente, *Q. suber* muestra el mayor umbral de VPD, a pesar de que tiene mayor longevidad foliar que *Q. faginea*, lo que contradice nuestra hipótesis de partida. Sin embargo, cuando medíamos la respuesta de la fotosíntesis total diaria al VPD máximo diario encontramos valores umbrales de VPD superiores en *Q. faginea*.

Como consecuencia de las respuestas instantáneas observadas, todas nuestras especies mostraban una respuesta clara en su rendimiento diario frente a los cambios en aquellos factores ambientales que más frecuentemente actúan como limitantes en nuestras regiones de clima mediterráneo. Y esta respuesta se manifestaba de forma similar en todos los casos, ajustándose a lo que ha sido descrito por numerosos autores en otras diferentes especies. Así, para todos los tipos de hoja, la cantidad de carbono asimilado a lo largo del día tendía a incrementarse a medida que lo hacía la cantidad de radiación fotosintéticamente activa y



ascienden las temperaturas mínimas, mientras que tendía a descender a medida que el déficit hídrico atmosférico y edáfico se intensificaba por encima de un determinado valor umbral.

Una relación entre la asimilación neta integrada a lo largo del día y el PAR incidente o absorbido, que, como ocurre en nuestro estudio, se mantiene lineal a lo largo de todo el rango de valores de PAR, implicando una eficiencia en el uso de la luz (PRUE) constante, ha sido obtenida por otros numerosos investigadores (Ruimy et al. 1995, Sinclair & Muchow 1999, Rosati & Dejong 2003). La base fisiológica para esta relación lineal entre fotosíntesis diaria y el PAR absorbido o incidente no se conoce bien y no está claro porqué esta linealidad ocurre mientras la fotosíntesis instantánea de las hojas tiende a saturarse a altos niveles de radiación (Grace et al. 1995, Ruimy et al. 1995). A nivel de la copa, algunos autores han explicado este fenómeno basándose en la teoría de que el N, y por tanto las propiedades fotosintéticas de las hojas, está distribuido en la copa en relación al gradiente de luz, resultando en una optimización de la fotosíntesis diaria de la cubierta y en una relación lineal entre fotosíntesis diaria y PAR incidente (De Witt 1965, Kull & Jarvis 1995). Sin embargo, el PAR incidente sobre las hojas individuales cambia en una escala de tiempo demasiado rápida para permitir la aclimatación de su capacidad fotosintética (Pury & Farquhar 1999).

Un estudio llevado a cabo por Rosati & Dejong (2003) reveló que si el PAR que reciben las hojas individuales cambia en un corto periodo de tiempo, como es a lo largo del día, antes de que pueda tener lugar la redistribución del N o cambios en las propiedades fotosintéticas, entonces la PRUE estimada para la fotosíntesis bruta se incrementaría con el descenso de la luz, reflejando la curvatura de la respuesta de la fotosíntesis foliar al PAR. Sin embargo, cuando se considera la fotosíntesis neta no observaban cambios significativos en el PRUE obtenido en un día claro y uno nublado. Esto se debe al hecho de que pasar de un día claro a uno nublado resulta en una menor duración de altos niveles de PAR y una mayor duración de bajos niveles de luz incidente sobre las hojas, y la PRUE neta instantánea a bajo y alto PAR puede ser similar (Hirose & Bazzaz 1998). Entonces, sus datos sugieren que el PRUE diario de las hojas puede ser constante, no solo cuando están aclimatadas a un patrón de PAR incidente



dado, sino también cuando el PAR incidente cambia a corto plazo, como por ejemplo a lo largo del día, antes de que pueda tener lugar la redistribución del N. Como ellos, otros diversos autores sugieren que todas las hojas en la copa tienen un PRUE constante a lo largo de un día, independientemente de su posición en la cubierta y exposición al PAR (Haxeltine & Prentice 1996, Dewar 1996, Dewar et al. 1998). En cualquier caso, el marcado descenso que en nuestro estudio registran las cifras de producción acumulada predicha a lo largo de la vida de las hojas, bajo las condiciones de luz que realmente reciben respecto a la máxima disponibilidad asumiendo una disposición horizontal, pone claramente de manifiesto el efecto limitante que ejerce este factor ambiental. Sin embargo, las cantidades mínimas de luz diaria necesarias para conseguir cifras positivas de asimilación resultaron, según nuestros modelos, considerablemente reducidas para algunos tipos de hoja, lo que justificaría el mantenimiento de hojas en lugares escondidos de la copa y que reciben realmente niveles diarios de PFD extremadamente bajos, tal y como mostramos en el capítulo anterior.

Por lo que respecta a la temperatura, debido a su efecto sobre la actividad enzimática, también la fotosíntesis, como la mayor parte de los procesos metabólicos, muestra una clara dependencia de este factor, incrementándose hasta un rango óptimo de temperatura, por encima y debajo del cual la producción fotosintética se reduce (Kozlowski & Pallardy 1997, Caemmerer & Farquhar 1999, Kositsup et al. 2009). Son numerosos los trabajos que han revelado que las bajas temperaturas, características de nuestro clima durante gran parte del año, pueden limitar de forma significativa el intercambio gaseoso (Caemmerer & Farquhar 1999, Campbell et al. 2007, Landsberg & Sands 2011), tal y como se desprende también de los resultados obtenidos en el presente estudio.

La inhibición de la fotosíntesis a bajas temperaturas ha sido atribuida a numerosos factores, como el cierre estomático (Oquist 1983), un descenso en la conductancia interna a la transferencia del CO₂ (Warren & Dreyer 2006) o a una reducción en el contenido de clorofila, en respuesta a un descenso en la actividad de las enzimas (Schaberg et al. 1995), lo cual proporcionaría protección contra el riesgo de fotoinhibición (Weger et al. 1993). Pero



principalmente el descenso en la tasa fotosintética que acompaña al descenso de las temperaturas ha sido atribuido a la dependencia que de la temperatura muestran V_{cmax} (máxima tasa de carboxilación) y J_{max} (máxima tasa de transporte de electrones) (Dreyer et al. 2001, Ghannaoum et al. 2010, Ow et al. 2010). Ambos parámetros se incrementan a medida que lo hace la temperatura a través de una tendencia no lineal, dando lugar a una respuesta de la asimilación similar en forma a la obtenida en nuestro estudio (Chen et al. 1999).

Sí se apreciaban, no obstante, entre nuestras hojas, diferencias en los valores de temperatura mínima a lo largo de los cuales se manifestaba esta respuesta ascendente. La especie caducifolia era la que mantenía una respuesta positiva en su asimilación diaria a través de un mayor rango de valores de temperatura mínima, mientras que el rango se reduce en las especies perennifolias, más aún en las hojas de mayor edad. En principio podría suponerse que este patrón podría deberse al hecho de que, en nuestro clima, temperaturas mínimas diarias en torno a los valores umbrales registrados se acompañan muchas veces de temperaturas medias y particularmente máximas suficientemente elevadas como para superar el rango óptimo de temperaturas para la fotosíntesis, que en la mayor parte de las especies de climas templados ha sido situado entre los 20 y 30°C (Kozlowski & Pallardy 1997). La activación de la fotorrespiración y la respiración mitocondrial, con una reducción en la solubilidad del CO_2 en el estroma, y la interrupción de las características funcionales del aparato fotosintético a nivel del cloroplasto pueden explicar la reducción de la fotosíntesis neta observada para temperaturas superiores al óptimo (Berry & Björkman 1980, Caemmerer & Farquhar 1999, Lee & Vierling 2000). Efectivamente, valores umbrales de temperatura mínima como los detectados en nuestro estudio para la asimilación predicha bajo condiciones de elevada disponibilidad de luz (luz horizontal) se acompañan en muchos casos de temperaturas máximas que ascienden por encima de los 30 °C. No ocurre lo mismo, sin embargo, en el caso de la asimilación predicha bajo condiciones de disponibilidad real de luz, para la que los valores umbrales de temperatura mínima se reducen hasta cifras que en la mayor parte de los casos no se acompañan de temperaturas máximas en las mismas fechas superiores al rango óptimo para la fotosíntesis. Esto, sumado al hecho de que nuestras especies exhiban distintos valores



umbrales de temperatura mínima sugieren que esta respuesta fotosintética obedece en realidad al efecto limitante ejercido por las altas cifras de VPD que se registran en las mismas fechas (factor frente al cual las distintas especies muestran distinta sensibilidad). Tal y como se desprende de nuestro estudio, en la especie caducifolia es en la que el VPD máximo debe alcanzar un valor más alto para desencadenar descensos en el rendimiento fotosintético diario, valor que se corresponde con el umbral de temperatura mínima también más alto que hemos visto en esta especie. En el extremo opuesto, la fotosíntesis en *Q. ilex* comienza a descender para valores inferiores de VPD, que se corresponden también con un umbral de temperatura más bajo.

Finalmente, por lo que se refiere al descenso en la asimilación en respuesta al déficit hídrico, éste ha sido ampliamente documentado y atribuido tradicionalmente a un descenso de la conductancia estomática, que contribuiría a proteger a las plantas de una excesiva pérdida de agua, la cual puede resultar en deshidratación de las células, cavitación del xilema y mortalidad (Chaves 1991, Nardini et al. 2001, Chaves et al. 2003). Son numerosos los autores que han apuntado al control estomático como responsable de la mayor parte del descenso observado en la fotosíntesis foliar en plantas sometidas a déficit hídrico, ya sea atmosférico o edáfico (Liu et al. 2004, Grassi & Magnani 2005, Limousin et al. 2010). De hecho, en las respuestas de la asimilación instantánea al incremento de VPD también observábamos que las respuestas tendían a ser menos negativas cuando el contenido de agua del suelo era mayor. Sin embargo, también son numerosas las evidencias que atribuyen un papel destacado a los efectos no estomáticos del déficit hídrico (Tourneux & Peltier 1995, Roupsard et al. 1996, Niinemets et al. 2005). Algunos estudios incluso asignan un papel prioritario a los efectos del estrés sobre la conductancia mesofílica o sobre los procesos bioquímicos como causa del descenso de la fotosíntesis (Keenan et al. 2010). En los últimos años, no obstante, han sido diversos los trabajos que demuestran que la contribución relativa de la conductancia estomática, conductancia mesofílica y procesos bioquímicos varía en función de la intensidad de la sequía (Flexas et al. 2004, Galmes et al. 2007b).



Pero, a pesar de mostrar todos nuestros tipos de hoja una respuesta frente a estos distintos factores ambientales similar en su forma, obteníamos diferencias marcadas en la intensidad de dicha respuesta, dando como resultado una contribución proporcional de la asimilación conseguida en distintos periodos del año a la asimilación total distinta en cada especie. *Q. faginea* es la especie que muestra una mayor sensibilidad a la luz y al incremento en las temperaturas, sólo superada en este último caso por las hojas jóvenes de alcornoque. Esta acusada respuesta en el quejigo puede ser explicada en parte por el hecho de que, con el inicio de la estación de crecimiento, el PAR diario y la temperatura se incrementan a medida que también maduran las hojas y despliegan plenamente su capacidad fotosintética. Por su parte, el descenso en la cantidad de radiación y la temperatura que comienza a manifestarse a partir de otoño coincide con las fases finales de la vida de las hojas, en las que es esperable un declive en su capacidad fotosintética, independientemente de cómo se manifiesten las condiciones ambientales. No obstante, las hojas de la especie caducifolia, debido a sus características (menor LMA y mayor dotación de N) tienden a exhibir una mayor capacidad fotosintética que las de las perennifolias (Mediavilla & Escudero 2003a), lo que, al margen de los efectos anteriores, justificaría incrementos más acusados en la cantidad de carbono asimilado. Esta fuerte dependencia de la luz y la temperatura se refleja particularmente en el hecho de que sus cifras de asimilación diaria comienzan a experimentar descensos acusados ya a partir del mes de Septiembre, mucho antes, por tanto, de que se manifiesten los efectos de la senescencia en sus hojas, cuya abscisión no se registra hasta Diciembre o finales de Noviembre. Efectivamente, este descenso, que se sitúa ya en torno a un 58% en la asimilación diaria bajo condiciones reales de luz en el mes de Septiembre con respecto al mes previo, alcanza cifras muy superiores a las que para el mismo periodo se registran en la primera cohorte foliar de las dos especies perennifolias (menos del 18% en ambos casos).

Pero la especie caducifolia es la que mostraba también una menor sensibilidad al descenso en la disponibilidad de agua edáfica y atmosférica. Las hojas de *Q. faginea* son las que consiguen mantener cifras elevadas de asimilación bajo condiciones de menor disponibilidad hídrica. Analizando las características ambientales a lo largo de todo el periodo de estudio,



comprobamos por ejemplo que, durante el periodo estival, en promedio para los distintos años, únicamente en torno al 39% de los días se supera el VPD_{max} umbral detectado para la asimilación predicha en condiciones de disponibilidad real de luz en la especie caducifolia, mientras que esa cifra asciende a un 52% y 85% de los días con valores de VPD superiores a los umbrales registrados en *Q. suber* y *Q. ilex* respectivamente. Esta menor sensibilidad frente al déficit hídrico en especies caducifolias respecto a las perennifolias ha sido obtenida en numerosos estudios (Myers et al. 1997, Nardini et al. 1999, Fotelli et al. 2000, Mediavilla & Escudero 2003c). Un sistema radical más desarrollado puede permitir a *Q. faginea* mantener los potenciales foliares similares e incluso superiores a los de las perennifolias que vimos en capítulos previos (Capítulo I), a pesar de las mayores tasas de transpiración que se derivan de esta estrategia menos conservativa (Valentini et al. 1992, Villar-Salvador et al. 1997).

