



# 7º CONGRESO FORESTAL ESPAÑOL

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

26 - 30 junio 2017 | Plasencia  
Cáceres, Extremadura

---

---

7CFE01-032

---

---

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

© Sociedad Española de Ciencias Forestales

## Adaptaciones interespecíficas en las masas mixtas de *Pinus pinea* en la Meseta Norte

PARDOS M<sup>1</sup>, MADRIGAL G<sup>1</sup>, CONDE M<sup>1</sup>, GORDO FJ<sup>2</sup>, CALAMA R<sup>1</sup>

<sup>1</sup> INIA-CIFOR, crtra Coruña Km 7.5, 28040 Madrid

iuFOR. Instituto Universitario de Gestión Forestal Sostenible UVa-INIA.

<sup>2</sup> Servicio Territorial de Medio Ambiente de Valladolid. C/ Duque de la Victoria, 8. 47001 Valladolid.

### Resumen

Las masas mixtas heterogéneas presentan una mayor capacidad adaptativa frente al esperado efecto negativo del cambio global sobre la dinámica forestal, además de mejorar el crecimiento y productividad debido a la complementariedad de las especies. En este trabajo se estudia el patrón de respuesta fisiológica del arbolado adulto y del regenerado avanzado de las tres especies que conforman las masas mixtas de los páramos calizos de la Meseta Norte: *Pinus pinea* (pino piñonero), *Quercus ilex* (encina) y *Juniperus thurifera* (sabina). Se realiza un seguimiento de parámetros de intercambio gaseoso, estado hídrico, fluorescencia de la clorofila y humedad durante tres periodos vegetativos. Los resultados muestran una fuerte estacionalidad en la respuesta fisiológica, con una influencia notable de la sequía estival. El pino piñonero muestra una mayor sensibilidad a la disponibilidad hídrica, con una estrategia evitadora de la sequía. La sabina y la encina muestran una mayor tolerancia a la sequía, con mayores tasas fotosintéticas que el pino piñonero, siendo la encina más termófila que la sabina. Las diferencias entre especies se atenúan en primavera, cuando la disponibilidad hídrica es alta. Los beneficios de la complementariedad de especies tienden a reducirse ante los escenarios de cambio climático que pronostican sequías más prolongadas.

### Palabras clave

*Pinus pinea*, *Quercus ilex*, *Juniperus thurifera*, tasa de asimilación neta, sequía estival, estrategia evitadora, regenerado avanzado, arbolado

### 1. Introducción

Estudios en diferentes regiones bioclimáticas constatan los beneficios que las masas mixtas presentan en términos de crecimiento y productividad debido a sus interacciones interespecíficas; de tal forma, que se garantiza la estabilidad de la masa gracias a la complementariedad de especies (DE DIOS GARCÍA et al. 2015). Dicha complementariedad está ligada tanto a las interacciones positivas entre especies, como a las diferencias interespecíficas en sus requerimientos y en el uso de los recursos. Así, la complementariedad puede conducir a un uso más eficiente de los recursos disponibles, tanto aéreos como subterráneos (GROSSIORD et al. 2015). Las relaciones entre especies son dinámicas y cambian tanto por las variaciones en la disponibilidad de recursos y las condiciones ambientales, como a lo largo de la vida de las especies, debido a la dinámica natural de los ciclos de nutrientes, agua y carbono.

Las masas mixtas pueden mejorar la resistencia y resiliencia de los sistemas forestales, lo que resulta de gran interés para aumentar la capacidad adaptativa de los bosques frente al esperado efecto negativo del cambio global sobre la dinámica forestal. Este hecho es importante, ya que la velocidad del cambio climático de origen humano puede incluso exceder la capacidad de adaptación de muchas especies (MAYORAL et al. 2016). La cuenca mediterránea se ha mostrado especialmente sensible a los escenarios de cambio climático, habiéndose detectado procesos de decaimiento y mortalidad, cambios de especie y modificación de la fenología como consecuencia de episodios de sequía extrema (SÁNCHEZ-SALGUERO et al. 2012). En concreto, las masas mixtas se han visto alteradas en las últimas décadas, no sólo como consecuencia del clima, sino también del uso del suelo (MAYORAL et al. 2015). Las sequías estivales más intensas y prolongadas, junto con el pronóstico de elevadas irradiaciones y altas temperaturas (IPCC 2013) pueden inducir serias restricciones en la dinámica forestal de las masas mixtas. Se pueden establecer dos hipótesis sobre la respuesta de las masas mixtas a la sequía: bien que la escasez de agua aumenta la competencia por este recurso en las masas mixtas, reduciendo los potenciales beneficios de la coexistencia de especies, o bien que se evidencia la facilitación en ambientes con limitación de agua (DEL CASTILLO et al. 2016). Las diferencias estacionales entre especies en la transpiración, junto con la diferente capacidad para absorber agua a distintas profundidades del suelo puede provocar una alternancia entre competencia, segregación y facilitación (RODRÍGUEZ-ROBLES et al. 2015).

