

Universitat de Lleida

Escuela Técnica Superior de Ingeniería Agraria

Departamento de Producción Vegetal y Ciencia

Forestal

**ASPECTOS TÉCNICOS DEL EMPLEO DE LA ENCINA
Y LOS TUBOS INVERNADERO EN REPOBLACIONES FORESTALES**

*Memoria que presenta Jesús Pemán García para optar al grado
de Doctor Ingeniero de Montes por la Universitat de Lleida*

Director: Dr. Eustaquio Gil-Pelegrín

(CITA, DGA)

Índice

Capítulo 1: Introducción general.....	1
1.1.Introducción.....	1
1.2. La encina.....	2
1.2.1. Sistema radicular	4
1.2.2. Método de repoblación	6
1.3. Los tubos invernadero.....	10
1.4. Estructura de la Memoria	16
Capítulo 2: Morfología y cinética del sistema radicular.....	21
2.1. Introducción.....	21
2.2. Material y métodos	24
2.3. Resultados	28
2.3.1. Cinética radicular del sistema natural y del sistema repicado superficialmente	28
2.3.2. Cinética de la regeneración radicular de una planta cultivada en un contenedor forestal estándar plantada posteriormente en un medio sin limitación de profundidad.....	36
2.3.3. Caracterización de la morfología y estructura de las raíces al final del periodo de actividad radicular	39
2.4. Discusión.....	43

2.5. Conclusiones..... 48

Capítulo 3: Eficiencia del sistema radicular en la captación

de agua.....	51
3.1. Introducción.....	51
3.2. Material y métodos	54
3.2.1. Morfología del tallo y de las raíces	55
3.2.2. Topología radicular	56
3.2.3. Conductancia hidráulica radicular.....	56
3.2.4. Análisis estadístico	58
3.3. Resultados	59
3.4. Discusión.....	65
3.5. Conclusiones.....	68

Capítulo 4: Características térmicas y lumínicas de los tubos

invernadero.....	71
4.1. Introducción.....	71
4.2. Materiales y Métodos	74
4.2.1. Caracterización térmica	74
4.2.2. Caracterización óptica	79
4.2.3. Caracterización lumínica	79
4.2.4. Análisis estadístico	81
4.3. Resultados	86
4.3.1. Comportamiento térmico de los tubos	86

4.3.2. Caracterización óptica de los materiales	108
4.3.3. Comportamiento lumínico de los tubos	108
4.4. Discusión.....	125
4.5. Conclusiones.....	137
Capítulo 5: Implicaciones del tubo en la arquitectura de copa, captación de luz y ganancia potencial de carbono.....	141
5.1. Introducción.....	141
5.2. Material y Métodos	145
5.2.1. Caracterización lumínica y térmica del tubo invernadero	145
5.2.2. Modelo de arquitectura de copa	146
5.2.3. Fluorescencia de clorofila	151
5.2.4. Análisis estadístico	153
5.3. Resultados	153
5.3.1. Caracterización lumínica y térmica del tubo.....	153
5.3.2. Parámetros estructurales, captación de luz e intercambio gaseoso	156
5.3.3. Parámetros de fluorescencia	166
5.4. Discusión.....	169
5.5. Conclusiones.....	176
Capítulo 6: Conclusiones generales y futuras líneas de investigación	179

6.1. Sistema radicular de la encina	179
6.2. Tubos invernadero	182
6.3. Futuras líneas de investigación.....	188

Anejo. Cálculo del Orto, Ocaso, altura solar y profundidad

de la radiación en el interior del tubo.....	191
---	------------

Bibliografía	
---------------------------	--

197

Resumen

En esta Memoria se plantean algunas de las cuestiones técnicas que pueden condicionar el uso de la encina (*Quercus ilex* subsp. *ballota*) y de los tubos invernadero en repoblaciones forestales. Respecto de la encina se profundiza en la elección del método de repoblación mediante el análisis de su desarrollo radicular, mientras que en los tubos invernadero se analiza con detalle el ambiente térmico y lumínico que generan. La tesis se ha articulado en seis capítulos; en el Capítulo 1 se ha realizado una descripción sobre el estado del conocimiento del uso de la encina y los tubos invernadero en repoblaciones forestales. En el Capítulo 2, *Morfología y cinética del sistema radicular*, se analiza el sistema radicular generado en plantas procedentes de siembra y de plantación mediante el empleo de minirizotrones. En las plantas procedentes de siembra se analiza el efecto que el repicado aéreo tiene sobre la morfología y cinética radicular y se compara con el sistema radicular desarrollado sin limitaciones al crecimiento. En el Capítulo 3, *Eficiencia del sistema radicular en la captación de agua*, se analiza la implicación funcional respecto de la conductancia hidráulica radicular, que tienen las diferencias morfológicas

producidas en los sistemas radiculares. En el Capítulo 4, *Características térmicas y lumínicas de los tubos invernadero*, se analiza el comportamiento térmico y lumínico, tanto de la pared como del aire confinado en su interior, en los modelos más utilizados en repoblaciones forestales. En el Capítulo 5, *Implicaciones del tubo invernadero en la arquitectura de copa, captación de luz y ganancia potencial de carbono*, se analiza a través del programa YPLANT la influencia de las condiciones ambientales en el interior del tubo en los parámetros de intercepción de luz y de intercambio gaseoso. Finalmente, en el Capítulo 6, *Conclusiones generales y futuras líneas de investigación*, se resumen las conclusiones más importantes alcanzadas y se exponen las líneas futuras de investigación.

Resum

En aquesta Memòria s'intenten resoldre algunes de les qüestions tècniques que poden condicionar l'ús de l'alzina (*Quercus ilex* subsp. *ballota*) i dels tubs hivernacle en les repoblacions forestals.

La tesi s'ha articulada en sis capítols; en el Capítol 1 s'ha realitzat una breu descripció sobre l'estat del coneixement de l'ús de l'alzina i els tubs hivernacle en repoblacions forestals. En el Capítol 2, *Morfologia i cinètica del sistema radicular*, s'analitza el sistema radicular generat en plantes procedents de sembra i de plantació mitjançant l'ocupació de minirizotrons. En les plantes procedents de sembra s'analitza l'efecte que el repicat aeri té sobre la morfologia i cinètica radicular i es compara amb el sistema radicular desenvolupat sense limitacions al creixement. En el Capítol 3, *Eficiència del sistema radicular en la captació d'aigua*, s'analitza la implicació funcional respecte de la conductància hidràulica radicular, que tenen les diferències morfològiques produïdes en els sistemes radiculsars repicats respecte dels quals s'han desenvolupat sense limitacions al seu creixement. En el Capítol 4, *Característiques tèrmiques i lumíniques dels tubs hivernacle*, s'analitza el comportament tèrmic i lumínic tant de la paret

com de l'aire confinat en el seu interior en els models més utilitzats en repoblacions forestals. En el Capítol 5, *Implicacions del tub hivernacle en l'arquitectura de copa, captació de llum i guany potencial de carboni*, s'analitza a través del programa YPLANT la influència de les condicions ambientals en l'interior del tub en els paràmetres d'intercepció de llum i d'intercanvi gasós en la planta. Finalment, en el Capítol 6, *Conclusions generals i futures línies d'investigació*, es resumeixen les conclusions més importants de cada capítol i s'exposen les futures línies d'investigació per a cadascun.

Summary

In this Memory, some of the technical points that may condition the use of holm oak (*Quercus ilex* subsp. *ballota*) and treeshelters in forestation are studied. The choice of the forestation method in the holm oak has been approached through the study of the root system development. In relation to the use of tubes in the field, the shelter environment has been characterized in several commercial models. The influence of the environmental conditions in light capture and in several gas exchange parameters has been analyzed.

The thesis is divided in six independent chapters. The first one briefly describes the state-of-the-art of the use of holm oak and treeshelters in forestation programmes. Chapter 2, *Root system morphology and kinetic*, studies the root system generated in sowed or transplanted plants by using minirhizotrons. In the plants originated from direct sowing, the effect of root air pruning on root kinetic and morphology is analyzed and later on compared with the root system developed without limitations for growth. Chapter 3, *Efficiency of the root system in water uptake*, describes the functional implications that morphologic differences produced in the

pruning root systems have in terms of root hydraulic conductance. Chapter 4, *Thermal and light environment inside the treeshelters*, assesses the light transmission characteristics of the wall shelters as well as the temperature dynamics in the wall and in the air inside the tubes. In Chapter 5, *Implications of the treeshelters in the shoot architecture, light capture and potential carbon gain*, the influence of the environmental conditions inside the treeshelter in the parameters of interception of light and gas exchange in the plant is analyzed through the YPLANT software. Finally, the Chapter 6, *General conclusions and future lines of research*, summarizes the most important conclusions reached in the different chapters and possible future lines of research.

Capítulo 1: Introducción general

1.1. Introducción	10
1.2. La encina	12
1.2.1. Sistema radicular	14
1.2.2. Método de repoblación	16
1.3. Los tubos invernadero	19
1.4. Estructura de la Memoria.....	24

1.1. Introducción

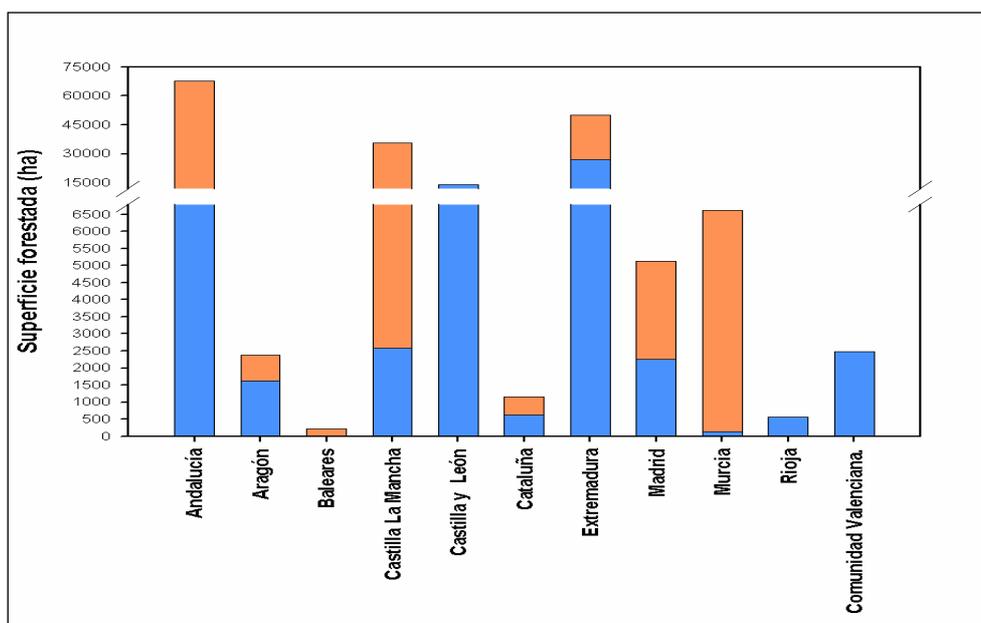
La forestación de tierras agrarias, consecuencia de la Directiva UE 2080/92, ha supuesto una profunda transformación de la actividad repobladora en España. La inversión en el periodo 1990-99 de más de 56.000 millones de pesetas permitió la forestación de 450.000 ha en todo el Estado, que representó el 43% de toda la superficie forestada en la UE (Picard 2001). Las novedades técnicas desarrolladas en estas forestaciones han sido muy numerosas, entre las que podemos destacar: el empleo de una gran diversidad de especies forestales y la utilización de tubos invernadero.

La encina (*Quercus ilex*) ha sido la especie más utilizada con 186.000 ha en plantaciones monoespecíficas y mixtas (MAPA 2003). Su distribución territorial ha sido muy amplia, abarcando todas las Comunidades Autónomas a excepción de Asturias, Canarias y Galicia (Figura 1.1). En el empleo de la encina se han utilizado,

indistintamente, los dos métodos de repoblación (siembra vs plantación) sin la existencia de un criterio técnico claro de cual es el más recomendable para las diferentes estaciones.

El uso de tubos invernadero comenzó en España en la última década del siglo XX, habiéndose generalizado en la actualidad. La gran variedad de modelos existentes y la falta de estudios previos sobre las consecuencias de la utilización de estos materiales en climas mediterráneos ha producido una gran disparidad de resultados. Como consecuencia de los mismos en algunas Comunidades Autónomas no se recomienda el uso de tubos invernadero.

Figura 1.1. Distribución por Comunidades Autónomas de la superficie forestada con *Quercus ilex* en el programa de forestación de tierras agrícolas (1994-1999).



Forestaciones monoespecíficas (barras azules), forestaciones pluriespecíficas (barras naranjas).

1.2. La encina

La encina corresponde al taxón *Quercus ilex* perteneciente a la familia *Fagaceae*, al género *Quercus* y al Subgénero *Sclerophyllodrys*. En él se distinguen dos subespecies: la subsp. *ilex* y la subsp. *ballota* (Do Amaral 1990). Se distribuye en el ámbito mediterráneo en los pisos bioclimáticos Termomediterráneo, Mesomediterráneo y Supramediterráneo, con ombroclimas secos o subhúmedos (Rivas Martínez 1987). Es indiferente en cuanto a

suelos, viviendo tanto en sustratos calizos como silíceos, siendo sus únicas limitaciones los suelos muy yesosos, los salinos, los arcillosos excesivamente compactos y los de escaso volumen útil (Herrera 1513; Paniagua 1841; Ruiz de la Torre 1979; Montoya 1989). La profundidad mínima de suelo que precisa son los 40 ó 45 cm (Mota y Carreras 1994) o incluso más (Paniagua 1841; Montoya 1989). En suelos más superficiales podrá sobrevivir, pero no adquirirá buenos crecimientos (Paniagua 1841; Ruiz de la Torre 1979). Se extiende naturalmente por la región mediterránea desde la Península Ibérica a Turquía, por el norte, y desde Marruecos a Túnez, por el sur. Está presente en todas las provincias, a excepción de las Canarias Orientales, aunque en Galicia escasea y en las zonas áridas del sureste peninsular está reducida a los enclaves menos secos de las zonas de montaña (Figura 1.2). La extensión en la Península Ibérica de las agrupaciones en las que la encina participa como especie principal es de 1.866.624 ha, de las cuales el 44% son masas monoespecíficas y el resto lo constituyen masas mixtas con pino carrasco (*Pinus halepensis*), sabina albar (*Juniperus thurifera*), quejigo (*Quercus faginea*), rebollo (*Quercus pyrenaica*) y sobre todo alconorque (*Quercus suber*) (DGCONA 1998). Su amplia extensión origina múltiples ecotipos y una diversidad de comportamientos, circunstancia por la que se han diferenciado diecisiete regiones de procedencia y doce áreas restringidas (*Resolución 27 de abril de 2000, por el que se publica el Catálogo Nacional de Regiones de Procedencia relativo a diversas especies forestales*).

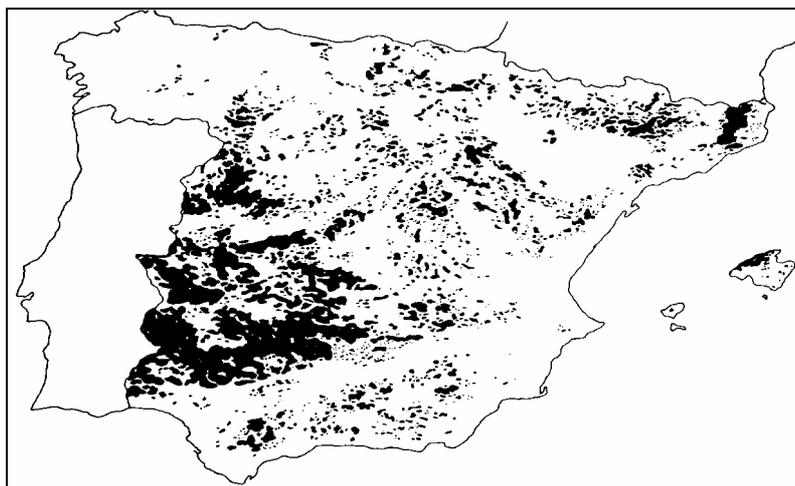


Figura 1.2. Área de distribución de *Quercus ilex* (Martín *et al.* 1998)

La subespecie *ilex* es un taxón muy exigente en humedad que no soporta los climas continentales, por lo que su distribución se limita a las tierras bajas y relieves sublitorales de las costas desde Asturias a Cataluña (Do Amaral 1990; Blanco *et al.* 1997). La subespecie *ballota* es mucho menos exigente en humedad y está bien adaptada a las condiciones subcontinentales mostrando una gran plasticidad, vitalidad y rusticidad. Esta última subespecie se distribuye en la mayor parte de la Península, a excepción de las regiones de clima atlántico del N y NW, de las zonas costeras de clima suave y del SE árido (Do Amaral 1990; Blanco *et al.* 1997).

1.2.1. Sistema radicular

El sistema radicular de las especies del género *Quercus* es fuertemente ortogeotrópico, aunque se ha observado en algunas especies que este carácter no es tan acusado en raíces de 2 m de longitud (Riedacker *et al.* 1982). Normalmente, su raíz principal crece de forma muy rápida durante las primeras etapas del desarrollo de la planta, pudiendo alcanzar durante su primer período vegetativo una longitud de 50 cm o incluso un metro (Romero *et al.* 1986; Johnson *et al.* 2002). Los robles mediterráneos están considerados entre las especies de raíces más profundas (Joffre *et al.* 1999), habiéndose registrado en *Q. wislizenii* una profundidad

máxima de la raíz principal de 23 m (Canadell y Zedler 1996).

Algunas de las características de la estructura del sistema radicular de la encina han sido descritas por Canadell *et al.* (1999) basándose en estudios de campo realizados en el NE de España. En estos estudios se registraron profundidades de 3.7 m sobre sustratos de areniscas. Puede presentar un sistema de raíces laterales bastante desarrollado, sobre todo entre los 20 y 60 cm de profundidad, pudiendo extenderse para las raíces con un diámetro superior al centímetro hasta los 2.5 m. Según estos autores, su sistema radicular posee una gran plasticidad al observarse que la raíz principal, fuertemente ortogeotrópica en las plantas jóvenes y en ambientes secos, pierde este carácter en los árboles adultos y en los ambientes méxicos.

Las dos funciones primarias de los sistemas radiculares son la adquisición de los recursos del suelo, principalmente agua e iones disueltos, y la de anclaje. Otras funciones como son las de almacenamiento, síntesis de reguladores de crecimiento, propagación y dispersión, pueden ser secundarias. La influencia que la profundidad del sistema radicular tiene sobre la supervivencia en los sitios secos ha sido ampliamente constatada, como se puede comprobar en una completa revisión realizada por Kozlowski *et al.* (1991).

Las raíces suponen la mayor resistencia al flujo líquido del agua en el *continuum* suelo-planta-atmósfera, por lo que la conductancia hidráulica radicular (K_R) es uno de los parámetros de mayor relevancia. Varios son los métodos desarrollados para su cálculo: el de la cámara de presión (Fiscus 1975), el de la prueba de presión (Steudle *et al.* 1996) y el del medidor de flujo de alta presión (HPFM) (Tyree *et al.* 1994, 1995). La mayoría de los estudios determinan la conductancia hidráulica radicular o la conductividad hidráulica radicular (Lp_r , conductancia hidráulica por unidad de superficie radicular) de una porción de raíz, siendo pocos los que calculan este valor para sistemas radiculares completos. Este parámetro suele normalizarse dividiéndolo por el área foliar o el área radicular y así obtener la conductancia hidráulica radicular por unidad de superficie foliar (K_{RL}) y la conductancia hidráulica radicular por unidad de superficie radicular (K_{RR}), respectivamente.

Existen diferentes estudios realizados sobre la conductancia hidráulica en especies del género *Quercus* (Nardini *et al.* 1998a, 1998b, 1999, 2000). Se observa, en ellos, una tendencia a registrar valores más altos de K_{RL} en las especies que viven en ambientes

más húmedos. En el caso concreto de la encina se observa una marcada variación estacional entre los valores de conductancia en la primavera y los valores registrados en el invierno. El descenso brusco de la conductancia invernal se ha justificado por el descenso de la actividad radicular de esta especie por su vulnerabilidad al frío (Nardini *et al.* 1998a, 1998b).

1.2.2. Método de repoblación

La encina ha sido una especie frecuentemente empleada en las repoblaciones forestales en España desde muy antiguo (Paniagua 1841; Laguna 1883), aunque su uso no se ha generalizado hasta hace poco tiempo. La superficie repoblada a lo largo del último cuarto del siglo XIX hacía referencia a pequeñas superficies en las provincias de Zaragoza y Valencia, generalmente mezcladas con otras especies como el pino carrasco y el pino piñonero (*Pinus pinea*) (Jordana 1895). A lo largo del siglo XX se siguió utilizando, aunque en la época de mayor auge de la actividad repobladora la superficie repoblada fue claramente insignificante. Su empleo se ha generalizado a partir del programa de forestación de tierras agrarias en el que ha sido la especie más utilizada (Picard 2001).

Son numerosos los ensayos realizados con la encina destinados a conocer su respuesta a diferentes tratamientos, tanto en su fase de vivero (Ocaña *et al.* 1997; Rubio *et al.* 2001; Villar *et al.* 2001; Zazo *et al.* 2001, 2005; Santos *et al.* 2005) como en el monte. En este último, los diferentes estudios han analizado los procedimientos de preparación del suelo (Carreras y Sánchez 2001; López *et al.* 2001; Bocio *et al.* 2004; Fuentes *et al.* 2004; Iglesias 2004; Navarro *et al.* 2005a), los métodos de repoblación (Carreras *et al.* 1997; Nicolás *et al.* 1997; Iglesias 2004; Porras *et al.* 2004; Seva *et al.* 2004; Romero *et al.* 2005), el empleo de tubos invernadero (Carreras *et al.* 1997; Nicolás *et al.* 1997; Vázquez *et al.* 1997; Carreras y Sánchez 2001; Oliet *et al.* 2003; Iglesias 2004; Porras *et al.* 2004; Seva *et al.* 2004; Navarro *et al.* 2005a; Oliet y Jacobs 2005), el empleo de diferentes contenedores forestales (Carreras *et al.* 1997; Iglesias 2004; Chirino *et al.* 2005), la fertilización (Oliet *et al.* 2003), el riego (Rey 1998), el grado de sombreado (Rey 1998), la utilización de arbustos acompañantes (López *et al.* 2001), el uso de hidrogeles (Seva *et al.* 2004) y la utilización de micorrizas (Iglesias 2004; Navarro *et al.* 2005a).

Los procedimientos de preparación del terreno utilizados han sido siempre intensos, sobre todo cuanto más secos y expuestos eran los terrenos (Jordana 1895). Antiguamente se realizaba mediante laboreo con yuntas, preferentemente de bueyes, o mediante la realización de hoyos manuales. El laboreo con arado en terrenos de pendiente no se realizaba a hecho, si no por fajas o bandas, dejando entre medias de dos superficies laboreadas otra de anchura variable sin labor alguna, con objeto de que pudiera retener la escorrentía superficial que se generase en la ladera. Los resultados experimentales han demostrado que las preparaciones más profundas son las que han mostrado mejores resultados en cuanto a supervivencia (Carreras y Sánchez 2001; Iglesias 2004; Bocio *et al.* 2004). Los ahoyados manuales (Fuentes *et al.* 2004; Iglesias 2004) o con barrena (Bocio *et al.* 2004) han dado los peores resultados.

Como método de repoblación se han empleado tanto la siembra como la plantación. Sembrar o plantar, además de otras diferencias, para la encina tiene implicaciones muy diferentes en cuanto a su sistema radicular, aunque como otros aspectos de su morfología es función de su genotipo y de las condiciones del medio (Pearson 1974; Kummerow 1980; Riedacker y Belgrand 1983; Fitter y Stickland 1991; Taub y Goldberg 1996). La utilización de la siembra fue, como en la mayoría de las especies, el primer método utilizado por su similitud con la diseminación natural. Aunque ya muy pronto los selvicultores recomendaron las plantaciones a las siembras (Jordana 1895), estas últimas siguieron siendo mayoritarias en todas las repoblaciones realizadas hasta la segunda mitad del siglo XX donde se invirtieron las técnicas utilizadas gracias a la creación de las infraestructuras necesarias de producción de planta. Entre los procedimientos de siembra empleados se utilizaron tanto la siembra a voleo, como la siembra por puntos o en golpes. El primer método consistía en la distribución de forma aleatoria de la semilla por la superficie del suelo previa preparación del mismo mediante un laboreo pleno. La siembra normalmente se realizaba a mano y se utilizaban unas dosis de 500 a 900 kg ha⁻¹ (Madariaga 1909). El segundo consistía en la distribución de la semilla en casillas abiertas, sobre un terreno previamente preparado, colocándose varias semillas en cada casilla con objeto de garantizar la germinación de al menos una de ellas. En la siembra por puntos el consumo de semilla era de una tercera o una cuarta parte inferior a la siembra a voleo (Madariaga 1909). La utilización de las siembras, aunque para la encina, *Pinus pinaster* y *Pinus pinea* continuaba,

decayó por la necesidad de continuas resiembras debido a las bajas tasas de germinación o a las marras que se producían en muchas plántulas al pasar su primer verano. Las principales causas de las bajas tasas de germinación se relacionaban con la baja calidad de las semillas y la predación de la bellota, normalmente, por aves, ratones y jabalís (Jordana 1895; Montoya 1989). En la actualidad se están volviendo a utilizar las siembras en la encina, por no pocos repobladores, al tener en cuenta su patrón radicular natural, la falta de crecimiento apical de las plántulas en las plantaciones durante los primeros años y la rápida recuperación de la altura de los pies procedentes de semilla frente a los de planta (Montoya 1995). Las siembras que se ejecutan, hoy día, se realizan por golpes, colocando tres bellotas en cada uno de ellos y utilizando bellotas de calidad, de origen conocido, con buen estado sanitario y con un peso mínimo (Montoya 1989; Vázquez 1998). La siembra precisa del control de los predadores por lo que es frecuente el empleo de tubos protectores para mejorar la germinación y proteger la planta durante los primeros años. Sin embargo, los resultados del empleo de tubos invernadero con encina son dispares hasta la fecha.

La alternativa técnica de la siembra era y es la plantación, con planta criada en vivero. Ya de antiguo se indicaba la dificultad de utilizar la planta a raíz desnuda para propagar la encina, debiéndose recurrir a la planta criada en maceta cuando no se utilizase la siembra (Laguna 1883). La planta de encina en contenedor ha sufrido la evolución de los envases forestales empleados a lo largo de todo el siglo XX (Pita 1962; Ramos 1965), hasta llegar a los actuales contenedores con dispositivos que evitan la espiralización y favorecen el autorepicado de las raíces. El resto de las características del envase forestal, para esta especie, están condicionadas por el carácter pivotante del sistema radicular. Es por ello que la profundidad del contenedor y el tamaño de la boca del alvéolo son los parámetros que han tenido una influencia más significativa (Domínguez *et al.* 1997). En cuanto al volumen se recomiendan, al menos, 300 cm³ (Pardos 2000) y una profundidad entre 15 y 20 cm, con una sección de la boca entre 25 y 30 cm². La edad de las plantas cultivadas en estos envases debe ser de una savia. Las características morfológicas y fisiológicas de la planta de encina (Navarro *et al.* 2003; Navarro y Del Campo 2005) son un factor fundamental, teniendo en cuenta que es uno de los factores que influyen en el arraigo de una plantación (Burdett 1990).

1.3. Los tubos invernadero

Los tubos invernadero han sido utilizados en repoblaciones forestales desde hace más de 20 años en Europa. Su uso se inició en Gran Bretaña con Tuley en 1979, cuando buscaba alternativas técnicas para asegurar el éxito de las repoblaciones con frondosas a un coste razonable. Su utilización la fundamentó en dos hechos: el primero fueron los resultados de unos trabajos realizados en Escandinavia y Nueva Zelanda que utilizaban pequeños tubos de 10 cm de alto de plástico transparente para realizar las siembras en el monte, mientras que el segundo fue la evidencia contrastada del mayor crecimiento de las frondosas dentro de un invernadero (Tuley 1985). Estos hechos le llevaron a diseñar *invernaderos individuales*, que estimulasen el crecimiento inicial de la planta para más tarde irse ajustando a las condiciones del monte. El tubo invernadero surgió, por tanto, como un tubo de plástico, claro o traslucido, que favorecía el crecimiento inicial, protegía a las plantas de su interior de los daños causados por la fauna silvestre y facilitaba y hacía más seguro los tratamientos herbicidas alrededor de las plantas (Tuley 1985). Hoy en día, su utilización ha traspasado el ámbito de las repoblaciones forestales, extendiéndose al viverismo (Burger *et al.* 1992; Svihra *et al.* 1993; Witmer *et al.* 1997) y a la jardinería urbana (Harris 1989; Jones *et al.* 1996). Inicialmente, en Gran Bretaña fueron utilizados con *Quercus petraea* (Tuley 1985; Potter 1991; Mayhead y Boothman 1997), para luego extenderse en Estados Unidos a *Quercus rubra* (Lantangne *et al.* 1990; Kittredge *et al.* 1992; Ponder 1995a; Gillespie *et al.* 1996; Zaczek *et al.* 1997; Bardon *et al.* 1999; Sharpe *et al.* 1999; Swistock *et al.* 1999; Ward *et al.* 2000) y otras especies de robles (Svihra *et al.* 1993; Costello *et al.* 1996; Burger *et al.* 1997). Su uso se generalizó a otras frondosas como *Prunus avium* (Frearson y Weiss 1987; Bergez y Dupraz 1997, 2000; Hammatt 1998; Dupraz y Bergez 1999), *Juglans nigra* (Ponder 1991) y en menor medida a coníferas (Mayhead y Jenkins 1992; Svihra *et al.* 1993, 1996; Burger *et al.* 1996; Costello *et al.* 1996; Ward *et al.* 2000; Leroy y Caraglio 2003; Sharew y Hairston-Strang 2005). Se han usado, por tanto, con especies tolerantes a la sombra (*Quercus petraea*, *Acer rubrum*), con especies medianamente tolerantes (*Pseudotsuga menziesii*, *Quercus rubra*, *Pinus strobus*, *Fraxinus*

spp.) y con especies claramente intolerantes (*Juglans nigra*, *Pinus halepensis*, *Pinus brutia*, *Acer pseudoplatanus*).