Entre las dos especies perennifolias, la sensibilidad a los distintos factores ambientales parecía estar bien correlacionada con las diferencias en longevidad media y en la edad de las hojas, particularmente en relación al estrés hídrico. Así, la especie de hojas más longevas, y especialmente sus hojas más viejas, es la que muestra un comportamiento más conservativo. Las especies perennifolias, por tanto, parecen evitar la desecación a través de un uso más conservativo del agua, para garantizar la supervivencia de sus hojas. Menores tasas instantáneas de asimilación y, por tanto diarias, sumadas a una mayor sensibilidad frente al estrés hídrico inevitablemente se traducen en cifras de asimilación inferiores a las de la especie caducifolia durante el periodo más productivo del año, confirmando la existencia de un compromiso entre persistencia y productividad.

La mayor sensibilidad a la sequía de las especies perennifolias contribuiría a una reducción en su balance final de carbono, que solo podría ser compensada prolongando el periodo productivo de sus hojas a lo largo de varios años y acumulando la producción de diversos periodos favorables, junto con la obtenida durante aquellos periodos en los que las caducifolias carecen de hojas. Sin embargo, la fuerte respuesta encontrada también en las hojas de las perennifolias frente al deterioro en el ambiente lumínico y el descenso de las temperaturas



hace pensar que, como sugieren otros autores, es improbable que la actividad fotosintética durante el invierno contribuya significativamente a incrementar la asimilación total (Fuchs et al. 1977). Las hojas de *Q. suber* eran las que mostraban la mayor sensibilidad a la temperatura, confirmando la menor tolerancia a las bajas temperaturas ya constatada en otros estudios para esta especie (Faria et al. 1996, 1998). Esto sugiere que la ventaja de mantener las hojas durante más de una estación de crecimiento en las perennifolias derivaría principalmente de su contribución a la asimilación total durante la primavera y verano de su segundo año de vida, más que a lo que puedan aportar durante el periodo de tiempo en que las caducifolias carecen de hojas. En el último capítulo de nuestra Memoria, analizaremos en detalle las cifras finales de asimilación conseguidas por las hojas de nuestras especies a lo largo de toda su vida para tratar de determinar si finalmente el mantenimiento de las hojas durante varios periodos productivos permite compensar las menores cifras de asimilación que en respuesta particularmente el estrés hídrico se ven obligadas a exhibir las hojas más longevas para garantizar su supervivencia.



Conclusiones

- La acusada reducción en las cifras de asimilación acumulada a lo largo de la vida de las hojas obtenidas bajo condiciones de disponibilidad real de luz frente a las obtenidas suponiendo máxima disponibilidad pone de manifiesto el efecto limitante de este recurso para la producción de nuestras especies.
- Al contrario de lo que sucede con la fotosíntesis instantánea, la asimilación integrada a lo largo del día mostraba una respuesta claramente positiva al incremento en la disponibilidad de luz sin llegar a la saturación. En relación a las temperaturas mínimas, sin embargo, aunque la respuesta también resultaba positiva, en todos los casos se detectaba un cierto umbral a partir del cual posteriores incrementos afectaban negativamente al rendimiento diario, como resultado del efecto limitante ejercido por las altas cifras de VPD que se registran en las mismas fechas. La especie caducifolia era la que mostraba una respuesta más intensa a ambos factores, solo superada por las hojas nuevas de alcornoque en el caso de la temperatura.
- En relación al descenso en la disponibilidad de agua edáfica y atmosférica, eran por el contrario las especies perennifolias las que mostraban mayor sensibilidad, la cual parece estar además bien correlacionada con las diferencias en longevidad media y en la edad de las hojas. Estas especies parecen evitar la desecación a través de un uso más conservativo del agua, para garantizar así la supervivencia de sus hojas.
- La distinta sensibilidad a los diferentes factores ambientales y el momento en que se manifiestan como limitantes en relación al desarrollo de la vida de las hojas condicionan en gran medida el rendimiento conseguido en las diversas etapas y el finalmente alcanzado por las distintas especies. La fuerte dependencia de la luz y la temperatura y menor sensibilidad al estrés hídrico hacen que la práctica totalidad de lo producido por las hojas de la especie caducifolia se consiga en primavera y verano. Una mayor sensibilidad a la escasez de agua en las perennifolias, sumado a menores tasas de asimilación instantánea, y la emergencia más tardía en el caso de *Q. suber*, condicionan cifras de asimilación más reducidas durante la estación de crecimiento en ambas especies. Esto confirma la necesidad de prolongar la duración de las hojas varios años para sumar la contribución de distintos periodos, lo que nos lleva a reafirmar el compromiso entre persistencia y productividad.



BIBLIOGRAFÍA

- Ackerly D. 1999.** Self-shading, carbon gain and leaf dynamics: a test of alternative optimality models. *Oecologia* 119, 300–310
- Ackerley DD, Bazzaz FA. 1995.** Leaf dynamics, self-shading and carbon gain in seedlings of a tropical Pioneer tree. *Oecologia* 101, 289-298
- Aerts R. 1995.** The advantages of being evergreen. *Trends in Ecology and Evolution* 10, 402-407
- Arndt SK. 2006.** Integrated research of plant functional traits is important for the understanding of ecosystem processes. *Plant and Soil* 285, 1-3
- Bassow SL, Bazzaz FA. 1998.** How environmental conditions affect canopy leaf-level photosynthesis in four deciduous tree species. *Ecology* 79, 2660-2675
- Beck EH, Fettig S, Knake C, Hartig K, Bhattarai T. 2007.** Specific and unspecific responses of plants to cold and drought stress. *J. Biosci.* 32, 501–510
- Berry J, Björkman O. 1980.** Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology* 31, 491-543
- Caemmerer SV, Farquhar G. 1999.** Processes and resources for growth. P. 634 in *Plants in Action. Adaptation in nature, performance in Cultivation* Atwell, B., P. Kriedemann, and C. Turnbull (eds.). Macmillan Publishers Australia PTY LTD, South Yarra.
- Campbell CL, Atkinson J, Zaragoza-Castells M, Lundmark OK, Atkin B, Hurry V. 2007.** Acclimation of photosynthesis and respiration is asynchronous in response to changes in temperature regardless of plant functional group. *New Phytologist* 143, 4-10
- Chaves MM. 1991.** Effects of water deficits on carbon assimilation. *Journal of Experimental Botany* 42, 1-16
- Chaves MM, Maroco JP, Pereira JS. 2003.** Understanding plant responses to drought-from genes to the whole plant. *Functional Plant Biology* 30, 239-264
- Chen JM, Liu J, Cihlar J, Goulden ML. 1999.** Daily canopy photosynthesis model through temporal and spatial scaling for remote sensing applications. *Ecological Modelling* 124, 99-119
- Cochard H, Coll L, Le Roux X, Améglio T. 2002.** Unraveling the effects of plant hydraulics on stomatal closure during water stress in walnut. *Plant Physiology* 128, 282-290
- Corcuera L, Morales F, Abadía A, Gil-Pelegrin E. 2005.** Seasonal changes in photosynthesis and photoprotection in a *Quercus ilex* subsp. *ballota* woodland located in its upper altitudinal extreme in the Iberian Peninsula. *Tree Physiology* 25, 599–608



- Cunningham SC. 2004.** Stomatal sensitivity to vapour pressure deficit of temperate and tropical evergreen rainforest trees of Australia. *Trees* 18, 399-407
- Damesin C, Rambal S. 1995.** Field study of leaf photosynthetic performance by a Mediterranean deciduous oak tree (*Quercus pubescens*) during a severe summer drought. *New Phytologist* 131, 159-167.
- Damesin C, Rambal S, Joffre R. 1998.** Co-occurrence of trees with differing leaf habit: a functional approach on Mediterranean oaks. *Acta Oecologica* 19,195–204
- De Witt CT. 1965.** Photosynthesis of leaf canopies. Agricultural Research Report No. 663. Wageningen, The Netherlands : Institute for Biological and Chemical Research on Field Crops and Herbs.
- Dewar RC. 1996.** The correlation between plant growth and intercepted radiation: an interpretation in terms of optimal plant nitrogen content. *Annals of Botany* 78, 125-136
- Dewar RC, Medlyn BE, McMurtrie RE. 1998.** A mechanistic analysis of light and carbon use efficiencies. *Plant, Cell Environment* 21, 573-588
- Dreyer E, Le Roux X, Montpied P, Daudet FA, Masson F. 2001.** Temperature response of leaf photosynthetic capacity in seedlings from seven temperate tree species. *Tree Physiology* 21, 223-232
- Eamus D, Myers B, Duff G, Williams D. 1999.** Seasonal changes in photosynthesis of eight savanna tree species. *Tree Physiology* 19, 665-671
- Escudero A, Mediavilla S, Heilmeyer H. 2008.** Leaf longevity and drought: avoidance of the costs and risks of early leaf abscission as inferred from the leaf carbon isotopic composition. *Functional Plant Biology* 35, 705-713
- Falster DS, Reich PB, Ellsworth DS, Wright IJ, Westoby M, Oleksyn J, Lee TD. 2011.** Lifetime return on investment increases with leaf lifespan among 10 Australian woodland species. *New Phytologist* 1-11
- Faria T, García-Plazaola JI, Abadía A, Cerasoli S, Pereira JS, Chaves MM. 1996.** Diurnal changes in photoprotective mechanisms in leaves of cork oak (*Quercus suber*) during summer. *Tree Physiology* 16, 115–123
- Faria T, Silvério D, Breia E, Cabral R, Abadía A, Abadía J, Pereira JS, Chaves MM. 1998.** Differences in the response of carbon assimilation to summer stress (water deficits, high light and temperature) in four Mediterranean tree species. *Physiologia Plantarum* 102, 419–428
- Field C. 1983.** Allocating leaf nitrogen for the maximization of carbon gain: leaf age as a control on the allocation program. *Oecologia* 56, 341–347



- Field C, Mooney A. 1983.** Leaf age and seasonal effects on light, water, and nitrogen use efficiency in a California shrub. *Oecologia* 56, 348-355
- Flexas J, Bota J, Galmés J, Medrano H, Ribas-Carbó M. 2006.** Keeping a positive carbon balance under adverse conditions: responses of photosynthesis and respiration to water stress. *Physiologia Plantarum* 127, 343-352
- Flexas J, Bota J, Loreto F, Cornic G, Sharkey TD. 2004.** Diffusive and metabolic limitations to photosynthesis under drought and salinity in C3 plants. *Plant Biology* 6, 269–279
- Fotelli MN, Radoglou KM, Constantinidou HIA. 2000.** Water stress responses of seedlings of four Mediterranean oak species. *Tree Physiology* 20, 1065–1075
- Fuchs M, Schulze ED, Fuchs MI. 1977.** Spatial distribution of photosynthetic capacity and performance in a mountain spruce forest of northern Germany. *Oecologia* 30, 239–248
- Galmes J, Flexas J, Savé R, Medrano H. 2007a.** Water relations and stomatal characteristics of Mediterranean plants with different growth forms and leaf habits: responses to water stress and recovery. *Plant and Soil* 290, 139-155
- Galmes J, Medrano H, Flexas J. 2007b.** Photosynthetic limitations in response to water stress and recovery in Mediterranean plants with different growth forms. *New Phytologist* 175, 81–93
- Ghannaoum O, Philips GN, Sears AM, Logan AB, Lewis DJ, Conroy PJ, Tissue D. 2010.** Photosynthetic response of two eucalypts to industrial-age changes in atmospheric [CO₂] and temperature. *Plant, Cell Environment* 33, 1671-1681
- Giorgi F. 2006.** Climate change hot-spots. *Geophysical Research Letters* 33, L08707.
- Givnish TJ. 2002.** On the adaptive significance of evergreen vs. deciduous leaves: solving the triple paradox. *Silva Fennica* 36, 703-743
- Givnish TJ, Montgomery RA, Goldstein G. 2004.** Adaptive radiation of photosynthetic physiology in the Hawaiian lobeliads: light regimes, static light responses, and whole-plant compensation points. *American Journal of Botany* 91(2), 228–246
- Gower ST, Reich PB, Son Y. 1993.** Canopy dynamics and aboveground production in five tree species with different leaf longevities. *Tree Physiology* 12, 327-345
- Grace J, Lloyd J, McIntyre J, Miranda A, Meir P, Miranda H, Moncrieff J, Massheder J, Wright I, Gash J. 1995.** Fluxes of carbon dioxide and water vapor over an undisturbed tropical forest in Routh-west Amazonia. *Global Change Biology* 1, 1-12



- Grassi G, Magnani F. 2005.** Stomatal, mesophyll conductance and biochemical limitations to photosynthesis as affected by drought and leaf ontogeny in ash and oak trees. *Plant, Cell Environment* 28, 834–849
- Guehl JM, Aussenac G. 1987.** Photosynthesis decrease and stomatal control of gas exchange in *Abies alba* Mill. in response to vapor pressure difference. *Plant Physiology* 83, 316-322
- Gulías J, Flexas J, Abadía A, Medrano H. 2002.** Photosynthetic responses to water deficit in six Mediterranean sclerophyll species: possible factors explaining the declining distribution of an endemic Balearic species. *Tree Physiology* 22, 687-698
- Hanson PJ, McRoberts RE, Isebrands JG, Dixon, RK. 1987.** An optimal sampling strategy for determining CO₂ exchange rate as a function of photosynthetic photon flux density. *Photosynthetica* 21, 98–101
- Haxeltine A, Prentice IC. 1996.** A general model for the light-use efficiency of primary production. *Functional Ecology* 10, 551–561
- Heberling JM, Fridley JD. 2012.** Biogeographic constraints on the world-wide leaf economics spectrum. *Global Ecology and Biogeography* 21, 1137-1146
- Hikosaka K. 1997.** Modelling optimal temperature acclimation of the photosynthetic apparatus in C₃ plants with respect to nitrogen use. *Annals of Botany* 80, 721-730
- Hirose T, Bazzaz FA. 1998.** Trade off between light and nitrogen-use efficiency in canopy photosynthesis. *Annals of Botany* 82, 195-202
- Keenan T, Sabate S, Gracia C. 2010.** The importance of mesophyll conductance in regulating forest ecosystem productivity during drought periods. *Global Change Biology* 16, 1019-1034
- Kikuzawa K, Lechowicz MJ. 2006.** Towards a synthesis of relationships among leaf longevity, instantaneous photosynthetic rate, lifetime leaf carbon gain and the gross primary production of forests. *American Naturalist* 168, 373-383
- Kikuzawa K. 1991.** A cost-benefit analysis of leaf habit and leaf longevity of trees and their geographical pattern. *American Naturalist* 138, 1250–1263
- Kitajima K, Mulkey SS, Samaniego M, Wright SJ. 2002.** Decline of photosynthetic capacity with leaf age and position in two tropical pioneer tree species. *American Journal of Botany* 89, 1925–1932
- Kitajima K, Mulkey SS, Wright SJ. 2005.** Variation in crown light utilization characteristics among tropical canopy trees. *Annals of Botany* 95, 535–547



