

Tesis doctoral

Producción y ciclo del nitrógeno en reforestaciones de Quercíneas

En los últimos años se ha prestado gran atención a la relación entre longevidad foliar y disponibilidad de nutrientes (nitrógeno y fósforo principalmente) en el medio. Varios trabajos han demostrado como una elevada longevidad foliar permite un mayor tiempo de retención de nutrientes y una utilización más prolongada en los procesos fotosintéticos, lo que proporciona a las perennifolias una mayor ventaja competitiva respecto a especies caducas en suelos de baja fertilidad.

Los ecosistemas mediterráneos se caracterizan por la coexistencia de quercíneas con diferente longevidad foliar, desde especies caducas/marcescentes como *Quercus pyrenaica* hasta perennifolias típicas como *Q. ilex*, pasando por especies marcescentes/perennifolias como *Q. faginea*, o perennifolias cuyas hojas apenas superan el año de edad como *Q. suber*. Si bien no es infrecuente encontrar en el oeste peninsular hasta tres o cuatro de estas especies coexistiendo en el mismo sitio, la mayor parte de dehesas y montes se caracterizan por la dominancia de una o dos especies.

Este estudio se centró analizar la economía del nitrógeno en plántulas del género *Quercus* con relación a dos factores: (1) la longevidad foliar de cada especie, y (2) a la producción y balance de biomasa. Las especies estudiadas fueron *Q. ilex* (encina), *Q. faginea* (quejigo) y *Q. pyrenaica* (roble melojo), tres de las quercíneas más empleadas en las reforestaciones subvencionadas por la Junta de Castilla y León dentro del plan de reconversión de tierras agrícolas. El patrón de distribución de estas especies ha sido fuertemente modificado por lo que se ha denominado la *frutalización del paisaje mediterráneo*, y se ha caracterizado por la expansión de *Q. ilex* en detrimento de *Q. pyrenaica* y *Q. faginea*, debido al valor económico de las bellotas de *Q. ilex* como alimento para el ganado porcino. *Q. faginea* ha sido la especie más afectada y sus poblaciones se han visto drásticamente reducidas, ya que además ocupaba los suelos más profundos y fértiles, roturados para las labores agrícolas. Este trabajo se ha centrado por tanto, en aportar la información científica necesaria para la comprensión de los patrones de distribución de estas tres especies en relación con la fertilidad del suelo, y mejorar la gestión de las repoblaciones orientadas a la reconversión de las tierras agrícolas abandonadas y restauración de las masas forestales ibéricas.

En concreto, los dos principales objetivos planteados fueron:

- a. Estudiar el ciclo del nitrógeno, mediante la estimación de las entradas (por absorción) y salidas (producción de hojarasca, herbivorismo y muerte de las raíces finas). Además se estudió la reabsorción foliar y la transferencia del nitrógeno entre todos los compartimientos de la planta a lo largo del año, con especial hincapié en el periodo de expansión foliar.

Tesis doctoral

Autor:

Fernando Silla Cortés

Director:

Alfonso Escudero Berián

Centro:

Área de Ecología. Facultad de Biología. Universidad de Salamanca.

- b. Analizar la eficiencia en el uso del nitrógeno (NUE_N), definida como la biomasa producida por unidad de nitrógeno absorbida o perdida. Para ello estimamos la productividad del nitrógeno (A_N = biomasa producida por unidad de nitrógeno presente en la planta), y el tiempo medio de residencia (MRT_N = tiempo que una unidad de nitrógeno permanece en la planta). El NUE_N se ha definido como el producto de la productividad y el tiempo medio de residencia ($A_N * MRT_N$).



Foto 1. Parcela de Miranda de Azán (cultivo abandonado)



Foto 2. Parcela de Cerralbo (antigua dehesa de *Q. pyrenaica*)



Foto 3. Arbolito de *Q. ilex* con trampa de recolección de hojarasca.