La compleja interacción entre temperatura y precipitación afecta a las especies de diferente manera (VAN DER WAL et al. 2013). Dentro de las masas mixtas, cada especie adopta diferentes estrategias (tolerancia o evitación) para hacer frente a las condiciones de estrés ambiental. Tanto la adaptación a los estreses ambientales (plasticidad) como la capacidad para competir de manera individual por unos recursos limitados determinarán las variaciones en la distribución y composición de las masas mixtas (MAYORAL et al. 2016). Así, frente a un mismo nivel de sequía, algunas especies presentan una estrategia anisohídrica (resistencia del xilema a la cavitación, regulación estomática frente al estrés hídrico), mientras que otras muestran una estrategia isohídrica (se evitan valores bajos de potencial hídrico, cierre de estomas y cese de asimilación de CO<sub>2</sub> durante condiciones de estrés hídrico). Además, las especies que coexisten en las masas mixtas pueden mostrar diferentes estrategias reproductivas (p.ej. por semilla o por rebrote) (MAYORAL et al. 2015).

En este estudio nos centramos en las masas mixtas de los páramos calizos de la Meseta Norte, donde coexisten tres especies arbóreas principales (*Pinus pinea* L (pino piñonero), *Quercus ilex* subsp. *ballota* (Desf.) Samp. (encina) y *Juniperus thurifera* L. (sabina)), que difieren tanto en sus estrategias para hacer frente a la sequía como en sus preferencias de ambiente lumínico. Mientras que el pino piñonero se describe como una especie evitadora de la sequía, que muestra una estrategia conservadora del agua (Pardos et al. 2009), la encina es una especie tolerante a la sequía, con una estrategia menos conservadora del agua (del Castillo et al. 2016). Por su parte la sabina muestra una estrategia intermedia entre las dos especies anteriores. Además, la capacidad rebrotadora de la encina, con un sistema radical más profundo puede conferirle a esta especie una ventaja adaptativa frente a las otras dos.

## 2. Objetivos

El objetivo de este trabajo es estudiar las adaptaciones interespecíficas estacionales en las masas mixtas de la Meseta Norte mediante la caracterización de la evolución temporal de las interacciones espaciales en la absorción de agua durante tres años, integrando diferentes parámetros fisiológicos y ambientales. Se hipotetiza que tanto las diferencias interespecíficas en el desarrollo del sistema radical, en su estrategia reproductiva y en su tasa de crecimiento, como las diferentes estrategias fisiológicas de respuesta a la disponibilidad de agua definirán la capacidad de adaptación de las especies, produciéndose fenómenos de competencia o de facilitación según las condiciones ambientales.

### 3. Metodología

El área de estudio se localiza en el MUP El Carrascal (41°36'N, 4°19'W), provincia de Valladolid, en una zona llana de los páramos calizos de la Meseta Norte. La altitud es 885 m, los suelos son inceptisoles, la capacidad media de retención de agua es 176 mm/m y el clima es mediterráneo continental. La precipitación media anual es variable (entre 220 y 630 mm) y ocurre principalmente en primavera y otoño, la precipitación mensual en verano es de 21 mm, la temperatura media es de 11°C, con máximas estivales de 37°C (julio y agosto) y mínimas invernales de -5°C (diciembre y enero).

Las masas mixtas con frondosas ocupan 12000 ha en la provincia de Valladolid, siendo las masas que alcanzan el máximo nivel de diversidad específica en la región (DE DIOS GARCÍA et al. 2015). Este estudio se centra específicamente en las masas mixtas en las que el pino piñonero comparte hábitat con la encina y la sabina. La propiedad privada de los montes hasta 1980 ha favorecido el mantenimiento de estas masas mixtas, debido a la falta de inversiones privadas y a la ausencia de planes de gestión. Actualmente, estas masas están gestionadas por el gobierno regional, siendo la conservación de la biodiversidad su principal objetivo, junto con el recreo y la producción de madera, piña y biomasa.

