



7º CONGRESO FORESTAL ESPAÑOL

**Gestión del monte: servicios
ambientales y bioeconomía**

26 - 30 junio 2017 | Plasencia
Cáceres, Extremadura

7CFE01-025

Edita: Sociedad Española de Ciencias Forestales
Plasencia. Cáceres, Extremadura. 26-30 junio 2017
ISBN 978-84-941695-2-6

© Sociedad Española de Ciencias Forestales

Medición de la captura de la luz en la copa de especies arbóreas con distinta fenología foliar. Comparación de metodologías.

MANRIQUE, S.M.¹; MEDIAVILLA GREGORIO, S.²; ESCUDERO BERIÁN, A.².

¹Instituto de Investigaciones en Energía No Convencional (INENCO), Universidad Nacional de Salta (UNSa) y Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Av. Bolivia 5150, A4400FVY, Salta, Argentina. silmagda@unsa.edu.ar.

²Área de Ecología, Facultad de Biología, Universidad de Salamanca, Campus Unamuno s/n, 37007, Salamanca, España.

Resumen

La radiación solar influye en numerosos procesos fundamentales para los distintos organismos tanto a nivel fisiológico, como morfológico y reproductivo, y mucho más en el caso de las plantas, donde su papel es relevante, por su implicación en el proceso fotosintético. Resulta por tanto, un factor decisivo cuyos efectos son especialmente difíciles de incorporar a los modelos de balance de carbono porque la radiación puede variar rápidamente a corta escala temporal y la medición del autosombreado es especialmente laboriosa en especies arbóreas fuertemente ramificadas. Por tanto, este es uno de los factores peor conocidos entre los que afectan al balance de carbono. En este trabajo se presenta una metodología sencilla, rápida y fácilmente replicable para la evaluación del ambiente lumínico y eficiencia del empleo de la radiación solar en diferentes especies arbóreas de la Península Ibérica. El método desarrollado, basado en análisis de imágenes, fue aplicado en el campo y contrastado con otro método anteriormente empleado de mayor complejidad, mostrando similares resultados. El presente método permitirá avanzar en el modelado del balance de carbono de las especies particulares y de ecosistemas a nivel general, a fin de poder cuantificar y predecir la respuesta de dichos organismos a los futuros cambios climáticos locales y regionales.

Palabras clave

Análisis de imágenes, arquitectura del dosel, autosombreado, radiación solar, longevidad foliar.

1. Introducción

La producción primaria neta depende de la absorción y fijación del carbono a través de la fotosíntesis y su liberación por medio de la respiración autotrófica. En las plantas, la tasa fotosintética (sin considerar el tipo de metabolismo celular, C3, C4 o CAM) está condicionada por las características estructurales y fisiológicas del individuo y por sus respuestas frente a factores abióticos tales como la cantidad de radiación fotosintéticamente activa (PAR), la temperatura o la disponibilidad de agua. Se espera que muchos de estos factores experimenten cambios acusados en el nuevo escenario climático previsto. Es fundamental entonces comprender las distintas estrategias desplegadas por las especies para hacer frente a estos factores ambientales y maximizar su rendimiento. Desde hace un tiempo la elaboración de modelos destinados a estimar el balance de carbono de las especies arbóreas constituye uno de los objetivos prioritarios de estudio en el campo de la ecología, porque estos modelos resultan imprescindibles para descifrar las relaciones de competencia y comprender los patrones de distribución de especies con distintas características (MEDIAVILLA & ESCUDERO 2003, KIKUZAWA & LECHOWICZ 2006, FALSTER et al. 2011). Pero en los últimos años, el interés por estos modelos ha aumentado aún más debido a su importancia para predecir cambios futuros en el balance de carbono en los ecosistemas, dada la fuerte influencia de la productividad vegetal sobre el ciclo del carbono y sobre el control de la concentración atmosférica de CO₂ (DEWAR et al. 2009, VAZ et al. 2011). En este proceso de modelado, la calidad y cantidad de los datos de campo revisten una especial importancia para encontrar el mejor balance entre los datos simulados y los observados (calibración) y para analizar de manera objetiva su exactitud (validación)

(MIQUELAJÁUREGUI 2013). En concreto, la calibración y validación de los modelos de simulación de la dinámica del carbono requieren de la cuantificación de un gran número de variables abióticas y bióticas involucradas en los procesos de secuestro y almacenamiento de carbono.

Entre estas variables, es obvio que la radiación solar es un factor decisivo, cuyos efectos, sin embargo, resultan especialmente difíciles de incorporar a un modelo porque la radiación puede variar rápidamente a corta escala temporal e incluso espacial, con fuertes variaciones dentro de la copa a causa del autosombreado. El autosombreado depende de los propios rasgos foliares y de la arquitectura de la copa, por lo que sus efectos son diferentes para distintas especies (DICKMAN et al. 1990, KUULUVAINEN 1992). Por ejemplo, podemos esperar que en especies de larga longevidad foliar, las hojas más viejas ocupen posiciones internas dentro de la copa y se vean especialmente afectadas por el autosombreado (ACKERLY 1999). Además, una parte importante de los daños asociados a la senescencia anticipada en nuestras latitudes y en las especies que queremos incluir en este estudio, parece deberse al exceso de radiación en la época fría (GONZÁLEZ-ZURDO et al. 2016). En este sentido, la disposición espacial de los elementos de la copa puede ser crucial para la determinación de los daños, lo que evidentemente también afectaría al balance de carbono. Sin embargo, a pesar de la importancia trascendental de las variaciones espacio-temporales en el ambiente lumínico, este es uno de los factores del balance de carbono peor conocidos, porque la medición del autosombreado es especialmente laboriosa en especies arbóreas fuertemente ramificadas. Resultaba interesante explorar este aspecto y la posible influencia sobre las diferencias ya constatadas en el balance de carbono de las principales especies arbóreas mediterráneas (MEDIAVILLA & ESCUDERO 2003).

