

---

# COMPORTAMIENTO FRENTE A LA SEQUÍA DE PLANTAS REBROTADAS TRAS TALA EN BOSQUE MEDITERRÁNEO EL CASO DE *Quercus ilex*

Fleck, I.<sup>1,2</sup>, Aranda, X.<sup>1,3</sup> y Peña-Rojas, K.<sup>1,4</sup>

## RESUMEN

Se estudió la conducta ecofisiológica en respuesta a la sequía de plantas de encina (*Quercus ilex* L.) intactas (controles) y plantas rebrotadas tras tala de la misma especie. El experimento se realizó a lo largo de un año en la Sierra de Collserola, Barcelona, España utilizando diversas parcelas de bosque con diferente disponibilidad de agua en el suelo. Se midieron las relaciones hídricas, las tasas de intercambio gaseoso foliar, fluorescencia de las clorofilas, composición química y características estructurales en los dos tipos de plantas.

Cuando la disponibilidad hídrica del suelo fue elevada, la fotosíntesis fue similar en rebrotes y controles, a pesar de la mayor hidratación de las hojas y el mayor contenido hídrico relativo al mediodía en las plantas rebrotadas. Bajo sequía moderada, la menor demanda hídrica de los rebrotes, debida a su menor área foliar total, se reflejó en un contenido hídrico relativo constante y mayores conductancias estomáticas y fotosíntesis. El cierre estomático fue el limitante de la fotosíntesis en controles. Bajo sequía severa, se registró una limitación no estomática de la fotosíntesis, menos pronunciada en rebrotes, que se reflejaba en los parámetros de fluorescencia de las clorofilas: ambos grupos presentaban menores valores de rendimiento cuántico del fotosistema II y mayor disipación térmica de la energía absorbida comparados con una disponibilidad hídrica elevada, especialmente en el caso de los controles. En esta etapa, se observó un cambio en estructura y composición química foliar de la vegetación rebrotada en respuesta a la sequía severa. En estas plantas, se observaron cambios en las respectivas contribuciones de la densidad y grosor de la hoja en el peso específico foliar. Una menor densidad en las hojas, relacionada con menores contenidos de hemicelulosa, celulosa y lignina, conllevó a una mayor conductancia para el CO<sub>2</sub> en el mesófilo y como resultado una mayor capacidad fotosintética favoreciendo el crecimiento en las plantas rebrotadas respecto a las intactas.

Palabras clave: Bosque Mediterráneo, *Quercus ilex*, Rebrote, Sequía.

---

1-Departamento de Biología Vegetal, Universidad de Barcelona, España.

2-ifleck@ub.edu

3-Institut de Recerca i Tecnologia Agroalimentaries (IRTA), Cabrils, España. Xavier.aranda@irta.es

4-Facultad de Ingeniería Forestal, Universidad de Chile, Santiago, Chile. karenbioes@yahoo.es

## SUMMARY

The ecophysiological behaviour in response to drought of undisturbed holm-oak (*Quercus ilex* L., controls) and resprouts after clear-cut of the same species is studied. Experiments were conducted throughout one year in Serra de Collserola, Barcelona, España at a number of forest sites differing in soil water availability. Water status, leaf gas-exchange rates, chlorophyll fluorescence, chemical composition and structural attributes on both plant types were measured.

When soil water availability was high, photosynthesis was similar in resprouts and controls, despite higher midday leaf hydration and relative water content in resprouts. In moderate drought, the lower water demand of resprouts, resulting from their lower total leaf area, accounts for the constant relative water content and high stomatal conductance and photosynthesis. Stomatal closure was found to limit photosynthesis in controls, and in severe drought, non-stomatal limitation of photosynthesis was also greater than in resprouts. This limitation was reflected in chlorophyll fluorescence parameters: both groups presented lower values of photosystem II quantum yield and higher energy dissipation as heat, especially in controls. At this stage, the foliar structure and chemical composition of the resprouting vegetation had changed in response to severe drought. In these plants, changes in the respective contributions of leaf density and thickness to the leaf mass per area ratio were observed. A lower leaf density, related to lower hemicellulose, cellulose and lignin content, accounted for the higher mesophyll conductance to CO<sub>2</sub>, which resulted in greater photosynthetic capacity and growth in resprouts than in controls.

Key words: Mediterranean Forest, *Quercus ilex*, Coppice, Drought.

## INTRODUCCIÓN

Las condiciones de incremento de temperatura asociadas al cambio climático (Houghton *et al.*, 2001) aumentarán el riesgo de sequías siendo probablemente el área mediterránea la zona con mayor impacto (Chaves *et al.*, 2003). Sus efectos serán patentes en la fisiología de las especies vegetales. Asimismo el aumento de la frecuencia e intensidad de los incendios forestales (Mouillot *et al.*, 2002) podría reducir la capacidad de rebrote y recuperación de las especies (Kruger y Reich, 1997).

Una de las especies más comunes en la cuenca mediterránea es la encina (*Quercus ilex* L.), poseedora de raíces profundas y una gran capacidad de rebrote a partir de los órganos subterráneos tras sufrir una perturbación (incendio forestal, tala, herbivoría). Los rebrotes originados tras incendio o tala poseen características comunes, mostrando durante los primeros años unas tasas fotosintéticas y de crecimiento muy superiores a las de individuos que no sufrieron perturbación (Fleck *et al.*, 1996, Fleck *et al.*, 1998). Este hecho es debido a una serie de factores, entre ellos la utilización de reservas subterráneas y la mayor disponibilidad de agua y/o nutrientes (Saruwatari y Davis, 1989) debido a la alteración de la relación vástago/raíz (disminución de la parte aérea asociada a una gran masa radicular).