En 2012 se instalaron dos parcelas de 50 m x 60 m. En cada parcela se marcaron 5 árboles adultos y 5 de regenerado avanzado para cada especie. Se realizó un seguimiento de parámetros de intercambio gaseoso, estado hídrico, fluorescencia de la clorofila y humedad del suelo en doce fechas durante tres años (2012-2014). En cada fecha de medición se eligió un ramillo de 5-7 cm donde se tomaron las medidas de los parámetros fisiológicos. Todas las mediciones se realizaron por la mañana. La humedad (H, %) se midió de forma puntual mediante TDR (TRIME-FM de IMKO), empleando una sonda tipo peine, con tres varillas de 18 cm. Los parámetros de intercambio gaseoso (fotosíntesis (A,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), transpiración (E,  $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) y conductancia estomática (gs,  $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )) se midieron con un IRGA (LCA4 Analytical Development Corporation, UK), empleando una fuente de iluminación externa ( $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) y se expresaron por unidad de superficie. La fluorescencia de la clorofila a se midió con un fluorímetro de pulso modulado (FMS 2, Hansatech Instruments Ltd., UK), obteniéndose la eficiencia fotoquímica máxima del PSII (Fv/Fm) y  $\Phi\text{PSII}$ . El potencial hídrico ( $\Psi$ , MPa) se midió con una cámara de Scholander (PMS Instrument Co. 7000, Corvallis, Oregon). Los datos diarios de temperatura y precipitación se obtuvieron de la estación meteorológica más cercana.

Como los parámetros fisiológicos se midieron en diferentes fechas durante tres periodos vegetativos se realizó un análisis de medidas repetidas para estudiar el efecto de la especie sobre los diferentes parámetros medidos. El análisis se realizó de forma independiente en cada año, incluyendo 3 fechas en 2012 (junio, julio y octubre), 6 en 2013 (febrero, mayo, junio, julio, septiembre y octubre) y 3 en 2014 (febrero, junio y julio). Las variables respuesta evaluadas son H, A, E, gs, Fv/Fm, ETR,  $\Phi\text{PSII}$  y  $\Psi$ , y las variables explicativas son especie y fecha de medición. Las diferencias entre especie para cada fecha de medición también se evaluaron mediante ANOVA univariable y test de comparación de medias.

### 4. Resultados

La temperatura media fue similar en los tres años de estudio (11-12°C) (Figura 1). Aunque el año 2014 fue algo más cálido (debido sobre todo al invierno más suave), las máximas temperaturas absolutas se registraron en agosto de 2012. Las menores precipitaciones anuales se registraron en 2012 (312 mm) y las máximas en 2013 (541 mm), con valores intermedios en 2014 (469 mm), aunque la primavera más seca fue la de 2014. El verano de 2012 fue especialmente seco (8 mm) en comparación con 2013 (28 mm) y 2014 (44 mm). La humedad del suelo siguió un patrón similar al

de la distribución de la precipitación, con valores mínimos durante el verano (entre 2 y 5% de humedad) (Figura 2).

El análisis de medidas repetidas mostró diferencias significativas estacionales dentro de cada año en las variables medidas (efecto tiempo:  $p < 0.0001$ ). Los resultados mostraron un patrón estacional en el estado fisiológico de las plantas, con un claro efecto de la especie ( $p < 0.01$ ),

El potencial hídrico ( $\Psi$ , Figura 3) sufrió un descenso importante ( $p < 0.0001$ ) a mediados de verano (medición de julio) de los tres años, muy relacionado con los valores mínimos de precipitación y las altas temperaturas. El efecto de la especie fue claro en todas las fechas de medición ( $p < 0.001$ ). EL descenso en  $\Psi$  durante el periodo estival fue más acusado en la sabina ( $-2.27 \pm 0.30$  MPa) y en la encina ( $-2.34 \pm 0.32$  MPa) que en el pino ( $-1.21 \pm 0.22$  MPa). Los valores de  $\Psi$  se mantuvieron más altos en el pino en todas las fechas medidas. En las fechas de primavera con elevada disponibilidad hídrica (18-20%) los valores de  $\Psi$  oscilaron entre  $-0.40 \pm 0.06$  MPa en el pino,  $-0.57 \pm 0.11$  MPa en la sabina y  $-0.59 \pm 0.13$  MPa en la encina.

Fv/Fm se mantuvo entre  $0.75 \pm 0.01$  y  $0.85 \pm 0.04$  en primavera y verano, descendiendo a  $0.71 \pm 0.01$  en las mediciones de invierno ( $p < 0.001$ ) (Figura 4). Las diferencias ( $p < 0.001$ ) entre especies se registraron en julio 2012 y 2013, febrero 2013 y septiembre 2013, siendo el pino la especie más sensible, con un mayor descenso de Fv/Fm (0.55 a 0.84) en invierno (febrero 2013).  $\Phi$ PSII también fue menor en invierno; los valores mayores correspondieron a la encina.