En España, los tubos invernadero se han empleado con *Quercus ilex* (Carreras *et al.* 1997; Nicolás *et al.* 1997; Navarro *et al.* 1998; Seva *et al.* 2004; Oliet *et al.* 2003; Porras *et al.* 2003; Iglesias *et al.* 2004; Navarro *et al.* 2005a, 2005b; Oliet y Jacobs 2005; Romero *et al.* 2005), *Q. coccifera* (Bellot *et al.* 2002), *Q. suber* (Navarro *et al.* 1998; Oliet *et al.* 2003), *Q. faginea* (Fabiao *et al.* 1996; Oroño *et al.* 2001), *Q. pyrenaica* (Romero *et al.* 2005), *Castanea sativa* (Romero *et al.* 2005), *Pinus halepensis* (Harris 1992; Oliet *et al.* 2000; Oliet *et al.* 2003; Cabanillas y Notivol 2005), *P. pinea* (Oliet *et al.* 2003) y otras especies arbóreas y arbustivas (Oliet *et al.* 2003).

Los tubos, tal como los conocemos en la actualidad, tienen una enorme variedad de diseños que hace necesario su caracterización para poder prever las consecuencias que puede tener para las plantas el crecimiento en su interior. Las mayores variaciones se producen en el material, el color, las dimensiones y en la ventilación. Estas características de los tubos invernadero contribuyen a producir un microclima propio, debido a la presencia de un volumen de aire confinado dentro del tubo. Este ambiente modifica, respecto de las condiciones en el exterior, la temperatura, la luz, la humedad relativa, la concentración de anhídrido carbónico y el movimiento del aire.

La temperatura ha sido una de las variables más caracterizadas, tanto por su influencia en el crecimiento como por su facilidad de medición. Está ampliamente descrito que dentro de los tubos la temperatura es mayor que en el exterior durante las horas centrales del día, con diferencias que oscilan en los meses de verano entre +3°C y +18°C (Frearson y Weiss 1987; Kjelgren *et al.* 1994; Witmer *et al.* 1997; Navarro *et al.* 1998; Sharew y Hairston-Strang 2005). Estos valores dependen de la coloración del tubo (Kjelgren y Rupp 1997; Sharpe *et al.* 1999; Ward *et al.* 2000; Oliet *et al.* 2003), su ventilación (Swistock *et al.* 1999; Bergez y Dupraz 2000; Oroño *et al.* 2001; Oliet *et al.* 2003), el tamaño de la planta que se haya en su interior (Potter 1991) y la disponibilidad hídrica de la planta (Costello *et al.* 1996; Kjelgren *et al.* 1997). Al atardecer, las temperaturas exterior e interior tienden a igualarse pudiendo producirse durante la noche una inversión térmica en los meses de verano (Kjelgren *et al.* 1994; Swistock *et al.* 1999; Ward *et al.* 2000). La mayoría de las mediciones se han realizado durante el verano

con objeto de registrar los valores máximos de esta variable, siendo muy pocos los trabajos que han tratado de caracterizar la misma a lo largo de todo el año (Navarro *et al.* 1998; Oroño *et al.* 2001; Cabanillas y Notivol 2005). Sin embargo, en el ámbito mediterráneo los valores mínimos en el invierno pueden tener su importancia dado que la disponibilidad hídrica y las bajas temperaturas invernales son los principales estreses ambientales que pueden limitar la supervivencia de las plantas (Mitrakos 1980). Asimismo, casi todos los trabajos se han realizado con plantas en el interior, por lo que se desconoce la magnitud real del cambio provocado exclusivamente por el tubo.

En cuanto a la luz, los tubos invernadero modifican la radiación que recibe la planta tanto en calidad como en cantidad (Potter 1991). En cantidad actúan reduciendo la radiación global hasta un 25% de la radiación de onda corta, dependiendo del color (Potter 1991; Kjelgren y Rupp 1997; Sharpe *et al.* 1999; Ward *et al.* 2000; Oliet *et al.* 2003; Sharew y Hairston-Strang 2005; Oliet y Jacobs 2005; Navarro *et al.* 2005a) y del tiempo de permanencia del tubo en el monte (Ward *et al.* 2000). Poco se conoce del espectro lumínico, tan sólo que presenta una transmitancia elevada en la región del infrarrojo y entre el 35% y el 60% en la región del visible (400 a 700 nm) (Bergez 1993). La *ratio rojo: rojo lejano*, de especial importancia en la morfogénesis de las plantas, ha presentado valores en el interior del tubo entre el 40% y el 80% del exterior (Sharew y Hairston-Strang 2005). No se ha caracterizado la fracción difusa y directa de la luz en el interior del tubo ni la influencia de la altura solar en la radiación disponible en el interior del mismo. No está descrito la existencia de un gradiente vertical, aunque se ha puesto en evidencia un gradiente lumínico horizontal en el interior (Bergez 1993).

La humedad relativa está influenciada por la temperatura y presenta un comportamiento distinto según el tipo de clima. En climas atlánticos se registran valores superiores en el interior del tubo mientras que en ambientes mediterráneos se produce un brusco descenso. Su variación diaria es inversa a la de la temperatura, presentando un máximo poco antes del amanecer y un mínimo al comienzo de la tarde. En ambientes mediterráneos puede presentar reducciones de hasta el 60% de los valores del exterior, dependiendo su comportamiento de si el tubo está o no ventilado (Kjelgren y Rupp 1997; Oroño *et al.* 2001; Oliet *et al.* 2003; Cabanillas y Notivol 2005). Determinado por la humedad y la

temperatura, el déficit de presión de vapor de agua es un parámetro que permite estimar la demanda evaporativa de la atmósfera y, por tanto, calibrar el posible estrés hídrico del ambiente. Aunque hay datos contradictorios (Kjelgren *et al.* 1994; Dupraz 1997; Oroño *et al.* 2001; Olliet *et al.* 2003), puede considerarse que el valor de este parámetro en el interior podría multiplicar, por dos o por tres, los valores registrados en el exterior. Su evolución diaria es similar a la descrita para la humedad relativa (Dupraz 1997).

Aunque inicialmente se pensaba que los tubos invernadero producían un notable incremento de la concentración de CO₂ en el interior, incluso sin la presencia de plantas (Frearson y Weiss 1987), su contenido se reduce fuertemente durante el día (Dupraz 1997; Bergez y Dupraz 2000; Olliet y Jacobs 2005). La razón se encuentra en que la fotosíntesis consume en poco tiempo el CO₂ disponible (Dupraz 1997), recuperándose los valores durante el atardecer. De hecho, el aumento de la concentración de CO₂ al mediodía ha sido interpretado por algunos autores como el resultado de una fotosíntesis negativa (Bergez y Dupraz 2000).

La creación de un microclima alrededor de la planta, con las características antes descritas, puede alterar procesos como la transpiración, la conductancia estomática y la actividad fotosintética. Aunque depende de las especies, de las disponibilidades hídricas y del grado de ventilación que tengan, los efectos generales que los tubos producen sobre estos tres procesos son: una pérdida de control estomático (Kjelgren *et al.* 1994; Bergez y Dupraz 1997, 2000; Kjelgren y Rupp 1997), una reducción de la tasa de transpiración (Bergez y Dupraz 1997, 2000; Kjelgren *et al.* 1997) y una reducción de la fotosíntesis neta (Dupraz 1997; Kjelgren y Rupp 1997). Ante la falta de control estomático, la reducción de la transpiración se presenta como un mecanismo para ahorrar la pérdida de agua. El aumento de la resistencia de la capa límite producto del escaso movimiento del aire en el interior del tubo, contribuye a estos valores bajos de transpiración. La alteración de los procesos fisiológicos antes descritos produce una respuesta en la planta, modificándose una serie de atributos de carácter morfológico (la altura, el diámetro en el cuello de la raíz, la biomasa aérea, la biomasa radicular), fisiológico (potencial hídrico o el estado nutricional) o de respuesta a estreses ambientales (resistencia al frío). Sabiendo que estos efectos están condicionados por las características del tubo, la disponibilidad de agua para la planta y el tipo de especie, las plantas

que se desarrollan en el interior de un tubo invernadero tienen una altura superior a las plantas de exterior (Ponder 1991,1995a; Burguer *et al.* 1992; Kjelgren y Rupp 1997; Bergez y Dupraz 2000; Sharpe *et al.* 1999; Ward *et al.* 2000), aunque un diámetro en el cuello de la raíz menor (Ponder 1991; Kjelgren y Rupp 1997; Burguer *et al.* 1997; Mayhead y Boothman 1997). El crecimiento en el interior del tubo parece no afectar a la biomasa total de la planta (Mayhead y Boothman 1997; Oliet y Jacobs 2005), aunque en otras ocasiones puede disminuir (Bergez y Dupraz 2000). El comportamiento respecto de la biomasa aérea es muy diverso. En ocasiones no se han registrado diferencias significativas (Ponder 1991; Burger *et al.* 1992, 1997; Svihra *et al.* 1996; Mayhead y Boothman 1997; Oroño *et al.* 2001), mientras que en otras, la biomasa de las plantas del interior ha superado entre 2 y 3 veces la del exterior (Ponder 1995a; Bergez y Dupraz 2000) o ha sido claramente inferior (Burger *et al.* 1992, 1997). Sin embargo, la biomasa radicular ha sido, en la mayoría de las ocasiones, menor en las plantas del interior del tubo (Burger *et al.* 1992, 1997; Svihra *et al.* 1996; Oroño *et al.* 2001), aunque también se han registrado valores superiores (Ponder 1991, 1995a).

Todo ello se traduce en un desequilibrio entre la biomasa aérea y la radicular, que puede ser del doble respecto a las plantas del exterior (Burger *et al.* 1992,1997; Mayhead y Boothman 1997). Aunque en determinadas especies y ambientes no se produce (Ponder 1991, 1995a), el tubo contribuye a un desarrollo menor del sistema radicular de la planta en términos de longitud y área radicular (Burger *et al.* 1997; Mayhead y Boothman 1997). El confinamiento de la planta en el interior del tubo puede afectar en el balance de determinados macro y micronutrientes (Ponder 1991, 1995a), contribuir al incremento del estrés hídrico (Kjelgren *et al.* 1994; Kjelgren y Rupp 1997) y a la reducción de la resistencia al frío (Kjelgren *et al.* 1997), aunque la ausencia de un mayor número de trabajos impide su generalización.

Además de proporcionar este ambiente confinado a la planta, otra de las razones para el desarrollo de los tubos invernadero (Tuley 1985) fue defender a la planta de los daños que causaba la fauna silvestre. El efecto favorable que producen en este sentido (Davies 1985,1989; Dubois *et al.* 2000; Ward *et al.* 2000), hace que la protección individual sea una alternativa económica a la protección colectiva cuando las superficies son relativamente

pequeñas y la relación (perímetro monte * coste unitario cercado) / (número árboles del monte * coste unitario del tubo) sea mayor que uno.

1.4. Estructura de la Memoria

El arraigo de la planta en el monte está modulado por factores genéticos, por las interacciones que se producen entre las plantas, sobre todo las relativas a la competición y facilitación, por las condiciones ambientales de la estación, así como por la calidad de la planta en el momento de la plantación (Burdett 1990; Grossnickle 2005). El principal estrés en la fase de establecimiento se considera que es hídrico y es el resultado de tres factores: i) el confinamiento del sistema radicular al espacio de suelo que ha sido preparado, ii) deficiente contacto suelo-raíz, iii) baja permeabilidad radicular (Burdett 1990). El arraigo se produce una vez que la planta es capaz de desarrollar su sistema radicular en el nuevo medio y de esta forma adquirir los recursos necesarios para su desarrollo. Partiendo del esquema de Burdett (1990) sobre la influencia de los procesos fisiológicos en el arraigo de la planta en el monte, la elaboración de esta Memoria intenta resolver una serie de cuestiones sobre la influencia que el método de repoblación o el empleo de tubos invernadero puede tener en alguno de ellos (Figura 1.3) y, por tanto, en el éxito final de la repoblación.

Sobre el método de repoblación en la encina, la cuestión principal que subyace es definir cuál es el más aconsejado para esta especie. Aunque son diversos los factores que pueden aconsejar uno u otro, la respuesta a esta pregunta se ha tratado de resolver a través del conocimiento del sistema radicular ya que se entiende que juega un papel trascendental en el posterior arraigo y crecimiento de la planta en el monte. Los **Capítulos 2 y 3** desarrollan esta primera cuestión.

Los pocos estudios sobre el sistema radicular de la encina implica la necesidad de resolver una serie de cuestiones básicas. *¿Cuál es el patrón natural de la raíz de la encina cuando su desarrollo está modulado únicamente por su genotipo? ¿Cuál es su cinética? ¿Qué alteraciones produce en ese patrón natural un repicado aéreo y superficial? ¿Qué sistema radicular desarrolla una planta en un contenedor forestal estándar?*

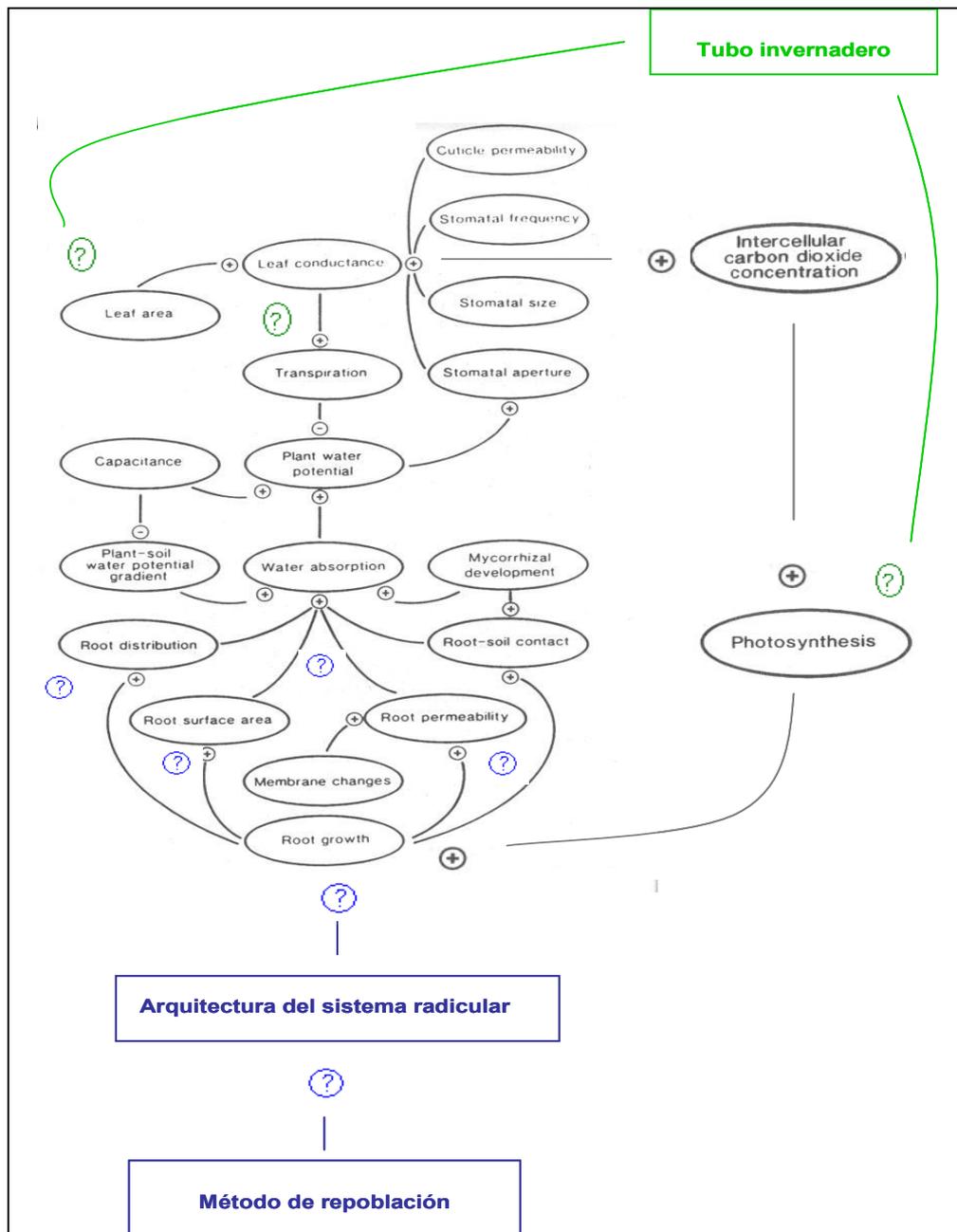


Figura 1.3. Influencia que el método de repoblación y el empleo de tubos invernadero pueden tener en diferentes procesos fisiológicos que condicionan el arraigo de la planta en monte según el esquema inicial de Burdett (1990).

¿Cómo se comporta y se regenera el sistema radicular de una planta cultivada durante un año en contenedor cuando se trasplanta a un

medio sin limitación de profundidad? Todas estas preguntas son resueltas con detalle en el **Capítulo 2** en el que se realiza una descripción, lo más completa posible, del sistema radicular de la encina y de su patrón de crecimiento en los diferentes supuestos contemplados.

Conocido el patrón natural de desarrollo radicular de la encina y el sistema radicular que producen los contenedores forestales estándar en esta especie, la siguiente pregunta a resolver será *¿cuál de los dos patrones es más eficiente en la captación y movilización del agua?* Esta cuestión se resuelve en el **Capítulo 3** mediante la estimación de la conductancia hidráulica radicular de ambos sistemas, lo que permite dar ciertas pautas sobre el método de repoblación a emplear atendiendo a la estructura y funcionalidad de los sistemas radiculares.

Sembrar o plantar encinas, aunque más en el caso de las siembras, implica en muchas ocasiones el uso de tubos invernadero. Aunque en estos veinte años de utilización se conocen muchas de sus características como se ha comentado en los epígrafes anteriores, la gran variedad de modelos existentes en el mercado hace que este conocimiento esté limitado a los de uso más frecuente. En el ámbito mediterráneo se dispone de pocos estudios comparado con otros ambientes aunque, como se ha constatado en la introducción, este déficit de conocimiento poco a poco se va reduciendo. Entendiendo que la luz y la temperatura en el interior del tubo son los factores más importantes que condicionarán la supervivencia y desarrollo de la planta en su interior, los **Capítulos 4 y 5** profundizan sobre estos dos factores.

El conocimiento del comportamiento de la luz y la temperatura en el interior del tubo se aborda, inicialmente, desde el estudio de las características de los materiales con los que los tubos están confeccionados. Se prescinde de realizar estos ensayos con plantas en el interior de los tubos por las modificaciones que la planta puede producir en estos parámetros y la variabilidad de estas modificaciones según el tipo de planta y el estado de desarrollo de la misma. La falta de una caracterización completa del ambiente lumínico y térmico en el interior, en la amplia gama de tubos invernadero que se utilizan en repoblaciones forestales, obliga a tratar de resolver primeramente unas cuestiones básicas. *¿Cuál es el patrón de calentamiento y enfriamiento del aire en el interior del tubo a lo largo del año? ¿Qué variables son las más influyentes en estos patrones? ¿Cómo se calienta la pared de los tubos? ¿Cuál es*

la transmitancia de las paredes de los diferentes tubos? ¿Cuál es el ambiente lumínico que se produce en el interior del tubo en las diferentes épocas del año? ¿Cuál es el gradiente lumínico en el interior del tubo? ¿Cuál es la componente principal de la luz en el interior del mismo? ¿Qué variables son las más influyentes en la modificación de este ambiente? Todas estas preguntas son resueltas en el **Capítulo 4** en el cual se pretende realizar una descripción, lo más completa posible, del ambiente lumínico y térmico en el interior de los tubos invernadero fruto, únicamente, de los diferentes materiales con que están confeccionados y del diseño de cada uno de ellos.

Una vez descrito el ambiente lumínico en los diferentes tubos invernadero, ¿Qué implicaciones tiene en la arquitectura de la copa de las plantas?, ¿qué eficiencia tienen en la captura de luz?, ¿cuál es la ganancia potencial de carbono de las plantas en su interior? Estas preguntas se resuelven en el **Capítulo 5** mediante la utilización del modelo YPLANT (Pearcy y Yang 1996).

Como resumen final en el **Capítulo 6** se realiza una síntesis general de todos los resultados obtenidos y de las conclusiones de este trabajo, así como de las futuras líneas de investigación a desarrollar.

Capítulo 2: Morfología y cinética del sistema radicular

2.1. Introducción	27
2.2. Material y métodos.....	30
2.3. Resultados.....	33
2.3.1. Cinética radicular del sistema natural y del sistema repicado superficialmente.....	33
2.3.2. Cinética de la regeneración radicular de una planta cultivada en un contenedor forestal estándar plantada posteriormente en un medio sin limitación de profundidad.....	41
2.3.3. Caracterización de la morfología y estructura de las raíces al final del periodo de actividad radicular	44
2.4. Discusión	47
2.5. Conclusiones	51

2.1. Introducción

La capacidad de desarrollar un sistema radicular eficiente es una de las estrategias típicas de evitación del estrés hídrico (Lewit 1980; Kozlowski *et al.* 1991). Esta eficiencia implica, entre otros

aspectos, una gran capacidad de exploración del suelo y una baja resistencia en el movimiento del agua. La capacidad de exploración se puede entender que está definida por la profundidad y la densidad radicular, ya que determinan la capacidad de absorción de agua en un determinado volumen de suelo (Kozlowski *et al.* 1990). El aumento de la densidad y la profundidad radicular es considerado como el mecanismo de mayor importancia en la mejora de la absorción del agua (Joffre *et al.* 1999).

Las especies de *Quercus* mediterráneos están consideradas como uno de los grupos de plantas que desarrollan sistemas radiculares más profundos (Joffre *et al.* 1999), aunque poco se conoce en relación a su estructura y cinética radicular. La plasticidad que presentan los sistemas radiculares (Canadell y Zedler 1996) dificulta el conocimiento de su patrón de comportamiento y las limitaciones que en un determinado medio puedan tener las diferentes estructuras. El arraigo de la planta y, por tanto, su supervivencia en el monte están condicionados a un rápido restablecimiento del contacto entre la raíz y el suelo y al inicio de la absorción de agua, por lo que es necesario que el crecimiento radicular se reanude lo antes posible (Burdett 1990). En el caso de *Quercus ilex* el arraigo de la planta en el monte cuando se introduce en ambientes xéricos, bien por siembra o por plantación, se entiende que estará limitado por su capacidad de desarrollo radicular para alcanzar y prospectar los horizontes profundos del suelo. Favorecer, por lo tanto, que la planta desarrolle en el monte un sistema radicular profundo puede ser la clave de su supervivencia en estos ambientes.

El repicado de la raíz es un técnica viverística muy utilizada en la producción de planta a raíz desnuda. Los objetivos que se pretenden conseguir con esta técnica son favorecer el desarrollo de un sistema radicular más ramificado, sobre todo en los centímetros superficiales del suelo. Puede aplicarse a la finalización del periodo vegetativo, antes del alzado de la planta, o bien durante el periodo vegetativo, con objeto de estimular en vivero su regeneración. Con objeto de poder hacer frente a la misma, el repicado induce cambios en la fisiología de la planta al concentrar gran parte de los productos de la fotosíntesis en su sistema radicular (Mason 1994). Las consecuencias de su aplicación dependen de una serie de factores como son: la profundidad del repicado, su época o las condiciones hídricas del medio (Mason 1994). Esta técnica ha sido y es utilizada con especies del género *Quercus*, ya que en los robles mesófilos se suele utilizar la planta a raíz desnuda. Sin embargo, no lo ha sido

nunca en las especies de *Quercus* esclerófilos ya que cuando no se utilizaba la siembra se recomendaba el uso de planta en contenedor (Laguna 1883). Los efectos de este repicado, que es una técnica que se aplica de forma puntual, pueden ser muy diferentes a los que se consiguen con el repicado aéreo que se produce de forma continuada en los contenedores forestales. Se desconoce si el repicado producido en estos envases genera un sistema radicular diferente al repicado que se produciría en un medio sin limitación en el crecimiento en su componente X, similar al que se producía en el cultivo de planta a raíz desnuda. Por otro lado, la ventaja de producir un sistema muy ramificado en la parte más superficial del sistema radicular puede no ser un objetivo prioritario para una especie arbórea que debe desarrollarse en ambientes mediterráneos, con precipitaciones muy irregulares en la primavera y casi inexistentes en el verano.

Diferentes técnicas han sido utilizadas para realizar observaciones no destructivas de la fenología y crecimiento de los sistemas radiculares (Boehm 1979; Caldwell y Virginia 1988). La más clásica consiste en la observación a través de una pared transparente. Con esta finalidad se han construido dispositivos permanentes, de diferente tamaño, denominados cámaras de observación radicular, laboratorios de raíces o rizotrones. Su objetivo es permitir la observación del crecimiento radicular en el suelo mientras que la parte aérea de la planta está sometida a las condiciones ambientales del medio exterior o a unas condiciones controladas. El diseño más simple de un rizotrón consiste en un panel transparente, de vidrio o de plástico, colocado a lo largo del perfil del suelo. La observación del crecimiento radicular se realiza en un espacio adyacente que debe estar protegido de la luz, de la lluvia y de las fluctuaciones térmicas (Huck y Taylor 1982). Otro diseño sencillo consiste en las llamadas cajas de observación radicular o minirizotrones que permiten estudiar la dinámica radicular de plantas jóvenes (Riedacker 1974; Huck y Taylor 1982). Son, generalmente, unos contenedores rectangulares de longitud variable y reducido espesor, con una cara transparente para visualizar el crecimiento radicular. Esta cara se protege de la luz con protecciones individuales, como una cubierta plástica, o con una protección colectiva como puede ser una caja rígida y opaca. Se rellenan generalmente con un sustrato, de turba o de tierra, y se disponen de forma inclinada para conseguir la adherencia de la raíz a la cara transparente debido al geotropismo radicular. Pueden

someterse a las condiciones del medio exterior o a las que establezcan en una cámara de cultivo. Los minirizotrones han sido ampliamente utilizados para describir el desarrollo radicular de especies del género *Quercus*, como *Q. robur*, *Q. petraea* o *Q. suber*, al igual que para describir las respuestas a distintas alteraciones a la raíz principal (Riedacker *et. al.* 1982; Riedacker y Belgrand 1983; Pagès 1992; Pardos 2000).

Los objetivos de este capítulo son: i) Caracterizar la cinética radicular natural que la encina desarrolla en un medio sin límite de profundidad, ii) Caracterizar la cinética radicular que la encina desarrolla cuando sufre un repicado aéreo superficial (20 cm), iii) Caracterizar la regeneración radicular de la encina cuando una planta cultivada en un contenedor forestal estándar se planta en un medio sin limitación de profundidad, iv) Caracterizar y comparar, al final del periodo vegetativo, la morfología y la estructura de los sistemas radiculares generados en los casos anteriores con la que se desarrolla en un contenedor forestal estándar.

2.2. Material y métodos

Se utilizaron semillas de encina (Región de Procedencia ES12a La Mancha) y plantas de 1 savia cultivadas en un contenedor FORESPOT® de 300 cm³ (altura de la planta: 16.7±1.7 cm; diámetro en el cuello de la raíz: 3.3±0.6 mm). El dispositivo de cultivo consistió en minirizotrones construidos con un perfil de aluminio en U, con una pared de cristal de 4 mm de espesor y otra de chapa de aluminio de 0.8 mm.

Sus dimensiones fueron: anchura 50 cm, espesor 3 cm y longitud 100 cm (en adelante MRL), para los ensayos sin limitación de profundidad, y 20 cm para el resto (en adelante MRC). La cara transparente del minirizotrón se cubrió con un film de plástico negro de galga 800. El minirizotrón se colocó inclinado 30° grados para facilitar la adherencia de la raíz a la cara transparente (Figura 2.1). Para caracterizar la estructura en un contenedor forestal típico se utilizaron 30 envases ROOTTRAINERS® de 350 cm³ con una profundidad de 20 cm. El número de minirizotrones utilizados por cada uno de los tratamientos fue de 4, al igual que para caracterizar el sistema radicular generado en los contenedores forestales. Inicialmente, el sustrato utilizado fue una mezcla 1:1 (v/v) de turba y

perlita, pero en los minirizotrones de mayor profundidad tuvo que sustituirse por otro de arena de cuarzo debido a la aparición de hongos que afectaron al desarrollo radicular. Al realizar la mezcla del sustrato se aportó un fertilizante de liberación lenta (OSMOCOTE® Mini 18+6+11) con una dosis de 3.5 kg m^{-3} . El riego se realizó según la demanda, manteniendo las plantas durante todo el periodo en buenas condiciones hídricas.



Figura 2.1. Detalle de un minirizotrófono largo. Su cara transparente está cubierta por un plástico negro. Está inclinado un ángulo de 30° .

El cultivo se realizó en un túnel de sombreo al 50% en el Centro de Investigación y Tecnología Agroalimentaria de la Diputación General de Aragón en Zaragoza. De cada uno de los tres tratamientos se realizaron 4 repeticiones. Las siembras y plantaciones se realizaron el 1 de abril de 1998, aunque en los minirizotrones largos debieron repetirse 45 días después por los daños bióticos que sufrió la raíz. La evolución del sistema radicular en los minirizotrones se realizó durante un período vegetativo, registrándose el crecimiento cada 7 días en la época de mayor actividad radicular y cada 15 en el resto del tiempo (Figura 2.2). Los contornos de las raíces se dibujaron en un film de acetato plástico indeformable. Paralelamente se anotaba el crecimiento en altura del tallo y el diámetro del cuello de la raíz. La medición de la longitud radicular sobre el acetato se realizó, posteriormente, con un curvómetro digital (Run-Mate™ Club) de precisión 1 mm. Al final del período de cultivo se extrajeron las plantas de los minirizotrones y de

los contenedores forestales.



Para caracterizar su estructura completa final se introdujo en el minirizotróon un soporte reticulado, con tamaño de malla de 1 cm², con el objetivo de fijar el sistema radicular antes de proceder a la limpieza del sustrato (Figura 2. 3).



Figura 2.3. Limpieza del sustrato en un minirizotróon largo con el sistema radicular fijo al soporte reticulado.

La morfología radicular se caracterizó a través del diámetro medio (D_R), área (A_R), volumen (V_R), longitud total de las raíces con diámetro superior a 0.5 mm (L_R), longitud por clases diamétricas y los ratios de longitud por clases diamétricas / longitud total, mediante la utilización del programa de análisis de imagen WinRhizo® v.4.1. Las imágenes fueron obtenidas usando un HP® ScanJet 6100 C

scanner. Se escanearon en blanco y negro con una resolución de 600 x 600 dpi con un contraste y brillo de 132 y 129, respectivamente. El peso seco (DRW) se calculó en una balanza digital después de secado en horno a 60°C durante 48 h.