2. Objetivos

En este trabajo nos propusimos comprobar la eficacia de una metodología sencilla y replicable para la cuantificación de la eficiencia en el empleo de la radiación solar en diferentes especies arbóreas mediterráneas, explorando a la par, la posible influencia de dicha eficiencia sobre los diferentes balances de carbono de estas especies, previamente estudiados. La propuesta del método estuvo fundada precisamente en su sencillez y en que posibilitara el análisis ágil de un gran volumen de datos, facilitando la incorporación de este factor en modelos de estimación de balance de carbono para ecosistemas forestales. El método desarrollado fue aplicado en el campo y su validez fue contrastada con un método anterior empleado en las mismas especies para idéntico fin, pero que revestía una mayor complejidad y empleo de tiempo. El propósito final fue aportar una nueva herramienta y datos para la evaluación de la influencia de la radiación, que permitan el desarrollo de modelos de balance de carbono cada vez más precisos, que faciliten la comprensión de la capacidad de secuestro de carbono de distintas especies y masas forestales y sus implicaciones sobre el ciclo del carbono y los cambios climáticos futuros.

3. Metodología

3.1. Área de estudio

Los muestreos se realizaron en un sector de bosques nativos, próximo a la localidad de Valdelosa, ubicada en el centro norte de la provincia de Salamanca, España. Sus coordenadas son 41°08'49,02" de latitud norte y 5° 47'17,38" de longitud oeste. La altitud media es de 826 m.s.n.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 los 6°C), recuperándose gradualmente desde la primera mitad de febrero. Las temperaturas medias de los meses más cálidos están entre los 20 y los 24°C. La precipitación anual oscila entre los 350 y 500 mm (CALABUIG 1992). Las lluvias son particularmente escasas durante los meses de julio y agosto, en los que también son más altas las temperaturas. Las precipitaciones son más abundantes normalmente durante el periodo primaveral y en menor medida,

en otoño, estación normalmente más húmeda que el invierno. El suelo es un cambisol húmico, aunque, en determinadas zonas, pasa a ser cambisol éutrico. Se trata de una zona de dehesa, donde la vegetación arbórea (en torno a 50 especímenes/ha) está integrada fundamentalmente por cuatro especies quercíneas, con manchas intercaladas de pino marítimo, mientras que en el sotobosque destaca la presencia de *Cistus ladanifer* L. y *Lavandula stoechas* L.

3.2. Especies forestales seleccionadas

Se trabajó con cuatro especies arbóreas (tres planifolias y una conífera) que se encuentran entre las más ampliamente distribuidas en la Península ibérica (Plan Forestal Nacional 2002): *Quercus faginea* Lam. (quejigo), *Quercus suber* (alcornoque), *Q. ilex* L. subsp. *ballota* (Desf.) Samp. (encina) y *Pinus pinaster* Aiton (pino resinero o marítimo). Estas especies 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, algo superior a dos años en el caso de la encina y en torno a tres años en el caso de la especie conífera. Se diferencian también, por tanto, en el número de cohortes foliares presentes en un mismo momento (y en consecuencia, previsiblemente, en la intensidad del autosombreado). 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.

3.3. Estimación de la captura de luz y análisis de datos

Trabajos previos del equipo de investigación (DEL RIO 2014) permitieron, por medio de reconstrucción tridimensional a través del programa YPLANT (PEARCY & YANG 1996), obtener los distintos parámetros necesarios para estimar la eficiencia en la captura de la luz en tres de las especies incluidas en el presente estudio (*Q. ilex*, *Q. faginea* y *Q. suber*). La información requerida por el programa para reconstruir tridimensionalmente el dosel implica mediciones extremadamente laboriosas 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). Por ello, en un intento de buscar un método alternativo para agilizar el estudio del factor lumínico, nos propusimos aplicar un nuevo procedimiento de mayor facilidad de ejecución, y que nos permitiese incrementar la cantidad de mediciones con menor inversión de tiempo. Nuestro trabajo se centra fundamentalmente en las tres especies quercíneas ya citadas, para contrastar los resultados obtenidos con las dos metodologías consideradas. Sin embargo, en este caso incorporamos además una nueva especie (*P. pinaster*) que, debido a su longevidad foliar superior a las especies previamente estudiadas, presenta un mayor número de cohortes en su copa y por tanto, diferentes niveles de autosombreado.