Bajo condiciones de disponibilidad hídrica limitada, el cierre estomático reduce la disponibilidad de CO<sub>2</sub> en el mesófilo del cloroplasto que conlleva a una disminución de la fotosíntesis especialmente al mediodía (Tenhunen *et al.*, 1987). Bajo estrés hídrico moderado, el cierre estomático se considera el principal factor limitante e la fotosíntesis mientras que al incrementarse la sequía aparecen limitantes no estomáticos (Flexas *et al.*, 2002; Lawlor y Cornic, 2002; Peña-Rojas *et al.*, 2004). La conductancia al CO<sub>2</sub> dentro de la hoja, denominada conductancia del mesófilo ( $g_{mes}$ ) se considera particularmente importante (Lloyd *et al.*, 1992; Loreto *et al.*, 1994; Epron *et al.*, 1995; Kogami *et al.*, 2001, Niinemets *et al.*, 2005).

La disponibilidad hídrica juega también un papel modificando la estructura foliar (Niinemets, 2001), que a su vez afecta al intercambio gaseoso. La densidad foliar afecta la difusión de CO<sub>2</sub> a los sitios de carboxilación que puede ser particularmente significativa en esclerófilos (Loreto *et al.*, 1994; Terashima *et al.*, 2001).

## OBJETIVOS

A fin de predecir los efectos de cambios ambientales sobre el proceso fotosintético, la productividad y la capacidad de supervivencia de los encinares, se debe conocer el funcionamiento de dicha especie en situaciones de baja disponibilidad hídrica. Por ello, los objetivos del presente trabajo fueron analizar durante la sequía los cambios funcionales y estructurales que tienen lugar en hojas de encina de individuos no perturbados (controles) y en rebrotes originados después de tala. En particular se estudió la contribución de la conductancia del mesófilo al CO<sub>2</sub> ( $g_{mes}$ ) limitando la fotosíntesis. El estudio se realizó desde invierno (sequía moderada) hasta verano (sequía severa). Asimismo se compararon rebrotes con individuos controles crecidos en la misma parcela o bien en una zona no perturbada. La transpiración del dosel y por tanto la disponibilidad hídrica diferirá entre ambas áreas.



## MATERIAL Y MÉTODO

### Localización del Estudio

El estudio se realizó a lo largo de un año en Can Coll, Sierra de Collserola, Barcelona, España (41° 28' 28" N, 2° 7' 32" E). El bosque, de 35 años de edad está dominado por *Quercus ilex* y *Pinus halepensis*.

### Características Climáticas

El clima es Mediterráneo con inviernos fríos, primavera y otoño son lluviosos y los veranos secos y calurosos. Las características climáticas durante el estudio se muestran en el Cuadro N° 1.

Cuadro N° 1

### DATOS CLIMATOLÓGICOS DE LA ESTACIÓN METEOROLÓGICA MÁS PRÓXIMA (2 km) CORRESPONDIENTES A LOS TREINTA DÍAS ANTERIORES A LA TOMA DE DATOS

Parámetro	Invierno	Primavera	Verano
	15/02 - 15/03	15/05 - 15/06	15/07 - 15/08
Temperatura media (°C)	11,6	20,0	24,0
Temperatura máxima media (°C)	17,9	26,8	31,8
Temperatura mínima media (°C)	8,0	15,7	19,0
Precipitación acumulada (mm)	20,8	39,1	5,8
Velocidad media del viento (m/s) y dirección	5,1 (SW)	4,2 (SW)	4,9 (SW)
Presión atmosférica (hPa)	1028	1020	1019
Déficit de presión de vapor (KPa)	1,04	1,14	2,05

### Diseño

Se seleccionó una parcela (400 x 280 m) a 140 msnm y orientada N-NE, que se mantiene habitualmente con una baja densidad de plantas. En ella se eligieron al azar 10 plantas que fueron taladas en invierno a 15 cm del nivel del suelo (Rebrotos, R), y 5 plantas más, no taladas, se utilizaron como controles de dicha parcela (Controles, C). En el bosque circundante, se eligieron al azar 4 individuos de *Q. ilex* próximos a la parcela, que fueron designados como CF (Control Forest, controles bosque). Las características morfológicas de los árboles antes de talarlos fueron:  $5,9 \pm 0,3$  cm diámetro a la altura del pecho (DBH),  $4,7 \pm 0,2$  m altura media,  $1,4 \pm 0,2$  Kg biomasa foliar media.

### VARIABLES ANALIZADAS

#### - Intercambio Gaseoso y Fluorescencia de las Clorofilas

Se utilizó el sistema de intercambio gaseoso portátil LI-6200 (Li-Cor Inc., Lincoln,

NE, USA) para medidas puntuales al mediodía. En cada estación se realizaron 10 curvas de respuesta de la asimilación de  $\text{CO}_2$  respecto de concentración intercelular de  $\text{CO}_2$  ( $A/C_i$ ) por tratamiento mediante el sistema de intercambio de gases LI-6400 (LI-COR, Lincoln, Nebraska, USA). Las condiciones en la cubeta foliar variaron según la estación.