- Kositsup B, Montpied P, Kasemsap P, Thaler P, Thierry A, Dreyer E. 2009.** Photosynthetic capacity and temperature responses of photosynthesis of rubber trees (*Hevea brasiliensis* Müll. Arg.) acclimate to changes in ambient temperatures. *Trees* 23, 357-365
- Kozlowski TT, Pallardy SG. 1997.** Physiology of woody plants. Academic Press, San Diego, xiv, 411 pp
- Kull O, Jarvis PG. 1995.** The role of nitrogen in a simple scheme to scale up photosynthesis from leaf to canopy. *Plant, Cell Environment* 18, 1174-1182
- Landsberg J, Sands P. 2011.** Physiological Processes. P. 49-61 in Physiological Ecology of Forest Production: Principles, Processes and Models, Ehleringer, J.R. (ed.). Academic Press Elsevier inc, Utah, USA
- Lee GJ, Vierling E. 2000.** A small heat shock protein cooperates with heat shock protein 70 systems to reactivate a heat-denatured protein. *Plant Physiology* 122, 189-197
- Limousin JM, Longepierre D, Huc R, Rambal S. 2010.** Change in hydraulic traits of Mediterranean *Quercus ilex* subjected to long-term throughfall exclusion. *Tree physiology* 30, 1026-1036
- Limousin JM, Misson L, Lavoit AV, Martin NK, Rambal S. 2013.** Do photosynthetic limitations of evergreen *Quercus ilex* leaves change with long-term increased drought severity? *Plant, Cell Environment* 33, 863-875
- Liu XB, Herbert SJ, Jin JA, Zhang QY, Wang GH. 2004.** Responses of photosynthetic rates and yield/quality of main crops to irrigation and manure application in the black soil area of Northeast China. *Plant and Soil* 261, 55-60
- Marino G, Aqil M, Shipley B. 2010.** The leaf economics spectrum and the prediction of photosynthetic light-response curves. *Functional Ecology* 24, 263-272
- Mediavilla S, Escudero A. 2003a.** Photosynthetic capacity, integrated over the lifetime of a leaf, is predicted to be independent of leaf longevity in some tree species. *New Phytologist* 159, 203-211
- Mediavilla S, Escudero A. 2003b.** Relative growth rate of leaf biomass and leaf nitrogen content in several Mediterranean woody species. *Plant Ecology* 168, 321-332
- Mediavilla S, Escudero A. 2003c.** Stomatal responses to drought at a Mediterranean site: a comparative study of co-occurring woody species differing in leaf longevity. *Tree Physiology* 23, 987-996
- Mediavilla S, Gonzalez-Zurdo P, Garcia-Ciudad A, Escudero A. 2011.** Morphological and chemical leaf composition of Mediterranean evergreen tree species according to leaf age. *Trees-structure and function* 25, 669-677
- Medrano H, Flexas J, Galmés J. 2009.** Variability in water use efficiency at the leaf level among Mediterranean plants with different growth forms. *Plant and Soil* 317, 17-29



- Mitrakos KA. 1980.** A theory for Mediterranean plant life. *Acta Oecologica* 1, 245-252
- Moreno-Gutierrez C, Dawson TE, Nicolás E, Querejeta JI. 2012.** Isotopes reveal contrasting water use strategies among coexisting plant species in a Mediterranean ecosystem. *New Phytologist* 196, 489-496
- Mott KA, Peak D. 2013.** Testing a vapour-phase model of stomatal responses to humidity. *Plant Cell Environment* 36, 936-944
- Myers BA, Duff GA, Eamus D, Fordyce IR, O'Grady A, Williams RJ. 1997.** Seasonal variation in water relations of trees of differing leaf phenology in a wet-dry tropical savanna near Darwin, northern Australia. *Australian Journal of Botany* 45, 225-240
- Nardini A, Lo Gullo MA, Salleo S. 1999.** Competitive strategies for water availability in two Mediterranean Quercus species. *Plant Cell Environmental* 22, 109 -116
- Nardini A, Tyree MT, Salleo S. 2001.** Xylem cavitation in the leaf of *Prunus laurocerasus* and its impact on leaf hydraulics. *Plant Physiology* 125, 1700-17009
- Niinemets U, Cescatti A, Rodeghiero M, Tosens T. 2005.** Leaf internal diffusion conductance limits photosynthesis more strongly in older leaves of Mediterranean evergreen broad-leaved species. *Plant, Cell Environment* 28,1552-1566
- Niinemets U, Cescatti A, Rodeghiero M, Tosens T. 2006.** Complex adjustments of photosynthetic potentials and internal diffusion conductance to current and previous light availabilities and leaf age in Mediterranean evergreen species *Quercus ilex*. *Plant, Cell Environment* 29, 1159-1176
- Oquist G. 1983.** Effects of low temperature on photosynthesis. *Plant, Cell Environment* 6, 281-300
- Ow LF, Whitehead D, Walcroft AS, Turnbull MH. 2010.** Seasonal variation in foliar carbon exchange in *Pinus radiata* and *Populus deltoides*: respiration acclimates fully to changes in temperature but photosynthesis does not. *Global Change Biology* 16, 288-302
- Peñuelas J, Terradas J, LLoret F. 2011.** Solving the conundrum of plant species coexistence: water in space and time matters most. *New Phytologist* 189, 5-8
- Pury DGG, Farquhar GD. 1999.** A commentary on the use of a sun/shade model to scale from the leaf to a canopy. *Agricultural and Forest Meteorology* 95, 257-260
- Quero JL, Sterck FJ, Martínez-Vilalta, Villar R. 2011.** Water-use strategies of six co-existing Mediterranean Woody species during a summer drought. *Oecologia* 166, 45-57
- Rambal S. 2001.** Hierarchy and productivity of Mediterranean-type ecosystems. In Terrestrial Global Productivity (eds Roy J, Saugier B & Mooney HA), pp 315-344. Academic Press, San Diego CA, USA



- Reich PB, Falster DS, Ellsworth DS, Wright IJ, Westoby M, Oleksyn J, Lee TD. 2009.** Controls on declining carbon balance with leaf age among 10 woody species in Australian woodland: do leaves have zero daily net carbon balances when they die?. *New Phytologist* 183, 153-66
- Reich PB, Kloeppel BD, Ellsworth DS, Walters MB. 1995.** Different photosynthesis-nitrogen relations in deciduous hardwoods and evergreen coniferous tree species. *Oecologia* 104, 24-30
- Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS. 1991b.** Leaf age and season influence the relationships between leaf nitrogen, leaf mass per area and photosynthesis in maple and oak trees. *Plant Cell Environ* 14, 251-259
- Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS. 1992.** Leaf life-span in relation to leaf, plant and stand processes in diverse ecosystems. *Ecological Monograph* 62, 365-392
- Rosati A, Dejong TM. 2003.** Estimating photosynthetic radiation use efficiency using incident light and photosynthesis of individual leaves. *Annals of Botany* 91, 869-873
- Rosati A, Metcalf SG, Lampinen BD. 2004.** A simple method to estimate photosynthetic radiation use efficiency of canopies. *Annals of Botany* 93, 567-574
- Roupsard O, Gross P, Dreyer E. 1996.** Limitation of photosynthetic activity by CO₂ availability in the chloroplasts of oak leaves from different species during drought. *Annals of Forest Science* 53, 243-254.
- Ruimy A, Jarvis PG, Baldocchi DD, Saugier B. 1995.** CO₂ fluxes over plant canopies and solar radiation: a review. *Advances in Ecological Research* 26, 1-68
- Schaberg PG, Wilkinson RC, Shane JB, Donnelly JR, Cali PF. 1995.** Winter photosynthesis of red spruce from three Vermont seed sources. *Tree Physiology* 15, 345-350
- Sinclair TR, Muchow RC. 1999.** Radiation use efficiency. *Advances in Agronomy* 65: 215-265.
- Sokal RR, Rohlf FJ. 1979.** Biometria. Blume, H. Madrid, 832 pp
- Takashima T, Hikosaka K, Hirose T. 2004.** Photosynthesis or persistence: nitrogen allocation in leaves of evergreen and deciduous *Quercus* species. *Plant, Cell and Environment* 27, 1047-1054
- Tenhunen JD, Lange OL, Harley PC, Beyschalg W, Meyer S. 1985.** Limitations due to water-stress on leaf net photosynthesis of *Quercus coccifera* in the Portuguese evergreen scrub. *Oecologia* 67, 23-30
- Tourneux C, Peltier G. 1995.** Effects of water deficit on photosynthetic oxygen exchange measured using ¹⁸O₂ and mass spectrometry in *Solanum tuberosum* L. leaf discs. *Planta* 195, 570-577
- Valentini R, Scarascia GE, Ehleringer JR. 1992.** Hydrogen and carbon isotope ratios of selected species of a Mediterranean macchia ecosystem. *Functional Ecology* 6, 627-631



- Vesk PA, Westoby M. 2003.** Drought damage and recovery a conceptual model. *New Phytologist* 160, 1-19
- Villar-Salvador P, Castro-Díez P, Pérez-Rontomé C, Montserrat- Martí G. 1997.** Stem xylem features in three *Quercus* (Fagaceae) species along a climatic gradient in NE Spain. *Trees* 12, 90–96
- Wang J, Ives NE, Lechowicz MJ. 1992.** The relation of foliar phenology to xylem embolism in trees. *Functional Ecology* 6, 469-475
- Warren CR, Dreyer E. 2006.** Temperature response of photosynthesis and internal conductance to CO₂ : results from two independent approaches. *Journal of Experimental Botany* 57, 3057-3067
- Weger HG, Silim SN, Guy RD. 1993.** Photosynthetic acclimation to low temperature by western red cedar seedlings. *Plant, Cell Environment* 16, 711-717
- West AG, Dawson TE, Aston TL, Bond WJ, Midgley GF, February EC. 2012.** Diverse functional responses to drought in a Mediterranean-type shrubland in South Africa. *New Phytologist* 195, 396-407
- Westoby M, Warton D, Reich PB. 2000.** The time value of leaf area. *American Naturalist* 155, 649-656
- Wright IJ, Sutton-Grier A. 2012.** Does the leaf economic spectrum hold within local species pools across varying environmental conditions?. *Functional Ecology* 26, 1390-1398
- Wright IJ, Westoby M, Reich PB. 2002.** Convergence towards higher leaf mass per area in dry and nutrient-poor habitats has different consequences for leaf life span. *Journal of Ecology* 90, 534-543
- Wright IJ, Leishman MR, Read C, Westoby M .2006.** Gradients of light availability and leaf traits with leaf age and canopy position in 28 Australian shrubs and trees. *Functional Plant Biology* 33, 407–419
- YE Z-P 2007.** A new model for relationship between irradiance and the rate of photosynthesis in *Oryza sativa*. *Photosynthetica* 45, 637-640



Capítulo 4. Efecto de la longevidad foliar sobre la integral fotosintética a lo largo
de la vida de las hojas



Resumen

Determinar el rendimiento fotosintético de cada estrategia foliar implica conocer, no solo los rasgos asociados a su longevidad y tasas fotosintéticas instantáneas, sino además, en qué medida estos rasgos condicionan las respuestas a los factores ambientales y la variación de todos estos aspectos a lo largo de la vida de las hojas. Dado el enorme esfuerzo experimental que supone, existen pocos estudios que hayan cuantificado los ingresos de carbono en la vida completa de una hoja y menos aún en aquellas de larga duración. Es frecuente además que estos estudios basen sus conclusiones en mediciones llevadas a cabo en la época más favorable del año para los intercambios gaseosos. Se requiere, por tanto, completar la información sobre la producción fotosintética durante la vida completa de las hojas, que nos permita constatar si las especies de hojas más longevas consiguen una asimilación total similar o superior a la de las especies deciduas. Con ese fin, en el presente estudio, en tres especies coexistentes de *Quercus* cuantificamos la producción fotosintética acumulada a lo largo de la vida de las hojas para comprobar cómo afectan las distintas longevidades foliares a la productividad total y, a través de ella, a los equilibrios competitivos entre estas especies.