Al igual que el resto de parámetros, los parámetros de intercambio gaseoso se vieron afectados negativamente por la sequía estival ( $p < 0.001$ ). Las tasas fotosintéticas (A) fueron en general superiores en la encina (2.2 a  $13.7 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) que en las otra dos especies y siempre positivas para las tres especies, incluso en verano. La tasa de transpiración (E) y la conductancia estomática (gs) (Figura 5) fueron mínimas en el pino ( $p < 0.001$ ) durante los veranos de 2013 y 2014, mientras que fueron máximas en las mediciones de primavera 2013 e invierno 2014.

## 5. Discusión

Nuestros resultados indican un comportamiento diferente de las especies a lo largo del periodo de medición, íntimamente relacionado con la dinámica estacional de absorción de agua. Por una parte, el pino piñonero muestra una estrategia isohídrica frente a la sequía, evitando valores bajos de potencial hídrico (se mantiene por encima de  $-1.4$  MPa), acompañado de una disminución de la actividad fotosintética debido al cierre parcial de estomas (CALAMA et al. 2015) y una disminución más acusada de la transpiración. De esta manera evita la pérdida excesiva de agua durante las horas centrales del día (Pardos et al. 2009, 2010). A pesar de adoptar una estrategia conservadora, el pino piñonero se vio negativamente afectado por la sequía del verano de 2012, con valores de Fv/Fm de 0.74, que indicaban sensibilidad a la fotoinhibición. Este comportamiento contrasta con la estrategia anisohídrica de la encina (ej. Del CASTILLO et al. 2016), capaz de hacer frente a la sequía, adoptando una estrategia menos conservadora del agua. En esta misma línea se muestra la sabina, que durante el verano más seco (julio 2012) alcanza los potenciales hídricos más negativos ( $-2.7$  MPa), acompañados de valores de intercambio gaseoso intermedios entre las tres especies. Los valores mayores de la tasa fotosintética y de Fv/Fm en la encina en verano 2012, junto con potenciales hídricos que, sin embargo, no son tan negativos como los de la sabina se relacionan con la capacidad de la encina para absorber agua de horizontes más profundos (MAYORAL et al. 2015) y una mayor tolerancia a las altas temperaturas estivales. Ambas especies (encina y sabina) muestran valores de Fv/Fm en verano próximos al óptimo de 0.83, lo que indica ausencia de estrés por fotoinhibición, por exceso de luz o por estrés hídrico en estas dos especies (MAYORAL et al. 2015). Por su parte, el mayor descenso de la transpiración durante la sequía estival tanto en el pino piñonero como en la

sabina muestra la mayor sensibilidad de las coníferas a la sequía en comparación con la encina (GROSSIORD et al. 2015).

La recuperación a principios de otoño (mediciones de octubre 2012 y 2013) de la actividad fotosintética y de la conductancia estomática en las tres especies se produce una vez que el agua deja de ser el factor limitante y disminuye el déficit de presión de vapor (DPV). Sin embargo, mientras que la recuperación se produce simultáneamente en las tres especies en octubre 2013, que fue especialmente lluvioso (70 mm), resulta más lenta para el pino piñonero en octubre 2012 (24 mm de precipitación), después de una sequía prologada durante el verano de 2012. Por ello, las diferencias en el comportamiento de las especies a la salida del verano estarán fuertemente condicionadas por las precipitaciones caídas al principio del otoño, precipitaciones que están a su vez sujetas a una gran variabilidad interanual.

Por otra parte, a mediados de invierno (mediciones de febrero 2013 y 2014), son las bajas temperaturas (temperaturas medias de 4-5°C) y no la disponibilidad de agua el factor limitante (ej. PARDOS et al. 2010). Se mantiene cierta actividad fotosintética en las tres especies, produciéndose una regulación a la baja del PSII, especialmente en el pino piñonero en febrero 2013, cuando se registran temperaturas mínimas de -5.2°C, mientras que la sabina es la especie que se ve menos afectada por las bajas temperaturas.

Por último, en momentos de la primavera con alta disponibilidad de agua en el suelo y cuando las plantas están creciendo activamente, como fue durante la medición de mayo 2013 (18.3% de humedad), las tres especies muestran un comportamiento funcional muy similar (MAYORAL et al. 2016), aun manteniéndose las diferencias en el potencial hídrico (la encina sigue manteniendo los potenciales más negativos).