Para el desarrollo del método, en primer lugar en el campo, por medio de una pértiga con tijera incorporada en el extremo, seccionamos cinco ramas de cada uno de los tres *Quercus* estudiados, incrementando el tamaño de muestra hasta 10 ramas en el caso de la especie conífera. Las hojas en las copas de las cuatro especies presentan una distribución agregada, con ramas más o menos individualizadas, lo que permite diferenciar conjuntos de hojas que funcionan como una unidad independiente desde el punto de vista de la interceptación de la luz. En todos los casos se seleccionó la rama terminal de la copa, orientada en sentido vertical. Una vez seccionadas las ramas, estas eran colocadas sobre un trípode y fotografiadas sobre un fondo negro para evitar reflejos claros y la distorsión en la estimación de la captura de la luz (Figura 1). La cámara se situó a espaldas del sol procurando que quedara exactamente por debajo del haz de rayos solares. De esta forma se procuró tomar la fotografía desde el punto de vista del sol, pero sin proyectar sobre la rama la sombra de la cámara. Las fotografías (un total de 228) se tomaron durante la mañana, siempre con una referencia de tamaño conocido, a fin de poder conservar la escala en el cálculo de la superficie, y en tres posiciones distintas con respecto al sol:

- 0°, es decir, colocando la muestra totalmente paralela a los rayos solares
- 45°, rama inclinada 45 grados con respecto a la dirección predominante de los rayos solares
- 90°, ídem que la anterior, a 90 grados, es decir, rama perpendicular a los rayos solares



Figura 1. Ubicación de ramas en brazo móvil (a) y toma de fotografías con fondo negro (b) orientando la rama en tres posiciones que simulaban distintos ángulos de incidencia de los rayos solares.

Tras ser fotografiadas, cada una de las ramas fue separada en “matas”, cortando por debajo de la hoja más vieja encontrada en cada sector de la rama (FALSTER & WESTOBY 2003), y luego embolsadas y etiquetadas para su traslado al laboratorio, donde se mantuvieron en cámara frigorífica hasta su posterior análisis. Allí, cada una de las bolsas se analizó por separado, identificando las diferentes cohortes foliares presentes y contando el número de matas y de hojas por cada rama. Una vez realizada esta cuantificación, se procedió a escanear cada una de las hojas separadas previamente y a procesarlas mediante el empleo del software DIA®, a fin de estimar la superficie foliar total de cada rama, además de otros rasgos como el área media por hoja.

Después de procesar las ramas, se procedió a trabajar con las fotografías realizadas en el campo, por medio del software Photoshop®, que permite seleccionar áreas de la imagen con una determinada gama de color, extrayendo la superficie gráfica de hojas iluminadas del haz y del envés, para cada una de las fotos tomadas. Mediante este programa, se obtuvieron imágenes de las áreas foliares iluminadas, para los tres ángulos de inclinación solar trabajados y para los dos lados de las hojas (haz y envés). En nuestras especies planifolias el envés tiene siempre un tono más claro que el haz y el programa de análisis de imagen permite diferenciar ambas superficies. Por diferencia con el área foliar total medida en el laboratorio calculamos el área foliar sombreada u ocultada por otros elementos de la copa en las fotografías. Cada una de las imágenes generadas fue transformada luego a un formato compatible con el software Image J®, a fin de poder realizar la cuantificación del área foliar involucrada en cada caso (iluminada, sombreada). A partir de los datos obtenidos calculamos la eficiencia de despliegue como el porcentaje de la superficie foliar total iluminado directamente en cada fotografía con respecto al área foliar total. Obviamente, el resto de la superficie foliar quedaría autosombreada.

El análisis de la varianza de una vía con posterior aplicación de test de comparación múltiple (Tukey) fue empleado para comprobar las posibles diferencias entre los valores medios de cada uno de los parámetros analizados tanto entre las distintas especies, como entre los distintos ángulos de incidencia foliar analizados. Todos los test se llevaron a cabo con el programa Infostat® y se consideró una significación de $P < 0.05$.

4. Resultados

4.1. Características arquitecturales: diferencias interespecíficas

A pesar de que se obtiene una fuerte variabilidad en los valores estimados, debido a que el tamaño de muestra no resulta muy elevado, los análisis de los rasgos estructurales permiten observar algunas diferencias entre las especies estudiadas (Tabla 1). *P. pinaster* es la especie que muestra las hojas más pequeñas por lo que, a pesar de contar con un número de hojas en las ramas no significativamente distinto al del resto de especies, finalmente es la que alcanza el área foliar total por rama más bajo, hasta en torno a tres veces inferior al de *Q. suber*. Esta especie es la que efectivamente despliega una mayor área foliar total, como resultado de un número de hojas similar al del resto, pero de mayor tamaño. *Q. faginea* es quien muestra el menor número de hojas por rama, pero debido al tamaño de sus hojas, muy superior al de *Q. ilex* y *P. pinaster*, finalmente consigue un área foliar total superior al de estas dos especies, aunque aún algo inferior al de *Q. suber* (Tabla 1).

Las hojas en las ramas se distribuyen en un número de matas mucho más elevado en *Q. faginea* y *Q. suber* que en encina y especialmente que en el caso del pino, de modo que, finalmente, es la especie conífera la que muestra un número de hojas por mata muy superior, con diferencias significativas con los tres *Quercus*, superando en torno a 18 veces a *Q. faginea* y *Q. suber* y en torno a 4.5 veces a *Q. ilex*. Estas diferencias en el número de hojas por mata se traducen lógicamente en diferencias en área foliar por mata, significativamente superior en la especie conífera (Tabla 1).