La densidad de flujo fotónico fotosintético se estableció como  $600 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , que es saturante en estas condiciones (Peña-Rojas *et al.*, 2004) y la concentración ambiental de  $\text{CO}_2$  estuvo comprendida entre 50 y  $800 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ . El análisis de las curvas permitió la determinación de  $A_{\text{max}}$ , fotosíntesis neta a  $C_i$  y PPF saturante;  $V_{c,\text{max}}$ , velocidad máxima de carboxilación de la Rubisco;  $J_{\text{max}}$ , transporte máximo de electrones que contribuye a la regeneración de la ribulosa bifosfato (RuBP),  $I_s$ , limitación estomática de la fotosíntesis ( $I_s(\%)=100 \times (1-(A/A_{\text{sat}}))$ );  $A_{\text{sat}}$ , fotosíntesis neta bajo luz saturante y  $C_i = 350 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$  (Farquhar y Sharkey, 1982; McMurtrie y Wang, 1993).

Los componentes de la fluorescencia de las clorofilas se cuantificaron mediante un fluorímetro modulado (Mini-PAM Photosynthesis Yield Analyzer, Walz, Efeltrich, Alemania) en las mismas hojas utilizadas en las mediciones de intercambio gaseoso tal como se describe en Fleck *et al.* (1998). Los parámetros  $F_m$ ,  $F'_m$ ,  $F_o$  y  $F_v$  se determinaron según Kooten y Snel (1990). La eficiencia del PSII ( $\Phi_{\text{PSII}}$ ) y el rendimiento cuántico máximo al mediodía ( $F_v/F_m$ ) se determinaron según Genty *et al.* (1989). Los parámetros  $F'_o$ ,  $F'_v$  y quenching fotoquímico ( $q_p$ , relacionado con el número de centros abiertos) se estimaron según Oxborough y Baker (1997). El quenching no fotoquímico (NPQ) se calculó como  $((F'_m/F_m)-1)$ . La adaptación en oscuridad fue de mínimo 20 minutos.

La conductancia del mesófilo ( $g_{\text{mes}}$ ) se estimó a partir de las medidas combinadas de intercambio de gases (LiCor 6400) y de fluorescencia de las clorofilas según Epron *et al.* (1995) y Flexas *et al.* (2002).

### - Contenido Hídrico Relativo y Parámetros Anatómicos

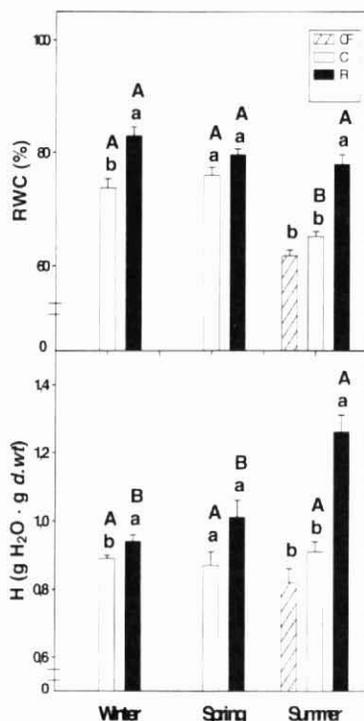
El contenido hídrico relativo (RWC) se determinó calculando:  $\text{RWC} = [(f.\text{wt}-d.\text{wt})/(f.\text{wt}-d.\text{wt})-100]$ , f.wt peso fresco; fs.wt peso saturado (tras rehidratar las muestras durante 24 h en oscuridad) y d.wt peso seco (tras secar las muestras en estufa a  $65^\circ\text{C}$  hasta peso constante). Se determinaron en invierno y verano en las mismas plantas utilizadas para mediciones de intercambio de gases: el peso específico foliar,  $\text{LMA} = (d.\text{wt}/\text{LA})$ , y sus componentes ( $f.\text{wt}/\text{LA}$ ) y  $[(d.\text{wt}/f.\text{wt})-100]$ , como indicadores del grosor foliar (T) y de la densidad foliar (D), respectivamente (Dijkstra, 1989).

### - Composición Química Foliar

Se molieron muestras de hojas en un Molino Cyclotec 1093 Sample Mill (Tecator, Höganäs, Suecia). Posteriormente se escanearon en un espectrofotómetro de reflectancia en el infrarrojo cercano (NIR Systems 6500, Foss NIR Systems, Inc, Silver Spring, MD). Se utilizó una base de datos espectral a partir de 25 especies leñosas mediterráneas tal como se describe en Peña-Rojas *et al.* (2005)

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Durante el estudio se observaron diferencias funcionales y estructurales entre rebrotes y plantas control, especialmente en el periodo de sequía. Los valores de los parámetros hídricos determinados reflejaron las diferencias en disponibilidad hídrica de los distintos tipos de plantas (tratamientos) (Figura N° 1).

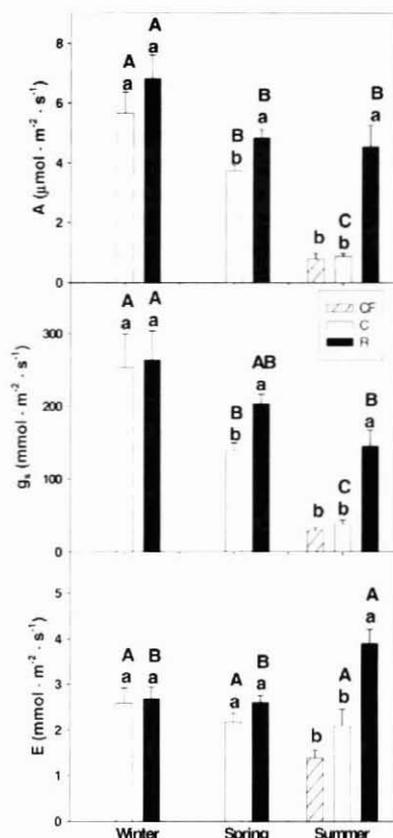


Cada valor representa la media  $\pm$  SE de 30 medidas.  
Las diferencias significativas ( $p \leq 0.05$ ) se indican mediante letras distintas (tratamiento (a, b), estación (A, B)).