Estos resultados parecen indicar que bajo circunstancias de alta disponibilidad de agua, cuando las plantas están en pleno crecimiento (es decir, en primavera), las tres especies utilizan el agua disponible de forma similar, tomando activamente agua del suelo. Durante esta estación las interacciones interespecíficas se basan en la complementariedad debido a la estratificación del sistema radical. Sin embargo, la sequía estival disminuye la posibilidad de complementariedad (GROSSIORD et al. 2015), siendo menos beneficiosa la mezcla de especies para el pino piñonero en momentos de sequía marcada. En verano, cuando el agua se convierte en un recurso escaso, las diferencias entre especies se hacen especialmente patentes, teniendo cada especie que desarrollar mecanismos diferentes para hacer frente a la sequía. Así, la encina accede a capas más profundas del suelo a través de su sistema radical, lo que le permite permanecer fotosintéticamente activa durante el verano (DEL CASTILLO et al. 2016); mientras que en primavera no necesita acceder a esas capas tan profundas para disponer de agua. Por el contrario, el pino piñonero depende más del agua disponible en las capas más superficiales del suelo durante los periodos de sequía estival. Por su parte, la sabina, muestra un comportamiento en el acceso al recurso hídrico durante el verano similar al de la encina, aunque presenta un sistema radical más somero que ésta (DE DIOS GARCÍA et al. 2016). A principios del otoño, el mantenimiento de las diferencias en el comportamiento fisiológico entre especies va a depender de las precipitaciones y de la humedad disponible en el suelo. Si las precipitaciones se retrasan o son escasas, el suelo sigue seco después del verano y la especie con raíces más someras (pino piñonero principalmente) seguirá sufriendo los efectos de la sequía estival, a pesar de la disminución de las temperaturas y del DPV. La situación se revierte una vez que las precipitaciones de otoño rellenan de nuevo la capa freática del suelo. Por tanto, las diferencias en el comportamiento de las tres especies frente a la sequía podrían ser atribuibles, por lo menos parcialmente, al distinto sistema radical y a las estrategias para usar el agua.

## 6. Conclusiones



Nuestros resultados muestran que las tres especies tienen acceso a los mismos recursos hídricos del suelo disponible durante la primavera, mostrando un comportamiento fisiológico muy similar, mientras que la sequía estival les obliga a desarrollar diferentes estrategias de adaptación (anisohídrica vs. Isohídrica), en las que el patrón de desarrollo del sistema radical juega un papel importante. Por tanto, bajo las condiciones de sequía estival, la encina se ve claramente beneficiada por su capacidad de mantener un suministro adecuado de agua a las hojas, incluso en los veranos más secos. Es por ello, que la complementariedad de especies en las masas mixtas heterogéneas de la Meseta Norte, bajo escenarios de aumento y prolongación de la sequía estival hasta entrado el otoño puede perder terreno.

## 7. Agradecimientos

El presente trabajo se ha desarrollado en el marco de los proyectos AGL2010-15521 y RTA-2013-00011-C2.1

## 8. Bibliografía

CALAMA R, PUÉRTOLAS J, MANSO R, PARDOS M. 2015. Defining the optimal regeneration niche for *Pinus pinea* L. through physiology-based models for seedling survival and carbon assimilation. *Trees* DOI 10.1007/s00468-015-1257-5

DE DIOS GARCÍA J, PARDOS M, CALAMA R. 2015. Interannual variability in competitive effects in mixed and monospecific forests of Mediterranean Stone pine. *For Ecol Managem* 358: 230-239

DEL CASTILLO J, COMAS C, VOLTAS J, FERRIO JP. 2016. Dynamics over water in a mixed oak-pine Mediterranean Forest: spatio-temporal and physiological components. *For Ecol Managem* 382: 214-224

GROSSIORD C, FORNER A, GESSLER A, GRANIER A, POLLASTRINI M, VALLADARES F, BONAL D. 2015. Influence of species interactions on transpiration of Mediterranean tree species during summer drought. *Eur J For Res* 134: 365-376

IPCC. 2013. *Climate change. The Physical Science Basis*. Cambridge University Press. Cambridge.

MAYORAL C, CALAMA R, SANCHEZ-GONZALEZ M, PARDOS M. 2015. Modelling the influence of light, water and temperature on photosynthesis in young trees of mixed Mediterranean forests. *New Forests*. DOI 10.1007/s11056-015-9471-y

MAYORAL C, PARDOS M, SÁNCHEZ-GONZÁLEZ M, BRENDEL O, PITA P. 2016. Ecological implications of different water use strategies in three coexisting Mediterranean tree species. *For Ecol Managem* 382: 76-87

PARDOS M, CALAMA R, CLIMENT J. 2009. Differences in cuticular transpiration and sclerophylly in juvenile and adult pine needles relates to the species-specific rates of development. *Trees* 23: 501-508.