Se realizó un análisis de varianza (ANOVA) con la finalidad de detectar diferencias entre las variables morfológicas del tallo y de la raíz en los diferentes minirizotrones y en el contenedor forestal para un diseño completamente aleatorizado. Todos los análisis se realizaron mediante los procedimientos estándar del programa SAS® (SAS Inst. 1999).

2.3. Resultados

2.3.1. Cinética radicular del sistema natural y del sistema repicado superficialmente

En una de las plantas de los minirizotrones largos se produjo la pérdida de su raíz principal a los 35 días después de la siembra debido a daños bióticos, por lo que no se ha tenido en cuenta para la descripción de la cinética radicular.

El crecimiento del tallo tuvo una duración similar en MRC y MRL con 106 (17) y 98 (24) días, respectivamente (Figura 2.4a). Se observaron en ambos minirizotrones tres ciclos. Mientras que en MRC los ciclos duraron 28 días con periodos de inactividad de 14 días, en MRL tuvieron una duración muy irregular. En MRC, los valores máximos que se registraron en cada uno de los ciclos fueron de 0.26, 0.29 y 0.12 cm día⁻¹, mientras que en MRL el valor máximo registrado fue de 0.43 cm día⁻¹.

El desarrollo del sistema radicular completo mostró dos ciclos muy diferenciados en MRC y MRL (Figura 2.4b), que estuvieron separados por un periodo de inactividad durante julio y agosto en el minirizotrón corto. En MRL, sin embargo, entre ambos ciclos tan sólo se registró una disminución de la actividad. La duración media del período de actividad radicular estuvo condicionada por las diferentes épocas de siembra de los dos minirizotrones y fue de 204 (7) días en MRC y de 143 (18) en MRL. En tres, de las cuatro plantas de MRC se observó una interrelación entre el crecimiento del tallo y de la raíz, al intercalarse el segundo ciclo del tallo con el periodo de cese de la actividad radicular. No se observaron cambios en el desarrollo radicular que pudieran identificarse con el crecimiento del tallo. Los valores máximos del sistema radicular se produjeron al inicio de su

desarrollo en los dos tipos de minirizotrófon, registrándose entre 4.1 y 6.1 cm día^{-1} en MRC y entre 6 y 12 cm día^{-1} en MRL. En MRC se observó una disminución de la actividad del sistema radicular a los 57 días debido al repicado de la raíz principal. Poco tiempo después se recuperó la tasa de crecimiento.

La evolución del desarrollo de la raíz principal en MRC tuvo un comportamiento creciente durante el periodo, que duró entre 35 y 50 días hasta que se produjo su repicado (Figura 2.4c). El valor máximo alcanzado en este tiempo osciló entre 0.7 y 1.1 cm día^{-1} . Mientras, en MRL la evolución de la raíz principal fue decreciente a lo largo del periodo de actividad. A partir de los 100 días, su desarrollo se mantuvo por debajo de los 0.2 cm día^{-1} . Los valores máximos en MRL se registraron durante los primeros catorce días con valores que oscilaron entre 1.5 y 1.9 cm día^{-1} .

El valor medio del crecimiento del sistema radicular completo fue dos veces superior en MRL que en MRC (Tabla 2.I). La contribución del desarrollo de la raíz principal al crecimiento diario de todo el sistema radicular fue 4.5 veces superior en MRC que en MRL, durante el tiempo que todavía no había repicado el pivote en MRC.

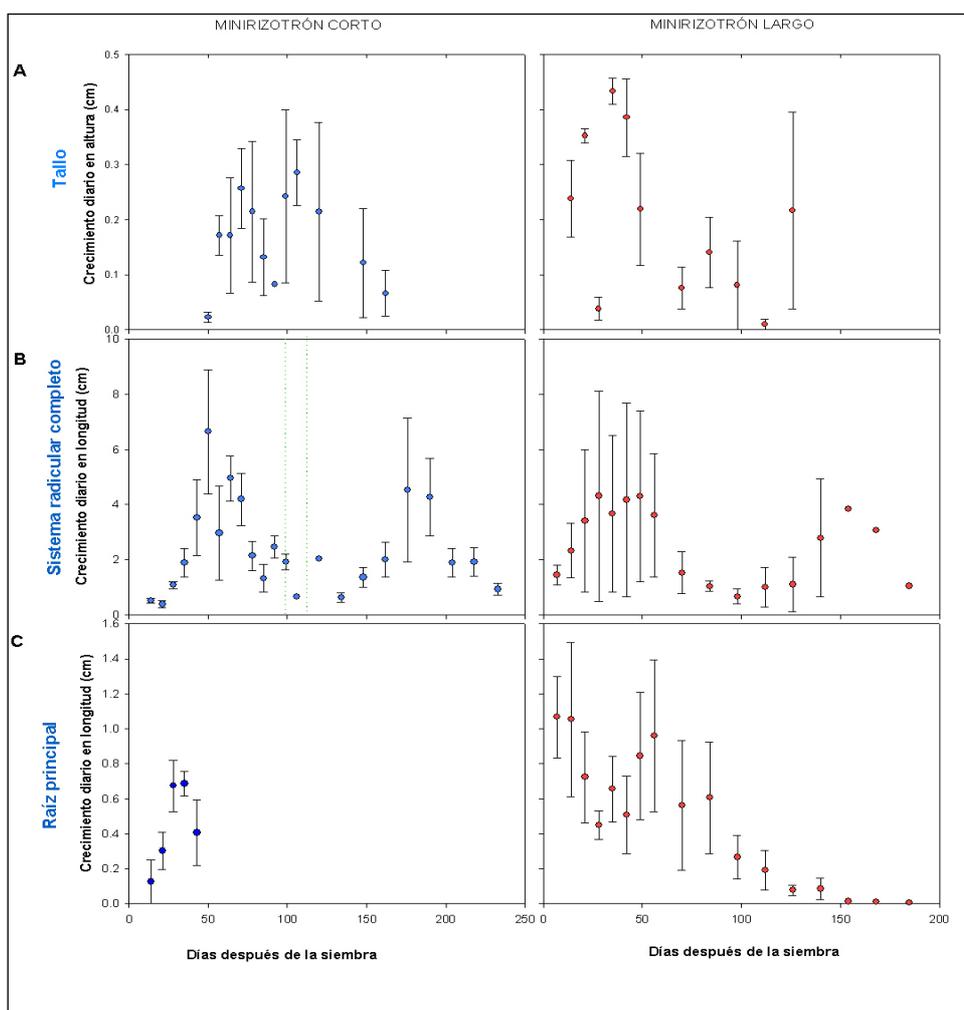


Figura 2.4. Crecimiento medio diario en altura del tallo, en longitud del sistema radicular y en longitud de la raíz principal de las plantas en el minirizotrófono corto (círculo azul) y en el largo (círculo rojo). Las rayas verticales verdes indican el intervalo de tiempo en el que se produce el repicado de la raíz principal en las diferentes plantas del minirizotrófono corto. Los valores medios están acompañados de su error estándar ($n = 3$, minirizotrófono largo y $n = 4$, minirizotrófono corto).

Las raíces de primer orden tuvieron un crecimiento similar entre los dos minirizotrones, si bien, su contribución al crecimiento diario del sistema radicular fue muy diferente. En MRC fue casi 1.5 veces el valor registrado en MRL. La raíz principal se mantuvo activa en MRL durante todo el periodo de actividad radicular. Se registró el desarrollo de las raíces de primer orden durante el 90% de los días del periodo de actividad en los dos tipos de minirizotrones.

Tabla 2.1. Crecimiento diario en longitud de la raíz principal, de las raíces de primer orden y del sistema radicular completo en los diferentes minirizotrones. El valor medio está acompañado de su error estándar (n = 3, minirizotróf largo y n = 4, minirizotróf corto).

	Crecimiento longitud (cm día ⁻¹)	Contribución al crecimiento diario de todo el sistema radicular (%)	Período de actividad radicular (días)
Minirizotróf largo			
<i>Raíz principal</i>	0.7 (0.08)	18 (3)	143(18)
<i>Raíces primer orden</i>	3.4 (0.4)	56 (3)	128 (20)
<i>Sistema radicular completo</i>	5.5 (0.5)		143(18)
Minirizotróf corto			
<i>Raíz principal</i>	0.6 (0.07) ¹	82 (4) ¹	41 (4)
<i>Raíces primer orden</i>	2.3 (0.3)	76 (4)	187(6)
<i>Sistema radicular completo</i>	2.5 (0.3)		204 (9)

¹: los valores de crecimiento del pivote se refieren al período en el que todavía no se había producido su repicado.

En MRC se han distinguido tres momentos clave de su periodo de actividad radicular: i) cuando se produce el repicado de su raíz principal, a los 50 días después de la siembra, ii) cuando se produce el máximo del crecimiento radicular de todo el sistema, a los 99 días después de la siembra y iii) al final del periodo de actividad radicular en todas las plantas, a los 233 días después de la siembra (Figura 2.5a). Cuando se repicó la raíz principal, a los 50 días, la longitud de las raíces de primer orden no alcanzaba el 25% de la longitud total, siendo prácticamente inexistente el desarrollo de las raíces de segundo y tercer orden. Al finalizar la época de máximo crecimiento, a los 99 días, las raíces de primer orden habían desarrollado algo más de la mitad de su longitud total, mientras que las de segundo orden apenas superaban el 20% y el desarrollo de las de tercer orden era casi inexistente. El crecimiento en longitud de las raíces de segundo y tercer orden se concentró en la segunda mitad del periodo de actividad radicular, a partir de los 100 días después de la siembra.

En MRL, por su parte, se distinguieron tres momentos diferentes de su periodo de actividad radicular: i) cuando se produce el máximo del crecimiento de su raíz principal, a los 30 días después de la siembra, ii) cuando se produce el máximo del crecimiento radicular de todo el sistema, a los 60 días después de la siembra y iii) al final del periodo de actividad radicular en todas las plantas, a los 185 días después de la siembra (Figura 2.5b). A los 30 días la raíz principal desarrolló casi el 40% de su longitud total y las raíces primarias cerca del 20%, siendo inapreciable el desarrollo de raíces secundarias. A los 60 días de la siembra, la raíz principal había desarrollado las dos terceras partes de su longitud total y las raíces de primer orden, la mitad. Sin embargo, en este tiempo la longitud de las raíces de segundo y tercer orden no alcanzaron la tercera parte de su longitud total. En las dos terceras partes restantes del periodo de actividad radicular, se desarrolló el 30% de la longitud del pivot, el 50% de la longitud de las raíces primarias y el 70% de la longitud de las raíces de segundo y tercer orden.

La ramificación radicular observada en las plantas desarrolladas en MRL mostró el carácter fuertemente ortogeotrópico de la raíz principal y de los pivots de reemplazo (planta 2) (Figura 2.6). Además de la raíz principal, se observó el desarrollo de un número variable de raíces de primer orden ortogeotrópicas, de 1 a 7, llegando a alcanzar profundidades similares a la del pivot. La profundidad máxima que se registró en la raíz principal fue de 90.7 cm. La ramificación lateral se produjo a lo largo de todo el pivot, aunque mantuvo su parte apical libre durante un periodo de tiempo variable que no superó los siete días. La longitud media de esta parte apical de la raíz principal, exenta de raíces laterales, varió entre 5 y 11.5 cm, según las diferentes plantas y las distintas etapas del crecimiento.

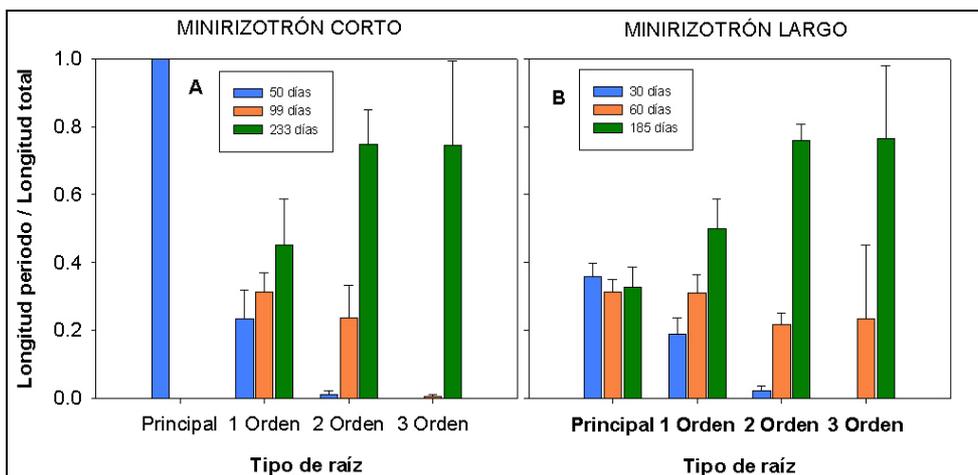


Figura 2.5. Crecimiento radicular de las plantas procedentes de siembra en los minirizotrones corto y largo en tres momentos de su periodo vegetativo. El valor medio está acompañado de su error estándar ($n = 3$, minirizotrófono largo y $n = 4$, minirizotrófono corto).

En la planta 2, la pérdida de la raíz principal por daños bióticos supuso la aparición de dos pivots de reemplazo. El mayor desarrollo longitudinal de las raíces plagiotrópicas se concentró en la parte más superficial del sistema radicular, oscilando entre los primeros 22 cm en la planta 3 y los 56 cm, de la planta 1. El desarrollo lateral del sistema radicular, expresado por la longitud máxima de las raíces de primer orden plagiotrópicas, osciló entre los 7.1 cm en la planta 4 y los 13.2 cm en la planta 3. La distancia horizontal máxima entre raíces ortogeotrópicas osciló entre 12.1 cm en la planta 4 y 20.3 cm en la planta 1.

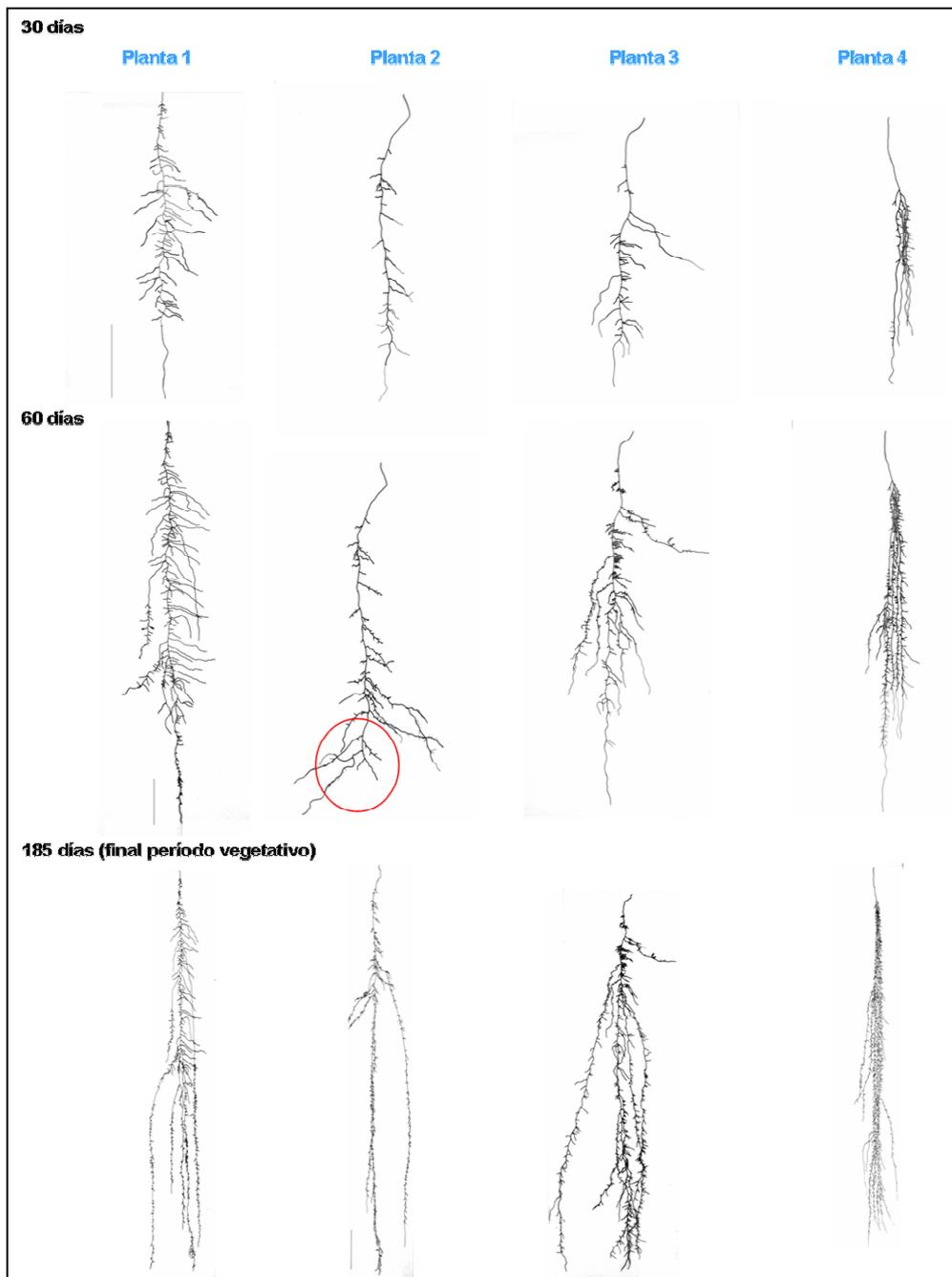
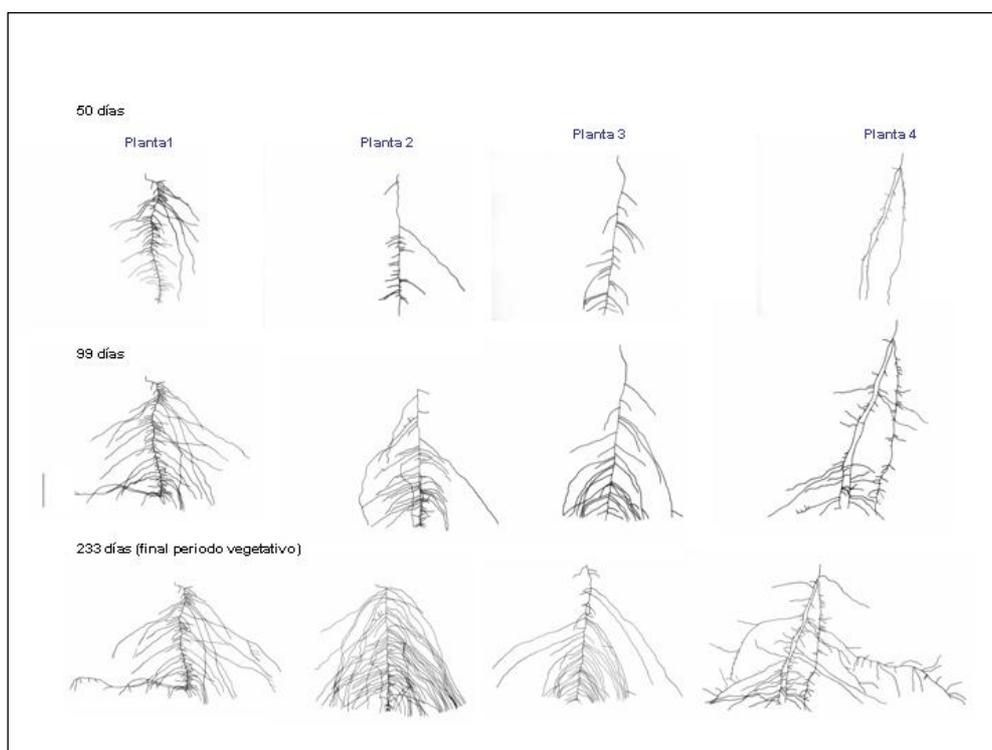


Figura 2.6. Estructura del sistema radicular natural de las plantas cultivadas en el minirizotrófon largo en tres momentos del periodo de actividad radicular. En círculo rojo se indica el momento de la pérdida de la raíz principal en la planta 2. La línea vertical representa 10 cm en la escala gráfica.

En los minirizotrones cortos el patrón de ramificación fue muy distinto debido al efecto del repicado aéreo superficial a 20 cm de profundidad (Figura 2.7). El carácter continuado del mismo impidió el desarrollo de pivots de reemplazo produciéndose un mayor desarrollo de raíces laterales. El carácter ortogeotrópico y/o plagiotrópico de las raíces de primer orden fue muy variable. En las plantas 2 y 3 se registraron 32 y 23 raíces ortogeotrópicas, respectivamente, por tan sólo 8 y 3 en el resto (plantas 1^a y 4^a). Estas dos últimas plantas desarrollaron raíces plagiotrópicas extensas siendo la distancia máxima horizontal al eje del pivots de 18.5 cm y 27.3 cm, respectivamente.

Figura 2.7. Estructura del sistema radicular repicado superficialmente de las plantas cultivadas en el minirizotrófon corto en tres momentos del periodo de actividad radicular. La línea vertical representa 5 cm en la escala gráfica.



La longitud de la raíz principal en MRL fue 4.5 veces superior a la registrada en MRC (Tabla 2.II). Por otro lado, el número de raíces visibles de primer y segundo orden fue 2.5 y 15 veces superior, respectivamente, en MRL respecto de MRC. La densidad

de raíces primarias, sin embargo, fue casi el doble en MRC que en MRL debido al efecto del repicado.

Tabla 2.II. Estructura radicular de las plantas en los diferentes minirizotrones. El valor medio está acompañado de su error estándar (n = 3, minirizotróon largo y n = 4, minirizotróon corto).

	Longitud raíz principal (cm)	Número de raíces 1º orden	Número de raíces 2º orden	Densidad raíces primarias (cm ⁻¹)
<i>Minirizotróon largo</i>	97.0 (3.1)	160 (23)	408 (67)	1.6 (0.2)
<i>Minirizotróon corto</i>	21.7 (1.5)	63 (10)	27 (20)	3.0 (0.7)

2.3.2. Cinética de la regeneración radicular de una planta cultivada en un contenedor forestal estándar plantada posteriormente en un medio sin limitación de profundidad

En las plantas procedentes de plantación no se pudo realizar un seguimiento del crecimiento radicular por la falta de visibilidad suficiente de su crecimiento. Una justificación posible podría ser el aumento de espesor que sufrió el minirizotróon por la deformación que se necesitó realizar para que pudiese introducirse el cepellón de las plantas. Para este tratamiento sólo se pudo realizar, por tanto, la caracterización de su morfología y de la estructura al final del periodo de actividad.

La ramificación radicular en las plantas procedentes de plantación mostró el fuerte carácter ortogeotrópico de las raíces primarias (Figura 2.8). Tan sólo las ubicadas en la parte superior del cepellón mostraron un carácter más plagiotrópico y/o subhorizontal. El desarrollo fue muy variable, como lo muestra que la planta número 4 desarrollase 38 raíces de primer orden y 1496 de segundo orden, por 11 y 227 raíces, respectivamente, en la planta 2. La máxima profundidad alcanzada osciló entre 72.6 cm en la planta 1 y 82.8 cm en la planta 4. Su valor medio se situó en 76.8 (± 2.1) cm. La

máxima distancia horizontal varió entre 38.5 cm para la planta 1 y 45.6 cm para la planta 4.

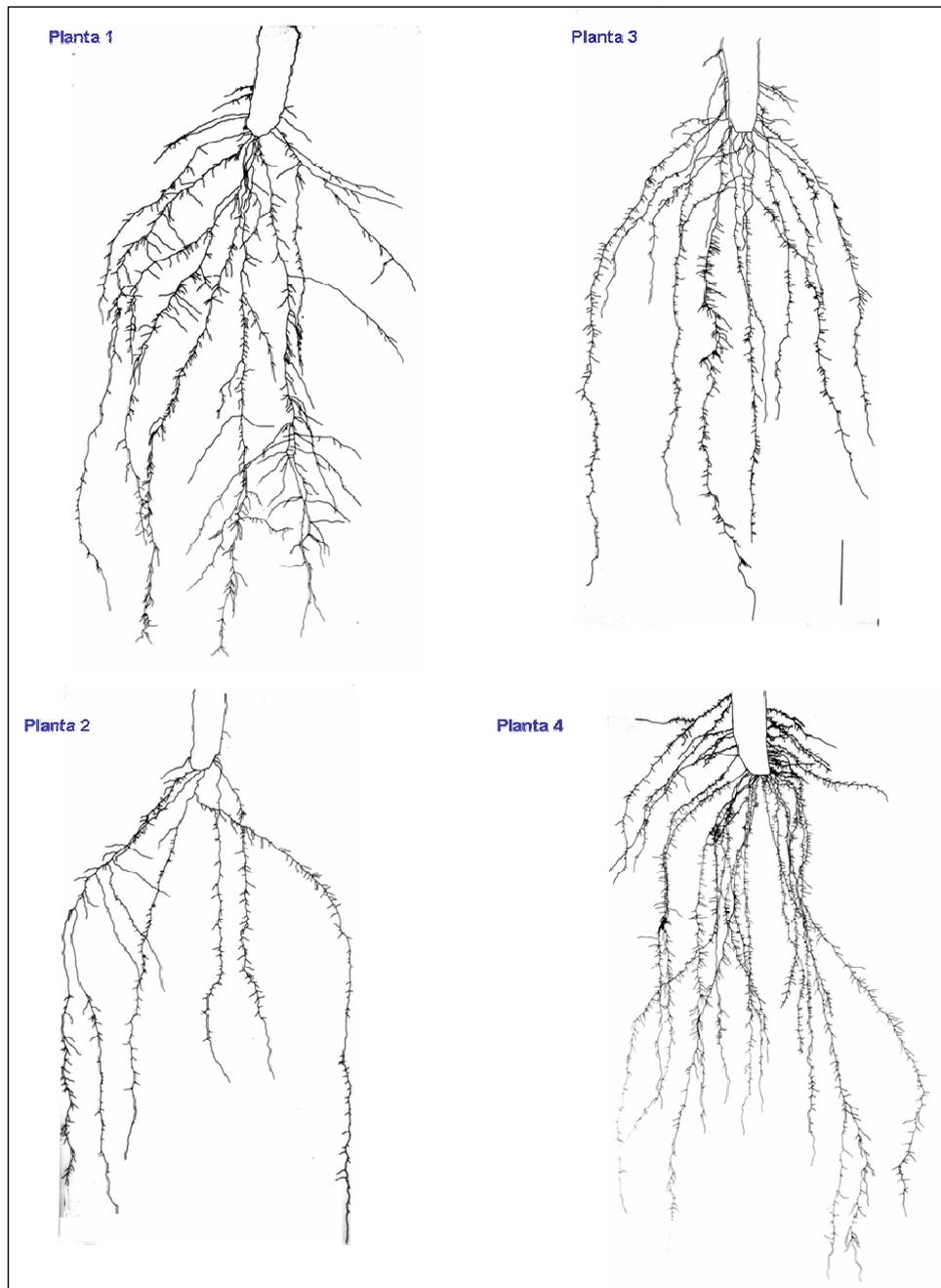


Figura 2.8. Sistema radicular de las plantas desarrolladas a partir de plantación. La línea vertical representa 10 cm en la escala gráfica.

2.3.3. Caracterización de la morfología y estructura de las raíces al final del periodo de actividad radicular

- *Plantas que han desarrollado de forma natural su sistema radicular, plantas con repicado aéreo superficial y plantas en contenedores forestales estándar*

La morfología del tallo (Tabla 2.III) no ha mostrado diferencias en cuanto a la variable altura, pero si en relación al área foliar, al diámetro del cuello de la raíz y al peso seco. El área foliar ha sido 2.3 veces superior en MRC que en MRL. El diámetro fue 1.5 veces superior en MRC y en el contenedor forestal que en MRL, producto del repicado continuado que en los primeros sufrió la raíz principal. El peso seco ha sido considerablemente superior en el minirizotrón corto respecto de los valores encontrados en los otros dos, que no mostraron diferencias entre sí.

Tabla 2.III. Morfología del tallo de las plantas desarrolladas en los minirizotrones y en el contenedor forestal. Peso seco (DSW). El valor medio está acompañado de su error estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 5\%$), Test de Tukey ($n = 3$, minirizotrón largo, $n = 4$, minirizotrón corto y contenedor forestal).

	Altura (cm)	Diámetro (mm)	Área foliar (cm ²)	DSW (g)
<i>Minirizotrón largo</i>	16.9 (3.0)	2.1 (0.1) a	37.7 (15.3) a	1.8 (0.4) a
<i>Minirizotrón corto</i>	22.4 (1.7)	3.6 (0.2) b	88.8 (4.1) b	3.9 (0.2) b
<i>Contenedor forestal</i>	25.0 (2.0)	3.4 (0.2) b	74.8 (10.9) ab	2.0 (0.2) a

En cuanto a la morfología radicular, el área y el volumen fueron dos veces superiores en MRL respecto del resto, mientras que el diámetro medio radicular fue 1.5 veces superior en los minirizotrones respecto del contenedor forestal (Tabla 2.IV). El peso seco radicular fue superior en MRC respecto de los otros dos, que no mostraron diferencias entre sí. Sin embargo, la ratio DSW/DRW no presentó diferencias entre ninguno.

Tabla 2.IV. Morfología radicular de las plantas desarrolladas en los minirizotrones y en el contenedor forestal. Área proyectada (A_R), volumen (V_R), peso seco (DRW), diámetro medio (D_R) y cociente DSW/DRW. El valor medio está acompañado de su error estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 5\%$), Test de Tukey ($n = 3$, minirizotrón largo, $n = 4$, minirizotrón corto y contenedor forestal).

	A_R (cm^2)	V_R (cm^3)	DRW (g)	D_R (mm)	DSW/DRW
<i>Minirizotrón largo</i>	96.6 (7.5) a	4.3 (0.3) a	1.8 (0.06)b	5.7 (0.3) a	1.1 (0.25)
<i>Minirizotrón corto</i>	48.7 (4.9) b	2.1 (0.2) b	3.2 (0.39)a	5.6 (0.4) a	1.2 (0.09)
<i>Contenedor forestal</i>	56.8 (4.8) b	1.7 (0.2) b	1.5 (0.14)b	3.8 (0.1) b	1.4 (0.09)

Los parámetros de longitud radicular fueron todos significativamente superiores en MRL respecto del resto, salvo en el relativo a las raíces más gruesas ($L_{RD>4.5}$) que no hubo diferencias (Tabla 2.V). La longitud total radicular (L_R) fue dos veces superior, y $L_{R0.5<D<1}$ y $L_{R1<D<2.5}$ 4 y 5 veces superior, respectivamente, en MRL respecto del resto. Entre MRC y el contenedor forestal estándar no hubo diferencias en ninguno de los parámetros. Aunque para $L_{RD>4.5}$ no se registraron diferencias significativas, su valor fue superior en MRC respecto de los otros dos. SRL resultó tres veces superior en MRL que en el resto.