Tabla 1. Rasgos estructurales estimados para cada una de las especies de estudio (valores medios \pm SE, $n = 5$ para los *Quercus* y $n = 10$ para *P. pinaster*). Letras diferentes dentro de la misma fila, indican diferencias significativas entre especies ($P < 0.05$).

	<i>Q. faginea</i>	<i>Q. suber</i>	<i>Q. ilex</i>	<i>P. pinaster</i>
Área foliar individual (cm ²)	2.98 \pm 0.6 a	3.05 \pm 0.25 a	1.40 \pm 0.3 b	1.20 \pm 0.28 b
Total hojas por rama (n°)	740 \pm 107 a	1107 \pm 44 a	1413 \pm 617 a	1065 \pm 459 a
Área foliar por rama (cm ²)	2236 \pm 694 ab	3373 \pm 1338 a	1856 \pm 505 ab	1215 \pm 488 b
Total matas por rama (n°)	128 \pm 70 a	138 \pm 60 a	34 \pm 33 ab	6 \pm 2.1 b
Total hojas por mata (n°)	8 \pm 1.37 b	9 \pm 8.6 b	32 \pm 15.5 b	146 \pm 23 a
Área foliar por mata (cm ²)	31.1 \pm 36.4 b	25.1 \pm 3.9 b	42.1 \pm 1.03 b	118.1 \pm 55.1 a

Entre los tres *Quercus* las diferencias no resultan significativas porque el mayor número de hojas por mata que muestra *Q. ilex* se compensa con el menor tamaño medio de sus hojas, de modo que finalmente las tres especies muestran valores no muy alejados en área foliar por mata.

3.2. Estimación de la cantidad de luz capturada por las hojas por el método de análisis de fotografías digitales

Superficie foliar total iluminada

Cuando analizamos la proporción de superficie foliar iluminada para los distintos ángulos de inclinación de las hojas se observa que, en general, la interceptación tiende a ser máxima cuando los rayos solares están paralelos al eje principal de la rama, descendiendo a sus valores mínimos cuando están perpendiculares. Sin embargo, a nivel de una misma especie, las diferencias en la proporción de superficie foliar iluminada entre ángulos de inclinación resultan particularmente acusadas en *Q. faginea* y *Q. ilex*, mientras que prácticamente no se observan cambios en el caso de la especie conífera y apenas tampoco en *Q. suber* (Tabla 2).

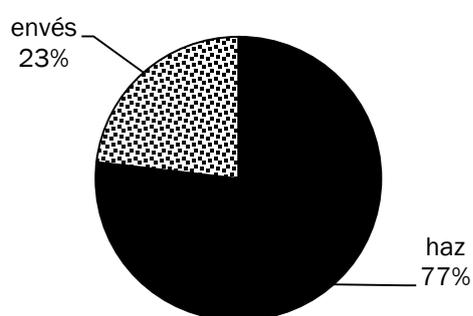
Tabla 2. Porcentaje del área foliar total que resulta iluminada según el ángulo de incidencia de la luz (valores medios \pm SE, $n = 5$ para los Quercus y $n = 10$ para *P. pinaster*). Letras diferentes dentro de la misma fila, indican diferencias significativas entre especies ($P < 0.05$).

Angulo	<i>Q. faginea</i>	<i>Q. suber</i>	<i>Q. ilex</i>	<i>P. pinaster</i>
0°	23.6 (2.07) a	20.5 (1.94) a	22.4 (3.92) a	29.8 (3.01) a
45°	20.1 (2.53) ab	20.9 (3.37) ab	15.9 (2.44) b	29.3 (2.38) a
90°	15.1 (1.99) b	19.6 (3.29) b	15.4 (3.28) b	30.2 (2.02) a
Promedio	19,6	20,3	17,9	29,8

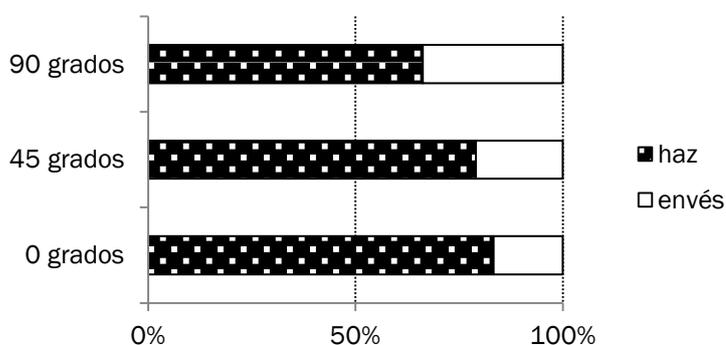
P. pinaster es la especie que, para cualquier ángulo de inclinación, consigue mayor proporción de su superficie foliar iluminada, en torno al 30% en todos los casos (Tabla 2). Aun mostrando valores más altos, las diferencias con el resto de especies no alcanzan la significación para 0°, pero sí se diferencia significativamente de los tres Quercus para los 90° e incluso de *Q. ilex* también para los 45°. Para un ángulo de incidencia de 90° la proporción de superficie foliar iluminada en *P. pinaster* prácticamente duplica a la que consiguen *Q. faginea* y *Q. ilex* y supera en más de un 54% a la porción iluminada en *Q. suber*. Pero la reducción en la superficie iluminada en *Q. ilex* a medida que se incrementa el ángulo de inclinación es tan acusada que ya a los 45° muestra diferencias con *P. pinaster*, cuya proporción de superficie iluminada supera a la *Q. ilex* en más de un 84% (Tabla 2). De este modo, si para cada especie estimásemos un promedio de los valores registrados en las tres inclinaciones, destacaría la especie conífera como la más eficaz interceptando la luz, mientras que entre las planifolias los valores más bajos claramente le corresponderían a *Q. ilex*.