Figura N° 1

### CONTENIDO HÍDRICO RELATIVO (RWC) E HIDRATACIÓN (H) AL MEDIODÍA (CF CONTROL BOSQUE; C CONTROL Y R, REBROTOS)

Al mediodía, los rebrotes mostraron mayor contenido hídrico (RWC) e hidratación (H) que los controles en invierno y verano, hecho relacionado con su menor relación parte aérea/parte subterránea (Peña-Rojas *et al.*, 2004, Fleck *et al.*, 1998). A pesar de que el aumento en temperatura foliar y DPV en verano favorecieron una elevada transpiración en rebrotes (Figura N° 2), el RWC se mantuvo a lo largo del año y fue superior al de los controles. Las diferencias entre R y C fueron iguales a las diferencias entre R y CF y en consecuencia no son debidas a la zona en que crecieron (talada o intacta) y sus presumibles diferencias en contenido de agua en el suelo, sino a las características de los rebrotes.



Cada valor representa la media  $\pm$  SE de 8 medidas.

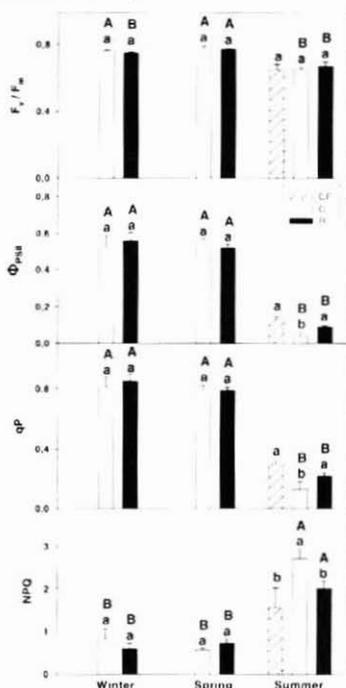
Las diferencias significativas ( $p \leq 0.05$ ) se indican mediante letras distintas (tratamiento (a, b, c), estación (A, B)).

**Figura N° 2**

**VALORES AL MEDIODÍA DE ASIMILACIÓN NETA DE  $\text{CO}_2$  (A), CONDUCTANCIA ESTOMÁTICA ( $g_s$ ) Y TRANSPIRACIÓN (E), (CF CONTROL BOSQUE; C CONTROL Y R, REBROTOS).**

Cuando la disponibilidad hídrica fue mayor (invierno), la fotosíntesis fue semejante en los diferentes tipos de material, sin observarse ventaja de los rebrotos a pesar de mostrar mayor RWC e hidratación (Figura N° 2). Bajo un estrés hídrico moderado (primavera), la menor demanda hídrica de los rebrotos debida a su menor área foliar total implicó una mayor conductancia estomática que en los controles. El cierre estomático redujo la disponibilidad de  $\text{CO}_2$  conllevando una disminución de la fotosíntesis. El estrés estival tuvo un efecto marcado reduciendo la fotosíntesis un 50% en los controles y un 20 % en los rebrotos. En resumen, controles y rebrotos evitaron la desecación mediante el cierre estomático, con lo que se produjo una limitación de la asimilación de  $\text{CO}_2$  pero se mantuvieron unos valores operativos de RWC y H.

En determinadas circunstancias, la absorción de luz puede exceder a la necesaria para la fotosíntesis llevando a la fotoinhibición del aparato fotosintético en dicha especie (Méthy et al. 1996). El efecto de la sequía quedó reflejado en los parámetros de fluorescencia (Figura N° 3). El  $\Phi_{PSII}$ ,  $F_v/F_m$  y el  $q_p$  fueron menores en el verano. La disipación de la energía en forma de calor mediante el ciclo de las xantofilas, indicado por el parámetro NPQ fue mayor que en invierno en todos los tratamientos indicando una mayor saturación del aparato fotosintético. (Demmig-Adams y Adams 1996). Asimismo, el NPQ en verano fue menor en rebotes que en controles debido a su mayor sumidero fotosintético de electrones (mayor fotosíntesis). Los valores de  $\Phi_{PSII}$ , NPQ y  $q_p$  en CF son indicativos de un estado del aparato fotoquímico más relajado en el ambiente sombreado. Los resultados de intercambio de gases y de fluorescencia de las clorofilas indicaron la existencia de limitantes no estomáticos de A durante la sequía severa, menos marcada en rebotes, corroborados por los cambios observados en los parámetros derivados de las curvas A/C<sub>i</sub> (Cuadro N° 2).



Cada valor representa la media  $\pm$  SE de 8 medidas.  
Las diferencias significativas ( $p \leq 0.05$ ) se indican mediante letras distintas (tratamiento (a, b, c), estación (A, B)).

Figura N° 3

VALORES AL MEDIODÍA DE RENDIMIENTO CUÁNTICO MÁXIMO DEL PSII ( $F_v/F_m$ ),  
EFICIENCIA DEL PSII ( $\Phi_{PSII}$ ), QUENCHING FOTOQUÍMICO ( $q_p$ ) Y QUENCHING NO  
FOTOQUÍMICO (NPQ);  
(CF CONTROL BOSQUE; C CONTROL Y R, REBROTOS).