Tabla 2.V. Parámetros de longitud radicular de las plantas desarrolladas en los minirizotrones y en el contenedor forestal. Longitud total de las raíces de diámetro superior a 0.5 mm (L_R), longitud de la clase diamétrica 0.5-1 mm ($L_{R0.5<D<1}$), longitud de la clase diamétrica 1-2.5 mm ($L_{R1<D<2.5}$), longitud de la clase diamétrica 2.5-4.5 mm ($L_{R2.5<D<4.5}$), longitud de la clase diamétrica superior a 4.5 mm ($L_{RD>4.5}$), longitud específica radicular (SRL). El valor medio está acompañado de su error estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 5\%$), Test de Tukey ($n = 3$, minirizotrófon largo y $n = 4$, minirizotrófon corto, contenedor forestal).

	L_R	$L_{R0.5<D<1}$	$L_{R1<D<2.5}$	$L_{R2.5<D<4.5}$	$L_{RD>4.5}$	SRL
	(cm)	(cm)	(cm)	(cm)	(cm)	(m g ⁻¹)
Minirizotrófon largo	617 (59) a	317 (40) a	251.1(22) a	33.1 (4.7) a	15.2 (3.1)	3.7 (0.37) a
Minirizotrófon corto	272 (83) b	194 (15) b	50.1 (2.1) b	9.4 (5.4) b	18.8 (1.9)	1.2 (0.35) b
Contenedor forestal	305 (36) b	221 (21) ab	59.1 (10.2) b	8.9 (2.2) b	15.5 (1.7)	2.1 (0.26) ab

- *Plantas que han regenerado su sistema radicular después de una plantación*

La morfología del tallo mostró un crecimiento reducido en altura, ya que las plantas tenían en el momento de la plantación una altura media de 16.4 (± 1.7) cm (Tabla 2.VI). La altura final de estas plantas, después de su segundo periodo vegetativo, es similar a la que se obtuvo en las plantas procedentes de siembra después de su primer periodo vegetativo. En el resto de las variables morfológicas del tallo estas plantas han mostrado valores dos veces superiores a los registrados para las plantas de una savia.

Tabla 2.VI. Morfología del tallo de las plantas procedentes de plantación. Peso seco (DSW). El valor medio está acompañado de su error estándar ($n = 4$).

Altura	Diámetro	Área foliar	DSW
(cm)	(mm)	(cm ²)	(g)
22.2 (11.1)	6.5 (0.4)	152.1 (25.3)	7.1 (0.7)

En cuanto a la morfología radicular, parámetros como el área, volumen o el diámetro han presentado valores muy superiores a los

registrados en las plantas de una savia (Tabla 2.VII). El peso seco radicular ha sido entre 3 y 7 veces superior al de las plantas de una savia, lo que ha supuesto que la ratio DSW/DRW se haya reducido a la mitad respecto a la registrada en los contenedores forestales estándar.

Tabla 2.VII. Morfología de las raíces de las plantas procedentes de plantación. Área proyectada (A_R), volumen (V_R), peso seco (DRW), diámetro medio (D_R). El valor medio está acompañado de su error estándar ($n = 4$).

A_R (cm^2)	V_R (cm^3)	DRW (g)	D_R (mm)	DSW/DRW
155.4 (22.9)	9.1 (1.7)	10.6 (1.0)	7.3 (0.3)	0.7 (0.01)

La longitud total de las raíces superiores a 0.5 mm fue de 9.5 m (Tabla 2.VIII). De este valor casi el 50% se repartió entre las clases diamétricas de 0.5-1 mm y las de la clase 1-2.5 mm. La longitud de las raíces superiores a 4.5 mm registró valores similares a los obtenidos en las plantas de una savia, al corresponderse con la parte del pivot repicada por el contenedor forestal en su primer periodo vegetativo.

Tabla 2.VIII. Parámetros de longitud radicular de las plantas procedentes de plantación. Longitud total de las raíces de diámetro superior a 0.5 mm (L_R), longitud de la clase diamétrica 0.5-1 mm ($L_{R0.5<D<1}$), longitud de la clase diamétrica 1-2.5 mm ($L_{R1<D<2.5}$), longitud de la clase diamétrica 2.5-4.5 mm ($L_{R2.5<D<4.5}$), longitud de la clase diamétrica superior a 4.5 mm ($L_{RD>4.5}$), longitud específica radicular (SRL). El valor medio está acompañado de su error estándar ($n = 4$).

L_R (cm)	$L_{R0.5<D<1}$ (cm)	$L_{R1<D<2.5}$ (cm)	$L_{R2.5<D<4.5}$ (cm)	$L_{RD>4.5}$ (cm)	SRL (m g^{-1})
957.4	438.2 (68.1)	427.2 (41.3)	75.9 (18.3)	16.1	1.2 (0.1)

2.4. Discusión

El rápido crecimiento de la radícula, que alcanza sus valores máximos durante las dos primeras semanas, concuerda con los resultados de Pardos (2000) que registró los valores máximos en

Quercus suber antes de los 30 días después de la siembra, y con los de Harmer (1990) que observó en *Q. robur* que el mayor crecimiento en la longitud de la raíz principal se produjo entre el inicio de la emergencia del tallo y el final del crecimiento de su primer ciclo. Todos estos estudios corroboran un desarrollo rápido del pivot, que según Johnson *et al.* (2000) es muy característico de todos los robles. El retraso con el que aparecieron las raíces de primer orden, respecto de la principal, es similar al registrado por Pardos (2000) donde la demora en la aparición de las raíces primarias fue de 15 días.

Aunque se distinguieron dos periodos de mayor actividad, el desarrollo ininterrumpido del sistema radicular, a diferencia del tallo, concuerda con lo observado por Harmer (1990) y Johnson *et al.* (2000) que indican que una vez iniciado el crecimiento de la raíz, este continúa hasta que las condiciones ambientales sean desfavorables. La duración del periodo de actividad radicular registrado en la encina es muy similar al descrito por Pardos (2000) para *Q. suber*, que osciló entre 112 y 142 días. Dentro de este período, el desarrollo de la raíz principal se concentra al inicio del mismo, como lo prueba que 60 días después de la siembra el pivot tenía ya las dos terceras partes de su longitud final. El desarrollo de las raíces de segundo y tercer orden tuvo lugar, sobre todo, en la segunda mitad del periodo. Este comportamiento tiene enorme importancia en el éxito del establecimiento, ya que garantiza que antes de la estación seca el sistema radicular haya alcanzado los horizontes profundos del suelo.

La ramificación radicular presenta una raíz claramente ortogeotrópica y profunda, con varias raíces de primer orden que tienen el mismo carácter y profundizan igual que la principal, comportamiento que es muy característico de las especies del género *Quercus* (Pagès 1992; Johnson *et al.* 2000). Canadell *et al.* (1999) consideran que puede perderse este ortogeotropismo en los árboles adultos y en los ambientes mésicos. Los valores de profundidad y del número de raíces ortogeotrópicas profundas registradas con la encina están en consonancia con los publicados por Pardos (2000) en *Q. suber*, donde el número de raíces principales por planta varió entre 1 y 5, con una profundidad que osciló entre 59 y 88 cm. Los valores de profundidad registrados en la encina durante su primer periodo vegetativo justifican que los robles mediterráneos estén considerados entre las especies de raíces más profundas (Joffre *et al.* 1999). La densidad de raíces primarias, en el

pívot de la encina, es sensiblemente menor a la encontrada por Harmer (1990) en *Q. robur*, donde por cada centímetro había de media 6 raíces laterales, pero se encuentra en el límite inferior de los intervalos de Riedacker y Belgrand (1983). El desarrollo de las raíces primarias plagiotrópicas o semiplagiotrópicas se concentra en los centímetros más superficiales, coincidiendo con lo descrito por Canadell *et al.* (1999) que observaron que entre los 20 y 60 cm de profundidad las raíces laterales pueden presentar un mayor desarrollo. Esta estructura genera un sistema radicular dual (Rambal 1984; Canadell *et al.* 1999; Joffre *et al.* 1999). En la encina estas raíces han sido sensiblemente menores en longitud a las ortogeotrópicas con una vida media también más reducida, correspondiéndose con el patrón descrito por diferentes autores para otros *Quercus* (Riedacker *et al.* 1982; Riedacker y Belgrand 1983; Pagès 1992; Pardos 2000). La función de estas raíces plagiotrópicas ha sido relacionada con la captación de agua durante los meses de primavera (Rambal 1984). La ausencia de ramificación de la raíz principal en la zona apical es similar a la descrita por otros autores, que según la revisión realizada por Pagès (1992) oscila entre 4 y 10 cm. En el crecimiento radicular no se observan cambios que pudieran estar relacionados con el desarrollo del tallo coincidiendo con lo descrito por Harmer (1990). Los valores medios del crecimiento diario en longitud de la raíz principal son similares a los registrados para *Q. robur* (Riedacker *et al.* 1982; Harmer 1990) y *Q. suber* (Pardos 2000). En *Q. robur* fueron de 0.6 cm día⁻¹, mostrando un crecimiento aproximadamente constante a lo largo de todo su período de actividad. En el caso de *Q. suber*, el crecimiento registrado osciló entre 0.66 cm día⁻¹ para las plantas que habían sido regadas a capacidad de campo y 0.85 cm día⁻¹ para las plantas que habían sufrido un tratamiento de sequía. Los sistemas radiculares profundos y muy ramificados, como los que ha desarrollado la encina en los minirizotrones largos y que responden a su patrón de crecimiento natural, son uno de los mecanismos de evitación de la sequía que pueden desarrollar las plantas en el ambiente mediterráneo (Levitt 1980; Rambal 1984; Kozlowski *et al.* 1991; Joffre *et al.* 1999).

El efecto continuado del repicado de la raíz principal supone una reducción muy sensible de la tasa de crecimiento radicular si se compara con plantas donde este hecho no ha tenido lugar. Además, el repicado supone una disminución del crecimiento diario radicular, aunque una vez producido este, el crecimiento se recupera en un

plazo de 1 ó 2 semanas. El desarrollo de las raíces laterales, como consecuencia del repicado, ha mostrado un comportamiento muy variable. Por un lado, en dos minirizotrones se han desarrollado un número alto de raíces ortogeotrópicas mientras que en los otros dos, las raíces de carácter plagiotrópico son las que han sufrido un desarrollo lateral mayor, como les ocurrió a Riedacker *et al.* (1982) y Riedacker y Belgrand (1983) cuando desecaron el pivot en *Q. robur*. El repicado también ha estimulado la emisión de raíces primarias, por lo que la densidad ha sido casi dos veces superior a la registrada en el sistema radicular sin repicado.

Al final del periodo vegetativo, las variables del tallo han tenido un comportamiento muy dispar. Por las características del ensayo, baja densidad de cultivo y volúmenes de contenedor muy elevados, estas variables que son las que mayor influencia tienen en la conformación del tallo en las plantas cultivadas en contenedor (Romero *et al.* 1986; Landis *et al.* 1990) no han tenido significación. La similitud en los resultados en MRC y en el contenedor forestal, respecto de los registrados en MRL, hacen pensar que estas diferencias puedan tener su justificación en el efecto del repicado y en el desfase habido en la época de siembra.

En cuanto a los parámetros de morfología radicular, el repicado ha sido el responsable de los resultados obtenidos, ya que han sido claramente superiores en los minirizotrones largos. La longitud total de las raíces de diámetro superior a 0.5 mm, resultó sensiblemente inferior a la registrada por Harmer (1990) para *Q. robur*, donde la longitud de todo el sistema radicular fue de 11 m. Aunque no ha habido diferencias significativas en la longitud de las raíces más gruesas, el repicado parece inducir una mayor longitud de estas raíces, lo que podría tener implicaciones en la eficiencia en la captación de agua (North y Nobel 1990; Steudle y Meshcheryakov 1996; Rieger y Litvin 1999). Este aspecto vuelve a quedar patente con la longitud específica radicular, que ha sido un parámetro utilizado para estimar la relación beneficio (longitud)/coste (peso seco) del sistema radicular. Las diferencias significativas, muy ligeras, registradas entre los minirizotrones inducirían a pensar, a expensas de estudios posteriores que se abordan en el siguiente capítulo, que el repicado del patrón natural de la encina generaría un sistema radicular menos eficiente (Eissenstat 1991). Los contenedores forestales estándar han generado plantas muy similares a las obtenidas en MRC, tanto en su parte aérea como en su sistema radicular. La menor biomasa y diámetro medio radicular

que han presentado los contenedores forestales pueden tener su explicación en que el volumen de los mismos es 10 veces inferior al de MRC (Romero *et al.* 1986; Domínguez *et al.* 1997; Iglesias 2004). Por tanto, a excepción de esta variable, el repicado aéreo superficial ha generado sistemas radiculares muy similares aunque estructuralmente muy distintos, ya que la estructura típica que se desarrolla en los contenedores forestales es de 'tipo jaula' (Peñuelas y Ocaña 1996).

El crecimiento de las plantas procedentes de plantación muestra un estancamiento en el crecimiento en altura de la planta en su segundo periodo vegetativo, igualándose la altura final de estas plantas de dos savias con las procedentes de siembra de 1 savia. Este hecho corrobora una observación de campo por la que las plantas procedentes de siembra igualan a los pocos años a las plantas procedentes de plantación. Si se comparan los valores en biomasa radicular obtenidos de estas plantas con los de referencia de las plantas cultivadas en un contenedor estándar, se puede pensar que las plantas durante su segundo periodo vegetativo invierten sus recursos sobre todo en la raíz. Este hecho lo confirma el aumento del peso seco radicular y la disminución del ratio DSW/DRW de las plantas en contenedor estándar respecto de las plantas procedentes de plantación. La disminución de la longitud específica radicular sugiere, también, la pérdida de eficiencia del sistema, por requerir este segundo año un mayor coste. Este resultado es más relevante cuando se comparan los sistemas radiculares desarrollados naturalmente con los regenerados después de plantación, ya que se reduce en un tercio el valor de SRL.

2.5. Conclusiones

La encina muestra una actividad radicular a lo largo de todo su periodo vegetativo independientemente del tallo. El desarrollo de su raíz principal se mantiene a lo largo del mismo, alcanzando las máximas tasas de crecimiento al principio del periodo. Dos meses después de su siembra el pivot ya ha desarrollado las dos terceras partes de su longitud total, con lo que antes del verano puede haber alcanzando los horizontes más profundos del suelo. La raíz principal es muy profunda y tiene un fuerte carácter ortogeotrópico. Este carácter, en el caso de que la raíz principal sufriera algún daño, no lo

perderían sus pivots de reemplazo. Las raíces primarias pueden mantener el carácter ortogeotrópico de la principal, aunque entre 20 y 60 cm de profundidad manifiestan un carácter más plagiotrópico. El desarrollo de las raíces de segundo y tercer orden tiene lugar, principalmente, en la segunda mitad del periodo de actividad radicular.

El repicado aéreo continuado de la raíz principal conduce a la formación de un sistema radicular diferente, estructural y morfológicamente. En cuanto a su estructura desaparece la raíz principal a la altura del repicado y se impide la formación de pivots de reemplazo. Se induce la formación de un mayor número de raíces primarias, por lo que aumenta la densidad radicular. Las raíces primarias pueden ser más plagiotrópicas a la altura del repicado aunque, por lo general, mantienen su carácter ortogeotrópico. Morfológicamente, el repicado disminuye el área, el volumen, el diámetro y longitud de raíces finas, mientras que tiende a producir raíces gruesas más largas. El repicado reduce la longitud específica radicular, que como indicador de la eficiencia del mismo, puede tener consecuencias en la captación de agua. La cinética radicular también se ve afectada por el repicado disminuyendo su tasa de crecimiento. Los contenedores forestales han desarrollado un sistema radicular morfológicamente similar al obtenido en MRC.

Las plantas de encina cultivadas el primer año en contenedores forestales y plantadas el segundo año en un medio sin limitación al crecimiento en profundidad, tienen un gran desarrollo radicular que les permite reconstruir su sistema ortogeotrópico. Para esta reconstrucción la planta realiza una gran inversión de recursos en la parte radicular, lo que hace disminuir su eficiencia respecto al sistema desarrollado vía siembra y produce un estancamiento en el crecimiento del tallo.

Capítulo 3: Eficiencia del sistema radicular en la captación de agua	
3.1. Introducción	54
3.2. Material y métodos.....	56
3.2.1. Morfología del tallo y de las raíces	57
3.2.2. Topología radicular.....	58
3.2.3. Conductancia hidráulica radicular.....	58
3.2.4. Análisis estadístico	60
3.3. Resultados.....	60
3.4. Discusión	67
3.5. Conclusiones	69

3.1. Introducción

El patrón radicular que de forma natural desarrolla la encina, descrito en el capítulo anterior, consiste en una raíz principal claramente ortogeotrópica con un desarrollo desigual de raíces secundarias semiplagiotrópicas según su posición en el pivot. Por otro lado, el sistema radicular de las plantas de encina cultivadas en contenedores forestales se encuentra modificado por las características de los envases. Las más comunes a todos ellos y que modifican profundamente el sistema radicular son: las costillas o aberturas en la pared interior del alveolo para evitar la espiralización y las aberturas en la base para facilitar el drenaje y favorecer su repicado aéreo. Consecuencia de estos dispositivos, el sistema radicular de la planta tiene la longitud de la raíz principal limitado a la profundidad del contenedor que suele oscilar entre 15 y 20 cm y está dirigido hacia la parte inferior del envase, lo que le confiere una estructura 'tipo jaula' (Peñuelas y Ocaña 1996). La continuidad del repicado aéreo que sufre la raíz evita que se desarrollen nuevas raíces pivotantes de reemplazo produciéndose un desarrollo de las raíces laterales.

El uso de la encina en repoblaciones se ha realizado mediante plantación o siembra, siempre que en este último caso se controle la predación de la bellota. Los resultados en cuanto a supervivencia no muestran una clara diferencia ya que, en algunos casos, no hay efectos significativos entre ambos métodos de repoblación (Carreras *et al.* 1997; Nicolás *et al.* 1997; Seva *et al.*

2004), mientras que en otros fueron claramente mejor las plantaciones (Iglesias 2004) o lo fueron las siembras (Porrás *et al.* 2004). Sin embargo, los patrones de crecimiento del tallo sí que muestran diferencias significativas. Como ha quedado claro en el capítulo anterior, el crecimiento en el tallo en las plantaciones se ve interrumpido durante el primer año hasta que el sistema radicular de la planta es de nuevo reconstruido. Este comportamiento desigual de las plantas, en cuanto a su supervivencia y crecimiento para los diferentes métodos de repoblación, incita a la búsqueda de una explicación funcional al mismo.

Fitter (1985) ha propuesto modelos topológicos para caracterizar las arquitecturas radiculares. Los extremos del amplio rango de topologías, corresponden al modelo de espina de pez y al modelo dicotómico. En el modelo de espina de pez la ramificación radicular está confinada al eje principal, por lo que resulta la estructura más ordenada posible. En la estructura dicotómica la ramificación es equiprobable en todos los segmentos de la raíz. Desde un punto de vista teórico estas estructuras tienen diferencias funcionales, al considerar que el sistema de espina de pez es el más eficiente en la adquisición de recursos, aunque implica un mayor coste de producción y es menos eficiente en el transporte. Modelos de simulación (Fitter *et al.* 1991; Fitter y Stickland 1991) confirman que la estructura en espina de pez podría ser favorecida en ambientes con baja disponibilidad de recursos.

Está reconocido, con carácter general, que la disponibilidad de agua es el factor principal que condiciona la distribución de las plantas en el ámbito mediterráneo. Uno de los numerosos mecanismos de los que disponen las plantas para tolerar la sequía es disponer de un sistema de absorción eficiente (Levitt 1980; Kozłowski *et al.* 1991; Joffre *et al.* 1999). Este sistema se caracteriza, entre otros aspectos, por ser profundo y muy ramificado para así poder absorber agua de un gran volumen de suelo (Rambal 1984; Kozłowski *et al.* 1991; Joffre *et al.* 1999). Pero, además de ser eficiente en la explotación del suelo, el sistema radicular debe serlo también en el movimiento del agua. Dado que las raíces suponen la mayor resistencia al flujo líquido del agua en el *continuum* suelo-planta-atmósfera, la conductancia hidráulica radicular (K_R) es uno de los parámetros de mayor relevancia que ha sido objeto de numerosos estudios (Tyree *et al.* 1994, 1995; Steudle y Mescheryakov 1996; Nardini *et al.* 1998; Rieger y Litvin 1999;). Se calcula por la relación entre el volumen de un flujo circulante de agua

y la presión que determina ese flujo (Tyree *et al.* 1994). La suficiencia de un sistema radicular para suministrar agua a las hojas es estimada mediante la conductancia hidráulica radicular por unidad de superficie foliar (K_{RL}), obtenida al dividir K_R por el área foliar. K_{RL} es el parámetro más utilizado para expresar la eficiencia del sistema de raíces en la captación de agua. De acuerdo con el modelo de transporte compuesto (Steudle 2000a), el suministro de agua al tallo por parte de la raíz puede cambiar de acuerdo con la demanda del mismo, regulándose a través de un ajuste en la conductancia hidráulica radicular. El déficit hídrico reduce el crecimiento radicular y la capacidad de las raíces de captar agua debido a su suberización (North y Nobel 1992; Rieger y Litvin 1999; Steudle 2000b). Por tanto, la conductancia hidráulica radicular puede variar en respuesta a factores externos (sequía o salinidad) o factores internos (estado nutricional, estado hídrico, demanda de agua) (Steudle 2000a), aunque todavía está por determinar cómo influyen en la conductancia hidráulica radicular los cambios en la morfología radicular.

Los objetivos de este capítulo son: i) Describir y comparar la morfología y topología del sistema radicular de la encina cultivada en envases de igual volumen y diferente profundidad, como aproximación a las estructuras radiculares generadas en la encina con los diferentes métodos de repoblación, ii) Evaluar las diferencias funcionales que estos sistemas tienen a través de la estimación de su conductancia hidráulica. Una mejor comprensión de estas diferencias podría ayudar a decidir cuál es el método de repoblación más aconsejable para la encina en los ámbitos semiáridos mediterráneos.

3.2. Material y métodos

Se utilizaron bellotas de encina de la Región de Procedencia ES12a de La Mancha (Martín *et al.* 1998). Las semillas fueron cultivadas en 3 tubos de PVC de diferente longitud con objeto de tratar de reproducir diferentes sistemas radiculares con diferentes restricciones de profundidad. El tubo más pequeño tenía una longitud de 20 cm (en adelante ST), que es la profundidad recomendada para el cultivo de planta de encina en contenedor

(Domínguez 1998). El más largo tenía una longitud de 100 cm (en adelante LT), utilizado para simular el patrón radicular que se obtendría en el caso de una siembra en monte sin limitación de profundidad. Además de estos dos, se utilizó otro tubo con una longitud intermedia de 60 cm (en adelante MT). En la parte inferior de los tubos se colocó una malla galvanizada que impedía el desplazamiento del sustrato y facilitaba el repicado aéreo de las raíces que llegasen a la parte inferior del mismo, al igual que ocurre en los contenedores forestales. Dado que el volumen del contenedor influye en el sistema radicular (Romero *et al.* 1986; Domínguez *et al.* 1997), los diámetros de los tubos utilizados fueron aquellos que permitieron igualar los volúmenes de los mismos. Es por ello que se utilizaron los diámetros comerciales de 105 mm (para el tubo de 20 cm), 59.5 mm (para el tubo de 60 cm) y 43 mm (para el tubo de 100 cm), con lo que los volúmenes de los tubos oscilaron entre 1.7 dm³ para los tubos de 20 y 60 cm y 1.5 dm³ para el de 100 cm.

Para facilitar la extracción y limpieza de las raíces el sustrato utilizado fue una mezcla de arena y limo en proporción (2:1 v/v). El número de plantas cultivadas en cada uno de los tubos fue de 40. Al realizar la mezcla del sustrato se añadió un fertilizante de liberación lenta (OSMOCOTE® Mini 18+6+11) con una dosis de 3.5 kg m⁻³. El régimen de riego fue a demanda, manteniendo las plantas en buenas condiciones hídricas durante todo el período. Las plantas se cultivaron bajo un túnel de sombreado que reducía la intensidad lumínica al 50% en el Centro de Investigación y Tecnología Agroalimentaria de la Diputación General de Aragón en Zaragoza. El cultivo se realizó a lo largo del año 1999.

3.2.1. Morfología del tallo y de las raíces

Para la caracterización morfológica de las plantas se extrajeron, de forma aleatoria, 20 plántulas por tipo de tubo al final del período vegetativo (mediados de Noviembre). Se determinó la altura de la planta y el diámetro en el cuello de la raíz mediante un calibre de Vernier. La determinación del área foliar (A_L) se realizó mediante un planímetro electrónico (Delta-T, Cambridge, Inglaterra). La morfología radicular se caracterizó, para todas las raíces superiores a un diámetro de 0.5 mm, mediante el programa de análisis de imagen WinRhizo® v.4.1 (Regent Ltd., Canadá). Las

variables que se estimaron fueron: el diámetro medio radicular (D_R), el área total proyectada (A_R), el volumen radicular (V_R), la longitud total de raíces de diámetro superior a 0.5 mm (L_R), la longitud por clases diamétricas (0.5 a 2 mm ($L_{R\ 0.5 < D < 2}$), 2 a 4.5 mm ($L_{R\ 2 < D < 4.5}$), >4.5 mm ($L_{R\ D > 4.5}$)), y los cocientes de longitud por clases diamétricas referidos a la longitud total radicular. El peso seco radicular (DRW) se calculó después de un proceso de secado en estufa a 60° C durante 48 h. A partir de los valores de longitud total y peso seco radicular se calculó el índice de longitud específica radicular (SRL).

3.2.2. Topología radicular

La topología del sistema radicular se analizó mediante el programa WinRhizo® v.4.1. Los parámetros calculados fueron: magnitud (μ , número de segmentos exteriores), altitud (a , número de segmentos en el recorrido más largo desde el segmento base a un segmento exterior), longitud del recorrido exterior (epl , suma del número de los segmentos en todos los recorridos posibles desde el segmento base a todos los segmentos exteriores). Tomando como base estos parámetros se estimaron unos índices topológicos a través de las pendientes de las líneas de regresión entre $\text{Log}_{10} a$ y $\text{Log}_{10} epl$ con el $\text{Log}_{10} \mu$ (Fitter 1985). Valores altos de estos índices, con un máximo teórico igual a 1 para la pendiente de la línea de regresión entre la altitud y la magnitud, representan sistemas radiculares con una arquitectura en espina de pez, mientras que los valores bajos representan arquitecturas del tipo dicotómico.

3.2.3. Conductancia hidráulica radicular

De las 20 plantas que fueron caracterizadas morfológica y topológicamente por tubo, en 10 de ellas se determinó la conductancia hidráulica radicular. La determinación se realizó utilizando unas cámaras de presión similares al modelo estándar (Scholander *et al.* 1965), aunque de mayor tamaño para adaptarlas a las dimensiones de los contenedores utilizados (Figura 3.1).

Figura 3.1. Cámaras de presión. Izquierda, cámara utilizada para los envases de



20 cm de profundidad; derecha, cámara de presión utilizada para los envases de 60 y 100 cm de profundidad.

En el procedimiento seguido (Nardini *et al.* 1998a, 1998b) el tallo se seccionó a una altura alrededor de 80 mm de la superficie del suelo, de tal manera que pudiera sobresalir de la cámara unos 20 mm para facilitar la recogida del flujo. Una vez colocada la planta en su interior, la presión en la cámara se incrementó a razón de $0.07 \text{ MPa min}^{-1}$ hasta alcanzar el valor de 0.7 MPa . Después de alcanzarlo se esperó 10 min para que se equilibrase el sistema. Una vez transcurrido este tiempo se comenzó la medición del flujo mediante la utilización de tubos Eppendorf® plásticos rellenos de una esponja absorbente. El tubo se colocaba en la parte del tallo seccionado durante 1 minuto. Transcurrido este tiempo se retiraba el tubo, se cerraba y se colocaba otro, así hasta un total de ocho. Si se apreciaban mediciones anómalas se realizaban nuevas mediciones. El flujo saliente se estimó mediante diferencia de pesadas de los tubos de plástico con una balanza digital. Una vez terminadas las mediciones, para este valor, la presión se descendió en intervalos de 0.175 MPa a razón de $0.07 \text{ MPa min}^{-1}$. El proceso anteriormente descrito se repitió a cada nivel de presión, que fueron 0.525 , 0.350 y 0.175 MPa . El flujo de agua (F) fue aproximadamente estable en los diferentes niveles de presión (P) (coeficiente de variación $\leq 7.5\%$). K_R se calculó a partir de la relación: $K_R = \Delta F / \Delta P$. Dado que el área

foliar varía notablemente entre las diferentes plántulas de una misma especie, se normalizó K_R dividiendo su valor por el área foliar, para así calcular la conductancia hidráulica radicular por unidad de superficie foliar (K_{RL}). También se calculó el parámetro de conductancia hidráulica radicular por unidad de área radicular (K_{RR}) dividiendo K_R por el área radicular.

3.2.4. Análisis estadístico

Se realizó un análisis de varianza (ANOVA) con la finalidad de detectar diferencias entre las variables morfológicas del tallo y la raíz en los diferentes tubos, para un diseño completamente aleatorizado. Para comprobar si las variables morfológicas de la raíz, que habían mostrado diferencias significativas en el análisis de varianza, permitían diferenciar estructuras radiculares diferentes según el tipo de tubo en que habían sido cultivados, se realizó un análisis canónico discriminante. A través de un análisis de la covarianza se intentó detectar diferencias entre los índices topológicos correspondientes a cada uno de los tratamientos mediante la interacción entre la longitud del contenedor y la magnitud. El grado de correlación entre K_{RL} y las variables morfológicas de la raíz, que habían mostrado diferencias significativas en el análisis de varianza, se calculó utilizando el coeficiente de correlación de Pearson. Todos los análisis se realizaron mediante los procedimientos estándar del programa SAS® (SAS Inst. 1999).

3.3. Resultados

La planta producida en los envases de diferente longitud no ha presentado diferencias en cuanto a las variables morfológicas del tallo (Tabla 3.1).