Participación del haz y del envés en la captura de luz.

Hay que tener en cuenta que la superficie foliar total que está involucrada en la captación luminosa incluye la superficie del haz de las hojas como así también del envés de las mismas. Sin embargo, la participación de ambos lados de las hojas es claramente diferente. En el pino, sus acículas de forma semicilíndrica hacen imposible distinguir el haz o el envés, de modo que, para facilitar las comparaciones, la superficie iluminada se consideró haz. Excluyendo entonces a *P. pinaster* (cuya superficie de captación de las hojas es uniforme), en promedio para todos los Quercus y ángulos de inclinación, la captación de la energía luminosa se realiza en un 77% del lado del haz y en un 23% del lado del envés (Figura 2a). Considerando separadamente los distintos ángulos de inclinación frente a los rayos solares, en todos los casos es mayor la participación de las hojas en la captación de luz desde el lado del haz. Sin embargo, a medida que aumenta el ángulo de inclinación solar incidente sobre las hojas, la participación del haz en la captación luminosa disminuye, mientras que aumenta la del envés (Figura 2b).



(a)



(b)

Figura 2. Participación porcentual del haz y envés de las hojas en la captura lumínica sin discriminar ángulo de incidencia de los rayos solares (a) y promedio porcentual según ángulo de incidencia (b). En ambos casos incluyendo únicamente las especies planifolias.

A pesar de estar tendencias generales, cuando analizamos con más detalle lo que ocurre a nivel de cada una de las especies, pueden observarse situaciones diferentes. Para cualquier ángulo de inclinación, la contribución del envés de las hojas a la captación de la luz es más alta en la especie de mayor longevidad foliar, *Q. ilex*, aunque las diferencias con las otras dos especies no llegan a alcanzar la significación probablemente por insuficiente número de muestras (Tabla 3). En esta especie, el envés de las hojas capta incluso un mayor porcentaje de luz que el haz para una disposición perpendicular respecto a los rayos solares (90°). En *Q. faginea* también se incrementa la participación del envés de las hojas en la captación de luz a medida que lo hace el ángulo de inclinación, aunque siempre es el haz de las hojas el responsable de un mayor porcentaje de luz interceptada. *Q. suber* es la única de las tres especies en la que el porcentaje de área iluminada por el envés es máxima a 0°, reduciéndose al aumentar el ángulo de inclinación. En consecuencia, mientras no se alcanza la significación en las diferencias entre especies en el porcentaje de área iluminada por el envés en ningún caso, sí lo hace para el área iluminada por el haz, significativamente más baja para encina que para los otros dos *Quercus* para una inclinación de 45° y significativamente más baja también para encina y quejigo que para alcornoque para una inclinación de 90°.

Tabla 3. Porcentaje del área foliar total que resulta iluminada según el ángulo de incidencia de la luz y el lado de la hoja (valores medios \pm SE, n = 5). Letras diferentes dentro de la misma fila, indican diferencias significativas entre especies ($P < 0.05$).

Angulo	Lado	<i>Q. faginea</i>	<i>Q. suber</i>	<i>Q. ilex</i>
0°	Haz	21.2 (1.86) a	15.4 (1.81) a	16.2 (2.67) a
	Envés	2.46 (0.71) a	5.19 (3.27) a	6.12 (2.46) a
45°	Haz	16.3 (2.99) a	17.8 (4.49) a	8.48 (1.93) b
	Envés	3.82 (0.88) a	3.05 (1.51) a	7.39 (3.39) a
90°	Haz	8.41 (2.75) b	16.0 (4.22) a	5.82 (1.99) b
	Envés	6.68 (2.08) a	3.62 (1.14) a	9.55 (3.32) a

3.3. Contrastación de métodos

Dado que el principal objetivo de nuestro trabajo es probar la metodología empleada y compararla con los datos obtenidos con las mediciones más elaboradas llevadas a cabo con el programa Yplant, incluimos en la Tabla 4 los resultados obtenidos en un trabajo previo para las mismas especies con este último programa (DEL RIO 2014). En este caso, el número de ramas analizadas fue menor, debido al mayor esfuerzo necesario para cada rama, de ahí el número menor de hojas por rama y área foliar total respecto al obtenido en el presente estudio. Aun así, en ambos casos *Q. ilex* es la especie que muestra un mayor número de hojas por rama, pero menor área foliar total por rama, debido al menor tamaño de sus hojas comparado con el de los otros dos *Quercus*.