PARDOS M, PUÉRTOLAS J, MADRIGAL G, GARRIGA E, DE BLAS S, CALAMA R. 2010. Seasonal changes in the physiological activity of regeneration under a natural light gradient in a Pinus pinea regular stand. *Forest Systems* 19(3): 367-380

RODRÍGUEZ-ROBLES U, ARREDONDO JT, HUBER-SANNWALD E, VARGAS R. 2015. Geoeohydrological mechanisms couple soil and water dynamics and facilitate species coexistence in shallow soils of a tropical semiarid mixed Forest. *New Phytol* 207: 59-59

SÁNCHEZ-SALGUERO R, NAVARRO-CERRILLO RM, CAMARERO JJ, FERNÁNDEZ-CANCIO Á, 2012. Selective drought-induced decline of pine species in southeastern Spain. *Climate Change* 113, 767-785.

VAN DER WAL J, MURPHY HT, KUTT AS, PERKINS GC, BATEMAN BL, PERRY JJ, RESIDE AE, 2013. Focus on poleward shifts in species' distribution underestimates the fingerprint of climate change. *Nat. Clim. Change* 3: 239-243.

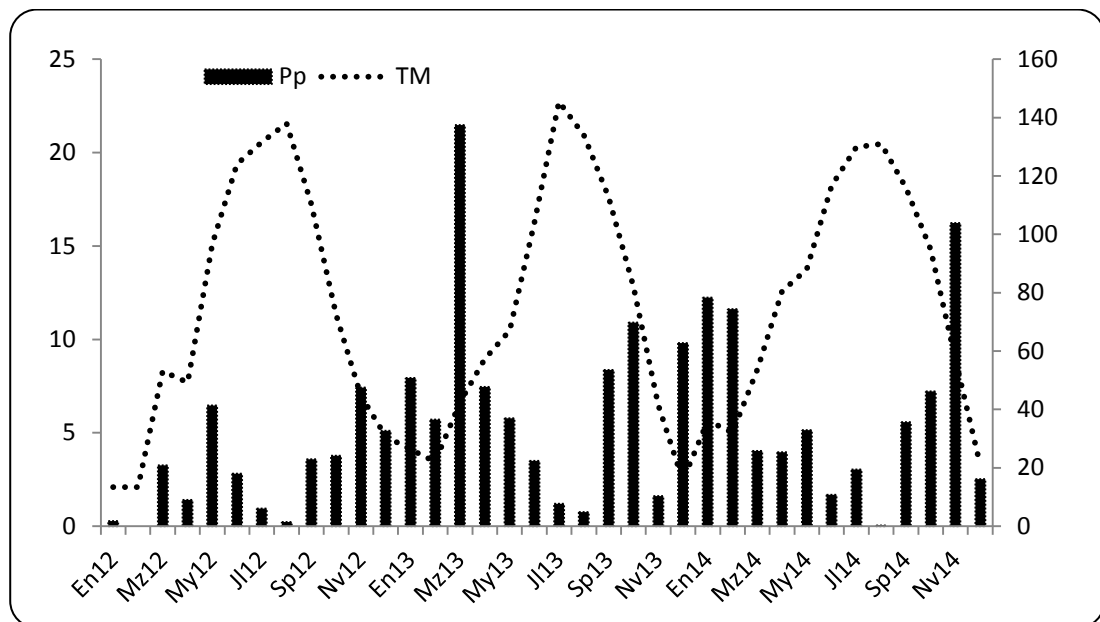


Figura1. Evolución de la temperatura media (TM, °C) y la precipitación (Pp, mm) durante los tres años de estudio (2012 a 2014)