Tabla 3.1. Morfología del tallo de las plantas desarrolladas en los diferentes tipos de tubo. El valor medio está acompañado de su error estándar (n = 20).

Tubo	Altura (cm)	Diámetro (cm)	Área foliar (A_L) (cm^2)	Peso seco (DSW) (g)
------	----------------	------------------	-------------------------------------	------------------------

20	13.9 (1.12)	0.29 (0.01)	54.2 (5.70)	1.2 (0.14)
60	11.3 (0.90)	0.25 (0.01)	39.6 (3.11)	0.8 (0.08)
100	11.2 (0.32)	0.26 (0.08)	44.1 (1.84)	0.9 (0.04)

En cuanto a la morfología de la raíz, se han encontrado diferencias significativas en el área proyectada, volumen radicular, diámetro medio y peso seco (Tabla 3.II). A_R y V_R fueron, respectivamente, un 38% y un 88% mayor en LT que en ST. En estos últimos, sin embargo, D_R fue un 50% mayor que en los tubos más largos. Respecto del peso seco radicular este fue un 50% mayor en LT y ST que en MT.

Tabla 3.II. Morfología radicular de las plantas desarrolladas en los diferentes tipos de tubo. Área proyectada (A_R), volumen (V_R), peso seco (DRW), diámetro medio (D_R) y cociente DSW/DRW. El valor medio está acompañado de su error estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 5\%$), Test de Tukey ($n=20$).

Tubo	A_R (cm^2)	V_R (cm^3)	DRW (g)	D_R (mm)	DSW/DRW
20	36.8 (3.57)b	1.1 (0.13)b	1.2 (0.10)a	0.20 (0.009)a	1.4 (0.35)
60	38.0 (4.56)b	1.5 (0.22)ab	0.8 (0.06)b	0.15 (0.006)b	1.1 (0.07)
100	49.8 (3.96)a	2.0 (0.15)a	1.2 (0.11)a	0.13 (0.003)b	0.9 (0.06)

La longitud total de las raíces de diámetro superior a 0.5 mm, fue dos veces más alta en LT que en ST (Tabla 3.III). El mismo comportamiento se registró para $L_{R0.5 < D < 2}$. En cambio, el tubo más corto presentó una mayor longitud de raíces gruesas ($L_{RD > 4.5}$) frente a los otros dos tubos, que no tuvieron diferencias entre ellos. En particular, $L_{RD > 4.5}$ fue alrededor de dos veces superior en ST que en LT. Las longitudes de raíces correspondiente a la clase diamétrica entre 2 y 4.5 mm no presentaron variaciones entre los tipos de tubo. Para ST, el 88% de la longitud total correspondió a $L_{R0.5 < D < 2}$ mientras que un 5% a $L_{RD > 4.5}$. Por otro lado, en LT estos valores fueron del 94% y del 1%, respectivamente. La longitud específica radicular registró diferencias significativas entre LT y ST, siendo alrededor de dos veces mayor en LT que en ST.

Tabla 3.III. Longitud radicular de las plantas desarrolladas en los diferentes tipos de tubo. Longitud total de las raíces de diámetro superior a 0.5 mm (L_R), longitud de la clase diamétrica 0.5-2 mm ($L_{R0.5<D<2}$), longitud de la clase diamétrica 2-4.5 mm ($L_{R2<D<4.5}$), longitud de la clase diamétrica superior a 4.5 mm ($L_{RD>4.5}$), longitud específica radicular (SRL), $L_{R0.5<D<2} / L_R$ y $L_{RD>4.5} / L_R$. El valor medio está acompañado de su error estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 5\%$), Test de Tukey ($n=20$).

Tubo	L_R (cm)	$L_{R0.5<D<2}$ (cm)	$L_{R2<D<4.5}$ (cm)	$L_{RD>4.5}$ (cm)	SRL ($m \cdot g^{-1}$)	$L_{R0.5<D<2} / L_R$	$L_{RD>4.5} / L_R$
20	191.5 (21.9)b	169.1 (20.2)b	13.4 (1.8)	9.0 (1.0)a	1.92 (0.03)b	0.86 (0.016)b	0.05 (0.006)a
60	252.5 (31.7)b	229.8 (29.7)b	18.3 (2.2)	4.3 (0.5)b	2.85 (0.02)ab	0.9 (0.008)a	0.02 (0.002)b
100	388.7 (29.8)a	365.2 (29.2)a	19.2 (2.1)	4.3 (0.4)b	3.47 (0.03)a	0.93 (0.008)a	0.01 (0.001)b

Con objeto de comprobar si las diferencias entre estas variables morfológicas de raíz posibilitan la diferenciación de estructuras radiculares distintas se realizó un análisis canónico discriminante con las variables morfológicas que habían mostrado diferencias significativas (Figura 3.2). Sólo la primera de las variables canónicas contribuyó a la separación entre grupos al recoger el 86% de la varianza explicada. A lo largo de este eje canónico se observó cómo se iban distribuyendo los tres grupos que se corresponden con cada uno de los tubos utilizados. Las variables que más contribuyeron a esta diferenciación, según la posición de los diferentes autovectores, son $L_{RD>4.5}$ y V_R junto con otras variables como L_R y A_R . Sin embargo, V_R y las variables de longitud radicular proporcionaron una información redundante debido a su superposición parcial en el gráfico, caracterizando sus valores más altos al tubo más corto.

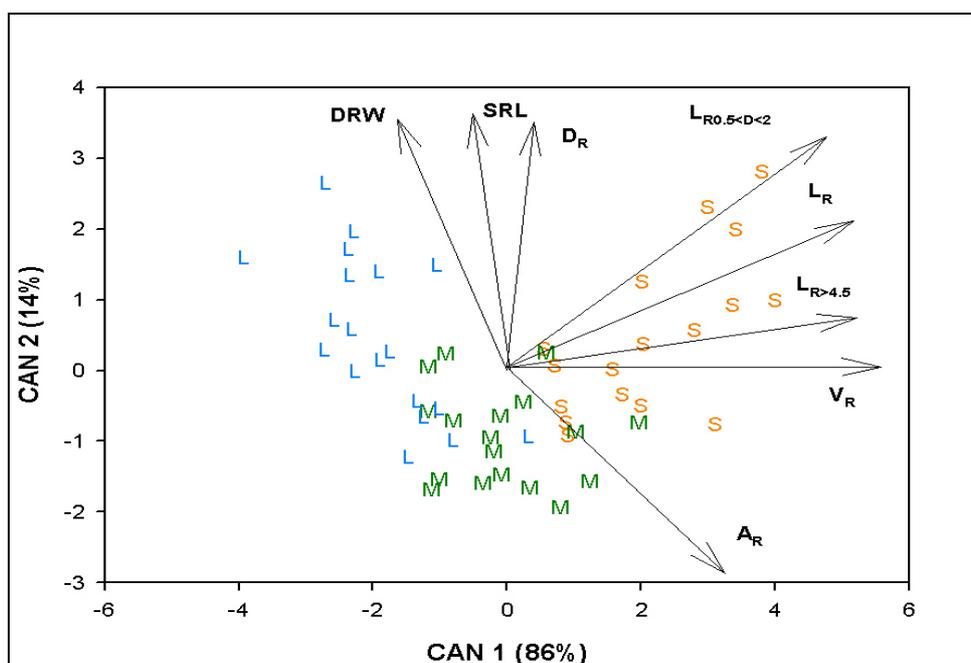


Figura 3.2. Análisis canónico discriminante de las variables morfológicas de raíz significativas. Tubo de 100 cm (L), tubo de 20 cm (S) y tubo de 60 cm (M). Longitud total de las raíces de diámetro superior a 0.5 mm (L_R), longitud de la clase diamétrica 0.5-2 mm ($L_{R0.5<D<2}$), longitud de la clase diamétrica superior a 4.5 mm ($L_{R>4.5}$), volumen (V_R), diámetro medio (D_R), área proyectada (A_R), peso seco (DRW), longitud específica radicular (SRL) ($n = 20$).

Los índices topológicos utilizados para el análisis de la arquitectura radicular no han mostrado diferencias significativas para las diferentes longitudes de tubo (datos no mostrados). Las pendientes de las líneas de regresión entre la longitud externa radicular (epl) y la altitud (a), respecto de la magnitud (μ) dieron valores de 1.25 y 0.58, respectivamente.

La relación entre el flujo y las diferentes presiones aplicadas fue lineal en cada uno de los intervalos de presión entre 0.17 y 0.7 MPa ($R^2=0.99$) (Figura 3.3). El sistema radicular generado en los tubos de menor profundidad mostró una pendiente sensiblemente menor que las raíces de los otros dos grupos por lo que la conductancia hidráulica fue inferior para este tipo de raíces. En las raíces generadas en LT y MT el comportamiento fue muy similar, no presentando diferencias significativas entre sí.

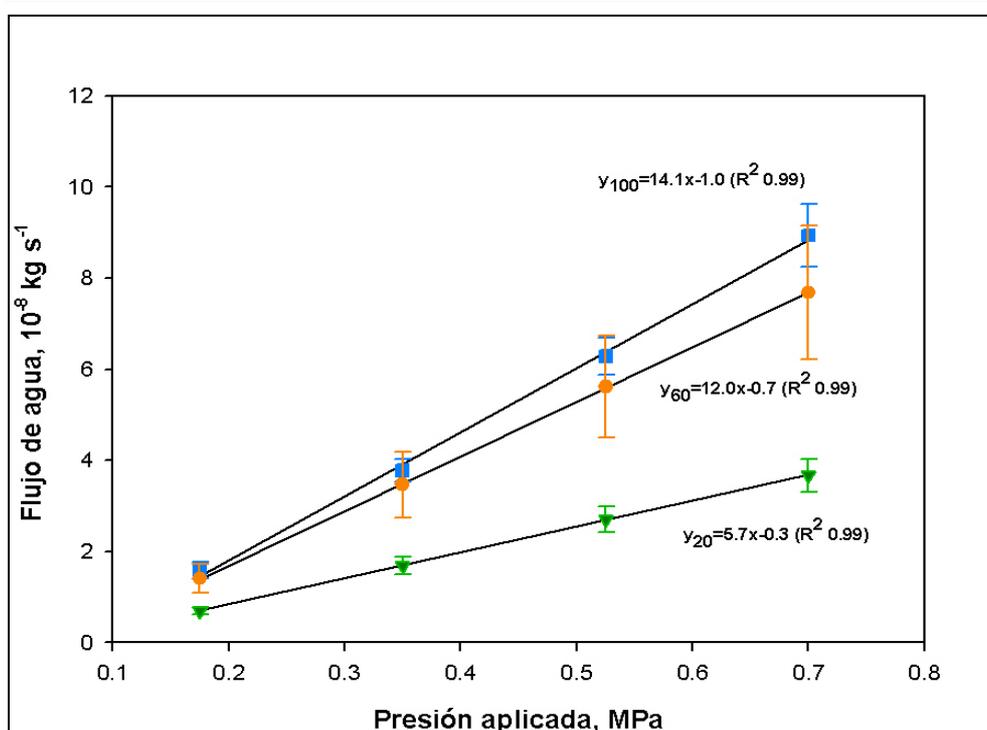
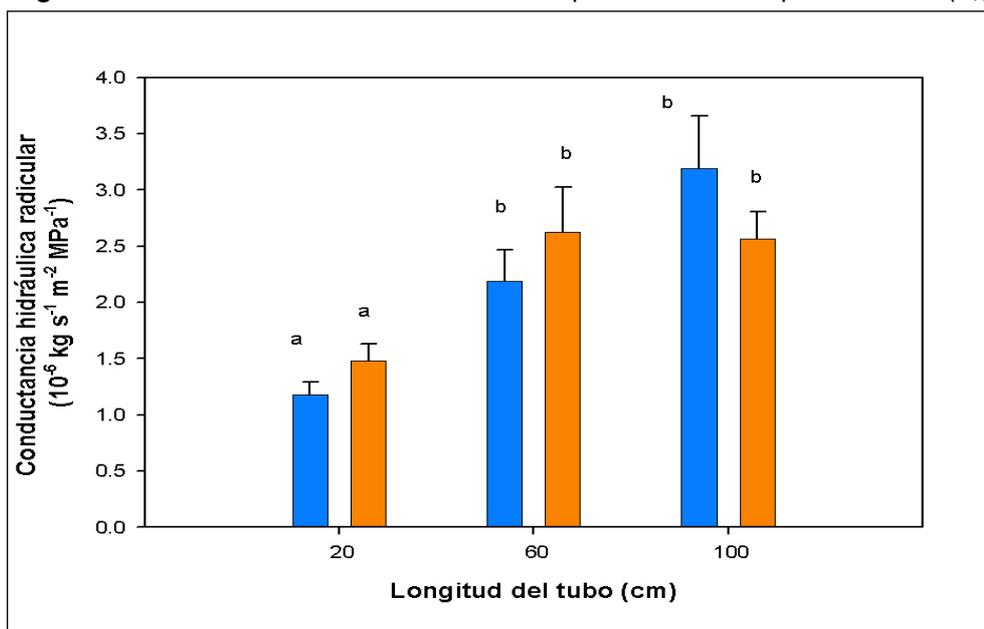


Figura 3.3. Flujo de agua en el sistema radicular para las diferentes presiones aplicadas. Tubo de 100 cm (cuadrado azul), tubo de 60 cm (círculo naranja) y tubo de 20 cm (triángulo verde) ($n = 10$).

La suficiencia o capacidad del sistema radicular para suministrar agua a las hojas se estimó a través de la conductancia hidráulica por unidad de área foliar (K_{RL}). K_{RL} y K_{RR} (Figura 3.4) registraron valores significativamente más bajos en ST que en LT y MT. En particular, K_{RL} fue tres veces más alta en LT que en ST ($3.19 \cdot 10^{-6}$ versus $1.18 \cdot 10^{-6} \text{ kg s}^{-1} \text{ m}^2 \text{ MPa}^{-1}$). La diferencia de K_{RL} entre las raíces de MT y LT no fue significativa.

Figura 3.4. Conductancia hidráulica radicular por unidad de superficie foliar (K_{RL} ,



columnas azules), y por unidad de área radicular (K_{RR} , columnas naranjas) en función de la longitud del tubo. Los valores medios están acompañados de su error estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 5\%$), Test de Tukey ($n=10$).

Los valores de K_{RR} fueron similares a los de K_{RL} , debido a la similitud del área foliar con el área radicular. El análisis de correlación mostró una asociación negativa entre K_{RL} y el diámetro medio radicular y una relación positiva con SRL , V_R , L_R y $L_{R0.5<D<2}$ (Tabla 3.IV).

Tabla 3.IV. Valores del coeficiente de correlación (Pearson's r) de los parámetros morfológicos de la raíz y K_{RL} . Conductancia hidráulica radicular por unidad de superficie foliar (K_{RL}), volumen (V_R), longitud total de las raíces de diámetro superior a 0.5 mm (L_R), longitud de la clase diamétrica 0.5-2 mm ($L_{R0.5<D<2}$), longitud específica radicular (SRL), diámetro medio (D_R). Sólo se han incluido las correlaciones significativas ($n = 20$). Las abreviaciones de los valores de probabilidad son: $p < 0.0001$ (***) , $p < 0.05$ (*).

	V_R	$L_{R0.5<D<2}$	L_R	SRL	D_R
K_{RL}	0.47	0.49	0.47	0.69	-0.55
	*	*	*	***	*

3.4. Discusión

La variación en la profundidad de los tubos no ha producido ninguna diferencia significativa en la morfología del tallo. Este hecho puede justificarse por la similitud de volúmenes existente entre los tubos, ya que el tamaño de la planta ha sido directamente relacionado con el volumen del contenedor en diferentes estudios anteriores (Romero *et al.* 1986; Callaway 1990; Paterson 1997). Al contrario, como cabía de esperar, los sistemas radiculares si presentaron morfologías muy distintas. El sistema radicular generado en los tubos sin restricción de profundidad ha mostrado, respecto de los envases de menor profundidad, valores superiores en la mayoría de los parámetros de longitud radicular excepto para $L_{RD>4.5}$. En este caso, los valores más altos de $L_{RD>4.5}$ y D_R en ST que en LT son debidos al intenso y continuado repicado de las raíces, como se puso de manifiesto en el capítulo anterior y apuntaron Riedacker y Belgrand (1983) para *Quercus robur*. Estos autores encontraron que las raíces laterales son más gruesas cuando el crecimiento ortogeotrópico de la raíz principal es detenido físicamente. Los valores registrados de SRL indicaron como sistema radicular más eficiente, en la línea apuntada por Eissenstat (1992), el que se generó en LT frente al generado en ST. El análisis canónico discriminante ratificó las diferencias morfológicas encontradas entre los diferentes sistemas radiculares al diferenciar tres grupos de raíces. El sistema de raíces que se corresponde con los tubos de menor profundidad está claramente diferenciado del tubo de mayor profundidad a través del gradiente de la primera función canónica, que recoge la mayor parte de la varianza explicada. La influencia del diámetro medio en esta función canónica queda patente al igual que el volumen y las variables de longitud.

La falta de significación de los índices topológicos calculados no permite diferenciar los sistemas radiculares cultivados en diferentes tubos según los modelos topológicos de Fitter (1985), en contra de lo que cabía pensar por las diferencias morfológicas encontradas. El valor de la pendiente de la línea de regresión entre la altitud (a) y la magnitud (μ) sitúa a estas estructuras de raíces dentro de los modelos de espina de pez (Fitter *et al.* 1991). Por lo tanto, los sistemas de raíces generados en los tubos más cortos, al

no responder al modelo dicotómico, no tendrían las ventajas teóricas apuntadas para los mismos de un menor coste y una mayor eficiencia en la conducción de agua frente a los modelos de espina de pez (Fitter *et al.* 1991; Fitter y Stickland 1991).

La relación entre el flujo de agua y la presión aplicada se ha manifestado claramente lineal en los tres tipos de tubos, presentando altos coeficientes de correlación. Estos resultados son acordes con los obtenidos por otros autores (Tyree *et al.* 1994; Nardini *et al.* 1998b). La linealidad de esta relación, para este intervalo de presiones, ha permitido el cálculo de la conductancia hidráulica radicular (K_R). En los dos tubos de mayor profundidad, 60 y 100 cm, queda patente una menor resistencia hidráulica a medida que aumenta la presión, circunstancia que no ocurre en el tubo de menor profundidad donde el aumento de la conductancia es muy inferior al de los otros casos. Los valores de K_{RL} para el sistema radicular desarrollado sin límite de profundidad han sido acordes con los registrados en otros estudios sobre esta especie (Nardini *et al.* 1998a y 1998b, 2000). Las diferencias encontradas en este parámetro, en relación a los tres tipos de tubos utilizados, indicarían una mayor eficiencia en la conducción de agua desde las raíces a las hojas en los sistemas radiculares generados sin restricción de profundidad. Según Nardini *et al.* (1998a) la encina presenta un patrón de conductancia variable a lo largo de su periodo vegetativo, con valores al final del mismo del orden del 11% de los obtenidos en primavera. Los valores de K_{RR} se muestran muy similares a los de K_{RL} debido a la similitud entre el área foliar y el área radicular, como también obtuvo Nardini y Tyree (1999) para varias especies de robles.

La fuerte correlación positiva encontrada entre K_{RL} y SRL indica que los sistemas radiculares caracterizados por una menor masa por unidad de longitud poseen una mayor conductancia hidráulica radicular (North y Nobel 1992a; Steudle y Meshcheryakov 1996; Rieger y Litvin 1999). Por tanto, estos resultados se ajustarían al principio de 'minimización de la energía' de la arquitectura hidráulica introducido por el modelo de West y colaboradores (West *et al.* 2000; McCulloh y Sperry 2005), dado que el sistema radicular desarrollado sin restricción de profundidad muestra la resistencia hidráulica radicular más baja para un gasto determinado (DRW).

De acuerdo con el modelo de transporte compuesto (Steudle 2000a), la resistencia al flujo radial de agua en el sistema radicular repicado superficialmente fue mayor que el sistema natural,

probablemente debido a una mayor tasa de suberización de las raíces (Rieger y Litvin 1999; Steudle 2000a y b). Sin embargo, son necesarias futuras investigaciones para confirmar este punto. Una baja permeabilidad radicular y un valor reducido del cociente DRW/DSW son unas de las principales causas de estrés después de la plantación que pueden afectar al arraigo de las plantas (Burdett 1990; South y Zwolinski 1997).

3.5. Conclusiones

Los tubos de similar volumen, pero diferente profundidad, no producen diferencias significativas en las variables morfológicas relativas al tallo, pero sí en las relativas a la raíz.

Los sistemas radiculares generados sin restricción de profundidad tienen una mayor longitud, área y volumen, al igual que una mayor longitud específica radicular respecto de los sistemas radiculares repicados superficialmente. Por el contrario, estos últimos producen una mayor longitud de raíces gruesas, un mayor diámetro radicular y un mayor cociente DSW/DRW.

Los diferentes sistemas radiculares generados en la encina con el cultivo en tubos de diferente longitud no modifican su arquitectura radicular, correspondiéndole el modelo topológico de espina de pez.

El sistema radicular natural desarrollado sin restricción de profundidad es el más eficiente en la conducción de agua desde las raíces a las hojas y cumple con el principio de minimización de la energía descrito para la arquitectura hidráulica.

La menor eficiencia en la conducción del agua del sistema radicular repicado superficialmente podría influir en el arraigo en campo de la encina, según la época de plantación y las condiciones ambientales.

El uso de las siembras, que permiten un desarrollo del sistema radicular sin restricciones, podría ser el método de repoblación recomendado para el uso de la encina en repoblaciones, particularmente en ambientes semiáridos donde el estrés hídrico podría comprometer su supervivencia y crecimiento.

Capítulo 4: Características térmicas y lumínicas de los tubos invernadero

4.1. Introducción	71
4.2. Materiales y Métodos	73
4.2.1. Caracterización térmica	74
4.2.2. Caracterización óptica	77
4.2.3. Caracterización lumínica	78
4.2.4. Análisis estadístico	79
4.3. Resultados	85
4.3.1. Comportamiento térmico de los tubos	85
4.3.2. Caracterización óptica de los materiales	106
4.3.3. Comportamiento lumínico de los tubos	107
4.4. Discusión	123
4.5. Conclusiones	133

4.1. Introducción

Los tubos invernaderos modifican sustancialmente las condiciones microclimáticas alrededor de las plantas que se desarrollan en su interior, como son: la temperatura, la luz, el movimiento del aire, la humedad relativa y la concentración de CO₂. Todas estas características influyen en una gran variedad de procesos fisiológicos produciendo, según la magnitud de las mismas, diversos efectos en las plantas. La mayor parte de los estudios que se han realizado para caracterizar el microclima de los tubos invernaderos y sus efectos sobre las plantas han sido en ambientes templados, aunque cada vez más son los estudios en ámbitos mediterráneos (Beetson *et al.* 1991; Bergez 1993; Costello *et al.* 1996; Dupraz 1997; Navarro *et al.* 1998; Oroño *et al.* 2001; Bellot *et al.* 2002; Leroy y Caraglio 2003; Oliet *et al.* 2003; Cabanillas y Notivol 2005; Navarro *et al.* 2005a).

La temperatura y la luz son los parámetros más estudiados por su trascendencia en los procesos antes mencionados, aunque de forma incompleta. Es bien conocida la influencia de la temperatura en el crecimiento de las plantas, al afectar a una gran variedad de procesos fisiológicos como son la respiración, la fotosíntesis, las relaciones hídricas, la síntesis hormonal, la actividad enzimática, la absorción mineral y la división y crecimiento celular

(Spurr y Barnes 1980; Kozlowski *et al.* 1991). Está ampliamente descrito que dentro de los tubos la temperatura es mayor que en el exterior durante las horas centrales del día, tendiendo a igualarse al atardecer y a disminuir durante la noche (Frearson y Weiss 1987; Kjelgren *et al.* 1994; Witmer *et al.* 1997; Navarro *et al.* 1998; Swistock *et al.* 1999; Ward *et al.* 2000; Sharew y Hairston-Strang 2005). La mayoría de las mediciones se han realizado durante el verano con objeto de registrar los valores máximos de esta variable, siendo muy pocos los trabajos que han tratado de caracterizar la misma a lo largo de todo el año (Navarro *et al.* 1998; Oroño *et al.* 2001; Cabanillas y Notivol 2005; Navarro *et al.* 2005a). Sin embargo, en el ámbito mediterráneo los valores mínimos en el invierno pueden tener su importancia dado que la disponibilidad hídrica y las bajas temperaturas invernales son los principales estreses ambientales que pueden limitar la supervivencia de las plantas (Mitrakos 1980).

La luz disponible por las plantas tiene una enorme heterogeneidad a escala espacial y temporal (Percy 1999). Esta heterogeneidad no solo afecta a la cantidad y a los aspectos dinámicos, sino también a la calidad de la radiación lumínica. La radiación global que llega a la superficie terrestre tiene dos componentes, una directa y otra difusa, fruto de las interacciones de la luz con las nubes, el vapor de agua, el polvo en suspensión, etc. Las plantas absorben la radiación solar sobre todo en la región del visible, que es la región fotosintéticamente activa (PAR). Las bandas más efectivas, para la mayoría de las especies, son las longitudes de onda violeta-azul (400-470 nm) y la naranja-roja (620-700 nm). El espectro de la luz que penetra en el interior de los tubos se ve modificado tanto en cantidad como en calidad. Los valores de irradiancia, flujo fotónico fotosintético (PFD), radiación fotosintéticamente activa (PAR) o luminosidad que se han medido en el interior de los tubos han registrado reducciones importantes de sus valores en el exterior (Kjelgren *et al.* 1994; Kjelgren *et al.* 1997; Sharew y Hairston-Strang 2005). Estos valores varían según varios factores como: el tiempo de exposición, al disminuir según transcurren los años (Kjelgren *et al.* 1997), el color, al aumentar con los tonos más claros (Potter 1991; Olliet *et al.* 2003; Sharew y Hairston-Strang 2005) y la geometría del tubo (Bergez 1993). La radiación en el interior del tubo no es constante con el tiempo sino que varía según el ángulo de incidencia de los rayos del sol, por lo que tiene una variación diaria y anual. No se conoce, sin embargo, las magnitudes de esta variación por la falta de estudios que hayan

caracterizado el espectro de la luz que penetra en el interior del tubo a lo largo del año. Tampoco se ha caracterizado el gradiente lumínico vertical en el interior, a pesar de que es frecuente la utilización de tubos de 2 m de altura. La componente de la radiación en el interior del tubo mayoritaria es la difusa, aunque no se ha evaluado en ningún estudio. Este hecho tiene su importancia dado que puede condicionar algunos fenómenos del crecimiento que son sensibles al fototropismo (Dupraz 1997).

La mayor parte de los estudios sobre caracterización térmica y lumínica en tubos invernadero se ha realizado con el modelo Tubex® de longitudes entre 1.5 m y 2 m (Bergez 1993; Kjelgren *et al.* 1994, 1997; Dupraz y Bergez 1997; Sharpe *et al.* 1999; Bergez y Dupraz 2000). Pocos estudios han tratado de caracterizar varios modelos de tubos (Ward *et al.* 2000; Sharew y Hairston-Strang 2005) y todavía menos estudios que esta comparación la han abordado en ambientes mediterráneos con tubos de una longitud de 60 cm (Navarro *et al.* 1998; Oliet *et al.* 2003).

A la vista de este estado de conocimientos y centrando el estudio en los tubos de 60 cm no ventilados, los objetivos que se plantean en este capítulo son: i) Caracterizar térmicamente los tubos a lo largo del año mediante el registro de temperaturas en su pared, en el aire confinado en el interior del mismo y en el aire exterior, ii) Caracterizar las propiedades ópticas del material con que ha sido confeccionados cada uno de los modelos de tubo protector, iii) Caracterizar el ambiente lumínico de los tubos mediante el registro de la radiación en el interior del mismo a lo largo del año y a lo largo de diferentes alturas en el interior del tubo, iv) Estimar la componente difusa y directa de la radiación que penetra en el interior del tubo mediante el registro de la radiación que penetra por la abertura superior, radiación cenital, de la que penetra por sus paredes, radiación lateral.

4.2. Material y Métodos

Para la realización de este ensayo se han elegido los modelos comerciales más empleados en la repoblación forestal y otros modelos que por sus características constructivas podrían aportar comportamientos muy diferentes en cuanto a su caracterización térmica, óptica y lumínica. Los modelos utilizados tuvieron unas

dimensiones de 60 cm de largo y 8 cm de diámetro y no estaban ventilados (Tabla 4.I, Figura 4.1).

4.2.1. Caracterización térmica

Para la caracterización térmica se utilizaron sensores de temperatura Pt100 con precisión de centésima de grado. Se registraron temperaturas cada 5 minutos durante períodos de 48 horas, con objeto de comprobar si en el segundo período de 24 horas influye el período anterior de calentamiento por la inercia térmica de los materiales. Con objeto de caracterizar el comportamiento de los tubos invernadero en una estación mediterránea seca, el dispositivo se montó en la ciudad de Lérida (Longitud: 0° 38' 13" W, Latitud: 41° 36' 20" N y Altitud: 169 m). Es una estación de clima seco y extremado, moderadamente continental. Su precipitación media es de 362 l m⁻² con una irregularidad pluviométrica que ha oscilado entre 182 l m⁻² (1995) y 611 l m⁻² (1943).

Tabla 4.I. Características de los tubos invernadero empleados en el estudio.

Nombre comercial	Material	Color (tabla de colores MUNSELL)	Diseño
<i>Agrotubo</i>	Polipropileno extrusado de doble cara estabilizador ultra-violeta.	Marrón oscuro 7.5 YR 3/2	Sección circular. Doble capa.
<i>Blanco</i>	Polipropileno de una cara con estabilizador ultra-violeta.	Blanco	Sección circular. Desmontable. Precisa de tutor. Monocapa.
<i>Cipaplant</i>	Polipropileno extrusado con estabilizador ultra-violeta.	Marrón oscuro 10 YR 4/2	Sección cuadrada. Desmontable. Doble capa.
<i>Ecohexágono</i>	Polipropileno extrusado de doble pared con estabilizador ultravioleta.	Marrón oscuro 7.5 YR 4/2	Prismático de sección hexagonal que facilita el plegado. Doble capa.
<i>Ecotubo</i>	Polipropileno extrusado con estabilizador ultravioleta.	Marrón oscuro 10 YR 5/3	Sección cilíndrica en espiral. Sistema de espiral cruzada con precinto. Doble capa.