Cuadro N° 2

ASIMILACIÓN NETA DE CO<sub>2</sub> A C, Y LUZ SATURANTE (A<sub>MAX</sub>), VELOCIDAD MÁXIMA DE CARBOXILACIÓN DE LA RUBISCO (V<sub>C,MAX</sub>), TASA MÁXIMA DE TRANSPORTE DE ELECTRONES QUE CONTRIBUYE A LA REGENERACIÓN DE LA RuBP (J<sub>MAX</sub>) Y LIMITACIÓN ESTOMÁTICA (L<sub>s</sub>) A PARTIR DE LAS CURVAS A/C, PARA LOS DISTINTOS TRATAMIENTOS (C, CONTROL; R, REBROTOS) Y ESTACIONES

		Tratamiento	
		C	R
A <sub>max</sub> (μmol · m <sup>-2</sup> · s <sup>-1</sup> )	Invierno	6.6 ± 0.5 <sup>ab</sup>	7.2 ± 0.3 <sup>ab</sup>
	Verano	1.1 ± 0.2 <sup>ca</sup>	3.4 ± 0.5 <sup>ca</sup>
V <sub>C,max</sub> (μmol · m <sup>-2</sup> · s <sup>-1</sup> )	Invierno	30.7 ± 2.8 <sup>ab</sup>	31.8 ± 1.6 <sup>ca</sup>
	Verano	13.5 ± 4.0 <sup>ca</sup>	29.9 ± 2.3 <sup>ba</sup>
J <sub>max</sub> (μmol · m <sup>-2</sup> · s <sup>-1</sup> )	Invierno	63.4 ± 4.9 <sup>ab</sup>	66.8 ± 2.8 <sup>ab</sup>
	Verano	17.1 ± 4.1 <sup>ca</sup>	34.9 ± 4.3 <sup>ba</sup>
l <sub>s</sub> (%)	Invierno	26.2 ± 1.5 <sup>ba</sup>	21.9 ± 1.1 <sup>ca</sup>
	Verano	51.6 ± 3.9 <sup>ab</sup>	37.5 ± 3.0 <sup>ab</sup>

Cada valor representa la media ± SE de 10 réplicas. Las diferencias significativas ( $p \leq 0.05$ ) se indican mediante letras distintas (tratamiento (a, b, c), estación (A, B)).

Con la progresión de sequía de invierno a verano, se observaron cambios morfológicos: bajo disponibilidad hídrica baja las hojas tendieron a ser menores (LA), característica frecuente en especies esclerófilas perennifolias (Gratani y Bombelli, 1999). La mejora hídrica en rebrotes se evidenció en hojas mayores. CF también mostró áreas mayores atribuibles a su ambiente menos soleado. Con mayor sequía se observaron LMA mayores: los R mostraron valores menores en verano. Mayores LMA en controles estuvieron asociados con tasas de A menores de acuerdo con Gulías *et al.* (2003).

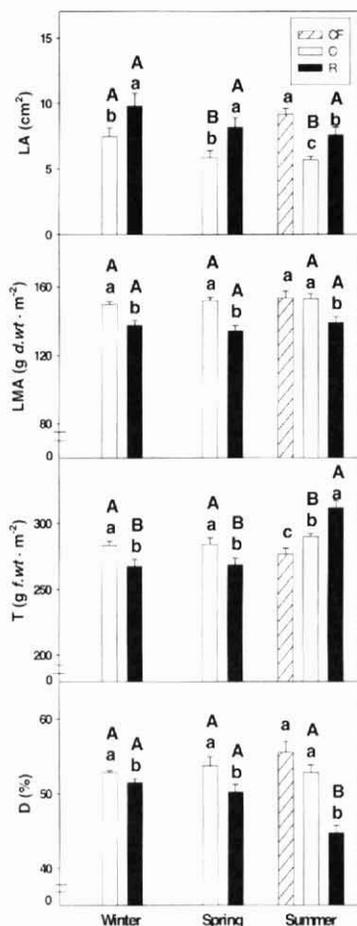
**Cuadro N° 3**  
**COMPOSICIÓN QUÍMICA FOLIAR. CF CONTROL BOSQUE, C REBROTOS, R REBROTOS,**  
**TNC CARBOHIDRATOS TOTALES NO ESTRUCTURALES**