Los resultados de las comparaciones entre especies diferían notablemente dependiendo de si la asimilación se expresaba por unidad de área o por unidad de masa foliar. La producción total obtenida asumiendo máximas tasas fotosintéticas a lo largo de toda la vida de las hojas resultaba superior en aquellas especies con mayor longevidad foliar, sugiriendo que una mayor duración compensaría el efecto negativo de una mayor longevidad sobre la asimilación instantánea. Los resultados variaban, sin embargo, para la producción total obtenida a partir de las cifras de asimilación realmente exhibidas por las hojas en las distintas fases de su vida. La asimilación total acumulada arrojaba resultados diferentes en las comparaciones entre especies dependiendo del escenario lumínico simulado. *Q. suber* mostró los valores más bajos de producción en condiciones de mayor disponibilidad lumínica, debido, probablemente, a su especial fenología, caracterizada por una emergencia foliar más tardía y una mayor proporción de la vida de sus hojas transcurrida en periodos desfavorables para la fotosíntesis. Sin embargo, en situación de luz real, aunque todas las especies experimentan un importante



descenso en el balance de C respecto al obtenido con luz total, este descenso es menos acusado en el alcornoque, debido a una mayor eficacia en la captación de luz por parte de su copa. De este modo, las diferencias entre especies perdían su significación, en luz real, cuando se comparaba la asimilación expresada por unidad de masa. El análisis de la contribución al balance final de carbono conseguido por cada tipo de hoja en cada estación del año sugiere que es el incremento en la duración de las hojas en las especies perennifolias y no su mantenimiento en periodos desfavorables lo que confiere una ventaja o compensación en el balance final de C en estas especies.

Palabras clave. Asimilación máxima, producción total, disponibilidad lumínica, longevidad foliar, *Quercus*.



INTRODUCCIÓN

El estudio de las implicaciones de las diferencias en longevidad foliar sobre el rendimiento fotosintético y, por tanto, capacidad competitiva de las distintas especies ha centrado una parte muy importante de la investigación en ecofisiología (Kikuzawa 1991, Ackerly 1999, Westoby et al. 2000, Takashima et al. 2004). La longevidad foliar varía a través de un amplio rango, no sólo entre distintas especies en diferentes ambientes, sino incluso a nivel de un mismo ambiente (Aerts 1995). A nivel competitivo, la longevidad juega un papel primordial, porque representa el periodo de tiempo disponible para que la hoja ingrese a través de la fotosíntesis lo invertido en ella. Pero, además, puesto que una mayor duración impone a las hojas un refuerzo estructural orientado a garantizar su supervivencia, los cambios en longevidad se acompañan siempre de cambios en otra serie de características que determinan el rendimiento fotosintético durante ese tiempo disponible para que la hoja reporte lo invertido en ella (Warren & Adams 2000, Mediavilla et al. 2001, Takashima et al. 2004). Así, especies con menor longevidad foliar se acompañan de bajo peso por unidad de superficie (LMA), mayores concentraciones de nutrientes, mayor contenido de agua, menor concentración de fibra y un metabolismo más rápido que conduce a mayores tasas de fotosíntesis y crecimiento (Wright et al. 2004b, Donovan et al. 2011, Heberling & Fridley 2012). Descifrar este patrón de correlaciones entre rasgos asociados a la distinta longevidad foliar (“leaf economics spectrum”) constituye uno de los objetivos prioritarios de la ecología vegetal en las últimas décadas (Wright & Westoby 2002, Wright et al. 2002, 2004, Donovan et al. 2011, Heberling & Fridley 2012).

Aunque se han esbozado diferentes hipótesis alternativas (Monk 1966, Aerts & Van der Peijl 1993, Givnish 2002), la mayoría de los autores que han abordado los compromisos entre persistencia y productividad consideran como explicación más probable para una larga longevidad foliar las ventajas derivadas del alargamiento de la vida productiva de la hoja, que lógicamente permitiría incrementar la cantidad total de carbono asimilada y ayudaría a compensar los costes de producción (Chabot & Hicks 1982, Gower et al. 1993, Cordell et al.



2001, Selaya & Anten 2010). En consecuencia, alargar la longevidad foliar contribuiría a incrementar la eficiencia en el empleo de los recursos invertidos en la biomasa foliar. Esto sería especialmente importante en lugares limitados en recursos y explicaría la abundancia de especies de larga longevidad foliar en estos lugares. Por el contrario, allí donde los recursos no fueran limitantes, la eficiencia carecería de importancia (Givnish, 2002) y sería preferible incrementar la producción a corto plazo, lo que favorecería la estrategia de acortar la vida de las hojas, porque las hojas de corta vida tienen mayor velocidad de asimilación de carbono.

Los compromisos entre la duración de las hojas y la asimilación instantánea han sido objeto de numerosos estudios (Reich et al. 1997, Wright et al. 2004, Falster et al. 2011). No obstante, lo cierto es que en la mayoría de los casos en que se ha tratado esta cuestión se ha resuelto simplemente midiendo la fotosíntesis máxima obtenida por hojas jóvenes durante la época más favorable y comparándola directamente con la longevidad foliar. Son estas relaciones publicadas la principal evidencia experimental que apoya la hipótesis de que un incremento de la duración de las hojas se traduce en una mayor asimilación de carbono al final de la vida de la hoja (Gower et al. 1993, Reich et al. 1995, Mediavilla & Escudero 2003a, Kikuzawa & Lechowicz 2006). Sin embargo, evidentemente, este procedimiento no es adecuado porque los intercambios gaseosos varían en intensidad a lo largo de la vida de la hoja, en función entre otras cosas de los cambios en las condiciones ambientales, y esta variación afecta a su balance final de carbono.

Comprender las implicaciones de la longevidad sobre la productividad total implica, por tanto, considerar no sólo los distintos rasgos asociados a la distinta longevidad y sus variaciones con el tiempo, sino además sus implicaciones sobre la fotosíntesis instantánea y sobre la capacidad de respuesta frente a los factores ambientales. Teniendo en cuenta la gran cantidad de variables a considerar y el ingente trabajo de campo que se requiere, es comprensible que sean pocos los estudios que hayan tratado de tasar cuantitativamente los ingresos de carbono en la vida completa de una hoja (Kikuzawa 1991, Ackerly 1999, Kikuzawa & Lechowicz 2006), y menos aún en hojas de larga duración (Westoby et al. 2000, Kikuzawa & Lechowicz 2006). Se



precisa, por tanto, completar la información considerando la producción fotosintética durante la vida completa de las hojas, que permita constatar si las especies de hojas más longevas consiguen finalmente una asimilación total similar o superior a la de las especies deciduas. Queda, por lo tanto, una puerta abierta para futuros avances en el estudio del balance de C en relación con las diferencias en longevidad foliar (Falster et al. 2011).

Nuestro objetivo es cuantificar la producción fotosintética acumulada a lo largo de la vida de las hojas de tres especies del género *Quercus* que, coexistiendo en un ambiente de clima mediterráneo, presentan hábitos foliares claramente contrastados. Pretendemos comprobar los efectos de la distinta longevidad foliar sobre la productividad y analizar además la evolución temporal en los rasgos de las hojas y su producción fotosintética para caracterizar el comportamiento de las distintas especies frente a los cambios en las condiciones ambientales y el modo en que el envejecimiento de las hojas repercute en su rendimiento. Lógicamente, no todas las especies responden por igual a los cambios ambientales en el transcurso de las estaciones, como tampoco cabe esperar que sean las mismas las respuestas de las hojas en distintas etapas de su vida, lo que inevitablemente se debe traducir en diferencias en productividad. Para ello, a lo largo de tres años efectuamos mediciones de intercambios gaseosos en todas las cohortes foliares presentes en el árbol que, empleadas en la elaboración de modelos, nos permitieron reconstruir la productividad total de las hojas de cada una de las especies de estudio. Los modelos, por tanto, incorporan información obtenida en campo, relativa a cada una de las estaciones en que sobreviven las hojas de estas especies, a diferencia del resto de investigaciones anteriores (Kikuzawa & Lechowicz 2006), limitadas a extrapolar la tasa de asimilación instantánea obtenida solo durante el periodo favorable.

Es evidente que estudios de este tipo, destinados a comprender la relación entre productividad y persistencia, resultan imprescindibles para descifrar las relaciones de competencia entre las diversas especies y explicar los patrones de distribución de los distintos hábitos foliares. Pero, además, es innegable su aportación a los avances en investigación en materia de cambio global en los ambientes mediterráneos. La fotosíntesis de la vegetación terrestre constituye la



mayor parte de la absorción de carbono a nivel global. Modelar este flujo de C es cada vez más importante para entender y determinar investigaciones en el campo del cambio climático (Dewar et al. 2009). La ganancia de C por parte de la vegetación está determinada por sus características estructurales y fisiológicas, así como por la vulnerabilidad de estas ante el ambiente. Aunque no existen muchos estudios en especies arbóreas mediterráneas, especialmente en perennifolias, el cambio climático ha promovido un mayor interés en la capacidad de aclimatación de las especies vegetales. Por lo tanto, la comprensión de la plasticidad fotosintética de las plantas tanto a la luz, como a precipitación y temperatura (Niinemets & Valladares 2004), es crucial para predecir cambios futuros en el balance del carbono en los ecosistemas (Vaz et al. 2011).

Suponemos, como hipótesis de partida, que todas las especies de estudio deben tener un balance final de ganancia de carbono muy similar. Obviamente, esta suposición se basa en la idea de que diferentes estrategias foliares pueden determinar diferencias en productividad en especies que habitan en diferentes ambientes, pero deben resultar en equivalentes eficiencias biológicas (en sentido darwiniano) si han de coexistir. En caso contrario, la selección natural habría sustituido las estrategias inferiores con las que produzcan un mayor “fitness” (Falster et al. 2011). En nuestro caso, las especies estudiadas cohabitan bajo idénticas condiciones, lo que hace suponer que, si alguna de las estrategias adaptativas resultara más eficaz que el resto, aportando una mayor asimilación final, la competencia interespecífica favorecería la supremacía de la especie con mayor rendimiento sobre las demás, llegando a eliminar al resto de hábitos foliares menos eficientes. Sin embargo, este hecho no se produce, y los distintos comportamientos foliares coexisten en los mismos espacios, lo que nos hace considerar que la eficacia foliar pueda ser equiparable.



MATERIAL Y MÉTODOS

Especies y zonas de estudio

Las mismas tres especies quercíneas del capítulo previo fueron de nuevo seleccionadas para el trabajo experimental en esta ocasión. Como ya se ha comentado, entre las tres comprenden un rango de longevidad foliar lo suficientemente amplio como para ajustarse a nuestro objetivo, desde la caducifolia *Q. faginea*, pasando por *Q. suber* con una duración foliar media de entorno a un año, hasta *Q. ilex* con una longevidad foliar algo superior a los dos años. Todas ellas fueron seleccionadas coexistiendo en los dos enclaves ya mencionados, Valdelosa y Garcirrey, parcelas ubicadas en el centro oeste de la Península Ibérica en la provincia de Salamanca (descripción detallada de las parcelas en la sección de “Especies y zonas de estudio”, páginas 12-15). Todos los ejemplares seleccionados para el estudio eran individuos adultos totalmente expuestos al sol.

Medición de intercambios gaseosos

Como explicamos en el capítulo anterior, se llevaron a cabo mediciones de asimilación de carbono en las hojas de las tres especies, diferenciando las distintas clases de edad según el caso. Para disponer de una gran variabilidad en cuanto a condiciones ambientales, las mediciones fueron efectuadas a lo largo de todo el día y en diversos días seleccionados a lo largo de todo el año, durante 2008, 2009 y 2010. Estas mediciones se realizaron a través de la técnica de análisis de gases por infrarrojos (IRGA), con un equipo portátil CIRAS (descripción del sistema detallada en el apartado de material y métodos del capítulo 3), el cual ofrece la posibilidad de controlar las principales variables microambientales (luz, temperatura, y humedad) y efectuar mediciones de intercambios gaseosos bajo las condiciones deseadas. Junto a las tasas de asimilación en respuesta a los cambios programados en las condiciones ambientales, el equipo fue empleado además para registrar las tasas de respiración en oscuridad de los diversos tipos de hoja. Todos estos datos, finalmente, fueron utilizados para la



elaboración de los distintos modelos fotosintéticos. Las hojas empleadas en las mediciones, debidamente identificadas, eran trasladadas al laboratorio para su posterior procesamiento.

Procesamiento de las muestras en laboratorio

El procesamiento de las hojas empleadas en las mediciones de intercambios gaseosos, como se explicó en el capítulo anterior, consistió en determinar el área de cada una de las hojas, así como la superficie de la fracción foliar realmente incluida en cada medida en la cámara del equipo IRGA, por medio de un analizador de imagen Delta-T Mod. DIAS II (Delta-T Devices, Burwell, Cambridge, U.K.), y el peso en una balanza analítica Sauter AR70 (tras ser desecadas en una estufa de aire forzado a 65°C hasta peso constante), para obtener finalmente el peso por unidad de área foliar (LMA), como cociente entre ambos, peso seco y superficie de cada hoja. Una vez procesadas las hojas, las tasas de asimilación pudieron ser expresadas tanto en relación al área ($A_{\text{área}}$, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), como al peso seco foliar (A_{masa} , $\text{mmol g}^{-1} \text{s}^{-1}$). Estimados estos distintos parámetros, todas las muestras eran molidas y determinada su concentración de nitrógeno por el método Dumas mediante un autoanalizador CE Instruments NA-2100 (ThermoQuest, Milán, Italia), la cual fue también finalmente expresada tanto por unidad de masa (N_{masa} , mg g^{-1}) como por unidad de área foliar ($N_{\text{área}}$, g m^{-2}), obtenidos estos últimos datos como producto entre N_{masa} y su correspondiente LMA.

Análisis de los datos y elaboración de los modelos

Una vez obtenidos todos los datos, *procedimos a elaborar modelos destinados a predecir la asimilación de las hojas de nuestras especies*, en función de sus respuestas a los cambios ambientales, así como en función de los efectos que los diversos rasgos foliares medidos y sus cambios con la edad pudiesen condicionar en su rendimiento fotosintético. La información sobre las distintas variables ambientales se extrajeron de sensores con dataloggers, como se explicó anteriormente en la presente memoria (página 123).