<i>Protux</i>	Polipropileno de doble cara con estabilizador ultravioleta.	Rojo 2.5 YR 6/6	Sección circular. Doble capa. Pared gruesa.
<i>Speddy</i>	Polietileno de alta densidad con estabilizador ultravioleta.	Marrón 2.5 YR 6/3	Sección circular. Desmontable. Precisa de tutor. Doble capa. Pared troquelada.
<i>Tubex</i>	Polipropileno extrusado con estabilizador ultravioleta.	Marrón claro rojizo 5 YR 6/3	Sección circular. Doble capa.

El mes más cálido es Julio y el más frío Enero. Las temperaturas máximas pueden llegar a 37°C ó 39°C, superando rara vez los 40°C. El número de días en el verano que se superan los 30°C son 65. La oscilación térmica intradiurna puede alcanzar los 14°C. En invierno se han alcanzado con relativa frecuencia temperaturas por debajo de -10°C durante varios días. La radiación solar durante los meses de verano oscila entre 800 y 900 W m⁻².



Figura 4.1. Modelos de tubos invernadero utilizados en el estudio. De izquierda a derecha: Blanco monocapa, Speddy, Tubex, Protux, Cipaplant, Ecohexágono, Agrotubo y Ecotubo.

Los sensores se colocaron en el interior del tubo a una distancia sobre el nivel del suelo de 25 cm, para registrar la temperatura a la altura más característica de la planta durante su

primer período vegetativo. La sonda de la pared del tubo se colocó en su parte oeste con objeto de registrar las condiciones más desfavorables, al tener esta orientación una duración mayor de la insolación en el verano. Las variables estudiadas relativas al aire confinado en el interior del tubo fueron las siguientes (Figura 4.2): temperatura máxima (°C) (t_{amax}), temperatura mínima (°C) (t_{amin}), gradiente térmico máximo (°C)(Δt_a), calentamiento máximo (°C)(C_{amax}), enfriamiento máximo (°C) (E_{amax}), duración período calentamiento (h) (D_{ac}) y desfase de tiempo entre los valores máximos de la temperatura interior y exterior (h)(δT_a). Asimismo, se buscaron modelos lineales que pudieran explicar el calentamiento y enfriamiento del mismo (y_c e y_e).

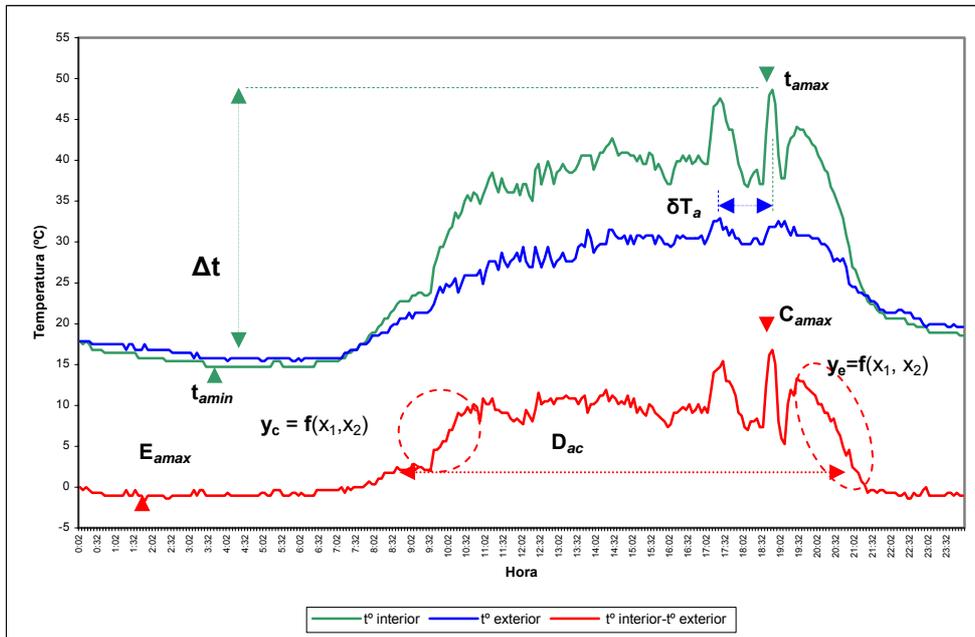


Figura 4.2. Variables estudiadas para la temperatura del aire en el interior de los tubos invernadero. Temperatura máxima (°C) (t_{amax}), temperatura mínima (°C) (t_{amin}), gradiente térmico máximo (°C)(Δt_a), calentamiento máximo (°C)(C_{amax}), enfriamiento máximo (°C) (E_{amax}), duración período calentamiento (h) (D_{ac}) y desfase de tiempo entre los valores máximos de la temperatura interior y exterior (h)(δT_a), modelos lineales de calentamiento y enfriamiento (y_c e y_e).

Las variables relativas al calentamiento de la pared fueron: la diferencia de temperatura entre la pared y el aire exterior (C_{p-aex}), y la diferencia de temperatura entre la pared y el aire interior (C_{p-ain}).

Para caracterizar el comportamiento de los tubos a lo largo del año se registraron las temperaturas en cuatro momentos del mismo correspondientes a cada una de las estaciones. Las fechas de medición, en el verano y en el invierno, se dispusieron en los meses en los que en Lérica se alcanzaban los valores máximos y mínimos. Las fechas de las mediciones en primavera y otoño se fijaron con un intervalo de tres meses respecto de las anteriores (Tabla 4.II).

Tabla 4.II. Días en los que se realizaron las mediciones de temperatura, altura solar, orto y ocaso y duración del día para una estación de latitud 41° 36' N.

Días de medición	Altura solar *	Salida sol / Puesta sol (Hora solar) *	Duración del día*
8 al 28.1.2002	26.1 y 29.9	7h 26' y 4h 34' 7h 9' y 4h 51'	9 h 9' a 9 h 42'
21.4 al 7.5. 2001	60.2 y 65.1	5h 17' y 6h 43' 4h 58' y 7h 2'	13 h 26' a 14h 3'
22.7 al 2.8.2001	68.8 y 66.2	4h 44' y 7 h 16' 4h 55' y 7 h 5'	14 h 33' a 14h 11'
15 al 26.10.01	40 y 36.2	6h 35' y 5h 25' 6h 44' y 5h 11'	10h 51' a 10h 22'

*: valores calculados según la Ecuación 3 del Anejo.

4.2.2. Caracterización óptica

Para la realización de la caracterización óptica de cada uno de los materiales que componen los tubos se extrajeron tres muestras de la pared (4 cm²). El espectrofotómetro que se empleó

fue un Perkim-Elmer UV-IR-NIR λ 19 dotado de una esfera integradora fija.

4.2.3. Caracterización lumínica

La medida de la radiación en el interior del tubo se realizó mediante un espectroradiómetro UniSpec® con detector en la región VIS/NIR (350-1100nm) con una resolución espectral inferior a 10 nm. Ambos detectores iban acoplados a un ‘*cosine receptor*’ que permitió recoger la radiación recibida desde todos los ángulos de un hemisferio en la superficie plana del detector. Las mediciones realizadas en el interior se expresaron en relación a las mediciones realizadas en el exterior para, así corregir la variación lumínica que se podía producir durante la realización de las mismas. Para cada modelo de tubo se realizaron tres repeticiones. Las mediciones se realizaron en el entorno del mediodía con un intervalo de ± 1 hora alrededor del mismo.

Se recogió la variación temporal de la radiación en el interior del tubo realizando mediciones en cuatro épocas del año. Las fechas elegidas fueron las más próximas posibles, según las condiciones del cielo, a los equinoccios de primavera y otoño y a los solsticios de verano e invierno, con objeto que reflejaran el comportamiento lumínico de los tubos según la posición del sol a lo largo de todo el año (Tabla 4.III). Con objeto de contar con cierto margen de tiempo alrededor de cada una de estas fechas y poder seleccionar el día para la medición que tuviera las mejores condiciones del cielo, se seleccionaba el mejor día dentro de un ventana de ± 20 días del día señalado. Es por ello que la medición de verano correspondió a primeros de Junio y la medición de invierno tuvo que retrasarse a finales de Enero por las malas condiciones lumínicas.

Tabla 4.III. Días de la medición para caracterizar cada una de las épocas del año, altura solar para una estación de latitud 41° 36’ N y estado del cielo el día de la medición.

Día de la medición	Altura solar (°)	Estado del cielo
30.1.03	30.47	Despejado
24.3.03	49.94	Despejado / Nubes altas

1.6.03	70.39	Despejado
26.9.02	47.13	Despejado/ Nubes altas

La variación de la radiación, según la posición del receptor a lo largo de la altura del tubo se registró realizando tres mediciones en cada uno de los tubos: a 0 cm, a 20 cm y a 40 cm del suelo. Estas mediciones, de alguna manera, pueden representar las alturas que pueden ir alcanzando la planta en los diferentes periodos vegetativos, desde que se siembra o se planta. Para caracterizar mejor el ambiente lumínico en el interior del tubo se estimó la parte de la radiación total que penetró a través de sus paredes, radiación lateral, y la parte que penetró por la parte superior del mismo, radiación cenital. La radiación lateral es completamente difusa, mientras que en la radiación cenital parte es directa y parte es difusa. Para estimar estas componentes se realizó otra medición con las paredes del tubo forradas de un fieltro de color negro que garantizase que la única radiación que penetraba en el interior del mismo se debiera a la de procedencia cenital (Figura 4.3). La radiación lateral se calculó mediante diferencia entre la radiación total y la cenital. Asimismo, se calculó la profundidad a la que penetró la radiación en el interior del tubo según la altura solar y las dimensiones del tubo mediante la ecuación 5 del Anejo. Esta profundidad determinó el límite a donde puede llegar la componente directa de la radiación.

4.2.4. Análisis estadístico

Caracterización térmica

El diseño experimental utilizado fue de bloques completos al azar en donde cada bloque correspondió a uno de los días de medición, por lo que se realizaron tres bloques. En cada bloque sólo se realizó una medición por tipo de tubo. Para los intervalos de tiempo de calentamiento o enfriamiento hasta alcanzar los valores máximos o mínimos, respectivamente, se realizó un análisis de regresión lineal múltiple. Como variables explicativas o independientes se utilizaron la altura solar (H) y el ciclo de calentamiento (l).

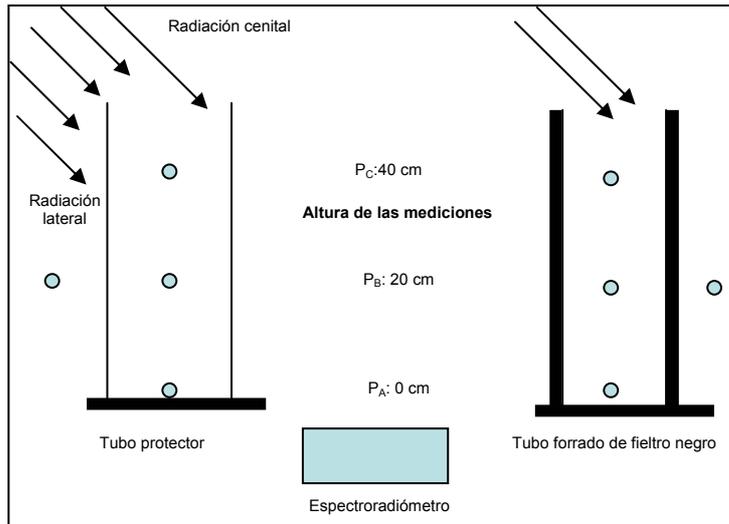


Figura 4.3. Esquema de las mediciones realizadas con el espectroradiómetro. La posición de la sonda viene indicada por el punto azul.

La variable dependiente o explicada fue el calentamiento y el enfriamiento en el interior del tubo. No se hizo necesario ninguna transformación de la variable dependiente para evitar los problemas de heterocedasticidad. El modelo aplicado fue: $y = a + b(H) + c(I)$.

Para este modelo se determinó su grado de significación, el coeficiente R^2 , el valor de los coeficientes y su grado de significación, y el valor de los coeficientes estandarizados como medida de la importancia relativa de las variables significativas en el modelo. Por la propia construcción del modelo, un diseño factorial, no existe multicolinealidad entre las variables explicativas, por lo que el factor de inflación de la varianza de los coeficientes de regresión fue 1. Todos los análisis se realizaron mediante los procedimientos estándar del programa SAS® (SAS Inst. 1999).

Caracterización lumínica

Para el intervalo entre 400 y 800 nm, que abarca la región PAR, se realizó un análisis de regresión lineal múltiple. Como variables explicativas o independientes se utilizaron la altura solar al mediodía (H), la posición en el interior del tubo (p) y la longitud de onda (λ). La variable dependiente o explicada fue la radiación en el

interior del tubo respecto de la radiación exterior (y). Se realizó una transformación de la variable dependiente a través de la función logaritmo neperiano para evitar los problemas de heterocedasticidad. El modelo aplicado fue: $\text{Ln } y = a + b(H) + c(p) + d(\lambda)$.

Para este modelo se determinó su grado de significación, el coeficiente R^2 , el valor de los coeficientes y su grado de significación, y el valor de los coeficientes estandarizados como medida de la importancia relativa de las variables significativas en el modelo. Por la propia construcción del modelo, un diseño factorial, no existe multicolinealidad entre las variables explicativas por lo que el factor de inflación de la varianza de los coeficientes de regresión fue 1. Todos los análisis se realizaron mediante los procedimientos estándar del programa SAS® (SAS Inst. 1999).

Para la clasificación de los tubos invernadero en las diferentes épocas del año se usó el modelo SIMCA (Soft Independent Modeling of Class Analogy), que no tiene las restricciones de otras técnicas, como el análisis discriminante, para un número de objetos más pequeño que el número de variables. Este tipo de clasificación está basada en la realización de modelos de componentes principales diferentes para cada una de las clases. Por eso recibe el nombre de modelización disjunta. El proceso tiene dos etapas:

- Modelización disjunta de las clases. Realiza modelos individuales de cada una de las clases identificadas previamente mediante la técnica de componentes principales. Para ello se utilizó el algoritmo NIPALS (Nonlinear Iterative Partial Least Squares) que permite realizar un mejor ajuste cuando el número de variables es muy superior al número de objetos (Figura 4.4). El modelo utilizado responde a la ecuación: $\mathbf{X} = \mathbf{T} \mathbf{L}^T$

X: matriz original de n objetos y p variables.

T: matriz de n objetos y d variables. Matriz de puntos o tantos (scores matrix).

L: matriz de d objetos y p variables. Matriz de pesos (loadings matrix). Que puede escribirse en función de sus componentes principales, como: $\mathbf{X} = t_1 p_1^T + t_2 p_2^T + t_3 p_3^T + \dots + t_A p_A^T$

Siendo A, el número de componentes principales utilizados.

- Asignación de nuevas muestras de cada una de las clases. Se realiza a través de la modelización anterior. En este paso SIMCA aprovecha para calcular una serie de estadísticos. Con estos estadísticos se puede cuantificar el envoltorio o el espacio que rodea a cada uno de las clases de modelos. Mediante criterios como la distancia entre el envoltorio y el modelo se puede fácilmente decidir si las nuevas muestras están fuera o dentro de una determinada clase de modelo. Son utilizadas diferentes distancias para evaluar la pertenencia de las nuevas muestras a las diferentes clases, como la distancia del objeto al modelo (residuo) y la distancia al centro del modelo.

Los resultados de la clasificación permitieron estudiar los modelos y el poder de discriminación de las variables de forma individual así como la diferencia entre las clases. Para estas finalidades se utilizaron:

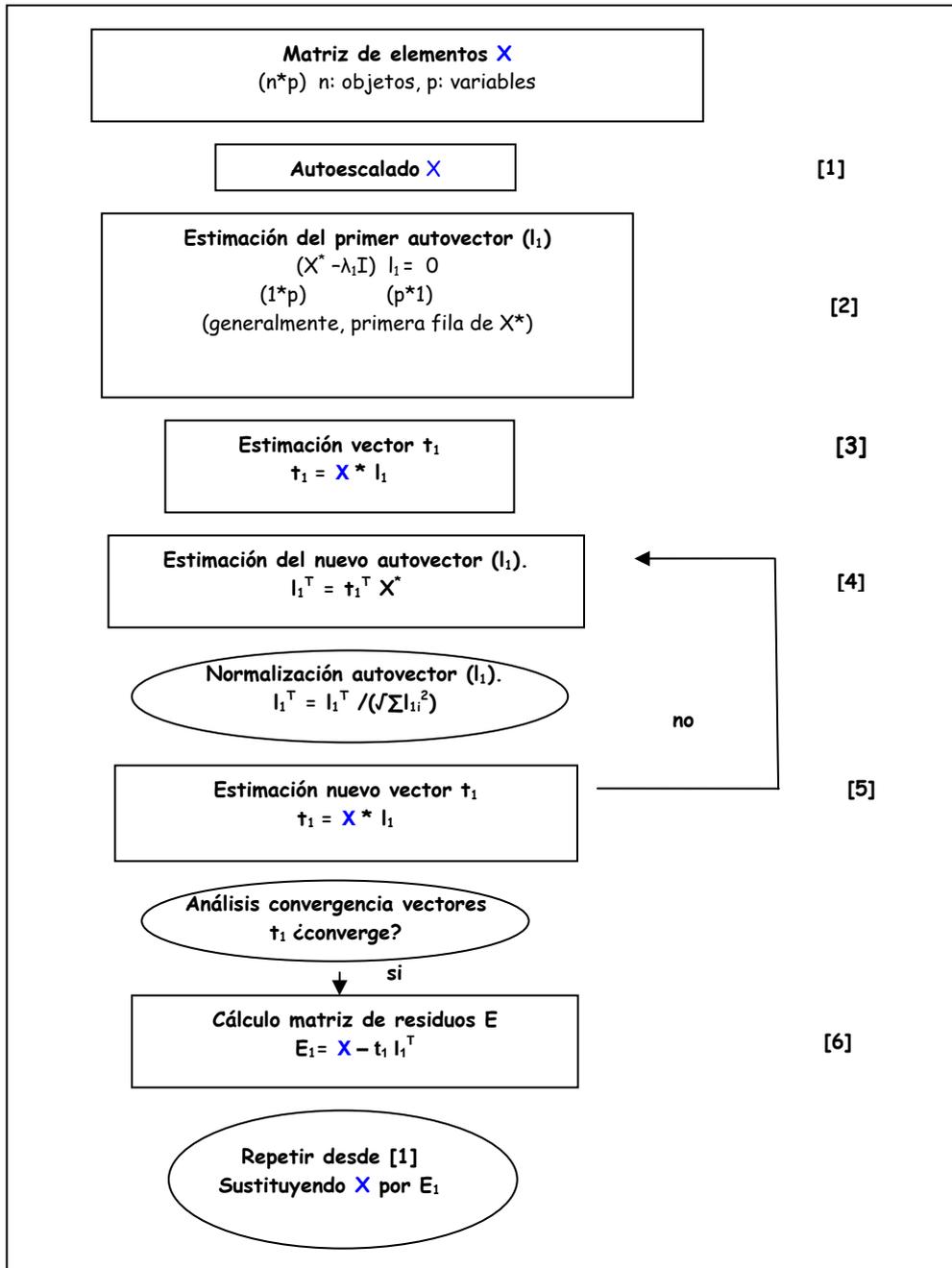
- El gráfico de distancias (Model distance plot) permite visualizar la distancia entre modelos para comprobar si son realmente diferentes. Como regla general se consideran que los modelos son diferentes significativamente si las distancias son superiores a 3. La distancia de un modelo a si mismo, por definición es 1.
- El gráfico de poder de discriminación (*Discrimination power plot*) es similar al anterior y permite calcular el poder discriminante de las diferentes variables entre dos modelos. Al igual que en el caso anterior, se entiende que una variable

tiene capacidad discriminante si su valor es superior a 3. Valores cercanos a 1 indican falta de poder de discriminación.

- El gráfico del poder de modelización (*Modeling power plot*) indica la participación de la varianza de cada variable en la descripción del modelo. Este parámetro varía de 0 a 1, considerándose que las variables con un valor < 0.3 son menos importantes.

El programa utilizado para el cálculo de componentes principales y la clasificación fue el Unscrambler® v. 6.11.

Figura 4.4. Esquema del algoritmo NIPALS del análisis de componentes



principales.

4.3. Resultados

4.3.1. Comportamiento térmico de los tubos

- *Pared del tubo invernadero*

La evolución diaria del gradiente de temperatura entre la pared y el aire exterior (C_{p-aex}) registró, durante el invierno, un periodo de calentamiento entre las 9 h y las 18 h y un periodo de enfriamiento, con una ligera inversión térmica, el resto del tiempo (Figura 4.5a). El máximo de calentamiento de la pared se alcanzó sobre las 16 h. Durante la noche se registró un periodo con inversión térmica entre las 18 y las 5 h, para luego mantenerse igualadas ambas temperaturas. Este patrón de calentamiento de la pared condicionó el calentamiento del aire interior (Figura 4.5b). Así, se registró un gradiente positivo durante el periodo comprendido entre las 11 y las 18 h. A partir de ese momento, se inició un enfriamiento que concluyó con la igualdad de temperaturas entre la pared y el aire del interior. No se registró inversión térmica en ningún tubo. En algunos modelos, la temperatura del aire interior fue superior a la pared durante el día, alcanzándose un gradiente negativo entre ambos. La evolución de C_{p-aex} durante la época primaveral registró un gradiente positivo entre las 9 y las 20 h, con un máximo en el entorno de las 17 h (Figura 4.6a). El resto del tiempo se detectó un gradiente negativo que no llegó a superar los -2°C . La evolución del gradiente entre la pared y el aire interior puso de manifiesto, nuevamente, un gradiente negativo durante las horas centrales del día en algunos modelos (Figura 4.6b). El comportamiento en el resto de los tubos fue desigual, con un periodo de calentamiento entre las 9 y las 19 h. El resto del tiempo las temperaturas permanecieron similares, aunque en algunos tubos se detectó una ligera inversión térmica. La evolución de C_{p-aex} durante la época estival registró un gradiente negativo durante la noche en todos los tubos (Figura 4.7a). Durante el día la pared se mantuvo más caliente que el exterior, alcanzando su valor máximo entre las 17.5 y las 18.5 h. La curva diaria de C_{p-ain} registró un comportamiento diferente, ya que al comienzo del día el aire en el interior del tubo se calentó más deprisa que la pared, lo que originó un gradiente negativo en la mayoría de los tubos (Figura

4.7b). A partir de las 16 h se igualaron ambas temperaturas y entonces se inició un gradiente positivo que alcanzó su valor máximo alrededor de las 19 h. Una vez alcanzado este máximo se detectó un rápido enfriamiento de la pared del tubo, hasta igualarse las temperaturas de la pared y del exterior alrededor de las 21 h. A partir de ese instante, las temperaturas se mantuvieron similares sin detectarse inversión térmica en ningún tubo. Durante el otoño, la evolución diaria de C_{p-aex} registró un gradiente positivo en el periodo entre las 10 y las 17 h (Figura 4.8a). El resto del tiempo se mantuvo un gradiente negativo. La evolución de C_{p-ain} fue muy singular, ya que en el periodo de tiempo que se detectó un gradiente positivo en C_{p-aex} , esta variable registró un gradiente negativo en la totalidad de los tubos (Figura 4.8b). Durante el resto del tiempo las temperaturas permanecieron muy similares.

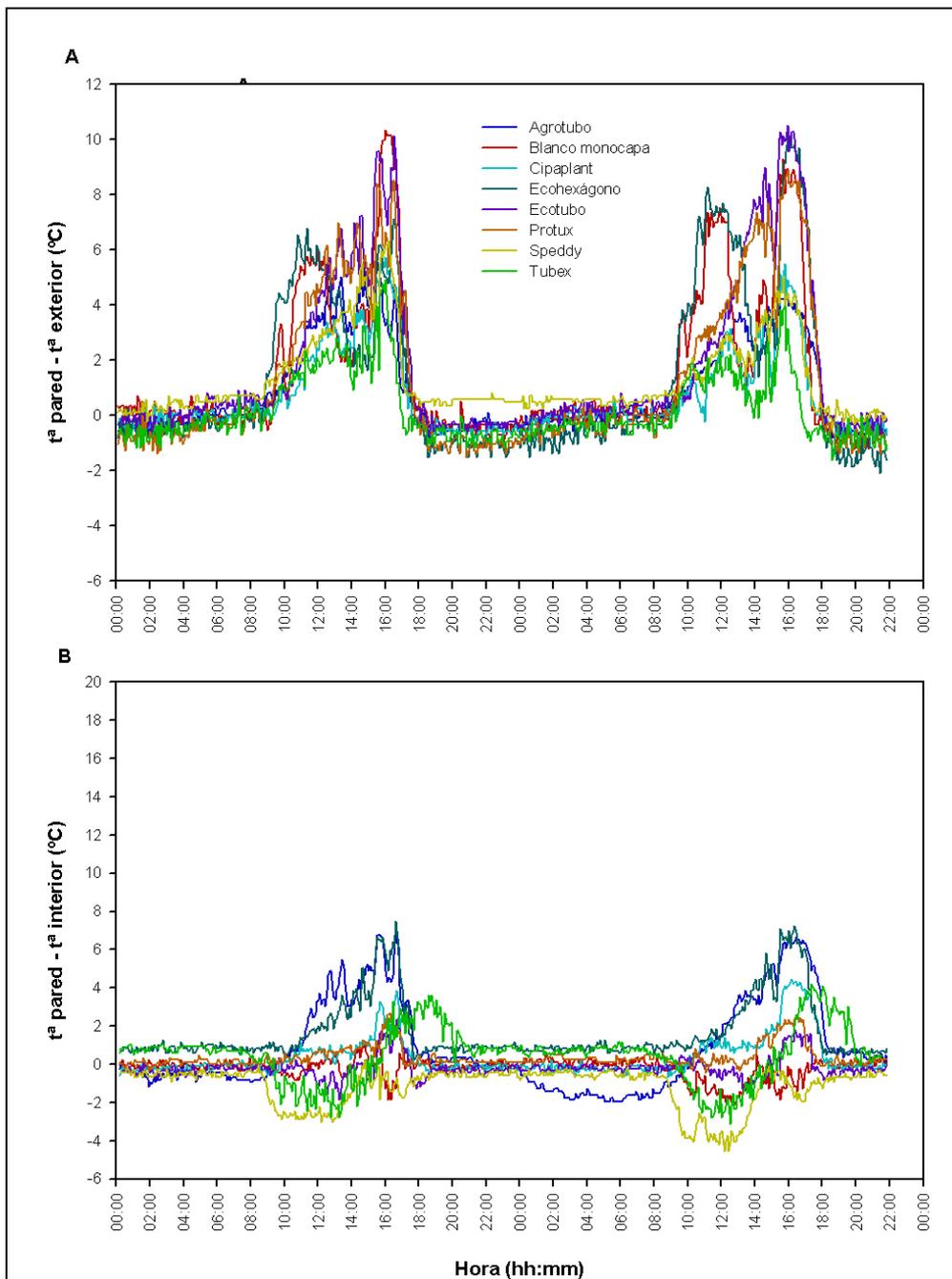


Figura 4.5. Invierno, gradiente térmico entre la pared y el aire del exterior (gráfico A) y entre la pared y el aire del interior (gráfico B).

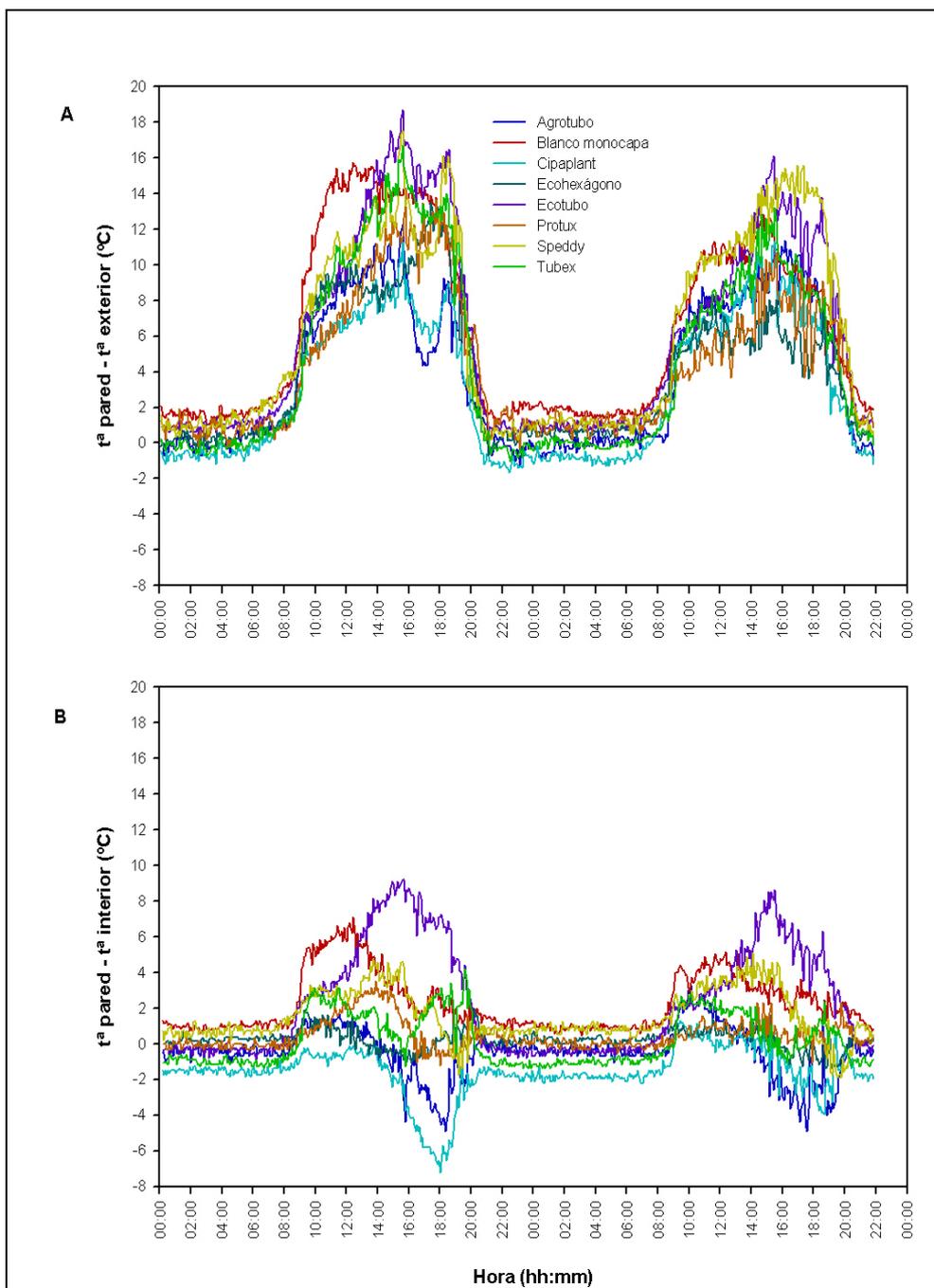


Figura 4.6. Primavera, gradiente térmico entre la pared y el aire del exterior (gráfico A) y entre la pared y el aire del interior (gráfico B).