g · m <sup>-2</sup>		Tratamiento		
		CF	C	R
Nitrógeno	Invierno	---	2.57 ± 0.26 <sup>aA</sup>	2.36 ± 0.12 <sup>aA</sup>
	Primavera	---	2.20 ± 0.07 <sup>aA</sup>	2.01 ± 0.06 <sup>aB</sup>
	Verano	2.22 ± 0.14 <sup>a</sup>	2.05 ± 0.10 <sup>aA</sup>	1.99 ± 0.05 <sup>aB</sup>
Almidón	Invierno	---	5.03 ± 1.93 <sup>aA</sup>	8.02 ± 1.44 <sup>aA</sup>
	Primavera	---	9.39 ± 0.80 <sup>aB</sup>	9.28 ± 0.51 <sup>aA</sup>
	Verano	11.88 ± 0.04 <sup>a</sup>	11.05 ± 0.31 <sup>aB</sup>	10.57 ± 0.33 <sup>aA</sup>
Azúcares solubles	Invierno	---	11.45 ± 2.61 <sup>aA</sup>	10.16 ± 0.85 <sup>aA</sup>
	Primavera	---	11.40 ± 0.91 <sup>aA</sup>	9.08 ± 0.61 <sup>bA</sup>
	Verano	11.66 ± 0.63 <sup>a</sup>	12.15 ± 0.42 <sup>aA</sup>	9.51 ± 0.28 <sup>bA</sup>
Lípidos	Invierno	---	19.95 ± 4.06 <sup>aA</sup>	17.14 ± 1.82 <sup>aA</sup>
	Primavera	---	22.30 ± 1.07 <sup>aA</sup>	16.13 ± 1.00 <sup>bA</sup>
	Verano	24.33 ± 1.25 <sup>a</sup>	23.61 ± 0.92 <sup>aA</sup>	18.68 ± 0.57 <sup>bA</sup>
TNC	Invierno	---	16.48 ± 4.54 <sup>aA</sup>	18.18 ± 2.26 <sup>aA</sup>
	Primavera	---	20.79 ± 1.40 <sup>aA</sup>	18.36 ± 0.84 <sup>aA</sup>
	Verano	23.54 ± 0.59 <sup>a</sup>	23.20 ± 0.66 <sup>aA</sup>	20.09 ± 0.47 <sup>bA</sup>
Hemicelulosa	Invierno	---	25.56 ± 2.68 <sup>aA</sup>	23.85 ± 1.01 <sup>aA</sup>
	Primavera	---	26.01 ± 0.85 <sup>aA</sup>	22.45 ± 0.68 <sup>bA</sup>
	Verano	27.89 ± 0.87 <sup>a</sup>	26.96 ± 0.71 <sup>aA</sup>	25.15 ± 0.75 <sup>aA</sup>
Celulosa	Invierno	---	34.91 ± 1.88 <sup>aA</sup>	30.01 ± 1.76 <sup>aA</sup>
	Primavera	---	33.25 ± 0.77 <sup>aA</sup>	30.02 ± 0.96 <sup>bA</sup>
	Verano	39.10 ± 0.08 <sup>a</sup>	33.96 ± 0.56 <sup>bA</sup>	31.78 ± 1.01 <sup>bA</sup>
Lignina	Invierno	---	31.72 ± 0.26 <sup>aA</sup>	24.11 ± 1.85 <sup>bA</sup>
	Primavera	---	26.66 ± 0.67 <sup>aB</sup>	22.76 ± 0.77 <sup>bA</sup>
	Verano	28.41 ± 1.96 <sup>a</sup>	24.81 ± 0.99 <sup>aB</sup>	22.05 ± 1.01 <sup>bA</sup>

Los valores corresponden a la media ± SE de 10 réplicas. Las diferencias significativas ( $p \leq 0.05$ ) se indican mediante letras distintas (tratamiento a, b, c, estación A, B)

También se observó un contenido similar de N (Cuadro N° 3) en controles y rebrotos a pesar de las menores tasas fotosintéticas en C. Esta observación confirma que existe una relación entre LMA elevados en esclerófilos perennifolios y baja inversión de N en componentes fotosintéticos (Field y Mooney, 1986) que podría ser responsable del incremento de la limitación no estomática de la fotosíntesis bajo estrés severo tal como se observó en los controles.

Se estudió la relación entre LMA y sus dos componentes: densidad foliar (D) y grosor (T) ya que pueden variar independientemente en respuesta a la disponibilidad hídrica, nutricional y luminosa (Witkowski y Lamont 1991). LMA no varió durante el estudio, pero sí sus componentes en la vegetación de rebrote: D disminuyó y T aumentó de primavera a verano al aumentar la sequía (Figura N° 4). Mediavilla *et al.* (2001) mostraron el hecho de que hojas más gruesas tienden a mostrar una menor densidad de tejido. Las variaciones observadas de los componentes de las paredes celulares (hemicelulosa, celulosa y lignina) (Cuadro N° 3), siguen el mismo patrón que la densidad foliar: menores contenidos de celulosa y lignina en los rebrotos que en los controles en primavera y verano.



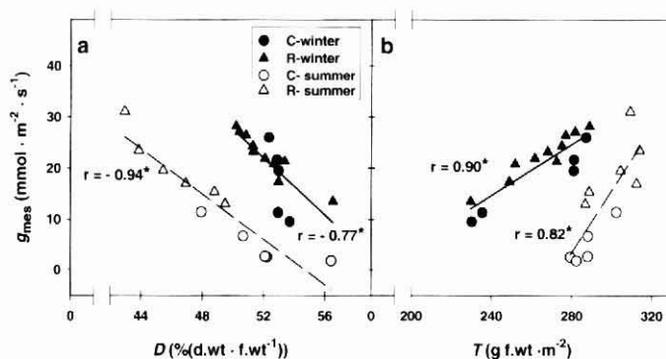
Cada valor representa la media  $\pm$  SE de 30 medidas.  
Las diferencias significativas ( $p \leq 0.05$ ) se indican mediante letras distintas (tratamiento a, b, c, estación A, B)

Figura N° 4

ÁREA MEDIA POR HOJA (LA), PESO ESPECÍFICO FOLIAR (LMA), DENSIDAD FOLIAR (D) Y GROSOR FOLIAR (T); (CF CONTROL BOSQUE; C CONTROL Y R, REBROSES).