Tabla 4. Valores medios (error típico) de distintos parámetros obtenidos en las mediciones llevadas a cabo con los dos métodos de estudio (Método I: reconstrucción tridimensional con el empleo del programa Yplant, datos tomados de Del Río 2014; Método II: análisis de fotografías tomadas sobre el terreno).

Nº total hojas/rama		Área foliar/rama (cm ²)		Eficiencia desplegada	
Método I	Método II	Método I	Método II	Método I	Método II

<i>Q. faginea</i>	408 (77)	740 (107)	1600 (580)	2236 (694)	0.242 (0.02)	0.200 (0.02)
<i>Q. suber</i>	410 (49)	1107 (44)	1100 (70)	3373 (1338)	0.243 (0.01)	0.201 (0.02)
<i>Q. ilex</i>	597 (86)	1413 (617)	1000 (150)	1856 (505)	0.230 (0.01)	0.180 (0.03)
<i>P. pinaster</i>	-	1065 (145)	-	1215 (154)	-	0.300 (0.02)

Las eficiencias de despliegue foliar calculadas a través del programa Yplant resultaron superiores a las obtenidas analizando las fotografías digitales (Tabla 4). Hay que puntualizar que las eficiencias de despliegue calculadas por ambos métodos no son estrictamente comparables porque en el primero se estima como cociente entre el área desplegada y el área proyectada en dirección a la fuente de luz. Por el contrario, con arreglo al presente método, al no disponer de estimación de área proyectada, se calcula la eficiencia en relación a la superficie foliar total. Probablemente la pequeña diferencia entre ambos métodos obedece a estos diferentes criterios de cálculo. En cualquier caso, la ordenación de las especies planifolias por su eficiencia desplegada es similar para ambos métodos. Efectivamente, a pesar de no alcanzarse la significación en las diferencias entre especies, se aprecian tendencias similares en los dos métodos que sugieren que quizás, debido al elevado trabajo necesario para extraer la información de cada una de las ramas seleccionadas, el número de muestras resulta insuficiente como para arrojar significación estadística. Así, en los dos casos es *Q. ilex* quien muestra los valores más bajos (Tabla 4), lo que sugiere que la copa de esta especie debe presentar alguna característica que determine mayores niveles de autosombreado. Los otros dos *Quercus* muestran valores prácticamente idénticos a pesar de su distinta longevidad y número de cohortes foliares. *P. pinaster*, analizada únicamente a través de fotografías digitales, sí muestra, sin embargo una eficiencia significativamente superior a la del resto de especies de estudio (Tabla 4).

5. Discusión

Como ya hemos comentado, uno de los objetivos principales de este estudio era probar la metodología simplificada basada en el análisis de fotografías digitales. Evidentemente, el ahorro de esfuerzo experimental es considerable. Las mediciones necesarias para aplicar el programa Yplant equivalen a aproximadamente 4 días-persona por rama, de modo que en la mayoría de los trabajos publicados hasta la fecha se incluye un número tan reducido de ramas que resulta muy difícil analizar diferencias interespecíficas. Con el análisis de imagen aplicado aquí, se puede analizar un número mucho más elevado de especímenes. Quizá por ese motivo, en el presente estudio encontramos una clara relación entre la longevidad foliar de las especies planifolias y la eficiencia de despliegue. Las especies de nuestro estudio fueron seleccionadas cohabitando en las mismas parcelas, por lo que todas ellas disponían de la misma cantidad de radiación solar incidiendo por encima de la copa. Por tanto, el estudio se realizó con el fin de comprobar si las distintas especies tienen estrategias diferentes para la captación lumínica, o dicho de otro modo, el análisis de las posibles diferencias que, en función únicamente de las características estructurales de la copa, pudieran existir entre ellas en su capacidad para absorber la radiación.

La encina presentaba un mayor porcentaje promedio de la superficie foliar expuesta a la incidencia directa de los rayos solares. No siempre se observaban diferencias entre especies para determinados ángulos solares, pero al final la eficiencia promedio era menor en la especie planifolia con mayor longevidad foliar, tal y como hipotetizamos al principio. Las diferencias en longevidad foliar se manifiestan en la arquitectura de la copa. En la encina las hojas de cada rama se distribuyen entre un pequeño número de matas, lo que conduce a una rama fuertemente ramificada, con hojas viejas situadas en la parte inferior de la copa y teniendo por encima un gran volumen de material leñoso muy bifurcado, que lógicamente contribuye a interceptar la radiación impidiendo que llegue a las hojas. Por el contrario, en un estudio anterior, DEL RÍO (2014) no se pudieron observar diferencias

significativas entre estas mismas especies, lo que puede obedecer al menor número de muestras analizadas como consecuencia del fuerte trabajo experimental necesario para aplicar el programa Yplant. En este sentido, la metodología empleada en este estudio resulta más prometedora para analizar las diferencias interespecíficas en la eficiencia de captación de la luz, por la posibilidad de emplear tamaños de muestra más elevados. Evidentemente la eficiencia de despliegue no depende sólo de la longevidad foliar, de modo que las posibles diferencias en las otras variables de la arquitectura de la rama podrían afectar a los valores finales de cada especie. Por ejemplo, a pesar de su mayor longevidad foliar, *P. pinaster* presentaba una mayor eficiencia de despliegue gracias a la forma cilíndrica de las hojas, que permite además que la fracción de la copa iluminada sea similar para distintos ángulos de incidencia.