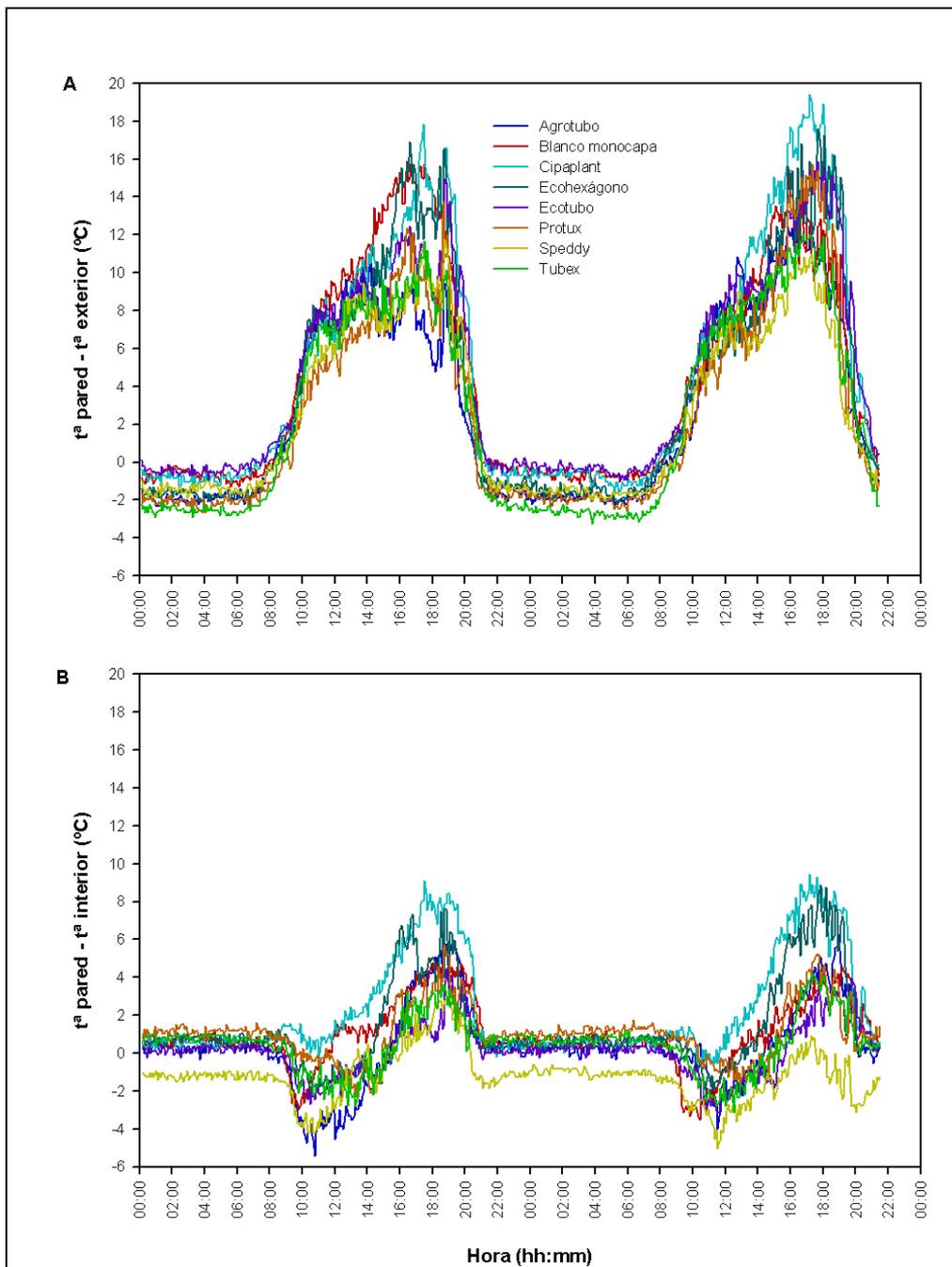


Figura 4.7. Verano, gradiente térmico entre la pared y el aire del exterior (gráfico A) y entre la pared y el aire del interior (gráfico B).

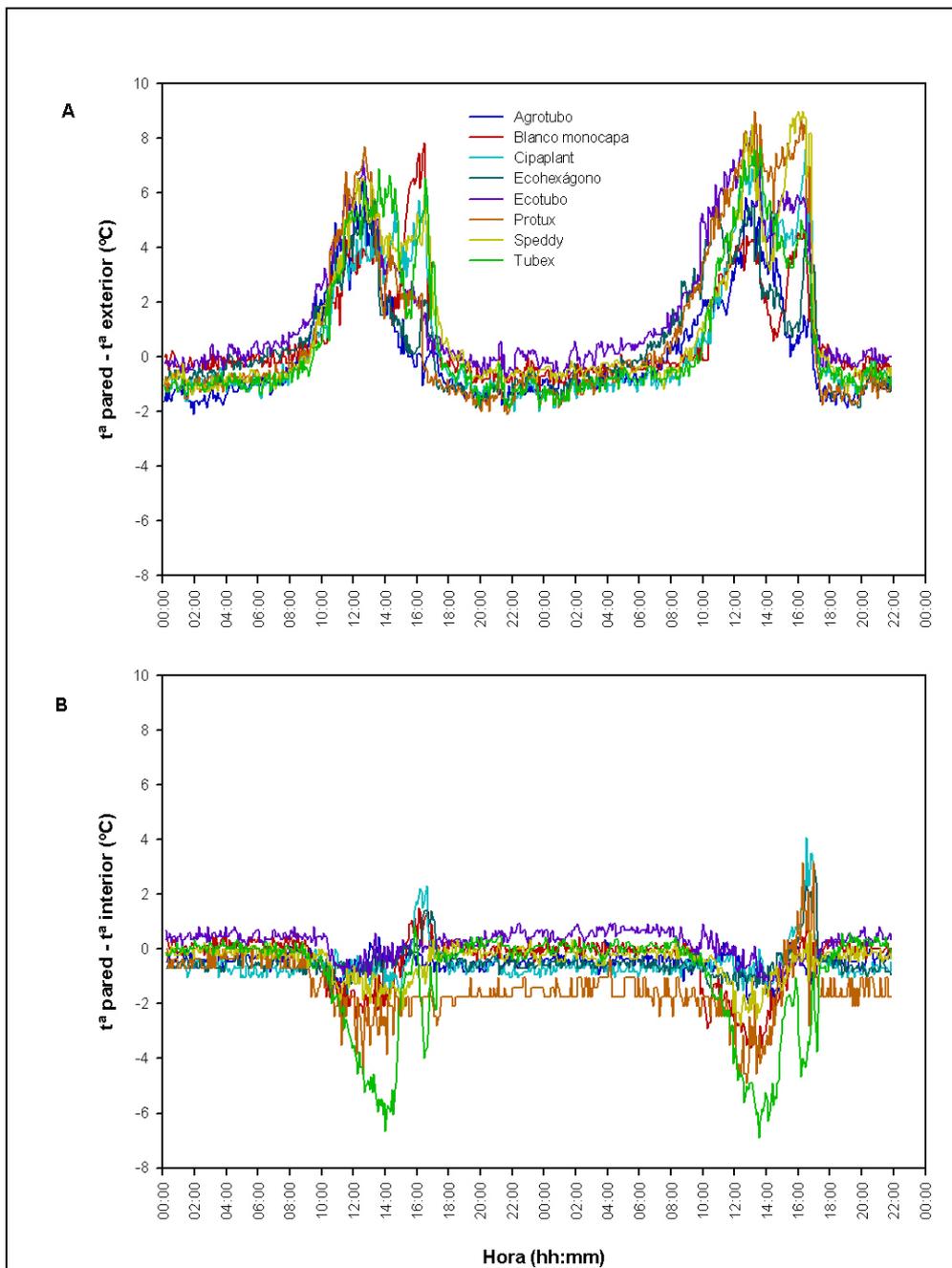


Figura 4.8. Otoño, gradiente térmico entre la pared y el aire del exterior (gráfico A) y entre la pared y el aire del interior (gráfico B).

El gradiente térmico máximo entre la pared y el aire del exterior registró diferencias significativas debidas a los tubos y a las épocas del año (Tabla 4. IV). $C_{(p-aex)max}$ presentó diferencias entre los tubos que alcanzaron el valor máximo, Ecotubo y Blanco, y el que registró el valor mínimo, Agrotubo. Para las diferentes épocas del año, la primaveral y la estival registraron el valor máximo, casi el doble que el registrado en otoño e invierno.

Tabla 4.IV. Gradiente térmico máximo entre la pared del tubo y el aire exterior, según los diferentes tubos y épocas del año. El valor medio está acompañado de su error estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 5\%$), Test de Tuckey.

Modelo	$C_{(p-aex) max}$	Época	$C_{(p-aex) max}$
Agrotubo	9.8 (1.12) b	Invierno	8.3 (0.66) b
Blanco	13.8 (1.00) a	Primavera	15.0 (0.71) a
Cipaplant	11.2 (1.12) ab	Verano	15.8 (0.62) a
Ecohexágono	13.4 (1.11) ab	Otoño	9.8 (0.43) b
Ecotubo	14.1 (1.15) a		
Protux	12.7 (0.93) ab		
Speedy	11.8 (0.99) ab		
Tubex	10.8 (1.04) ab		

En el gradiente térmico máximo entre la pared y el aire del interior fue significativa la interacción entre el tipo de tubo y la época del año. En la mayoría de los tubos se alcanzó el valor máximo en la época estival y el mínimo en la época otoñal o invernal (Figura 4.9). El valor máximo, que varió según el tipo de tubo y la época del año, osciló entre 5° y 10°C. Speedy fue el tubo que registró en todas las épocas un valor más bajo de este gradiente. Ecotubo presentó un comportamiento diferente al general al registrar el valor máximo en la época primaveral. El comportamiento tan diferente de este tubo, en cuanto a las variables térmicas de la pared, puede deberse a los precintos que recorren toda la longitud del mismo.

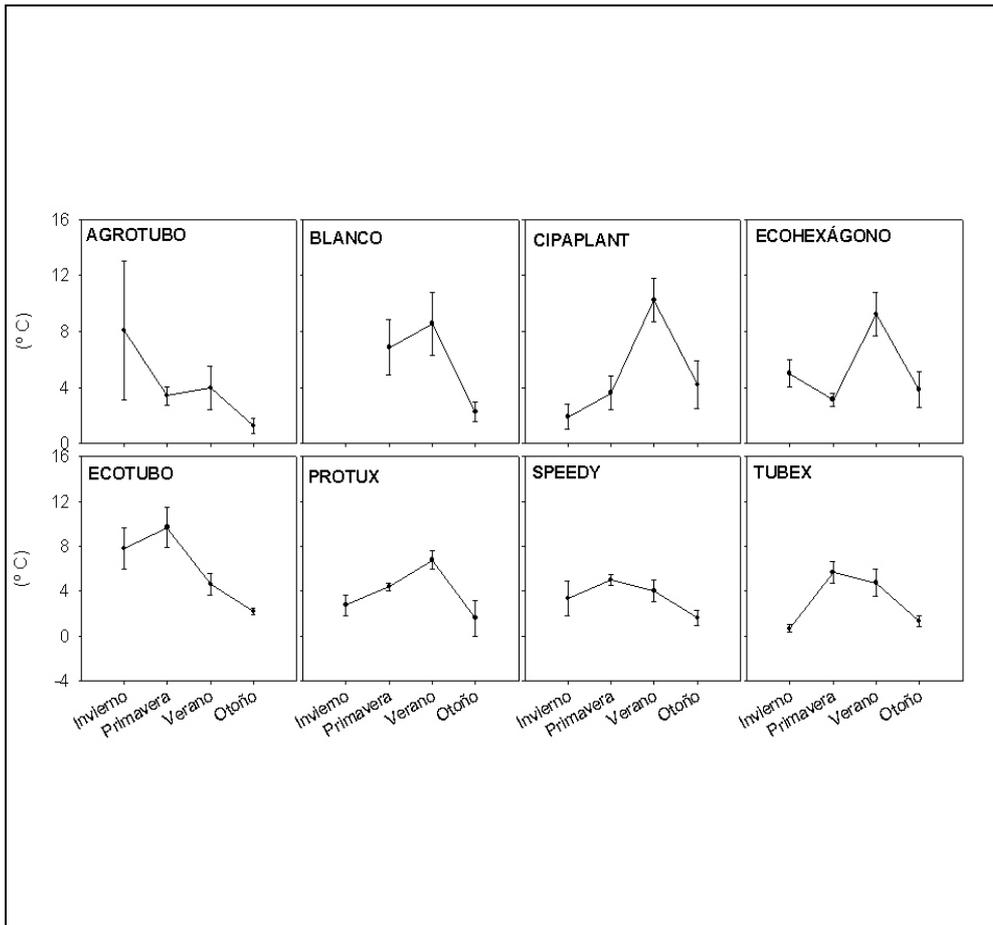


Figura 4.9. Gradiente térmico máximo entre la pared del tubo y el aire interior, según los diferentes tubos y épocas del año.

- *Aire en el interior del tubo invernadero*

La evolución diaria del aumento de la temperatura del aire en el interior del tubo, respecto del aire en el exterior, mostró en los diferentes modelos de tubos un comportamiento diferente en cada una de las estaciones del año (Figuras 4.10 y 4.11). En el invierno, la evolución diaria del calentamiento presentó patrones diferentes según los modelos de tubo (Figura 4.10a). Para los modelos más claros alcanzó su valor máximo diario en el entorno de las 10 h, mientras que para el resto fue a las 13 h. Alrededor de las 16 h el calentamiento empieza a descender llegando a producirse una inversión térmica a partir de las 18 h. Alrededor de las 0 h se

produce la igualdad entre la temperatura interior y la exterior. A partir de la salida del sol, en el verano, todos los tubos se calentaron muy deprisa, alcanzando sus valores máximos alrededor de las 10 mañana que mantuvieron hasta que empezaron a decrecer alrededor de las 19 h (Figura 4.11a). A partir de las 21 h se registró una inversión térmica generalizada, de diferente magnitud según los tubos. El comportamiento de la curva es muy definido, con dos zonas de estabilidad alrededor de sus valores máximos y mínimos y unos periodos de calentamiento y enfriamiento muy rápidos. Para la primavera y el otoño, la curva de diaria de calentamiento ha sido diferente (Figuras 4.10b y 4.11b). En la primavera, el máximo se alcanzó alrededor de las 15 h, para inmediatamente comenzar a decrecer; mientras que en el otoño el máximo se alcanzó sobre las 13 h para luego ir lentamente descendiendo.

Para las diferentes variables térmicas analizadas se han encontrado diferencias significativas tanto por el modelo de tubo como por la época de medición (Tabla 4. V). Sin embargo, el ciclo de calentamiento no ha presentado diferencias significativas en ninguna de las variables.

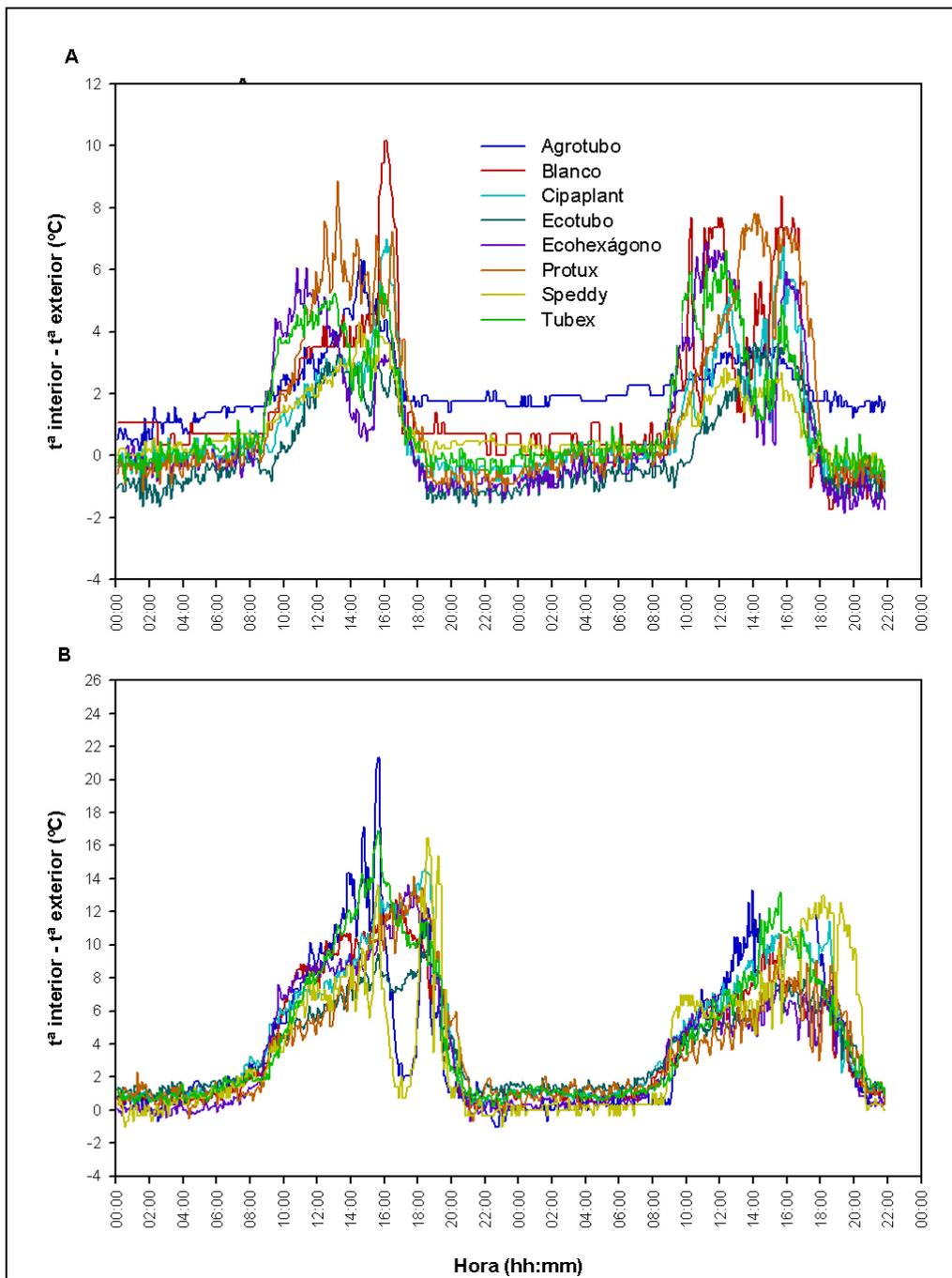


Figura 4.10. Variación del calentamiento del aire confinado durante 48 h en invierno (gráfico A) y primavera (gráfico B).

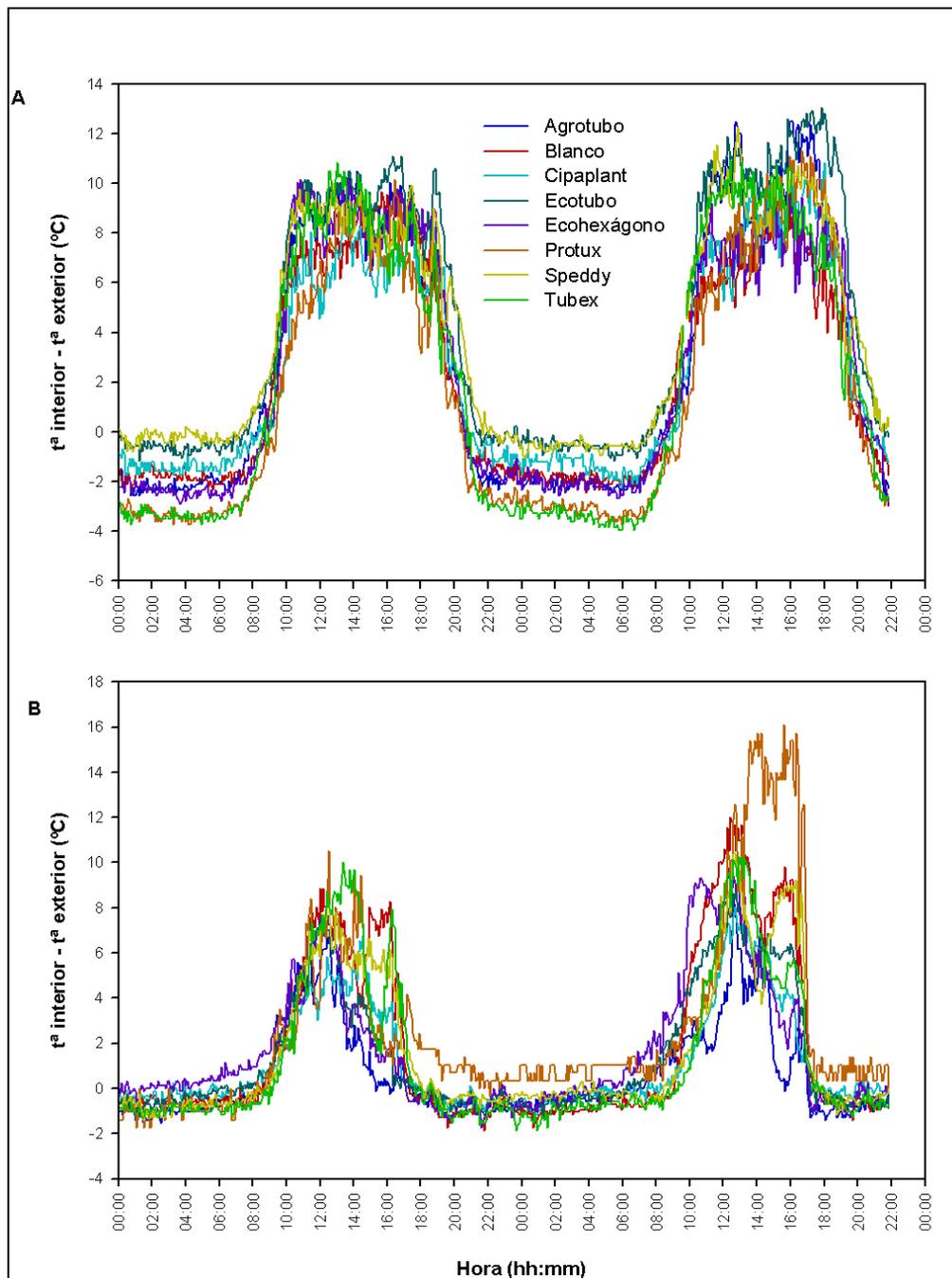


Figura 4.11. Variación del calentamiento del aire confinado durante 48 h en verano (gráfico A) y otoño (gráfico B).

Tabla 4.V. Tabla resumen del ANOVA de las variables térmicas, mostrando el valor de P de los factores principales y de sus interacciones. Temperatura máxima ($^{\circ}$ C) (t_{amax}), temperatura mínima ($^{\circ}$ C) (t_{amin}), gradiente térmico máximo ($^{\circ}$ C)(Δt_a),

calentamiento máximo ($^{\circ}\text{C}$) (C_{amax}), enfriamiento máximo ($^{\circ}\text{C}$) (E_{amax}), duración período calentamiento (h) (D_{ac}) y desfase de tiempo entre los valores máximos de la temperatura interior y exterior (h) (δT_a). Sólo se indican los valores de $P < 0.05$.

	C_{amax}	E_{amax}	D_{ac}	t_{amax}	t_{amin}	Δt	δT_a
<i>Modelo</i>	0.0259	0.007		0.0066	0.0012		0.0183
<i>Ciclo</i>							
<i>Época</i>	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001
<i>Modelo * Ciclo</i>							
<i>Modelo * Época</i>	0.0006	0.0084	0.0005				
<i>Ciclo * Época</i>							
<i>Modelo * Ciclo * Época</i>							
<i>Bloque</i>	0.0003			<.0001		0.0008	

El calentamiento y enfriamiento máximo del aire en el interior del tubo mostró un comportamiento distinto según los tubos y las épocas del año (Figura 4.12). C_{amax} registró sus valores más altos durante la primavera oscilando entre 13° y 16°C , para la mayoría de los tubos. En dos tubos oscuros (Agrotubo y Ecotubo) se manifestaron los valores máximos y mínimos en esta época con 20° y 10°C , respectivamente. El invierno fue la estación donde todos los tubos alcanzaron el valor mínimo de esta variable, que osciló entre 5° y 8.7°C . Los valores en la época estival fueron ligeramente inferiores a los primaverales, oscilando C_{amax} entre 11° y 14°C . El enfriamiento máximo del aire en el interior del tubo presentó su valor mínimo durante el verano. La magnitud de esta inversión térmica osciló entre -1.3° y -4.2°C . Protux y Tubex fueron los tubos que mostraron el valor máximo. Por el contrario, en la época invernal la magnitud máxima de la inversión no sobrepasó los -2°C . En la época primaveral los valores de la inversión térmica alcanzaron -1°C .

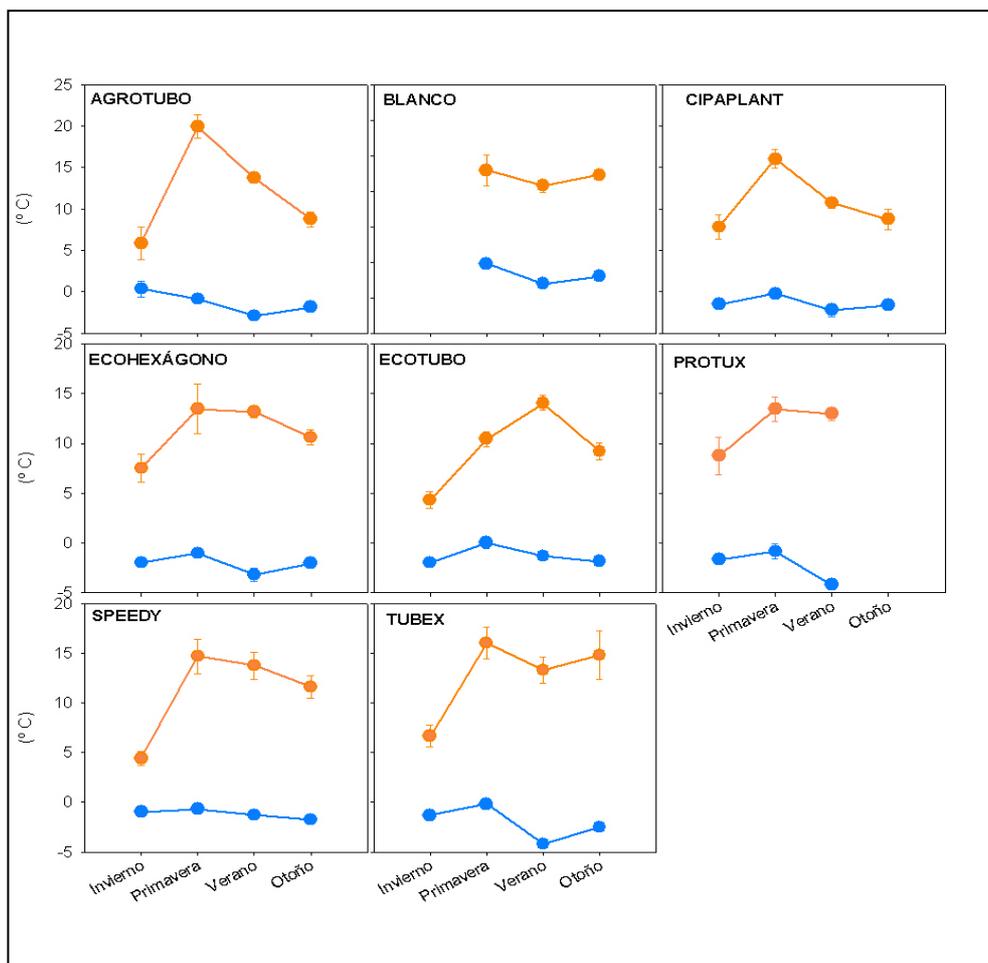


Figura 4.12. Calentamiento máximo (línea naranja) y enfriamiento máximo (línea azul) del aire en el interior del tubo invernadero, respecto del exterior, para las diferentes épocas del año.

La duración del periodo de calentamiento varió según las épocas del año en los diferentes tubos (Figura 4.13). La primavera presentó los valores más altos al no registrarse inversión térmica apenas en los diferentes modelos. Por el contrario, la época invernal mostró los valores mínimos con apenas 10 horas. Durante el verano el periodo de calentamiento fue de 12 h.

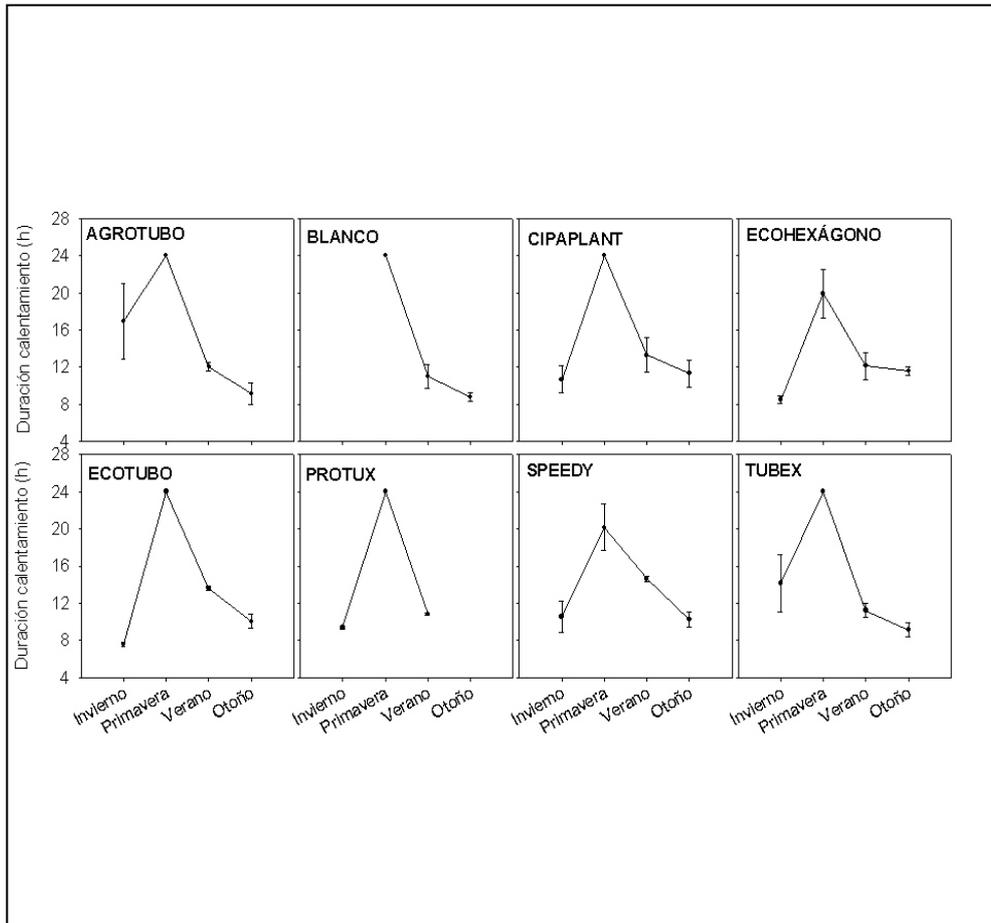


Figura 4.13. Duración del periodo de calentamiento para los tubos invernadero en las diferentes épocas.