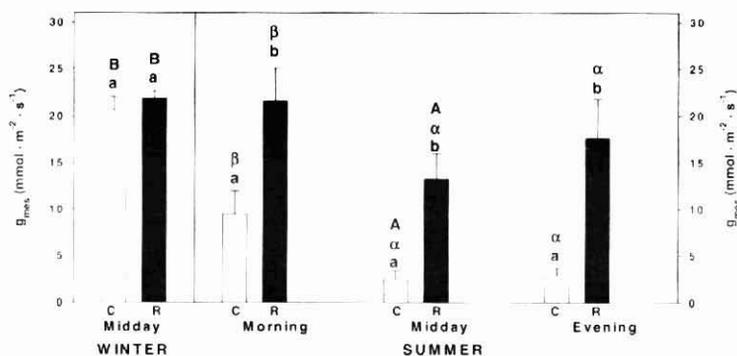
Los cambios estructurales pueden favorecer una mayor  $g_{mes}$  en los rebroses facilitando la difusión de  $CO_2$  en el mesófilo y contribuyendo al aumento fotosintético. En efecto,  $g_{mes}$  se correlacionó negativamente con D y positivamente con T (Figura N° 5; Niinemets 1999). Los valores de  $g_{mes}$  se redujeron con el estrés hídrico desde invierno a verano (Figura N° 6) tal como se ha descrito en otras especies (Renou *et al.*, 1990; Flexas *et al.*, 2002), y se observaron variaciones a lo largo del día. Tanto las variaciones estacionales como diurnas

de  $g_{mes}$  transcurrieron en paralelo a los cambios en A y Amax, hecho que podría indicar una regulación a la baja de la fotosíntesis en respuesta a niveles sostenidos y bajos de  $CO_2$  (Flexas *et al.*, 2006). Los valores bajos de  $g_{mes}$  respecto a los de  $g_s$  sugieren una fuerte contribución de  $g_{mes}$  al declive general de la difusión de  $CO_2$  durante la sequía.



Los asteriscos indican correlaciones estadísticamente significativas ( $p \leq 0.05$ )

**Figura N° 5**  
**CONDUCTANCIA DEL MESÓFILO AL  $CO_2$  ( $G_{MES}$ ) VS. DENSIDAD FOLIAR (D) (A) Y GROSOR FOLIAR (T) (B) EN INVIERNO (NEGRO) Y VERANO (BLANCO).**



En verano se consideró también el momento del día.

Cada valor representa la media  $\pm$  SE de 30 medidas.

Las diferencias significativas ( $p \leq 0.05$ ) se indican mediante letras distintas (tratamiento (a, b, c), estación (A, B) y momento del día ( $\alpha$ ,  $\beta$ )).

**Figura N° 6.**  
**CONDUCTANCIA DEL MESÓFILO AL  $CO_2$  ( $G_{MES}$ ) (C, CONTROL Y R, REBROTOS)**

A pesar de la relación observada entre  $g_{mes}$  y D y T, se observó la presencia de dos correlaciones diferentes en invierno y verano, indicativa de la existencia de otro factor subyacente a las variaciones de  $g_{mes}$ . Además, las variaciones observadas de  $g_{mes}$  a lo largo del día no pueden ser explicadas por variaciones en la morfología foliar, sino que deberían atribuirse a

cambios fisiológicos y/o bioquímicos. Tanto la anhidrasa carbónica (Gillon y Yakir, 2000), como las acuaporinas cloroplásticas (Terashima y Ono, 2002, Flexas *et al.*, 2004 y Hanba *et al.*, 2004) podrían jugar un papel regulador importante de la  $g_{mes}$ .

## CONCLUSIONES

Los rebrotes de encina presentaron una mayor actividad fotosintética y mejor estado hídrico en época de sequía. Esta mejora funcional está asociada a cambios en la estructura y composición química foliar que conllevaron valores mayores de conductancia del mesófilo al  $CO_2$  y como resultado una mayor capacidad fotosintética que pueda contribuir al mejor comportamiento tras una perturbación en zonas propensas a la sequía.

## REFERENCIAS

- Chaves, M.M., Maroco, J.P., Pereira, J.S., 2003.** Understanding plant responses to drought-from genes to the whole plant. *Functional Plant Biology* 30, 239-264
- Demmig-Adams, B., Adams, III W.W., 1996.** Xanthophyll cycle and light stress in nature: uniform response to excess direct sunlight among plant species. *Planta* 198, 460-470
- Dijkstra, P., 1989.** Cause and effect of differences in specific leaf area. In: Lambers H et al. (eds) Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants. SPB Academic Publishing bv, The Hague, The Netherlands, pp 125-140
- Epron, D., Godard, D., Cornic, G., Genty, B., 1995.** Limitation of net  $CO_2$  assimilation rate by internal resistances to  $CO_2$  transfer in the leaves of two tree species (*Fagus sylvatica* L. and *Castanea sativa* Mill.). *Plant Cell and Environment* 18, 43-51
- Farquhar, G.D., Sharkey, T.D., 1982.** Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review Plant Physiology* 33, 317-345.
- Field, C., Mooney, H.A., 1986.** The photosynthesis-nitrogen relationships in wild plants. In: Givinish TJ (ed) On the economy of plant form and function. Cambridge University Press, Cambridge, England, pp 25-56
- Fleck, I., Grau, D., Sanjosé, M. and Vidal, D., 1996.** Influence of fire and tree-fell on physiological parameters in *Quercus ilex* resprouts. *Annals of Forest Science* 53, 337-346
- Fleck, I., Hogan, K.P., Llorens, L., Abadía, A. and Aranda, X., 1998.** Photosynthesis and photoprotection in *Quercus ilex* resprouts after fire. *Tree Physiology* 18, 607-614
- Flexas, J., Bota, J., Escalona, J.M., Sampol, B. and Medrano, H., 2002.** Effects of drought on photosynthesis in grapevines under field conditions: an evaluation of stomatal and mesophyll limitations. *Functional Plant Biology* 29, 461-471
- Flexas, J., Bota, J. Loreto, F., Cornic, G. and Sharkey T.D., 2004.** Diffusive and metabolic



limitations to photosynthesis under drought and salinity in  $C_3$  plants. *Plant Biology* 6, 269-279.