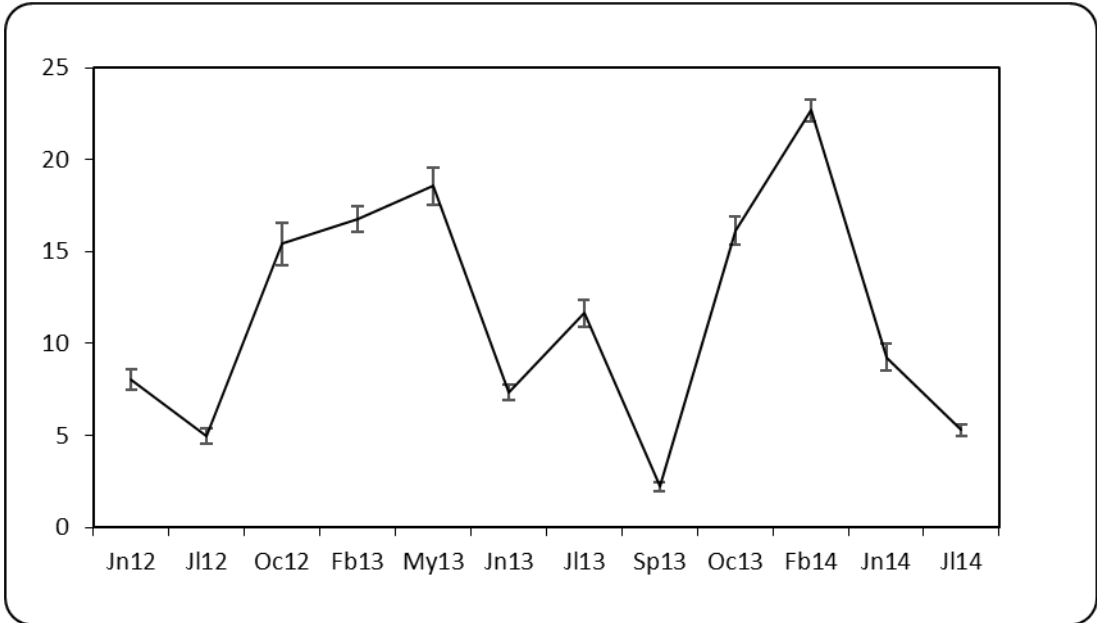


Figura 2. Evolución de la humedad media del suelo (% ,valores medios  $\pm$  error estándar) durante el periodo de estudio

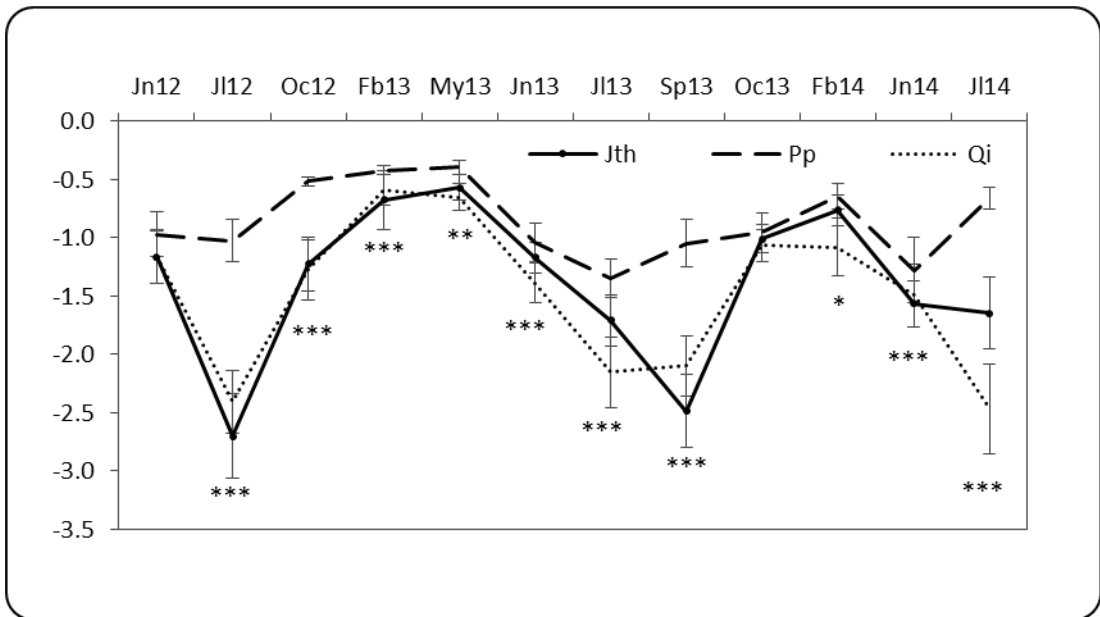


Figura 3. Efecto de la especie sobre el potencial hídrico ( $\Psi$ , MPa, valores medios  $\pm$  error estándar) durante el periodo 2012 a 2014. Los asteriscos muestran las diferencias significativas entre especies (\*\*\*)  $P < 0.0001$ , \*\*  $P < 0.001$ , \*  $P < 0.01$ )