En 1997 se realizaron dos repoblaciones experimentales con plántulas de un año de edad. La primera repoblación se realizó con *Q. ilex* y *Q. faginea* en el término municipal de Miranda de Azán, 15 km al sur de la ciudad de Salamanca, a una altitud de 890 m y precipitación media anual de 380 mm (**Foto 1**). La segunda repoblación se realizó con *Q. pyrenaica* en el término municipal de Cerralbo, 80 km al oeste de Salamanca, altitud de 720 m, y precipitación anual promedio de 635 mm (**Foto 2**). Ambas parcelas presentaron una concentración media de nitrógeno del 0.056 y 0.047% en Cerralbo y Miranda respectivamente. Se recolectaron plántulas completas a lo largo de tres años de estudio, con una frecuencia semanal/quincenal durante la estación de crecimiento y mensual en el resto de año. La parte subterránea fue excavada al menos hasta 30 cm de profundidad, con el objetivo de muestrear la mayor parte de la biomasa. Las plántulas fueron fraccionadas en sus distintos componentes (hojas y tallos en función de su edad, lignotúber y raíces de diámetro superior e inferior a los 2 mm). Se estimó la biomasa de cada fracción, y se determinó su concentración y contenido total de nitrógeno. Además se colocaron trampas para recolectar la hojarasca (**Foto 3**), y se estimaron las pérdidas de nitrógeno producidas por los insectos defoliadores (orugas de lepidópteros principalmente). Las pérdidas por senescencia de las raíces finas se estimaron a partir de cambios significativos en su biomasa.

En la **figura 1** se presentan algunos de los resultados más relevantes obtenidos en este trabajo. Como se observa, el periodo de absorción de nitrógeno en las tres especies de estudio se concentra principalmente durante la segunda mitad del invierno y la primavera, debido a la combinación de disponibilidad de agua en el suelo, rápida expansión foliar y máxima tasa de transpiración de agua. En las raíces finas se observó igualmente un incremento significativo tanto en la concentración de nitrógeno como en la cantidad de biomasa acumulada, lo que indica una mayor tasa de absorción durante este periodo. Por otra parte, durante el verano la absorción de nitrógeno es nula, como consecuencia de la baja disponibilidad de agua en las capas superficiales del suelo, precisamente las que mayor cantidad de nitrógeno aportan en la nutrición de las plantas. Si bien las tres especies presentan un patrón estacional de incorporación de nitrógeno muy similar, *Q. pyrenaica* es la especie que incorporó mayor cantidad de nitrógeno desde el suelo a lo largo de los tres años de estudio, seguida de *Q. faginea*, y siendo *Q. ilex* la especie con menor cantidad de nitrógeno absorbida. Estas diferencias se atribuyeron a la mayor biomasa, mayor longitud específica (SRL), superficie de absorción relativa (cm^2/g), menor densidad (g/cm^3), y concentración de nitrógeno de las raíces finas de las dos primeras especies con relación a *Q. ilex*.

El nitrógeno absorbido durante el invierno y primera parte de la primavera fue almacenado en diferentes compartimientos, principalmente en el lignotúber y las raíces más gruesas, al igual que en las cohortes foliares de *Q. faginea* y *Q. ilex*. Durante la expansión foliar, tanto el nitrógeno absorbido desde el suelo como el retranslocado desde los tejidos de reserva es movilizado para sostener el crecimiento de la nueva cohorte foliar, si bien la importancia relativa de cada aporte es diferente. Cuando la absorción del suelo no puede satisfacer los requerimientos de nitrógeno se produce la movilización del nitrógeno almacenado tanto en fracciones leñosas como foliares, mientras que cuando la cantidad de nitrógeno absorbido desde el suelo es suficiente para suplir las necesidades de nitrógeno no se observa retranslocación desde otras partes de la planta. Los resultados obtenidos sugieren además que hay diferencias en la importancia relativa de la absorción/retranslocación en las tres especies, en función de la tasa de desarrollo foliar. En *Q. pyrenaica*, la especie con una rápida tasa de desarrollo foliar, presenta una mayor dependencia relativa de la movilización de reservas, mientras que en *Q. ilex*, la absorción desde el suelo puede ser suficiente para soportar los requerimientos de nitrógeno de una lenta expansión foliar.