El ángulo foliar con respecto a la dirección de la luz es otro rasgo importante para la eficiencia de absorción (VALLADARES & PEARCY 1998, BRITES & VALLADARES 2005, HIKOSAKA & ANTEN 2012). Un mayor ángulo foliar con respecto a la horizontal conduce a una menor exposición de las hojas, lo que reduce la interceptación de la luz por las hojas superiores y permite el acceso de la radiación a posiciones interiores de la copa. Pero lo más importante es que un elevado ángulo foliar contribuye a reducir la cantidad de luz interceptada cuando el sol está alto sobre el horizonte. Esta disminución de la radiación interceptada durante las horas centrales del día reduce el sobrecalentamiento de la hoja y el riesgo de fotoinhibición, aumentando la eficiencia en el uso del agua (KING et al. 1997, VALLADARES & PUGNAIRE 1999), lo que resulta especialmente beneficioso en un ambiente seco y cálido. Este efecto beneficioso del ángulo foliar puede medirse comparando la eficiencia de despliegue (E_d) para diferentes ángulos de incidencia de la radiación. En concreto, el cociente $E_d(0^\circ)/E_d(90^\circ)$ nos proporciona un índice de la protección de la copa contra la radiación en las horas centrales del día (FALSTER & WESTOBY 2003). El cociente resultó inferior para *Q. suber*, lo que nos indicaría que en esta especie el diseño de la copa responde a la necesidad de reducir en lo posible la radiación absorbida durante las horas más cálidas del día al tiempo que se incrementa la absorción a primeras horas de la mañana y al final de la tarde, cuando las menores temperaturas permiten reducir las tasas de transpiración.

Otro rasgo importante en los patrones de absorción de la luz es la diferencia entre el haz y el envés de la hoja. Habitualmente se supone que la fotosíntesis es más intensa cuando la radiación solar es absorbida por la superficie adaxial (TSUYAMA et al. 2003), aunque probablemente la evidencia experimental al respecto es escasa. El método utilizado en el presente trabajo permite identificar fácilmente la superficie de la hoja que está siendo iluminada en un momento dado, porque nuestras especies de *Quercus* mediterráneos suelen presentar pubescencia en el envés, lo que resalta en una fotografía de la rama iluminada. El porcentaje de superficie foliar iluminada por el envés resultaba siempre significativo, especialmente cuando la luz incide con un ángulo de 90° . Es un resultado especialmente importante, porque la mayoría de los autores que miden fotosíntesis en hojas planas se basan en mediciones en las que las hojas se colocan en los equipos de medida con el haz orientado hacia la fuente de luz. Puesto que el porcentaje de superficie iluminada por el envés es significativo para las tres especies planifolias, es evidente que muchas de las estimaciones de fijación de dióxido de carbono efectuadas hasta la fecha podrían estar sobreestimadas.

Sin lugar a dudas, sería necesario ampliar el número de muestras, de manera de facilitar resultados más concluyentes, aunque en el caso de nuestro estudio, los resultados obtenidos son bastante coherentes con el resto de estudios realizados. Así mismo, hemos de recalcar que los datos obtenidos acerca de la iluminación de las hojas por el haz y por el envés es más explícita que en el caso de estudios anteriores (TSUYAMA et al. 2003, PARADISO & MARCELIS 2012).

6. Conclusiones

Las diferencias en las características de la copa determinan diferencias en la eficiencia de absorción de la luz, las cuales son en gran medida condicionadas por diferencias en la longevidad

foliar media, correspondiendo efectivamente a la especie de hojas de mayor duración, *Q. ilex*, la menor eficiencia entre los tres *Quercus* estudiados. A pesar de su distinta longevidad foliar, no observamos, sin embargo, diferencias entre las otras dos especies quercíneas, lo que revela que, además de la longevidad foliar, otros aspectos del diseño de la copa, tales como la orientación de las hojas por el haz o por el envés o su posición respecto a los diferentes ángulos de incidencia solar, afectan a la absorción de la luz contribuyendo a las diferencias en eficiencia y, por tanto, también en el balance de carbono de las distintas especies. Otras características de las hojas, tales como la forma semicilíndrica de las acículas de la especie conífera, que permiten una superficie de captación de luz uniforme, pueden contribuir también a las mayores eficiencias registradas en esta especie.

Debido a su importancia en el proceso fotosintético, la medición de la eficiencia en la captación de luz es primordial para mejorar la fiabilidad de los modelos de secuestro de carbono y comprender las diferencias existentes entre especies. La metodología probada aquí, basada en el análisis de fotografías digitales, ha arrojado tendencias similares en los valores de eficiencia de captación de la luz a las obtenidas a través del procedimiento de reconstrucción tridimensional con el programa YPlant. Aunque es obvio que se necesitan nuevos estudios con mayor número de muestras que permitan resultados más concluyentes, en principio nuestro trabajo parece sugerir que el análisis de fotografías digitales de las ramas puede ser una herramienta alternativa que posibilita el análisis ágil de un gran volumen de datos, facilitando la incorporación de la eficiencia en la captación de la luz en modelos de estimación de balance de carbono de las distintas especies.