Para modelar las repuestas fotosintéticas a las variables climáticas, recurrimos a los datos de las curvas de respuesta de la fotosíntesis a cambios programados en radiación, temperatura y VPD obtenidas en las mediciones llevadas a cabo con el CIRAS. La información fue procesada como se describió en el capítulo anterior para finalmente determinar el efecto de las distintas variables independientes sobre la tasa fotosintética. Entre estas, finalmente fueron incluidas la radiación fotosintéticamente activa, temperatura, déficit de presión de vapor, contenido de humedad del suelo, temperatura mínima y máximo VPD de cada día, así como rasgos tales como LMA, contenido foliar de N y edad de las hojas.

De cada modelo obteníamos los datos de asimilación (tanto por unidad de área, como por unidad de masa foliar) predicha para cada tipo de hoja a intervalos de 10 minutos, a partir de los cuales calculamos la asimilación integrada diaria. Combinando estos datos con los datos demográficos (curvas de supervivencia y longevidad foliar) descritos en el Capítulo 1, nuestro siguiente paso era determinar la asimilación acumulada a lo largo de la vida de las hojas de nuestras tres especies en cada año y parcela de estudio. Para ello, recurrimos a tres estimaciones distintas. La producción total acumulada se obtuvo en primer lugar simplemente como sumatorio de la producción correspondiente al total de días a los que se extiende la duración promedio para las hojas de cada especie, en cada parcela y año de estudio. En la segunda estimación incorporamos la información de las curvas de supervivencia obtenidas para cada especie y parcela, promedio de los datos de los diversos años de estudio. En cada curva identificamos los intervalos en la vida de las hojas delimitados por picos de mortalidad significativos, con descensos notables en el número de hojas supervivientes. La asimilación para cada intervalo se obtuvo multiplicando la asimilación acumulada que correspondería a ese periodo de tiempo por el porcentaje de hojas supervivientes y que realmente producen en él. El resultado de la asimilación total acumulada en este caso fue la suma de la producción de las hojas supervivientes en cada uno de los intervalos. Ambos métodos arrojan cifras muy similares ya que, aunque en el segundo procedimiento consideramos la asimilación hasta el final de la vida de las hojas, el descenso en la producción por la mortalidad foliar registrada en cada tramo compensa la menor asimilación acumulada que se obtendría al considerar



únicamente la longevidad foliar promedio. Como *tercera estima* repetimos los cálculos efectuados según el procedimiento anterior, pero analizando el número de hojas supervivientes en cada uno de los días de estudio y obteniendo finalmente dos valores de asimilación total, el resultante de sumar el valor día a día hasta la fecha en la que sobreviven el 50% de hojas por un lado y el 75% por otro, considerando de esta manera la longevidad media y máxima en cada población foliar. Para simplificar la presentación de los resultados, y teniendo en cuenta la similitud en los valores obtenidos por los tres métodos, únicamente efectuaremos las distintas comparaciones entre especies a nivel de los datos de asimilación obtenida a través del primer método. La significación de las diferencias entre los valores medios estimados para las distintas especies y clases de edad de las hojas se comprobó mediante ANOVA de una vía seguida del test PLSD de Fisher, empleando para ello el programa estadístico SPSS.

RESULTADOS

Asimilación de C acumulada a lo largo de la vida de las hojas bajo condiciones de horizontalidad respecto a la incidencia de luz

Como primer paso para comparar las especies de estudio, recurrimos al cálculo de la asimilación conseguida por las hojas de cada una de ellas suponiendo que a lo largo de toda su vida mantuviesen los valores máximos de asimilación instantánea reportados por el modelo predictivo. Para ello, una vez identificado en cada especie, parcela y año de estudio, este valor máximo fue multiplicado por el periodo de tiempo a lo largo del cual se extiende la vida de las hojas en cada caso. Los datos se dividieron finalmente por dos para tener en cuenta la reducción en la asimilación debido a las horas de oscuridad durante las cuales no se registra producción. Los resultados, tanto expresados por unidad de área como de masa foliar, se reflejan en la Tabla 1.

Tabla 1. Valores de la **asimilación acumulada potencial**, expresados por unidad de área foliar (*A*/área, mol m⁻²) y masa foliar (*A*/masa, mmol g⁻¹), estimados en promedio para cada especie (ES entre paréntesis, n = 6) sobre el conjunto de parcelas y años de estudio, para cada especie en cada parcela (n = 3) y para cada especie en cada uno de los años de estudio (n = 2). En todos los casos, letras distintas en la misma columna reflejan diferencias significativas entre especies para P < 0.05.

Especies	<i>Valores medios por especie</i>		<i>Valores medios por especie en cada parcela</i>				<i>Valores medios por especie en cada año de muestreo</i>					
	Total (n = 6)		Valdelosa	Garcirrey	Valdelosa	Garcirrey	2008	2009	2010	2008	2009	2010
	<i>A</i> /área	<i>A</i> /masa	<i>A</i> /área	<i>A</i> /área	<i>A</i> /masa	<i>A</i> /masa	<i>A</i> /área	<i>A</i> /área	<i>A</i> /área	<i>A</i> /masa	<i>A</i> /masa	<i>A</i> /masa
<i>Q. faginea</i>	230 (21.1) c	2600 (414) a	197 (25.1) c	263 (22.5) b	2163 (492) a	3037 (651) a	187 (32.5) b	269 (27.0) b	234 (40.0) b	1799 (279) a	3704 (573) a	2297 (468) a
<i>Q. suber</i>	307 (10.9) b	2731 (179) a	290 (8.74) b	324 (15.3) b	2584 (345) a	2878 (139) a	312 (28.5) b	300 (7.00) b	308 (20.5) b	3522 (223) a	3200 (72.5) a	2571 (291) a
<i>Q. ilex</i>	587 (15.9) a	2872 (81.7) a	566 (12.9) a	608 (25.7) a	2765 (109) a	2979 (101) a	586 (36.0) a	575 (17.0) a	601 (43.5) a	2797 (172) a	2894 (85.5) a	2925 (234) a



No se detectaban diferencias intraespecíficas a nivel de los distintos años o parcelas, pero sí se obtenían claras diferencias entre especies. Aunque la máxima asimilación instantánea tiende a disminuir con el aumento de la duración de las hojas, esta disminución se ve compensada por el mayor tiempo de actividad, por lo que la producción total refleja las diferencias en longevidad foliar, con *Q. ilex* alcanzando los valores más altos, seguida por *Q. suber* y la especie caducifolia con una asimilación potencial acumulada más baja (Tabla 1). Las diferencias interespecíficas alcanzaban la significación en relación a A/área. Sin embargo, cuando la asimilación se expresaba por unidad de masa, los valores eran mucho más próximos, no obteniéndose diferencias significativas entre especies (Tabla 1).

El siguiente paso fue analizar los valores de asimilación que, según el modelo, alcanzarían las hojas teniendo en cuenta ahora el deterioro temporal en su capacidad fotosintética y las condiciones reales registradas en el campo, pero asumiendo que la disposición de las hojas permitiría la máxima captación de la luz disponible en cada momento (Tabla 2). Tampoco en este caso se detectaban diferencias para cada especie entre años o parcelas y se repetían de nuevo las diferencias entre especies para A/área, que se mantenían independientemente de la parcela y año considerados. En todos los casos, *Q. ilex* alcanzaba los valores de asimilación total significativamente más elevados, reduciéndose en promedio la cifra registrada por *Q. faginea* y *Q. suber* a tan sólo un 51% y 48% respectivamente de los de la encina, cuando la asimilación se expresaba por unidad de área foliar. Quejigo y alcornoque mostraban siempre valores próximos sin diferencias significativas entre ellos, aunque era el quejigo quien tendía a alcanzar cifras algo superiores (Tabla 2). Cuando la asimilación era expresada por unidad de masa foliar, los resultados también diferían apreciablemente. La especie caducifolia era ahora la que mostraba las cifras más elevadas. Las diferencias se reducían considerablemente entre la encina y el quejigo, no alcanzando la significación entre ellas, pero si, ambas, con respecto a la otra especie perennifolia. *Q. ilex* llegaba a alcanzar en promedio hasta un 91% de los valores registrados por *Q. faginea*, mientras que esta cifra se reduce a un 66% en el caso de *Q. suber*. Estos resultados revelan diferencias en la producción total de nuestras tres especies que no parece relacionarse estrictamente con la duración media de sus hojas.

Tabla 2. Valores de la **asimilación acumulada real predicha por el modelo**, expresados por unidad de área (A/área, mol m⁻²) y masa foliar (A/masa, mmol g⁻¹), estimados en promedio para cada especie (ES entre paréntesis, n = 6) sobre el conjunto de parcelas y años de estudio, para cada especie en cada una de las parcela (n = 3) y para cada especie en cada uno de los años de estudio (n = 2). En todos los casos, letras distintas en la misma columna reflejan diferencias significativas entre especies para P<0.05.

Especies	<i>Valores medios por especie</i>		<i>Valores medios por especie en cada parcela</i>				<i>Valores medios por especie en cada año de muestreo</i>					
	Total (n = 6)		Valdelosa	Garcirrey	Valdelosa	Garcirrey	2008	2009	2010	2008	2009	2010
	A/área	A/masa	A/área	A/área	A/masa	A/masa	A/área	A/área	A/área	A/masa	A/masa	A/masa
<i>Q. faginea</i>	69 (3.69) b	620 (35.9) a	63(4.17) b	75 (3.84) b	561 (40.8) a	678 (36.8) a	64 (5.50) b	77 (5.50) b	66 (7.00) b	566 (77.7) a	695 (52.5) a	598 (68.0) a
<i>Q. suber</i>	65 (2.57) b	411 (15.9) b	60 (2.02) b	70 (1.52) b	379 (12.7) b	442 (10.5) b	65 (4.50) b	68 (5.00) b	62 (6.00) b	413 (23.5) a	429 (34.0) b	391 (37.0) a
<i>Q. ilex</i>	132 (4.61) a	562 (19.4) a	124 (4.72) a	139 (5.29) a	530 (19.8) a	595 (21.0) a	127 (4.50) a	141 (8.00) a	127 (10.0) a	542 (20.5) a	601 (33.0) ab	545 (43.5) a



Al comparar la asimilación acumulada predicha bajo condiciones reales, asumiendo la máxima iluminación potencial (Tabla 2), con la que obtendrían las hojas de nuestras especies manteniendo tasas máximas a lo largo de toda su vida (Tabla 1), los porcentajes diferenciales alcanzaban cifras elevadas, como cabría esperar. Las diferencias entre ambas estimas tendían a resultar ligeramente más elevadas para la asimilación expresada por unidad de masa que de área y, en ambos casos, siempre un poco más reducidas en la especie caducifolia que en las perennifolias, entre las que *Q. suber* mostraba valores reales algo más alejados de los potenciales que *Q. ilex*. Los mismos resultados se repetían independientemente de la parcela y año de estudio. Esto significa que las hojas de la especie caducifolia mantienen a lo largo de su vida cifras de asimilación más próximas a su máxima capacidad fotosintética, lo cual, resulta lógico teniendo en cuenta que no tienen que atravesar los periodos desfavorables del invierno y que, debido a su menor longevidad, no experimentan un deterioro en su capacidad fotosintética tan acusado como el de las hojas de las perennifolias.

Para precisar las implicaciones de mantener las hojas durante diferentes periodos y años procedimos a desglosar los datos comparando la producción alcanzada por cada especie en las distintas estaciones. Puesto que, como ya hemos comentado, no se apreciaban diferencias significativas entre años o parcelas, empleamos en este caso los valores medios obtenidos para el conjunto de datos de cada especie. En cada caso estimamos, de la asimilación acumulada, la proporción registradas en cada estación, sumando los valores obtenidos en cada una de las primaveras, veranos, otoños e inviernos por los que pasa la vida de una hoja en función de su longevidad promedio (Tabla 3).

Las tres especies consiguen sus mayores cifras de producción durante la primavera y particularmente durante el periodo estival. Sin embargo, se aprecian diferencias notables, teniendo en cuenta el número de periodos estivales y primaverales a los que corresponden las cifras en cada caso. *Q. ilex* alcanza en primavera valores absolutos de asimilación por unidad de área superiores a los de los otros dos *Quercus*, aunque no así a nivel de producción por unidad de masa foliar (Tabla 3). En esta especie, debido a su longevidad media, la mayor



proporción de sus hojas sobreviven durante dos años y un cierto porcentaje incluso más de tres años, lo que significa que sus cifras de producción para el periodo de primavera resultan de la suma de la producción de dos años y al menos parte de la primavera de un tercero (Tabla 3). Las hojas de quejigo, sin embargo, atraviesan exclusivamente una estación primaveral (Tabla 3), en la que emergen y se desarrollan rápidamente para aprovechar el mayor tiempo posible las condiciones favorables. A pesar de eso, no existen apenas diferencias en la contribución de la asimilación obtenida en primavera respecto a la total entre las dos especies, principalmente en relación a $A/\text{área}$. Incluso a nivel de los valores absolutos, en un solo periodo primaveral, (43 días de promedio) el quejigo consigue una asimilación por unidad de masa superior a los dos *Quercus* perennifolios, lo que refleja cifras de asimilación instantánea claramente inferiores en estas perennifolias, que únicamente consigue incrementar su asimilación total prolongando el periodo productivo de sus hojas a lo largo de varios años. *Q. suber* también prolonga la duración de sus hojas hasta un segundo periodo primaveral (Tabla 3). Sin embargo, en este caso, son muy pocos los días que las hojas viejas sobreviven durante una segunda primavera, debido a que gran parte de ellas se desprenden con la emergencia de la nueva cohorte. Por tanto, debe ser poco significativa la contribución de las hojas viejas a las cifras de asimilación registradas en este periodo. Aún así, cabría esperar que permitiese al alcornoque cifras de asimilación por unidad de área superiores a las de la especie caducifolia. Sin embargo, ambas especies mantienen en realidad valores similares, lo que significa que las hojas de *Q. suber* alcanzan cifras instantáneas de asimilación más reducidas. Este resultado puede explicarse en parte por el hecho de que las hojas de alcornoque, con una emergencia mucho más tardía en primavera que las de *Q. faginea*, disponen de menor tiempo con su capacidad fotosintética plenamente desplegada para aprovechar las condiciones favorables de esta estación. Sí son muy distintas, sin embargo, las cifras de asimilación conseguidas en primavera cuando se expresan por unidad de masa foliar, que se reducen en *Q. suber* a menos de la mitad (un 56%) con respecto al quejigo. De nuevo la particular fenología de esta especie puede ser responsable en parte de estas diferencias detectadas.