Con relación a conservación del nitrógeno, *Q. pyrenaica* es la especie más derrochadora, con una menor relación de nitrógeno absorbido/perdido (Figura 1). En esta especie y al final de los tres años de estudio, el nitrógeno acumulado en los arbolitos es similar a la cantidad de nitrógeno perdido durante este periodo. En el extremo opuesto se encuentra *Q. ilex*, el cual pierde sólo un pequeño porcentaje del nitrógeno incorporado a la planta (Figura 1). Estas diferencias se deben a las elevadas pérdidas de nitrógeno en *Q. pyrenaica*, y en menor medida en *Q. faginea*. Si bien la reabsorción de nitrógeno desde hojas senescentes es un importante mecanismo que contribuye a la conservación de nitrógeno, no es capaz de compensar las diferencias en producción de hojarasca entre especies. Como consecuencia, el tiempo de residencia del nitrógeno (MRT_N) en las plántulas de *Q. ilex* es considerablemente superior al de las otras dos especies, tanto si se considera el flujo de nitrógeno perdido como el absorbido.

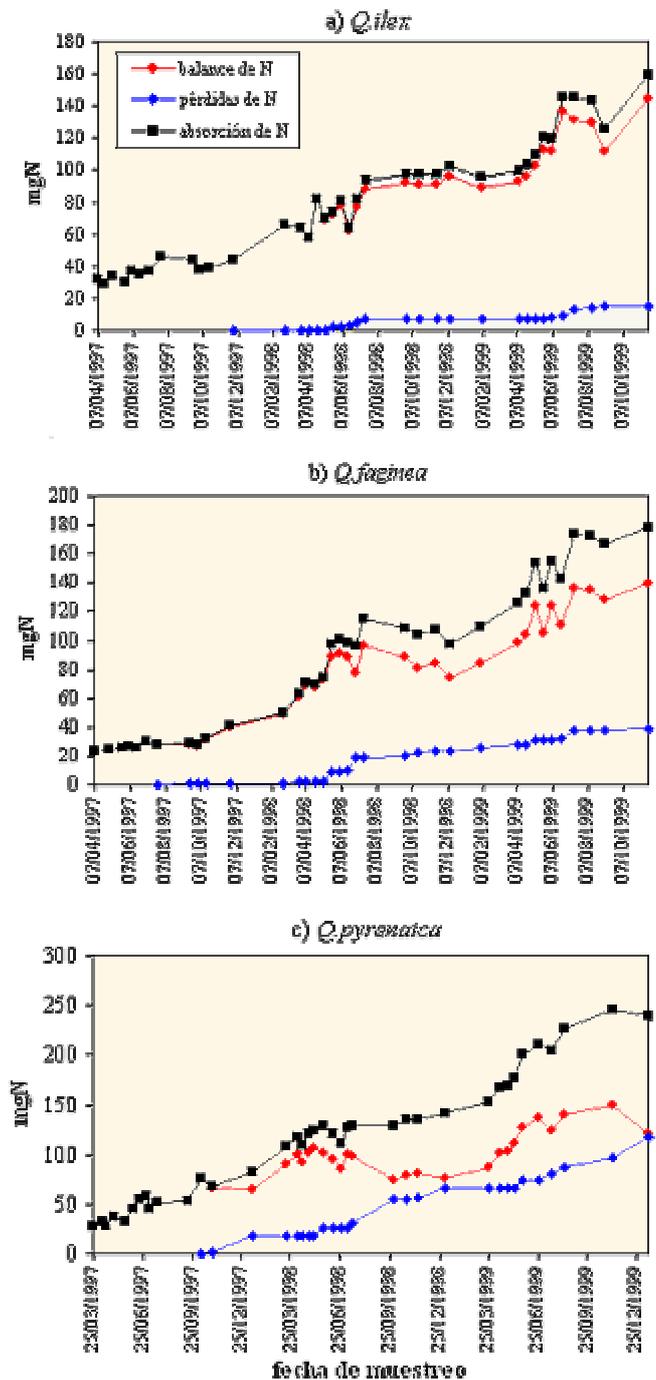


Figura 1. Balance, absorción y pérdidas de nitrógeno en las tres quercíneas estudiadas a lo largo del periodo de muestreo. La absorción y las pérdidas se corresponden con valores acumulativos. Los resultados se expresan en miligramos (mg) de nitrógeno promedio por individuo.