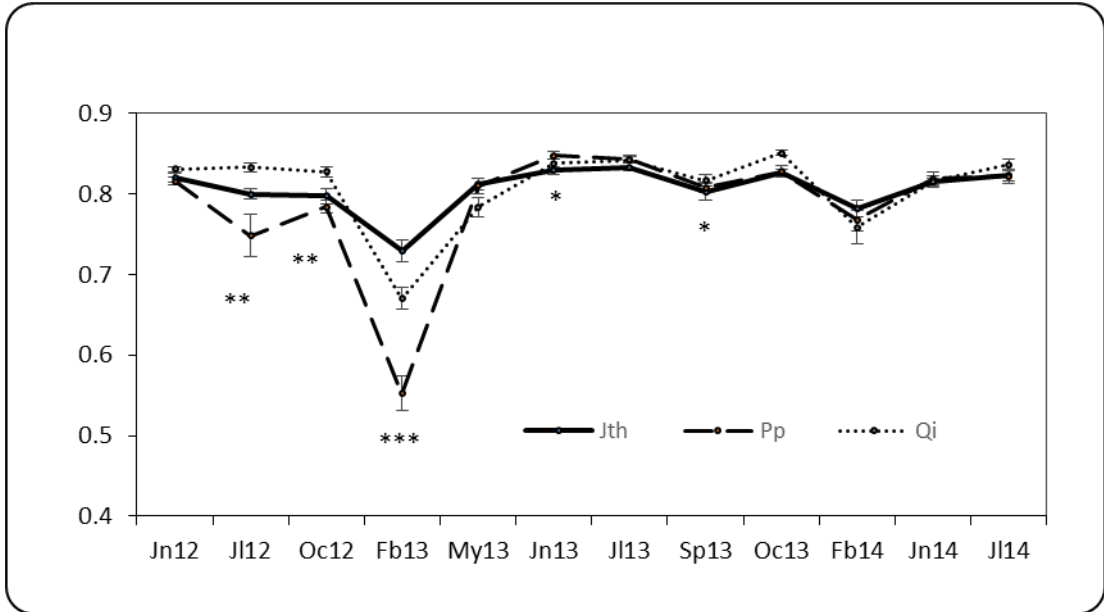


Figura 4. Efecto de la especie sobre Fv/Fm (valores medios  $\pm$  error estándar) durante el periodo 2012 a 2014. Los asteriscos muestran las diferencias significativas entre especies (\*\*\*)  $P < 0.0001$ , \*\*  $P < 0.001$ , \*  $P < 0.01$ )

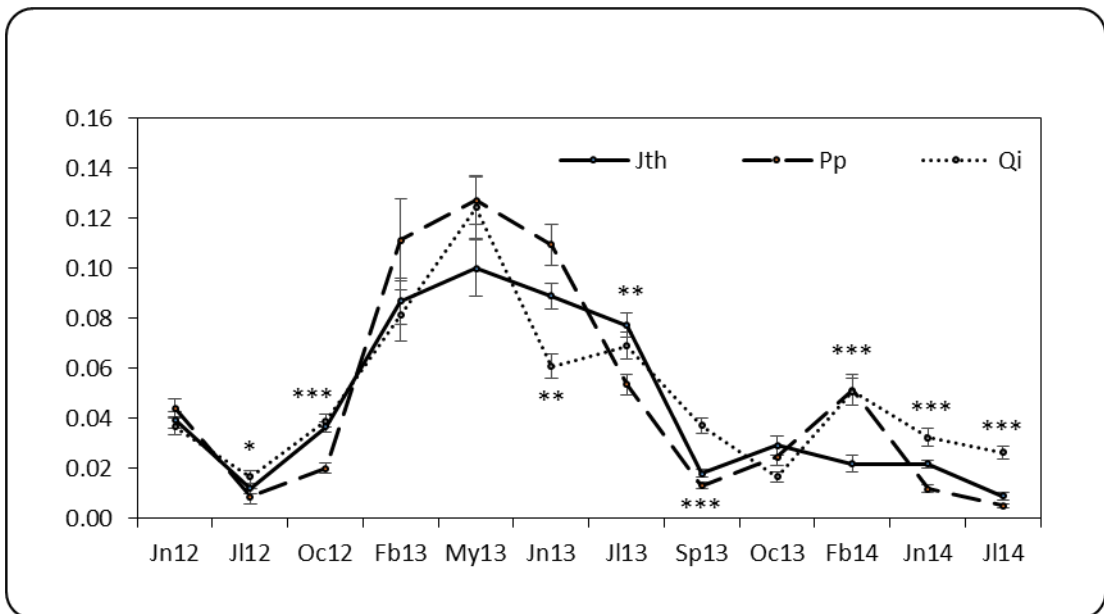


Figura 5. Efecto de la especie sobre la conductancia estomática (gs, valores medios  $\pm$  error estándar) durante el periodo 2012 a 2014. Los asteriscos muestran las diferencias significativas entre especies (\*\*\*)  $P < 0.0001$ , \*\*  $P < 0.001$ , \*  $P < 0.01$ )