Tabla 3. Reparto estacional, en valores absolutos y contribución porcentual al valor total (entre paréntesis), **de la asimilación acumulada promedio** predicha por el modelo (tanto por unidad de área, mol m⁻², como de masa foliar, mmol g⁻¹) en cada una de las especies de estudio bajo condiciones de **máxima disponibilidad luminosa**.

	Días de la vida de la hoja en cada estación			A/área			A/masa		
	<i>Q. faginea</i>	<i>Q. suber</i>	<i>Q. ilex</i>	<i>Q. faginea</i>	<i>Q. suber</i>	<i>Q. ilex</i>	<i>Q. faginea</i>	<i>Q. suber</i>	<i>Q. ilex</i>
Primavera	44 (23%)	95 (23%)	195 (27%)	26 (37%)	21 (32%)	48 (36%)	258 (42%)	114 (28%)	203 (36%)
Verano	88 (46%)	114 (28%)	195 (27%)	37 (54%)	34 (53%)	58 (44%)	315 (51%)	235 (57%)	255 (45%)
Otoño	61 (31%)	101 (25%)	173 (24%)	6 (9%)	6 (9%)	17 (13%)	47 (7%)	42 (10%)	70 (12%)
Invierno	-	96 (24%)	167 (23%)	-	4 (6%)	9 (7%)	-	20 (5%)	34 (6%)

El verano es la estación en la que es mayor la contribución de la asimilación a los valores totales, particularmente en la especie caducifolia, entre otras cosas porque este es el periodo del año durante el cual transcurre una mayor proporción del tiempo de la vida de sus hojas. De forma similar sucede con el alcornoque, que ya dispone de las hojas de su primera cohorte plenamente desarrolladas y activas y, aunque escasos, puede acumular ciertos niveles de asimilación de las hojas viejas que aún sobreviven (Tabla 3). *Q. ilex* acumula en verano cifras de asimilación por área muy superiores en valor absoluto a las otras dos especies, lo que lógicamente se debe a que suma la producción de dos periodos estivales. Sin embargo, esta especie es menos productiva durante este periodo que la caducifolia, que tan sólo en una estación estival y, por tanto, la mitad de días, consigue acumular una asimilación expresada por unidad de área de hasta el 64% de la que alcanza la encina en el doble de tiempo. Al margen del deterioro en la capacidad fotosintética de las hojas durante su segundo año, la encina exhibe en verano un comportamiento más conservativo que limita sus cifras de asimilación instantánea a valores inferiores respecto a los de la especie caducifolia. Esto, sumado al elevado peso por unidad de superficie de las hojas de encina, hace que, expresada por unida de masa, el quejigo supere en un verano en torno a un 19% a la asimilación acumulada por la especie perennifolia en dos periodos estivales. *Q. suber* es, de las tres especies, la que muestra cifras de asimilación acumulada más bajas en este periodo. Las hojas



de alcornoque no alcanzan una duración que les permita completar su segundo verano, de modo que la mayor parte de producción estival de esta especie correspondería a la primera cohorte foliar. Expresada la asimilación por unidad de masa, sigue siendo el alcornoque la especie que registra cifras más bajas en este periodo estival, aunque en este caso las diferencias son más acusadas en relación al quejigo, que alcanza valores absolutos hasta un 25% más altos (Tabla 3), debido a que a su mayor asimilación por unidad de área se suma el menor peso por unidad de superficie de sus hojas en comparación a las más longevas de *Q. suber*.

En otoño, las cifras de asimilación se reducen considerablemente y se mantiene la tendencia en las comparaciones de *A/área* entre especies observadas en primavera. La encina sigue siendo la especie con mayor asimilación total de carbono en esta estación, tanto a nivel de área, como de masa, resultado de la acumulación de dos periodos. Alcornoque y quejigo alcanzan cifras similares por unidad de área, a pesar de que las hojas de la especie caducifolia registran su abscisión y no completan el periodo otoñal, lo que revela mayores tasas de asimilación instantánea por unidad de área, que se traducen en cifras también más elevadas de asimilación cuando esta se expresa por unidad de masa.

Finalmente en invierno, entre las dos únicas especies que mantienen sus hojas, *Q. ilex* consigue acumular mayores cifras absolutas de asimilación, como resultado de sumar la producción durante el doble de tiempo, pero también en función de los valores reflejados, de cifras más altas de asimilación instantánea. Es importante reseñar que la producción en invierno en ambas especies contribuye en torno a un 6% a la asimilación total de la vida de las hojas, una cifra que, aunque no despreciable, tampoco resulta especialmente significativa. Este resultado sugiere que la ventaja de mantener las hojas durante más de una estación de crecimiento derivaría entonces de su contribución a la asimilación total durante la primavera y verano de su segundo año de vida, más que a lo que puedan aportar durante el periodo de tiempo en que las caducifolias carecen de hojas.



Para poder precisar los resultados previos, desglosamos finalmente los datos de asimilación en considerando separadamente la producción que durante cada periodo del año tiene las hojas en función de su edad (Tabla 4). Incluimos nuevamente los datos de la especie caducifolia para facilitar las comparaciones también a nivel de las hojas de las tres especies durante su primera estación de crecimiento.

Durante su primer año de vida, el alcornoque es la especie en la que las hojas alcanzan cifras de asimilación por área más reducidas (Tabla 4), inferiores a las del quejigo, pero también a las de la encina. Las diferencias resultan particularmente elevadas en verano, en especial en relación al quejigo, especie cuyas hojas nuevas consiguen cifras mucho más altas. Expresada por unidad de masa foliar, se mantienen las diferencias entre las hojas nuevas de ambas especies tanto en primavera como en verano, con una asimilación conseguida por el alcornoque de tan solo el 62 y 37% respectivamente de la alcanzada por el quejigo. Las diferencias en los valores de $A/\text{área}$ entre las dos especies perennifolias también desfavorecían a *Q. suber*, con una producción fotosintética más alta en la especie de hojas más longevas, fundamentalmente en verano. Sin embargo, las diferencias en la asimilación por unidad de masa daban un giro, exclusivamente en el caso de hojas de primer año, superando el alcornoque ligeramente a la encina en todas las estaciones. Era también el periodo estival el que arrojaba las mayores diferencias, con hasta un 24% menos de producción en este caso en *Q. ilex* con respecto a *Q. suber*. Esto puede ser debido al menor peso de las hojas de alcornoque que contribuye a compensar en alguna medida sus menores asimilaciones por unidad de área.

Entre las especies perennifolias se apreciaban enormes diferencias en la contribución de las hojas en función de su edad. Las de *Q. suber* consiguen el grueso de su producción total durante su primer año de vida, reduciéndose la contribución durante su segunda estación de crecimiento a tan sólo algo más del 10% (Tabla 4). Las hojas de esta especie están diseñadas para alcanzar una duración sólo superior a un año, de modo que era lógico esperar que su producción se viese limitada por el escaso tiempo que sobreviven en esta segunda estación.



Aún así, resulta llamativo el reducido valor que alcanzan durante la primavera de su segundo año, teniendo en cuenta que las condiciones ambientales son normalmente las más favorables y aún disponen de un cierto tiempo antes de la emergencia de la nueva cohorte. En *Q. ilex* aunque las hojas son más activas durante su primer año, aún consiguen cifras muy elevadas durante su segunda anualidad, sólo ligeramente inferiores a las de las hojas nuevas en el caso de A/área y algo más distantes los valores entre las dos edades en A/masa, reflejo del incremento en LMA que siguen experimentando las hojas a medida que envejecen (Tabla 4).

Tabla 4. Reparto de la asimilación acumulada predicha para cada una de las tres especies de estudio (tanto en valores absolutos, como contribución porcentual entre paréntesis) **entre los distintos años por los que atraviesa la vida de la hoja** y las diferentes estaciones en cada caso bajo **máxima disponibilidad de luz**.

A/área	<i>Q. faginea</i>		<i>Q. suber</i>		<i>Q. ilex</i>	
	Edad 1	Edad 1	Edad 2	Edad 1	Edad 2	Edad 3
Primavera	26 (37%)	18 (28%)	3 (4%)	19 (14%)	19 (14%)	10 (8%)
Verano	37 (54%)	27 (42%)	7 (11%)	32 (24%)	27 (21%)	-
Otoño	6 (9%)	6 (9%)	-	9 (7%)	8 (6%)	-
Invierno	-	4 (6%)	-	4 (3%)	4 (3%)	-
	69 (100%)	55 (85%)	10 (15%)	64 (48%)	58 (44%)	10 (8%)
A/masa	Edad 1	Edad 1	Edad 2	Edad 1	Edad 2	Edad 3
Primavera	258 (42%)	98 (24%)	16 (4%)	90 (16%)	74 (13%)	39 (7%)
Verano	315 (51%)	198 (48%)	37 (9%)	150 (27%)	105 (19%)	-
Otoño	47 (7%)	42 (10%)	-	39 (7%)	31 (5%)	-
Invierno	-	20 (5%)	-	18 (3%)	15 (3%)	-
	620 (100%)	358 (87%)	53 (13%)	297 (53%)	225 (40%)	39 (7%)



Asimilación de C acumulada a lo largo de la vida de las hojas bajo condiciones reales de disponibilidad de luz

La asimilación predicha se estimó de nuevo a través del modelo, pero empleando los datos de disponibilidad real de luz de las hojas dentro de la copa que, a través del programa Yplant, se extrajeron para las ramas empleadas en el Capítulo II. En el caso de la especie caducifolia, reelaboramos los modelos empleando los datos de luz suministrados para hojas en distintas posiciones a lo largo de un brote, mientras que en las perennifolias se aplicaron los datos de luz que Yplant nos indica que corresponderían a cada uno de los años de vida de la hoja. Aunque la reelaboración de los modelos resulta laboriosa, la información sobre la iluminación real proporciona una aproximación de las limitaciones que las características de la copa y el distinto ambiente lumínico de las hojas puedan imponer a la asimilación acumulada de las distintas especies.

Como era de esperar, en todos los casos se registra un descenso de la producción acumulada cuando la luz sufre cierta limitación con respecto a la disponibilidad máxima, es decir, aquella recibida sobre la superficie horizontal de la hoja (Tabla 5). Sin embargo, el valor porcentual de esta reducción en la producción difería en alguna medida entre las diversas especies. En la especie caducifolia, el descenso de la asimilación entre los dos escenarios mostraba el mayor valor porcentual, como consecuencia de una disminución también más elevada en la disponibilidad real de luz de las hojas por un fuerte autosombreado. *Q. suber* era la que mostraba un descenso de la asimilación predicha bajo condiciones reales de luz más reducida, y por tanto, ocupando la posición intermedia entre ambas especies se encontraba la encina (Tabla 5). Las mismas tendencias y en similares proporciones se repetían tanto para la asimilación por unidad de área, como de masa foliar. A pesar de estas diferencias en los efectos del ambiente lumínico, las diferencias en asimilación total por unidad de área continuaban siendo estadísticamente significativas (Tabla 5), correspondiendo de nuevo a *Q. ilex* las cifras más elevadas. Sin embargo, cuando se expresa por unidad de masa, las diferencias entre especies perdían la significación.



Tabla 5. Producción fotosintética (media y error típico entre paréntesis), expresada por unidad de área (A/área, mol m⁻²) y masa foliar (A/masa, mol g⁻¹), acumulada a lo largo de la vida completa de las hojas de cada una de nuestras especies, en diferentes condiciones de disponibilidad de luz (disponibilidad de luz sobre la horizontal y luz real, n=6).

A/área	<i>Q. faginea</i>	<i>Q. suber</i>	<i>Q. ilex</i>	Diferencias interespecíficas
LUZ HORIZONTAL	69 (3.69)	65 (2.57)	132 (4.61)	P < 0.0001
LUZ REAL	22 (1.14)	28 (1.23)	45 (1.49)	P < 0.0001
Diferencias intraespecíficas	P < 0.0001	P < 0.0001	P < 0.0001	
% descenso	68	57	66	

A/masa	<i>Q. faginea</i>	<i>Q. suber</i>	<i>Q. ilex</i>	Diferencias interespecíficas
LUZ HORIZONTAL	620 (35.9)	411 (15.9)	562 (19.4)	P < 0.0001
LUZ REAL	196 (10.3)	170 (7.01)	188 (6.33)	N.S
Diferencias intraespecíficas	P < 0.0001	P < 0.0001	P < 0.0001	
% descenso	68	59	67	

Como antes, comprobamos el reparto estacional de la asimilación total por las hojas de cada especie sometidas ahora a intensidad luminosa real. Lógicamente, también en los cuatro periodos estacionales los valores absolutos de producción disminuyen al descender la luz, con descensos superiores al 50% con respecto a la obtenida en condiciones de incidencia de luz sobre la horizontal (Tabla 6).