**Flexas, J., Ribas-Carbó, M., Bota, J., Galmés, J., Henkle, M., Martínez-Cañellas, S., Medrano, H., 2006.** Decreased Rubisco activity during water stress is not induced by decreased relative water content but related to conditions of low stomatal conductance and chloroplast  $CO_2$  concentration. *New Phytol.* Doi: 10.1111/j.1469-8137.2006.01794.x

**Genty, B., Briantais, J.M. and Baker, N.R., 1989.** The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochemical Biophysical Acta* 990, 87-92

**Gillon, Jim and Yakir, Dan, 2000.** Internal Conductance to  $CO_2$  Diffusion and  $C^{18}O$  Discrimination in  $C_3$  Leaves *Plant Physiology* 201-214.

**Gratani, L. and Bombelli, A., 1999.** Leaf anatomy, inclination, and gas exchange relationships in evergreen sclerophyllous and drought semideciduous shrub species. *Photosynthetica* 37, 573-585

**Gulias, J., Flexas, J., Mus, M., Cifre, J., Lefi, E. and Medrano, H., 2003.** Relations between maximum leaf photosynthesis, nitrogen content and specific leaf area in Balearic endemic and non-endemic Mediterranean species. *Annals of Botany* 92,215-222

**Hanba, Y.T., Shibasaka, M., Hayashi, Y., Hayakawa, T., Kasamo, K., Terashima, I., Katsuhara, M., 2004.** Overexpression of the barley aquaporin HvPIP2;1 increases internal  $CO_2$  conductance and  $CO_2$  assimilation in the leaves of transgenic rice plants. *Plant Cell Physiol.* 45, 21-529.

**Houghton, J.T., Ding, Y., Griggs, D.J., Nogue, M., van der Linden, P.J., Drai, X., Maskell, K. and Johnson, C.A. eds., 2001.** Climate change: The Scientific Basis. Contribution of Working Group I in the Third Assessment Report of Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, 251p

**Kooten, O.V., Snel, J.F.H., 1990.** The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. *Photosynthesis Research* 25, 147-150.

**Kruger, E.L. and Reich, P.B., 1997.** Response of hardwood regeneration to fire in mesic forest openings. II Leaf gas exchange, nitrogen concentration and water status. *Canadian Journal of Forest Research* 27, 1832-1840

**Loreto, F., Di Marco, G., Tricoli, D. and Sharkey, T.D., 1994.** Measurements of mesophyll conductance, photosynthetic electron transport and alternative electron links of field grown wheat leaves. *Photosynthesis Research* 41, 397-403

**Lawlor, D.W. and Cornic, G., 2002.** Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant Cell and Environment* 25, 275-294

- Mc Murtrie, R.E. and Wang, Y-P., 1993.** Mathematical models of the photosynthetic responses of tree stand to rising CO<sub>2</sub> concentrations and temperatures. *Plant Cell Environment* 16, 1–13.
- Mediavilla, S., Escudero, A. and Heilmeyer, H., 2001.** Internal leaf anatomy and photosynthetic resource-use efficiency: interspecific and intraspecific comparisons. *Tree Physiology* 21, 251-259
- Méthy, M., Damesin, C. and Rambal, S., 1996.** Drought and photosystem II activity in two Mediterranean oaks. *Annals Forest Science* 53, 255-262
- Mouillot, F., Rambal, S. and Joffre, R., 2002.** Simulating climate change impacts on fire frequency and vegetation dynamics in a Mediterranean-type ecosystem. *Global Change Biology* 8, 423-437
- Niinemets, Ü., 1999.** Research review. Components of leaf mass per area –thickness and density- alter leaf photosynthetic capacity in reverse directions in woody plants. *New Phytologist* 144, 35-47
- Niinemets, Ü., 2001.** Global-scale climatic controls of leaf mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology* 82, 453-469
- Niinemets, U., Cescatti, A., Rodeghiero, M. and 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.
- Oxborough, K. and Baker, N.R., 1997.** Resolving chlorophyll a fluorescence images of photosynthetic efficiency into photochemical and non-photochemical components- calculation of  $q_p$  and  $F'_v/F'_m$  without measuring  $F'_o$ . *Photosynthesis Research* 54, 135-142
- Peña-Rojas, K., Aranda, X. and Fleck, I., 2004.** Stomatal limitation to CO<sub>2</sub> assimilation and down-regulation of photosynthesis in *Quercus ilex* L. sprouts under slowly-imposed drought. *Tree Physiology* 24, 813-822
- Peña-Rojas, K., Aranda, X., Joffre, R. and Fleck, I., 2005.** Leaf morphology, photochemistry and water status changes in resprouting *Quercus ilex* during drought. *Functional Plant Biology* 32, 117-130.
- Renou, J.L., Gerbaud, A., Just, D. and André, M., 1990.** Differing substomatal and chloroplastic concentrations in water-stressed wheat. *Planta* 182, 415-419.
- Saruwatari, M.W. and Davis, S.D., 1989.** Tissue water relations of three chaparral shrub species after wildfire. *Oecologia* 80, 303-308
- Tenhunen, J.D., Pearcy, R.W. and Lange, O.L., 1987.** Diurnal variations in leaf conductance and gas exchange in natural environments. In: Zeiger E, Farquhar GD, Cowan IR (eds) *Stomatal function*. Stanford University Press, Stanford, California, USA, pp 323-352



**Terashima, I., Miyazawa, S.I. and Hanba, Y.T., 2001.** Why are sun leaves thicker than shade leaves?-consideration based on analyses of CO<sub>2</sub> diffusion in the leaf. *Journal of Plant Research* 114, 93-105

**Witkowski, E.T.F. and Lamont, B.B., 1991.** Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. *Oecologia* 88, 486-493