7. Agradecimientos

El presente trabajo ha recibido financiación del Ministerio de Ciencia e Innovación-EU-FEDER (Proyectos No. CGL2006-04281 y CGL2010-21187) y ha sido desarrollado en el marco de una estancia de investigación financiada por el Programa Erasmus Mundus Action 2 de la Unión Europea.

8. Bibliografía

ACKERLY, D.D.; 1999. Self-shading, carbon gain and leaf dynamics: a test of alternative optimality models. *Oecologia* 119, 300-310

BRITES, D.; VALLADARES, F.; 2005. Implications of opposite phyllotaxis for light interception efficiency of Mediterranean woody plants. *Trees* 19, 671-679

CALABUIG, L.E.; 1992. Bioclima. En: El libro de las dehesas salmantinas (Gómez Gutiérrez JM, ed.). Junta de Castilla y León, Salamanca, pp 125-178

DEL RÍO, T.; 2014. Fotosíntesis o persistencia, implicaciones de la longevidad foliar sobre la fijación del carbono en especies leñosas en un ambiente estacional. Tesis Doctoral. Universidad de Salamanca, 215 páginas

DEWAR, R.C.; FRANKLIN, O.; MÄKELÄ, A.; MCMURTIE, R.E.; VALENTINE, H.T.; 2009. Optimal function explains forest responses to global change. *Bio Sci* 59, 127-139

DICKMANN, D.I.; MICHAEL, D.A.; ISEBRANDS, J.G.; WESTIN, S.; 1990. Effects of leaf display on light interception and apparent photosynthesis in two contrasting *Populus* cultivars during their second growing season. *Tree physiol* 7, 7-20

FALSTER, D.S.; REICH, P.B.; ELLSWORTH, D.S.; WRIGHT, I.J.; WESTOBY, M.; OLEKSYN, J.; LEE, T.D.; 2012. Lifetime return on investment increases with leaf lifespan among 10 Australian woodland species. *New Phytol* 193, 409-419

FALSTER, D.S.; WESTOBY, M.; 2003. Leaf size and angle vary widely across species: what consequences for light interception?. *New Phytol* 158, 509-525

GONZÁLEZ-ZURDO, P.; ESCUDERO, A.; NUÑEZ, R.; MEDIAVILLA, S.; 2016. Losses of leaf area owing to herbivory and early senescence in three tree species along a winter temperature gradient. *Int J Biometeorol* 60, 1161-1174

HIKOSAKA, K.; ANTEN, N.P.R.; 2012. An evolutionary game of leaf dynamics and its consequences on canopy structure. *Funct Ecol* 26, 1024-1032

KIKUZAWA, K.; LECHOWICZ, M.J.; 2006. Toward synthesis of relationships among leaf longevity, instantaneous photosynthetic rate, lifetime leaf carbon gain, and the gross primary production of forests. *The Am Nat* 168 (3)

KING, D.A.; LEIGH, E.G.; CONDIT, R.; FOSTER, R.B.; HUBBELL, S.P.; 1997. Relationships between branch spacing, growth rate and light in tropical forest saplings. *Funct Ecol* 11, 627-635

KUULUVAINEN, T.; 1992. Tree architecture 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 Phytol* 159, 203-211

MIQUELAJAUREGUI, Y.; 2013. Modelos de simulación de la dinámica del carbono. En J.A. Blanco (Ed.). Aplicaciones de modelos ecológicos a la gestión de recursos naturales. (pp. 15-38). Barcelona: OmniaScience.

PARADISO, R.; MARCELIS, L.F.M.; 2012. The effect of irradiating adaxial or abaxial side on photosynthesis of Rose leaves. Proc. 7th IS on Light in Horticultural Systems. Eds.: S. Hemming and E. Heuvelink. *Acta Hort.* 956, ISHS 2012

PEARCY, R.W.; YANG, W.; 1996. A three-dimensional crown architecture model for assessment of light capture and carbon gain by understory plants. *Oecología* 108, 1-12

TSUYAMA, M.; SHIBATA, M.; KOBAYASHI, Y.; 2003. Leaf factors affecting the relationship between chlorophyll fluorescence and the rate of photosynthetic electron transport as determined from CO₂ uptake. *J Plant Physiol* 160, 1131-1139

VALLADARES, F.; PEARCY, R.W.; 1998. The functional ecology of shoot architecture in sun and shade plants of *Heteromeles arbutifolia* M. Roem., a Californian chaparral shrub. *Oecología* 114, 1-10

VALLADARES, F.; PUGNAIRE, F.I.; 1999. Tradeoffs between irradiance capture and avoidance in semi-arid environments assessed with a crown architecture model. *Ann Bot* 83, 459-469

VAZ, M.; MAROCO, J.; RIBEIRO, N.; GAZARINI, L.C.; PEREIRA, J.S.; CHAVES, M.M.; 2011. Leaf-level responses to light in two co-occurring *Quercus* (*Quercus ilex* and *Quercus suber*): leaf structure, chemical composition and photosynthesis. *Agroforest Syst* 82, 173-181