Tabla 6. Reparto estacional, en valores absolutos y contribución porcentual al valor total (entre paréntesis), **de la asimilación acumulada promedio** predicha por el modelo (tanto por unidad de área, mol m², como masa foliar, mmol g⁻¹) en cada una de las especies de estudio bajo condiciones de **luz real**.

	A/área			A/masa		
	<i>Q. faginea</i>	<i>Q. suber</i>	<i>Q. ilex</i>	<i>Q. faginea</i>	<i>Q. suber</i>	<i>Q. ilex</i>
Primavera	9 (41%)	10 (36%)	14 (31%)	94 (48%)	52 (31%)	55 (29%)
Verano	11 (50%)	14 (50%)	21 (47%)	87 (44%)	92 (54%)	92 (49%)
Otoño	2 (9%)	3 (10%)	6 (13%)	15 (8%)	19 (11%)	24 (13%)
Invierno	-	1 (4%)	4 (9%)	-	7 (4%)	17 (9%)

Por otro lado, el porcentaje que determina la producción en cada una de las estaciones presenta ligeras diferencias frente al obtenido con luz más abundante (Tabla 3 y 6). En *Q. faginea* y *Q. suber*, el porcentaje que aporta la primavera al total presenta valores algo superiores a los que se obtenían con más luz. Esto se compensa con la diferencia también encontrada para estas dos especies en la época estival, cuyos valores disminuyen ligeramente al compararlos con los valores de ese mismo periodo en el otro escenario lumínico. En sentido contrario le sucedía en la encina, con valores porcentuales algo más elevados durante la primavera, compensados con un descenso en el porcentaje de producción durante el verano en relación a los obtenidos en el caso anterior. Los mismos resultados se obtenían tanto a nivel de la asimilación expresada por unidad de área como de masa foliar. La contribución porcentual durante el otoño e invierno no experimenta diferencias ante distinta intensidad luminosa (Tabla 6).

De la misma manera, cuando en las perennifolias comprobamos la producción de las distintas edades, estas exhibían una diferencia siempre superior al 50% con respecto a la conseguida por las mismas cohortes en condiciones de luz superior, tanto a nivel total de cada edad como



a nivel de las distintas estaciones (Tablas 4 y 7). La única excepción la constituye el periodo invernal en hojas de primer año en *Q. ilex*, cuya diferencia solo llegaba a un 25% entre las dos disponibilidades de luz. Sin embargo, la diferencia más clara entre la asimilación conseguida por las distintas edades foliares bajo diferente disponibilidad de luz, se observa entre las edades 1 y 2 de la encina. Tanto a nivel de la asimilación expresada por unidad de área como de masa foliar, la contribución a la producción total de las hojas más jóvenes aumentaba bajo luz real, mientras que disminuía lo obtenido por las hojas de la segunda cohorte en relación a los valores tasados en condiciones de máxima intensidad luminosa. Parece lógico suponer que esto se deba a que, bajo iluminación real, las hojas más viejas, que ocupan posiciones más internas, sufren una mayor limitación de luz, que se refleja en estas fuertes diferencias entre lo producido en uno y otro caso (Tablas 4 y 7).

Tabla 7. Reparto de la asimilación acumulada predicha para cada una de las tres especies de estudio (tanto en valores absolutos, como contribución porcentual entre paréntesis) **entre los distintos años por los que atraviesa la vida de la hoja** y las diferentes estaciones en cada caso en condiciones de **luminosidad real**.

	<i>Q. faginea</i>		<i>Q. suber</i>		<i>Q. ilex</i>	
A/área	Edad 1	Edad 1	Edad 2	Edad 1	Edad 2	Edad 3
Primavera	9 (41%)	9 (32%)	1 (4%)	4 (9%)	7 (15%)	3 (7%)
Verano	11 (50%)	11 (38%)	3 (11%)	14 (32%)	7 (15%)	-
Otoño	2 (9%)	3 (11%)	-	4 (9%)	2 (4%)	-
Invierno	-	1 (4%)	-	3 (7%)	1 (2%)	-
	22 (100%)	24 (86%)	4 (14%)	25 (55%)	17 (38%)	3 (7%)
A/masa	Edad 1	Edad 1	Edad 2	Edad 1	Edad 2	Edad 3
Primavera	94 (48%)	45 (27%)	7 (4%)	15 (8%)	26 (14%)	13 (7%)
Verano	87 (44%)	77 (45%)	15 (9%)	65 (34%)	28 (15%)	-
Otoño	15 (8%)	19 (11%)	-	17 (9%)	7 (4%)	-
Invierno	-	7 (4%)	-	11 (6%)	6 (3%)	-
	196 (100%)	148 (87%)	22 (13%)	108 (57%)	67 (36%)	13 (7%)



DISCUSIÓN

Los resultados de las comparaciones entre nuestras especies difieren considerablemente dependiendo de que la asimilación de carbono se exprese por unidad de área o por unidad de masa foliar. Estas dos diferentes formas de expresar los rasgos foliares han sido utilizadas por diferentes autores (Field & Mooney 1986, Reich & Walters 1994). Aunque las relaciones basadas en la masa foliar presentan ciertas dificultades de interpretación que han sido recientemente puestas de manifiesto (Lloyd et al. 2013), estas dificultades se deben fundamentalmente a problemas estadísticos que surgen en la búsqueda de correlaciones a través de grupos de diferentes especies, por lo que la comparación entre especies en función de sus tasas de asimilación por unidad de masa foliar, tal y como hacemos en este capítulo es perfectamente válida. El coste de producción y de mantenimiento de una hoja viene, a igualdad de otros factores, determinada por su masa, por lo que expresar el rendimiento fotosintético también en función de la masa nos proporciona una mejor información sobre el balance final de coste y beneficio de las poblaciones foliares. En concreto, en nuestras especies las diferencias en asimilación total por unidad de área eran muy fuertes y claramente relacionadas con las diferencias en longevidad foliar. Sin embargo, cuando los valores se expresan por unidad de masa, las diferencias se atenúan considerablemente, aunque las comparaciones dependen del escenario simulado. Obviamente, la reducción de las diferencias interespecíficas por unidad de masa foliar se debe a la tendencia de las especies de mayor longevidad foliar a mantener una mayor masa por unidad de superficie, lo que contribuye a compensar las ventajas derivadas del alargamiento de la vida productiva de la hoja.

En nuestro primer escenario simulábamos que la actividad asimilatoria de las hojas de cada especie se mantenía constante a lo largo de toda la vida en sus valores máximos. Evidentemente, es una suposición irreal, pero esta simulación nos informa acerca de las relaciones entre la longevidad foliar y las máximas prestaciones fisiológicas propias de cada especie. Hay mucha información sobre la capacidad fotosintética de diferentes especies, y gran parte de las predicciones de los efectos de la longevidad foliar sobre el balance de carbono se



basan en la comparación de las máximas tasas de asimilación de carbono de las distintas especies (Gower et al. 1993, Reich et al. 1995, Kikuzawa & Lechowicz 2006). En general, la mayoría de los autores han encontrado que si las máximas capacidades fotosintéticas se mantuvieran a lo largo de toda la vida de la hoja, las especies de mayor longevidad foliar obtendrían mayor asimilación acumulada de carbono al final de su vida (Reich et al. 1992, Westoby et al. 2000), porque los efectos negativos de la longevidad foliar sobre la asimilación instantánea se ven más que compensados por el alargamiento de la vida productiva de la hoja. Es el mismo resultado que hemos obtenido nosotros con nuestras especies, aunque las diferencias en asimilación por unidad de masa no alcanzaron la significación.

En principio esperábamos que el resto de los escenarios, que ya incluyen los cambios en la velocidad de la fotosíntesis a lo largo de la vida de las hojas, tendieran a reducir las diferencias interespecíficas, primero porque las especies de larga longevidad foliar tienden a tener un mayor porcentaje de hojas viejas con menor capacidad fotosintética (Mediavilla & Escudero 2003) y segundo porque esperábamos que las hojas más longevas fueran más sensibles al deterioro de las condiciones climáticas y edáficas durante las estaciones desfavorables (Escudero et al 2008). Por el contrario, cuando incluimos en un nuevo escenario el efecto del envejecimiento de las hojas y el de las variaciones climáticas y edáficas a lo largo del año, pero asumiendo que todas las hojas reciben la misma iluminación (la correspondiente a una superficie horizontal plenamente expuesta), la asimilación total correspondiente a *Q. suber* experimentó un fuerte declive en comparación especialmente con *Q. ilex*, de modo que aparecía como la especie con una menor producción final tanto por unidad de área como por unidad de masa foliar. Lo cierto es que este resultado contrasta fuertemente con los de la reelaboración efectuada por Kikuzawa y Lechowicz (2006), en la que *Q. suber* aparecía con los máximos valores de producción total de un conjunto de 26 especies de diferentes proveniencias. Aparentemente, la razón de esta discrepancia se encuentra en las peculiaridades de la fenología de *Q. suber* que no fueron tenidas en cuenta en el análisis de Kikuzawa y Lechowicz (2006). Como mencionamos en apartados anteriores, la emergencia foliar en *Q. suber* está bastante retrasada en comparación con el resto de las especies y



coincide con la pérdida masiva de las hojas de la cohorte anterior. Esto implica que las hojas durante su segundo año de vida, después de haber superado un otoño y un invierno, se desprenden masivamente al comienzo del verano y, por lo tanto, en plena estación de crecimiento. Desaprovechan, por este motivo, una parte considerable de la estación favorable. Este comportamiento se traduce en que, si repartimos la vida de las hojas en diferentes estaciones, los repartos difieren entre las tres especies. Centrándonos en el otoño e invierno, que son sin duda las estaciones menos favorables para la fotosíntesis por las bajas temperaturas y la escasez de luz, vemos que en *Q. faginea* sólo el 31% de su vida transcurre durante el otoño e invierno. En *Q. ilex* esta cifra se eleva a un 46.6%, mientras que en *Q. suber* llega al 48.4%. Aunque este reparto entre estaciones favorables y desfavorables es sólo aproximado, puesto que evidentemente no puede coincidir exactamente con las fechas oficiales de comienzo de las estaciones, las cifras calculadas sugieren que la fenología del alcornoque es precisamente la más desfavorable, en el sentido de mantener una mayor fracción de la vida de sus hojas en épocas del año menos adecuadas para la fotosíntesis. Las diferencias en los porcentajes de cada especie pueden parecer pequeñas, pero probablemente resultan decisivas para el balance de carbono, dadas las fuertes diferencias en la asimilación instantánea que se observan entre estaciones. Aparentemente, la fenología de la abscisión foliar en *Q. suber* es, por tanto, desfavorable para el balance de carbono. Quizá este efecto desfavorable se vea compensado con las ventajas derivadas de una retranslocación directa del nitrógeno y otros recursos desde las hojas viejas hacia las nuevas sin necesidad de su almacenamiento en otras estructuras, al coincidir en el tiempo la abscisión y la emergencia de la nueva cohorte (Eckstein et al. 1998, Jonasson 1989, Tani & Kudo 2003, Palacio et al. 2007).

Finalmente, las diferencias interespecíficas en el balance final de carbono vuelven a atenuarse cuando simulamos la fotosíntesis bajo condiciones reales de luz, teniendo en cuenta el autosombreado. Por supuesto, las tres especies reducen considerablemente su balance de carbono en condiciones de luz real en comparación con el escenario previo de "luz horizontal", pero la menor disminución se verifica en *Q. suber*. Evidentemente, esto refleja las ventajas del eficiente diseño de la copa en esta especie, que permite un menor autosombreado y mayor



eficiencia en la captación de la luz. El resultado es que, aunque sigue habiendo en condiciones reales de iluminación diferencias interespecíficas significativas en balance de C por unidad de superficie foliar, estas desaparecen cuando se expresan por unidad de masa. Como dijimos antes, esta última forma de expresar la producción fotosintética refleja mejor el balance entre la fijación de C y los costes de producción y mantenimiento de las hojas. Concluiríamos, por lo tanto, que nuestras tres especies, a pesar de las diferencias en longevidad foliar, mantienen similares balances de C al final de la vida de sus hojas.

Este resultado discrepa radicalmente de un reciente análisis de la producción de 10 especies australianas (Falster et al. 2011), que encontró un incremento constante del balance de C a medida que aumenta la longevidad foliar. Resulta difícil encontrar las razones de esta discrepancia en las conclusiones. Quizá el rango de especies estudiado por Falster et al. (2011) incluye grupos taxonómicos muy diferentes, en contraste con la proximidad filogenética de nuestras tres especies. Por otra parte, en el escenario simulado en el trabajo citado no se contemplaban diferencias en la intensidad del estrés hídrico y sus efectos sobre el control estomático. Todo ello, puede haber influido en los resultados finalmente obtenidos para cada especie. Falster et al. (2011) invocan el concepto de “descuento temporal” (Westoby et al. 2000) para explicar la aparente anomalía de que especies coexistentes consigan diferentes balances de carbono, que deberían haber llevado lógicamente a la eliminación a través de la selección natural de las especies menos competitivas. Otras explicaciones a las diferencias en el balance de carbono observadas por estos y otros autores pueden encontrarse en el hecho de que el beneficio esperable de cada hoja tiene que compensar costes incurridos en otras partes de la planta, que pueden ser diferentes en diferentes especies (Ackerly 1999, Reich et al. 2009). En vista de los resultados obtenidos para nuestras tres especies, ninguna de estas diferencias parece afectar al rendimiento final de cada una. Sin embargo, hemos de insistir en que los valores obtenidos para cada una de nuestras especies difieren considerablemente dependiendo del escenario simulado, lo que implica que la aparente igualdad en el balance final de C que obtenemos ha sido obtenida a través de diferentes combinaciones de longevidad



foliar, asimilación instantánea y arquitectura de la copa que finalmente producen similares rendimientos para las diferentes especies.