Por otra parte, *Q. faginea* y *Q. pyrenaica* presentan una productividad del nitrógeno (A_N) significativamente superior a la de *Q. ilex*, o en otras palabras, la cantidad de biomasa producida por unidad de nitrógeno es muy superior en las dos primeras especies respecto a *Q. ilex*. Estas diferencias en productividad son debidas a la interacción entre longevidad foliar y los atributos responsables de la tasa fotosintética instantánea y del balance fotosintético total. Así *Q. ilex*, y en oposición a las otras dos especies, se caracteriza por presentar hojas con menor concentración de nitrógeno y mayor peso específico foliar (características responsables de una menor tasa fotosintética instantánea), además de una tasa de expansión foliar mucho más lenta, una fenología más atrasada y una menor área foliar total (atributos que conllevan un menor balance fotosintético global).

El tiempo de residencia y la productividad se encontraron inversamente correlacionados, con lo que la eficiencia en el uso del nitrógeno (NUE_N) es bastante similar en las tres especies, con la excepción de *Q. pyrenaica* en el último año de estudio. *Q. pyrenaica* es la especie más sensible al estrés hídrico, y presentó una elevada pérdida de área foliar durante el verano de los dos últimos años, afectando de forma negativa tanto al balance fotosintético como al de nitrógeno. De la misma forma, el balance de biomasa fue muy similar para las tres especies en todos los años de estudio, exceptuando nuevamente la menor biomasa acumulada en *Q. pyrenaica* durante el último año de estudio.

Además hay dos factores relacionados con la acumulación de biomasa que no pueden considerarse independientes de éste: las tasas de supervivencia de las plántulas y las diferencias en varianza de tamaños especies. Por una parte, *Q. ilex* presentó las mayores tasas de supervivencia (90% de supervivientes al final de los tres años de estudio), seguida de *Q. faginea* (68%) y *Q. pyrenaica* (52%). Por otra parte, la varianza intraespecífica de biomasa en *Q. aginea* y *Q. pyrenaica* es mucho más alta que en *Q. ilex*, o lo que es lo mismo, en las dos primeras especies encontramos plantas de muy diverso tamaño, mientras que en *Q. ilex* la variabilidad de tamaños es muy pequeña.

Estas diferencias son consecuencia de las estrategias particulares con que enfrentan la disponibilidad de recursos en el medio: alto MRT_N en *Q. ilex*, y alta A_N en *Q. faginea* y *Q. pyrenaica*. *Q. faginea* y *Q. pyrenaica*, con un bajo MRT_N , son más dependientes del nitrógeno disponible en el suelo, ya que para obtener un balance de biomasa similar tienen que absorber más nitrógeno del suelo. Esta mayor dependencia de *Q. faginea* y *Q. pyrenaica* de los recursos del suelo, y por tanto de las condiciones del micrositio, se tradujo en una mayor variabilidad de tamaños y menor tasa de supervivencia. Con respecto a *Q. ilex*, los resultados obtenidos en este trabajo sugieren que la mayor supervivencia y menor variabilidad en biomasa de esta especie son el resultado de una estrategia orientada a la conservación de recursos, permitiendo por tanto una mayor independencia con respecto a su disponibilidad en el medio.

El MRT_N es una adaptación clave en climas mediterráneos, donde la disponibilidad de nitrógeno está limitada no sólo por las propiedades de los suelos sino por la escasa precipitación. El MRT_N permite mantener un alto balance de biomasa en *Q. ilex* para un menor aporte de nitrógeno desde el suelo (absorción), lo que le confiere una clara ventaja competitiva sobre otras quercíneas más productivas en suelos de baja disponibilidad de nitrógeno. Por otra parte las tasas de A_N en *Q. pyrenaica* y *Q. aginea* permiten obtener valores de acumulación máximos de biomasa mayores con respecto a *Q. ilex*. La alta capacidad de absorción de *Q. faginea* y *Q. pyrenaica* permiten compensar las elevadas pérdidas en nitrógeno que sufren estas especies. Sin embargo, esta estrategia obliga a una mayor dependencia del nitrógeno del suelo, y en condiciones de baja disponibilidad puede contribuir a una mayor tasa de mortalidad y una reducción de sus capacidades competitivas frente a *Q. ilex*.