El reparto estacional de la fotosíntesis constituye uno de los factores más importantes que determinan el equilibrio competitivo entre especies caducifolias y perennifolias. Una ventaja evidente del hábito perennifolio es que permite mantener la fotosíntesis a lo largo de todo el año, si las condiciones ambientales lo permiten. Por lo tanto, los modelos que intentan predecir la distribución geográfica de los dos hábitos foliares le otorgan gran importancia a la duración de las estaciones favorable y desfavorables a lo largo del año (Kikuzawa 1995, Givnish 2002). En *Q. faginea*, como cabría esperar, más del 90% de su asimilación total se concentra durante primavera y verano, antes de que la disminución en la disponibilidad de luz y las temperaturas propicien un marcado descenso de su asimilación con la llegada del otoño. Esto se debe a que las hojas de quejigo emergen y se desarrollan rápidamente en la primavera para aprovechar el mayor tiempo posible las condiciones favorables. El mantenimiento de una alta capacidad fotosintética, como la observada en quejigo, al comienzo de la estación de crecimiento es de especial importancia para optimizar el menor tiempo del que disponen para producir (Damesin & Rambal 1995, Damesin et al. 1998, Mediavilla & Escudero 2003b). Pero además su menor sensibilidad al déficit hídrico y su capacidad para evitar descensos acusados en el potencial foliar resultan cruciales, permitiendo a esta especie mantener sus hojas activas durante la mayor parte del verano, extendiendo así el periodo asimilatorio hasta las lluvias de otoño.

Mientras que las hojas de quejigo emergen y se desarrollan rápidamente para aprovechar el mayor tiempo posible las condiciones favorables, las de alcornoque, puesto que muestran una emergencia mucho más tardía en primavera, disponen de menor tiempo con su capacidad fotosintética plenamente desplegada para aprovechar las condiciones favorables de esta estación, lo que reduce considerablemente la contribución de la asimilación en primavera al rendimiento total. La particular fenología de esta especie explicaría que su asimilación estival se sitúe incluso en niveles inferiores a los de *Q. ilex*, a pesar de su menor sensibilidad al déficit hídrico atmosférico y edáfico. Una emergencia tan tardía de las hojas, que no se produce hasta



el mes de junio, implicaría que estas no adquirirían su plena capacidad hasta el mes de julio cuando el déficit comienza a adquirir mayor intensidad, desaprovechando las condiciones más favorables del comienzo de la estación. Sin embargo, la menor sensibilidad estomática de las hojas de *Q. suber* permite que más del 50% de su asimilación total se obtenga durante el verano, mientras que su mayor sensibilidad a las bajas temperaturas propicia que *Q. suber* registre las cifras más reducidas de asimilación en los periodos más fríos del año, que arrojan incluso un balance negativo de carbono promedio en algunos meses. Supuestamente los climas mediterráneos, con sus inviernos moderados, podrían favorecer el hábito perennifolio. Sin embargo, incluso en condiciones mediterráneas, con arreglo a nuestros datos, la contribución del invierno e incluso del otoño a la asimilación final de carbono de cada hoja en las especies perennifolias es realmente reducida. En concreto, la producción en invierno en *Q. suber* contribuye en torno a un 4% a la asimilación total a lo largo de la vida de las hojas, ascendiendo hasta un 9% en *Q. ilex*, cifras que, aunque no despreciables, tampoco resultan especialmente significativas. Este resultado sugiere que la ventaja de mantener las hojas durante más de una estación de crecimiento derivaría entonces de su contribución a la asimilación total durante la primavera y verano de su segundo año de vida, más que a lo que puedan aportar durante el periodo de tiempo en que las caducifolias carecen de hojas.



Conclusiones

- Los resultados de las comparaciones entre especies varían considerablemente dependiendo de que la asimilación se exprese por unidad de área, con diferencias muy fuertes y claramente relacionadas con las diferencias en longevidad foliar, o por unidad de masa, atenuándose en este caso considerablemente dichas diferencias, debido a la tendencia de las especies de mayor longevidad foliar a mantener una mayor masa por unidad de superficie, lo que contribuye a compensar las ventajas derivadas del alargamiento de la vida productiva de la hojas.
- Asumiendo una actividad fotosintética máxima a lo largo de la vida completa vida de la hojas, las especies de mayor longevidad foliar obtendrían mayor asimilación acumulada al final de su vida, dado que la ampliación de la vida productiva de las hojas permitiría compensar los efectos negativos de la longevidad foliar sobre la asimilación instantánea.
- Por el contrario, incluyendo el efecto del envejecimiento de las hojas y el de las variaciones climáticas y edáficas a lo largo del año, pero asumiendo la máxima iluminación disponible, *Q. suber* registraba una producción final claramente inferior, tanto por unidad de área como de masa foliar. Una emergencia foliar bastante retrasada y el desprendimiento masivo de las hojas durante su segundo año al comienzo del verano, desaprovechando así una parte considerable de la estación favorable, implican una mayor fracción de su vida en épocas menos adecuadas para la fotosíntesis, resultando la fenología de la abscisión foliar en esta especie aparentemente desfavorable para el balance de carbono.
- Finalmente, simulando la fotosíntesis bajo condiciones reales de luz, teniendo en cuenta el autosombreado, las tres especies reducen considerablemente su balance final de carbono. No obstante, *Q. suber* es la que experimenta la menor disminución con respecto a la producción obtenida asumiendo máxima disponibilidad de luz, probablemente, como resultado de la mayor eficiencia en la captura de luz y menor autosombreado de su copa. El resultado es que, aunque las diferencias significativas entre las especies se mantienen en relación al balance de C expresado por unidad de superficie foliar, estas desaparecen cuando se expresan por unidad de masa, de modo que las hojas de nuestras especies arrojan similar rendimiento final independientemente de su longevidad.



BIBLIOGRAFÍA

- Ackerly DD. 1999.** Self-shading, carbon gain and leaf dynamics: a test of alternative optimality models. *Oecologia* 119, 300–310
- Aerts R. 1995.** The advantages of being evergreen. *Trends in Ecology and Evolution* 10, 402-407
- Aerts R, Van der Peijl MJ. 1993.** A simple model to explain the dominance of low-productive perennials in nutrient poor habitats. *Oikos* 66, 144-147
- Chabot BF, Hicks DJ. 1982.** The ecology of leaf life spans. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13, 229–259
- Cordell S, Goldstein G, Meinzer FC, Vitousek PM. 2001.** Regulation of leaf life-span and nutrient-use efficiency of *Metrosideros polymorpha* trees at two extremes of a long chronosequence in Hawaii. *Oecologia* 127:198–206.
- Damesin C, Rambal S. 1995.** Field study of leaf photosynthetic performance by a Mediterranean deciduous oak tree (*Quercus pubescens*) during a severe summer drought. *New Phytologist* 131, 159-167.
- Damesin C, Rambal S, Joffre R. 1998.** Co-occurrence of trees with differing leaf habit: a functional approach on Mediterranean oaks. *Acta Oecologica* 19,195–204
- Donovan LA, Marherali H, Caruso CM, Huber H, Kroon H. 2011.** The evolution of the worldwide economics spectrum. *Trends in Ecology and Evolution* 26, 88–95
- Dewar RC, Franklin O, Mäkelä A, McMurtrie RE, Valentine HT. 2009.** Optimal function explains forest responses to global change. *Bio Science* 59, 127-139
- Eckstein RL, Karlsson PS, Weih M.1998.** The significance of resorption of leaf resources for shoot growth in evergreen and deciduous woody plants from a subarctic environment. *Oikos* 81, 567-575.
- Escudero A, Mediavilla S. 2003.** Decline in photosynthetic nitrogen use efficiency with leaf age and nitrogen resorption as determinants of leaf life span. *The Journal of Ecology* Vol. 91 No5, 880-889
- Escudero A, Mediavilla S, Heilmeyer H. 2008.** Leaf longevity and drought: avoidance of the costs and risks of early leaf abscission as inferred from the leaf carbon isotopic composition. *Functional Plant Biology* 35, 705-713.



- Falster DS, Reich PB, Ellsworth DS, Wright IJ, Westoby M, Oleksyn J, Lee TD. 2011.** Lifetime return on investment increases with leaf lifespan among 10 Australian woodland species. *New Phytologist* 1-11
- Field CB, Mooney HA. 1986.** The photosynthesis – nitrogen relationship in wild plants. In: Givnish TJ, ed. On the economy of plant form and function. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 25–55
- Givnish T.J. 2002.** Adaptive significance of evergreen vs. deciduous leaves: solving the triple paradox. *Silva Fennica* 36, 703–743
- Gower ST, Reich PB, Son Y. 1993.** Canopy dynamics and aboveground production of five tree species with different leaf longevities. *Tree Physiology* 12, 327-345
- Heberling JM, Fridley JD. 2012.** Biogeographic constraints on the world-wide leaf economics spectrum. *Global Ecology and Biogeography* 21, 1137-1146
- Jonasson S. 1989.** Implications of leaf longevity, leaf nutrient re-absorption and translocation for the resource economy of five evergreen plant species. *Oikos* 56, 121-131
- Kikuzawa K, Lechowicz MJ. 2006.** Toward synthesis of relationships among leaf longevity, instantaneous photosynthetic rate, lifetime leaf carbon gain, and the gross primary production of forests. *The American Naturalist* vol. 168 No. 3
- Kikuzawa K. 1991.** A cost-benefit análisis of leaf habit and leaf longevity of trees and their geographical pattern. *The American Naturalist* 138, 1250-1263
- Kikuzawa K. 1995.** Leaf phenology as an optimal strategy for carbon gain in plants. *Canadian Journal of Botany* 73, 158–163
- Lloyd J, Bloomfield K, Tomas F. Domingues D, Graham DF. 2013.** Photosynthetically relevant foliar traits correlating better on a mass vs an area basis: of ecophysiological relevance or just a case of mathematical imperatives and statistical quicksand?. *New Phytologist*, 199, 311–321
- Mediavilla S, Escudero A. 2003.** Photosynthetic capacity, integrated over the lifetime of a leaf, is predicted to be independent of leaf longevity in some tree species. *New Phytologist* 159, 203–211
- Mediavilla S, Escudero A. 2003b.** Relative growth rate of leaf biomass and leaf nitrogen content in several Mediterranean woody species. *Plant Ecology* 168, 321-332
- Mediavilla S, Escudero A, Heilmeyer H. 2001.** Internal leaf anatomy and photosynthetic resource-use efficiency: interspecific and intraspecific comparisons. *Tree Physiologist* 21, 251–259
- Monk CD. 1966.** An ecological significance of evergreenness. *Ecology* 47, 504-505



- Niinemets U, Valladares F. 2004.** Photosynthetic acclimation to simultaneous and interacting environmental stresses along natural light gradients: optimality and constraints. *Plant Biology* 6(3), 254–268
- Palacio S, Millard P, Maestro M, Montserrat-Martí G. 2007.** Non-Structural Carbohydrates and Nitrogen Dynamics in Mediterranean Sub-Shrubs: an Analysis of the Functional Role of Overwintering Leaves. *Plant Biology* 9, 49–58
- Reich PB, Falster DS, Ellsworth DS, Wright IJ, Westoby M, Oleksyn J, Lee TD. 2009.** Controls on declining carbon balance with leaf age among 10 woody species in Australian woodland: do leaves have zero daily net carbon balances when they die?. *New Phytol* 183, 153-66
- Reich PB, Kloeppel BD, Ellsworth DS, Walters MB. 1995.** Different photosynthesis-nitrogen relations in deciduous hardwoods and evergreen coniferous tree species. *Oecologia* 104, 24-30
- Reich PB, Walters MB. 1994.** Photosynthesis–nitrogen relations in Amazonian tree species. II. Variation in nitrogen vis-a-vis specific leaf area-influences mass and area-based expressions. *Oecologia* 97, 73–81
- Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS. 1992.** Leaf life-span in relation to leaf, plant and stand processes in diverse ecosystems. *Ecological Monograph* 62, 365-392
- Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS. 1997.** From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 24, 13730-13734
- Takashima T, Hikosaka K, Hirose T. 2004.** Photosynthesis or persistence: nitrogen allocation in leaves of evergreen and deciduous *Quercus* species. *Plant, Cell & Environment* 27, 1047–1054
- Tani T, Kudo G. 2003.** Storage ability of overwintering leaves and rhizomes in a semi-evergreen fern, *Dryopteris crassirhizoma* (Dryopteridaceae). *Ecological Research* 18, 15–24
- Vaz M, Maroco J, Ribeiro N, Gazarini LC, Pereira JS, Chaves MM. 2011.** Leaf –level responses to light in two co-occurring *Quercus* (*Quercus ilex* and *Quercus suber*): leaf structure, chemical composition and photosynthesis. *Agroforestry Systems* 82, 173-181
- Warren CR, Adams MA. 2000.** Trade-offs between the persistence of foliage and productivity in two *Pinus* species. *Oecologia* 124, 487-494
- Westoby M, Warton D, Reich PB. 2000.** The time value of leaf area. *American Naturalist* 155, 649–656
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin FS, Cornelissen JHC, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom PK, Gulias J, Hikosaka K, Lamont BB, Lee T, Lusk C, Midgley JJ, Navas ML, Niinemets U, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot**



P, Prior L, Pyankov VI, Roumet C, Thomas SC, et al. 2004. The world-wide leaf economics spectrum.

Nature 428, 821-827

Wright IJ, Westoby M, Reich PB. 2002. Convergence towards higher leaf mass per area in dry and

nutrient-poor habitats has different consequences for leaf life span. *Journal of Ecology* 90,

534–543

Wright IJ, Westoby M. 2002. Leaves at low versus high rainfall: coordination of structure, lifespan and

physiology. *New Phytologist* 155, 403–416