Para el resto de las variables térmicas analizadas se registraron muy pocas diferencias significativas entre los diferentes modelos de tubos (Tabla 4.VI). La temperatura máxima del aire en el interior presentó diferencias sólo entre el modelo que alcanzó el máximo, Blanco monocapa, y los modelos que mostraron el valor mínimo, Cipaplant, Ecotubo y Speedy. El mismo comportamiento se manifestó para la temperatura mínima, donde el valor máximo correspondió a Agrotubo y los valores mínimos a Tubex y Cipaplant. El gradiente térmico no presentó diferencias entre los modelos oscilando entre 23° y 28°C. El desfase horario entre el valor máximo del aire en el exterior y el máximo en el interior sólo mostró

diferencias entre Ecohexágono, que alcanzó los valores más altos y Protux, que presentó los más bajos.

Tabla 4.VI. Variables térmicas del aire en el interior del tubo invernadero para los diferentes modelos de tubo. Temperatura máxima (°C) (t_{amax}), temperatura mínima (°C) (t_{amin}), gradiente térmico máximo (°C)(Δt_a) y desfase de tiempo entre los valores máximos de la temperatura interior y exterior (h)(δT_a). El valor medio está acompañado de su error estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 5\%$), Test de Tuckey.

	t_{amax} (°C)	t_{amin} (°C)	Δt (°C)	δT_a (h)
<i>Agrotubo</i>	33.4 (3.29) ab	9.4 (1.59) a	24.0 (2.25)	1.5 (0.25) ab
<i>Blanco</i>	35.8 (2.39) a	8.0 (1.20) ab	27.8 (1.71)	1.8 (0.37) ab
<i>Cipaplant</i>	30.7 (2.53) b	5.8 (1.32) b	24.9 (1.79)	1.0 (0.19) ab
<i>Ecohexágono</i>	32.2 (2.56) ab	6.7 (1.40) ab	25.4 (1.73)	2.0 (0.34) b
<i>Ecotubo</i>	31.6 (2.78) b	7.2 (1.56) ab	24.4 (1.60)	1.4 (0.28) ab
<i>Protux</i>	33.7 (3.24) ab	7.0 (1.78) ab	26.7 (1.99)	0.8 (0.17) a
<i>Speedy</i>	31.3 (3.38) b	8.3 (1.64) ab	23.0 (2.13)	1.7 (0.31) ab
<i>Tubex</i>	33.6 (2.78) ab	6.1 (1.24)b	27.5 (1.99)	1.7 (0.31) ab

La temperatura máxima absoluta registrada en los diferentes tubos durante el verano osciló en el entorno de los 50°C en la mayoría de los modelos (Tabla 4.VII). La duración de las temperaturas superiores a 50°C alcanzó las 2.5 h en tubos tan diferentes como Ecotubo y Speddy. Tres de los seis tubos que superaron estos umbrales de temperatura son de colores claros, llamando la atención los valores registrados por Ecotubo que es el más oscuro.

Tabla 4.VII. Temperatura máxima absoluta registrada durante el verano en el interior de los tubo invernadero y tiempo en el que la temperatura superó los 50°C.

	Máximo absoluto de temperatura (°C)	Tiempo temperatura > 50° C (min)
<i>Agrotubo</i>	50.4	-
<i>Blanco</i>	50.7	80
<i>Cipaplant</i>	49.7	-
<i>Ecohexágono</i>	48.6	-

<i>Ecotubo</i>	53.9	150
<i>Protux</i>	51.4	15
<i>Speddy</i>	53.2	150
<i>Tubex</i>	52.2	145

Para las diferentes épocas del año las variables térmicas presentaron diferencias muy marcadas (Tabla 4.VIII). t_{amax} y t_{amin} registraron en el verano sus valores máximos y en el invierno, los mínimos. El valor invernal fue 4 veces inferior al estival en t_{amax} y 15 veces en t_{amin} . Respecto del gradiente térmico correspondió a la época primaveral y estival el valor máximo, que fue dos veces superior al alcanzado en la época invernal. El desfase de tiempo entre los valores máximos de la temperatura interior y exterior presentó diferencias muy marcadas entre el verano, que presentó el valor máximo, y la primavera, que mostró el mínimo con un valor tres veces inferior al estival.

Tabla 4.VIII. Variables térmicas del aire en el interior del tubo invernadero para las diferentes épocas. Temperatura máxima (°C) (t_{amax}), temperatura mínima (°C) (t_{amin}), gradiente térmico máximo (°C)(Δt_a) y desfase de tiempo entre los valores máximos de la temperatura interior y exterior (h)(δT_a). El valor medio está acompañado de su error estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 5\%$), Test de Tuckey.

	t_{amax} (°C)	t_{amin} (°C)	Δt (°C)	δT_a (h)
<i>Invierno</i>	14.2 (0.81) c	-1.1 (0.43) d	15.2 (1.04) c	1.3 (0.10) bc
<i>Primavera</i>	35.3 (1.12) b	5.3 (0.41) c	30.0 (1.27) a	0.8 (0.17) c
<i>Verano</i>	47.4 (0.46) a	15.6 (0.45) a	31.8 (0.50) a	2.4 (0.26) a
<i>Otoño</i>	32.8 (0.54) b	8.0 (0.43) b	24.8 (0.74) b	1.5 (0.18) b

El modelo de ajuste lineal que se realizó para el periodo de calentamiento en las diferentes estaciones del año (Tabla 4.IXa y 4.IXb) mostró el carácter altamente significativo del mismo en casi todos los tubos. La varianza explicada por los modelos ha sido dispar. En la primavera, el verano y el otoño superó el 50% en la mayoría de los tubos, mientras que en el invierno fue claramente inferior. La altura solar ha sido una variable altamente significativa, al contrario que el ciclo de calentamiento. Cuando ambas variables explicativas fueron significativas, la altura solar tuvo mayor peso en el modelo. La altura solar muestra una relación directa con el calentamiento en el interior del tubo, mientras que el ciclo ha sido inversa salvo para algunos tubos en las estaciones del otoño y del invierno. El coeficiente de la altura solar que se registró en el verano osciló entre 0.35 y 0.4, mientras que en invierno descendió a valores alrededor de 0.2, lo que implica una mayor rapidez de calentamiento en la primera estación. En la primavera se registraron valores muy bajos, por debajo de 0.1 para cuatro tubos, muy en consonancia con las condiciones climáticas de esos días ya que estuvieron parcialmente nublados. En el otoño, los valores del coeficiente de la altura solar registraron valores intermedios a los del verano y el invierno. Los tubos con coloraciones más claras o más oscuras no han presentado ninguna pauta reconocible, aunque Tubex presentó en todas las estaciones que ha sido significativo, coeficientes elevados.

El modelo de ajuste lineal que se realizó para el periodo de enfriamiento del aire del interior del tubo invernadero en las diferentes estaciones del año (Tabla 4.Xa y 4.Xb) mostró el carácter altamente significativo del mismo en casi todos los tubos. En el

otoño el enfriamiento fue más lento que en el resto de estaciones, ya que en algunos modelos se prolongó desde las 13.5 h hasta las 18.5 h. En el resto de estaciones la duración del enfriamiento, hasta igualarse la temperatura interior con la exterior, duró alrededor de 3 horas. La varianza explicada por los modelos ha variado según las épocas. Con carácter general ha estado alrededor del 50% en la primavera y del 60% en el verano. Por el contrario, en el invierno y en el otoño ha sido generalmente inferior. La altura solar ha sido altamente significativa en todos los tubos y estaciones. Sin embargo, el ciclo durante el verano y el invierno no ha mostrado significación en la mayoría de los tubos. El enfriamiento ha sido directamente proporcional a la altura solar, correspondiéndole los valores más altos del coeficiente de esta variable a la estación de verano y los mínimos a la del invierno y el otoño. Es en esta última estación donde los modelos más oscuros (Agrotubo, Ecotubo y Ecohexágono) registraron los valores más bajos del coeficiente, mientras que en verano son los que lo registraron más alto.

Tabla 4.IXa. Modelo de regresión lineal ($y = a + b(H) + c(I)$), del calentamiento en el interior del tubo (y), según la altura solar (H) y el ciclo de medición (I). El modelo corresponde al intervalo de las 9 a las 13 h para el invierno y de las 9 a las 15 h para la primavera. Debajo del estimador su error estándar, entre paréntesis, y debajo, el valor del coeficiente estandarizado cuando las dos variables explicativas han sido significativas. (*: $p < 0.01$; **: $p < 0.001$; ***: $p < 0.0001$). Se incluyen solo los valores significativos.

	Invierno (9 a 13h)				Primavera (9 a 15 h)			
	R ²	a	b	c	R ²	a	b	c
<i>Agrotubo</i>					0.87		0.22 (0.008) 0.88 ***	-1.86 (0.208) -0.28 ***
<i>Blanco</i>	0.37		0.15 (0.048) 0.29 *	2.02 (0.358) 0.53 ***	0.37	3.90 (0.629) ***	0.13 (0.010) 0.52 ***	-2.10 (0.262) -0.31 ***
<i>Cipaplant</i>	0.15	-3.19 (0.937) **	0.19 (0.038) 0.32 ***	0.96 (0.28) 0.21 **	0.50	2.63 (0.341) ***	0.11 (0.005) 0.69 ***	-0.54 (0.142) -0.13 **
<i>Ecohexágono</i>					0.24	7.59 (0.619) ***	0.06 (0.010) 0.26 ***	-2.55 (0.258) -0.42 ***
<i>Ecotubo</i>	0.49	-2.41 (0.373) ***	0.20 (0.015) 0.66 ***	-0.53 (0.112) -0.22 ***	0.56	3.59 (0.186) ***	0.06 (0.003) 0.68 ***	-0.74 (0.077) -0.31 ***
<i>Protux</i>	0.34	-2.29 (0.850) *	0.34 (0.034) 0.55 ***	-0.88 (0.257) -0.19 **	0.57	2.73 (0.303) ***	0.08 (0.005) 0.68 ***	-1.07 (0.126) -0.33 ***
<i>Speddy</i>	0.10		0.10 (0.021) ***		0.45	3.03 (0.426) ***	0.07 (0.007) ***	
<i>Tubex</i>					0.63		0.19 (0.008) 0.74 ***	-1.946 (0.207) -0.28 ***

Tabla 4.IXb. Modelo de regresión lineal ($y = a + b(H) + c(I)$), del calentamiento en el interior del tubo (y), según la altura solar (H) y el ciclo de medición (I). El modelo corresponde al intervalo de las 9 a las 15 h para el verano y de las 9 a las 13 h para el otoño. Debajo del estimador su error estándar, entre paréntesis, y debajo, el valor del coeficiente estandarizado cuando las dos variables explicativas han sido significativas. (*: $p < 0.01$; **: $p < 0.001$; ***: $p < 0.0001$). Se incluyen solo los valores significativos.

	Verano (9 a 11 h)			Otoño (9 a 13 h)				
	R ²	a	b	C	R ²	a	b	c
<i>Agrotubo</i>	0.52	-6.67 (1.376) ***	0.40 (0.034) 0.68 **	-1.71 (0.436) -0.23 **	0.34	1.97 (0.49) ***	0.14 (0.013) 0.54 ***	-1.14 (0.249) -0.22 ***
<i>Blanco</i>					0.77	-4.44 (0.413) ***	0.32 (0.011) 0.84 ***	1.95 (0.211) 0.26 ***
<i>Cipaplant</i>	0.58	-9.97 (1.348) ***	0.37 (0.033) ***		0.60	-1.54 (0.348) ***	0.19 (0.009) ***	
<i>Ecohexágono</i>	0.41	-7.46 (1.806) ***	0.42 (0.045) 0.62 ***	-1.62 (0.573) -0.18 **	0.45	-1.59 (0.549) *	0.18 (0.014) 0.55 ***	2.46 (0.280) 0.38 ***
<i>Ecotubo</i>	0.59	-6.38 (1.151) ***	0.40 (0.028) 0.76 ***	-0.80 (0.365) -0.12 *	0.41		0.20 (0.015) 0.62 ***	1.12 (0.29) 0.18 **
<i>Protux</i>	0.44	-8.12 (1.269) ***	0.33 (0.031) ***		0.72	-1.84 (0.609) *	0.25 (0.016) ***	
<i>Speddy</i>	0.41		0.30 (0.032) 0.61 ***	-1.06 (0.408) -0.17 *	0.63	-1.76 (0.47) **	0.27 (0.012) ***	
<i>Tubex</i>	0.68	-7.45 (0.86) ***	0.37 (0.021) ***		0.58	-3.12 (0.611) ***	0.32 (0.016) ***	

Tabla 4.Xa. Modelo de regresión lineal ($y = a + b(H) + c(I)$), del enfriamiento en el interior del tubo (y) una vez alcanzado el valor máximo, según la altura solar (H) y el ciclo de medición (I). El modelo corresponde al intervalo de las 16 a las 18 h para el invierno y de las 18 a 21 h para la primavera. Debajo del estimador su error estándar, entre paréntesis, y debajo, el valor del coeficiente estandarizado cuando las dos variables explicativas han sido significativas. (*: $p < 0.01$; **: $p < 0.001$; ***: $p < 0.0001$). Se incluyen solo los valores significativos.

	Invierno (16 a 18 h)				Primavera (18 a 21 h)			
	R ²	a	b	c	R ²	a	b	c
<i>Agrotubo</i>					0.76		0.31 (0.021) ***	
<i>Blanco</i>	0.81		0.68 (0.059) ***		0.38	4.24 (0.840) ***	0.25 (0.025) 0.56 ***	-2.18 (0.468) -0.26 ***
<i>Cipaplant</i>	0.23		0.41 (0.075) ***		0.56	4.11 (0.931) ***	0.42 (0.028) 0.70 ***	-2.710 (0.518) -0.243 ***
<i>Ecohexágono</i>	0.34	2.40 (0.541) ***	0.29 (0.040) ***	2.41 (0.541) ***	0.28	4.18 (1.217) **	0.30 (0.036) 0.49 ***	-2.35 (0.680) -0.20 **
<i>Ecotubo</i>					0.59	3.80 (0.460) ***	0.23 (0.014) 0.74 ***	-1.15 (0.260) -0.20 ***
<i>Protux</i>					0.57	6.96 (0.784) ***	0.27 (0.023) 0.64 ***	-3.11 (0.438) -0.40 ***
<i>Speddy</i>	0.26		0.16 (0.028) ***		0.54		0.37 (0.043) ***	
<i>Tubex</i>	0.60		0.33 (0.027) ***		0.40	3.71 (0.850) ***	0.28 (0.025) 0.60 ***	-1.70 (0.472) -0.19 **

Tabla 4.Xb. Modelo de regresión lineal ($y = a + b(H) + c(l)$), del enfriamiento en el interior del tubo (y) una vez alcanzado el valor máximo, según la altura solar (H) y el ciclo de medición (l). El modelo corresponde al intervalo de las 18 a 21 h para el verano y de las 13 a las 18 h para el otoño. Debajo del estimador su error estándar, entre paréntesis, y debajo, el valor del coeficiente estandarizado cuando las dos variables explicativas han sido significativas. (*: $p < 0.01$; **: $p < 0.001$; ***: $p < 0.0001$). Se incluyen solo los valores significativos.

	Verano (18 a 21 h)				Otoño (13 a 18 h)			
	R ²	a	b	c	R ²	a	b	c
<i>Agrotubo</i>	0.68	-1.79 (0.499) **	0.30 (0.014) ***		0.30	-8.28 (0.84) ***	0.14 (0.013) 0.50 ***	1.19 (0.256) 0.20 ***
<i>Blanco</i>	0.52		0.26 (0.017) 0.71 ***	-0.96 (0.330) -0.14 *	0.36	-10.64 (1.188) ***	0.24 (0.018) 0.57 ***	1.69 (0.364) ***
<i>Cipaplant</i>	0.62		0.28 (0.018) ***		0.46	-9.11 (0.772) ***	0.20 (0.012) 0.68 ***	0.72 (0.237) 0.12 *
<i>Ecohexágono</i>	0.60	-1.87 (0.671) *	0.34 (0.019) ***		0.38	-9.98 (0.876) ***	0.18 (0.013) 0.57 ***	1.53 (0.269) 0.23 ***
<i>Ecotubo</i>	0.61		0.33 (0.018) ***		0.39	-10.80 (0.963) ***	0.19 (0.015) 0.53 ***	2.38 (0.295) 0.33 ***
<i>Protux</i>	0.64	-4.44 (0.603) ***	0.33 (0.017) ***		0.71	-17.95 (1.662) ***	0.27 (0.025) 0.52 ***	6.86 (0.509) 0.66 ***
<i>Speddy</i>	0.20		0.20 (0.027) ***		0.20	-6.66 (1.284) ***	0.18 (0.019) 0.42 ***	1.25 (0.393) 0.15 *
<i>Tubex</i>	0.12		0.21 (0.039) ***		0.29	-8.64 (1.297) ***	0.24 (0.020) ***	

4.3.2. Caracterización óptica de los materiales

Los espectros de los materiales con que están fabricados los tubos presentaron características muy marcadas para los diferentes modelos e intervalos de longitudes de onda (Figura 4.14). En la

región del ultravioleta (< 380 nm) se registró una transmitancia por debajo del 10% para la mayoría de los tubos. En la región del visible (380 a 775 nm) se registró un aumento constante de la transmitancia, presentando tres tramos más o menos característicos. En el primer tramo, entre 380 y 500 ó 520 nm según los tubos, un aumento de la transmitancia entre el 13% y el 48%. Un segundo tramo, en el intervalo entre 520 y 590 nm, con aumentos de transmitancia entre el 25% y el 62%. Y un tercer tramo, hasta los 780 nm, con valores prácticamente constantes. Blanco monocapa no respondió a esta evolución tipo, al aumentar su transmitancia en el intervalo entre 389 y 438 nm ocho veces el valor anterior. El ratio entre el rojo (620 nm) y el rojo lejano (775 nm) osciló entre 0.92 (Protux) y 1.05 (Blanco monocapa). El valor medio de la transmitancia en el intervalo del visible osciló entre el 15% de Agrotubo y el 44% de Blanco monocapa. En la región del infrarrojo cercano (775 a 2500 nm) la transmitancia presentó ligeras variaciones, a excepción de cuatro bandas de absorción en las longitudes de onda alrededor de 1200 nm, 1400 nm, 1740 nm y 2300 nm. Estos picos de absorción tuvieron distinta intensidad en los diferentes tubos, siendo prácticamente inapreciables en Ecotubo. Las transmitancias en esta región no superaron el 40% en la mayoría de los tubos a excepción del Blanco.

4.3.3. Comportamiento lumínico de los tubos

El ambiente lumínico en el interior del tubo, representado por la radiación total en el interior del mismo respecto de la radiación exterior (Figuras 4.15 a 4.22), presentó una curva similar en su evolución anual para los diferentes tubos y posiciones para el intervalo de longitudes de onda del visible e infrarrojo cercano (400-1120 nm). Tuvo su mínimo al comienzo del intervalo, manteniendo un comportamiento creciente hasta alcanzar un valor máximo en las proximidades de 950 nm, para luego decrecer hasta valores ligeramente superiores a los mínimos. Este valor máximo está muy acentuado para las épocas del invierno y del verano (valores mínimos y máximos de la altura solar).

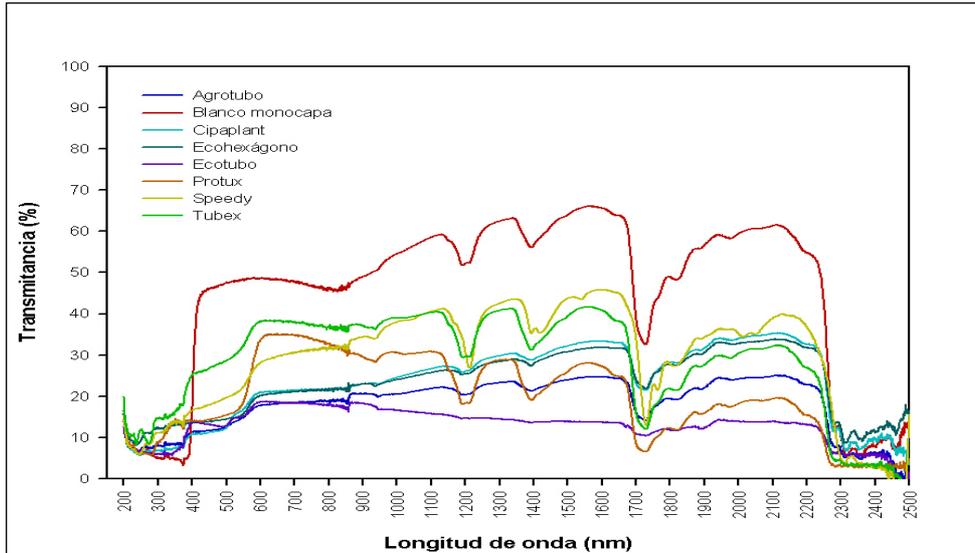


Figura 4.14. Transmitancia de los materiales que forman las paredes de los tubos invernadero en el intervalo de longitudes de onda entre 200 y 2500 nm.

En el invierno se alcanzaron los valores máximos de la *radiación total* gracias a la mayor horizontalidad de los rayos solares. Estos valores máximos oscilaron entre 26%_{951nm, PosiciónC} del Ecotubo al 105%_{951nm, PosiciónA} del Blanco. La época en que estos valores máximos alcanzaron su registro más bajo fue diferente según los modelos.

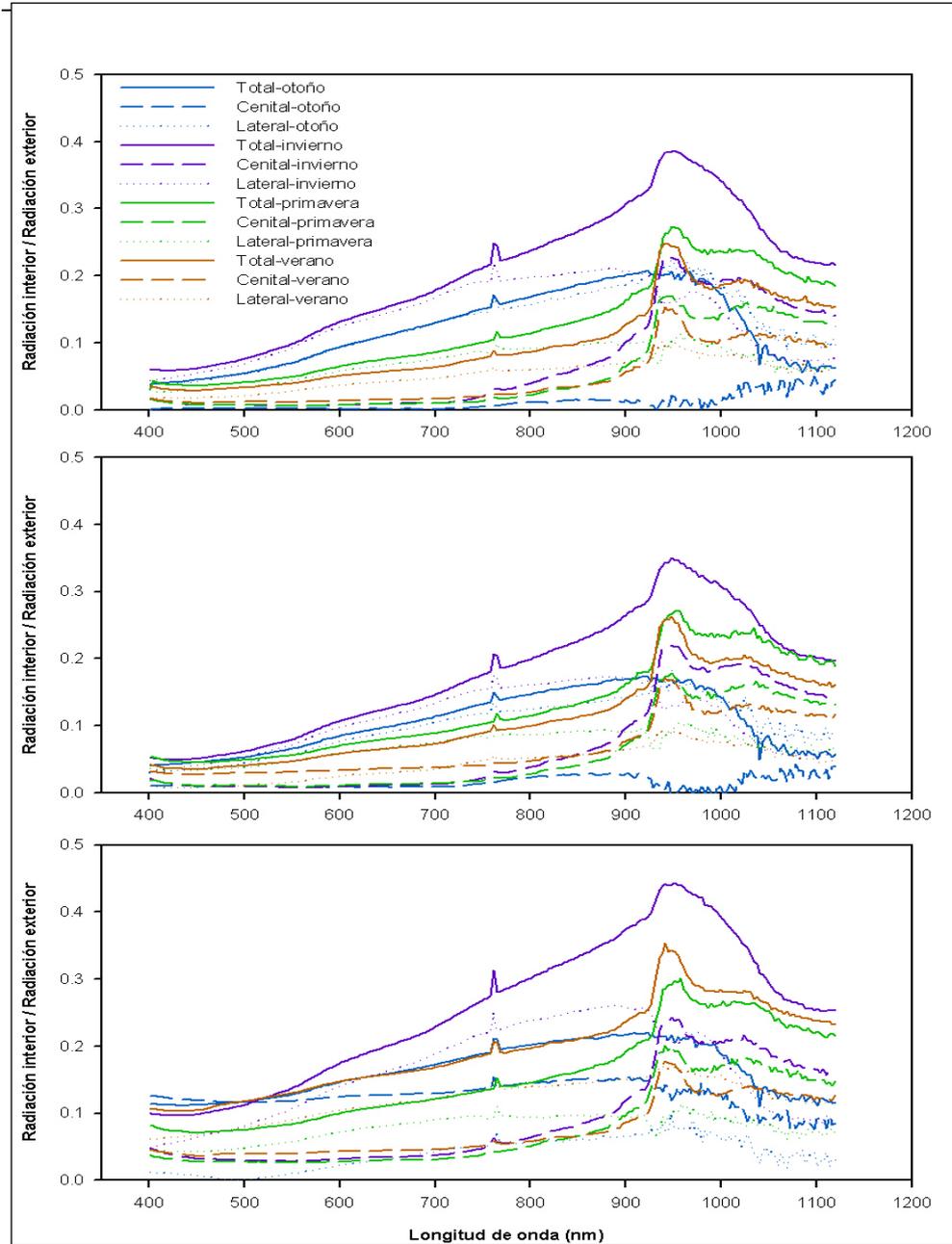


Figura 4.15. Radiación en el interior del tubo respecto del exterior a diferentes posiciones en Agrotubo. 0 cm (gráfico superior), 20 cm (gráfico medio) y 40 cm (gráfico inferior).

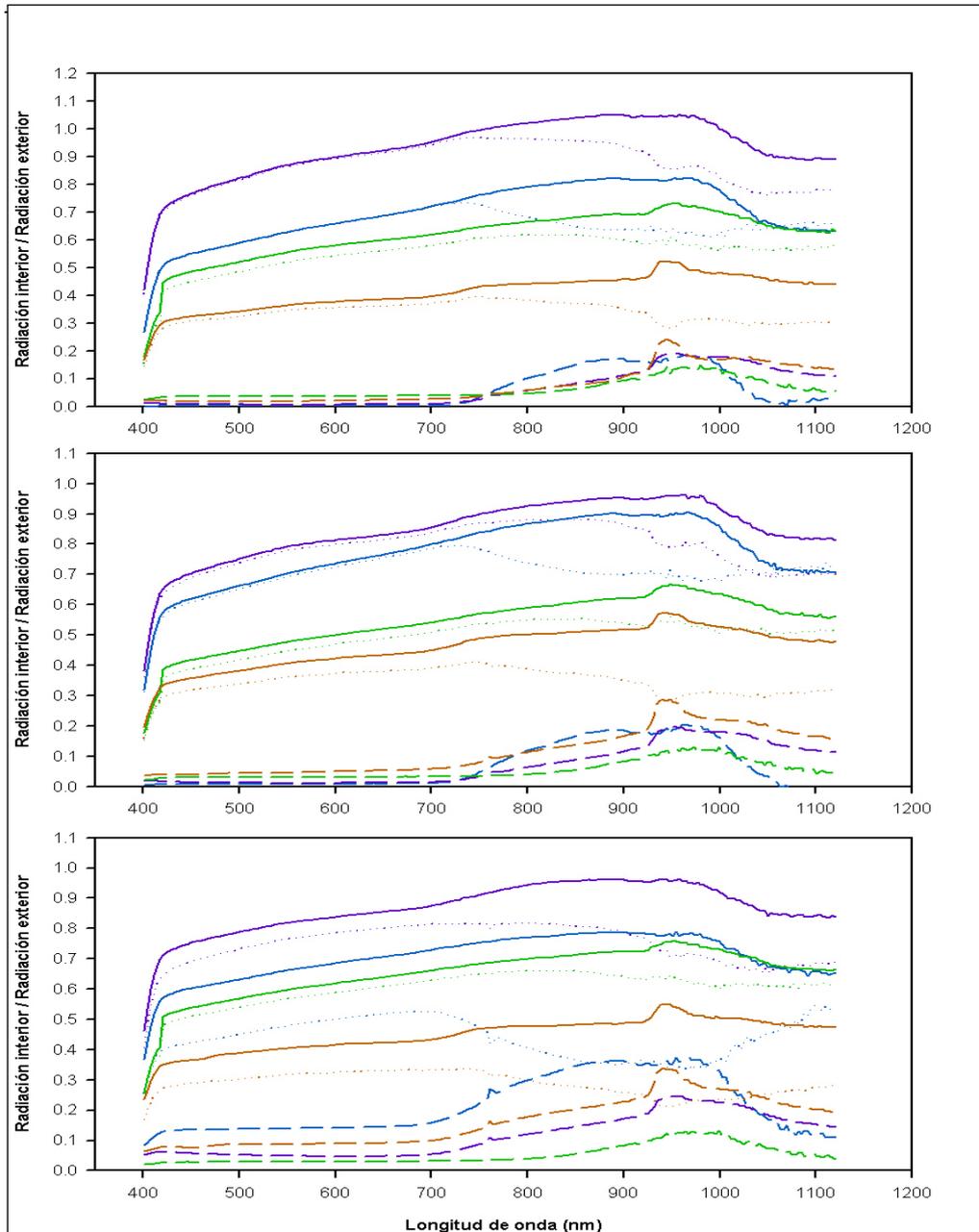


Figura 4.16. Radiación en el interior del tubo respecto del exterior a diferentes posiciones en Blanco monocapa.0 cm (gráfico superior), 20 cm (gráfico medio) y 40 cm (gráfico inferior).

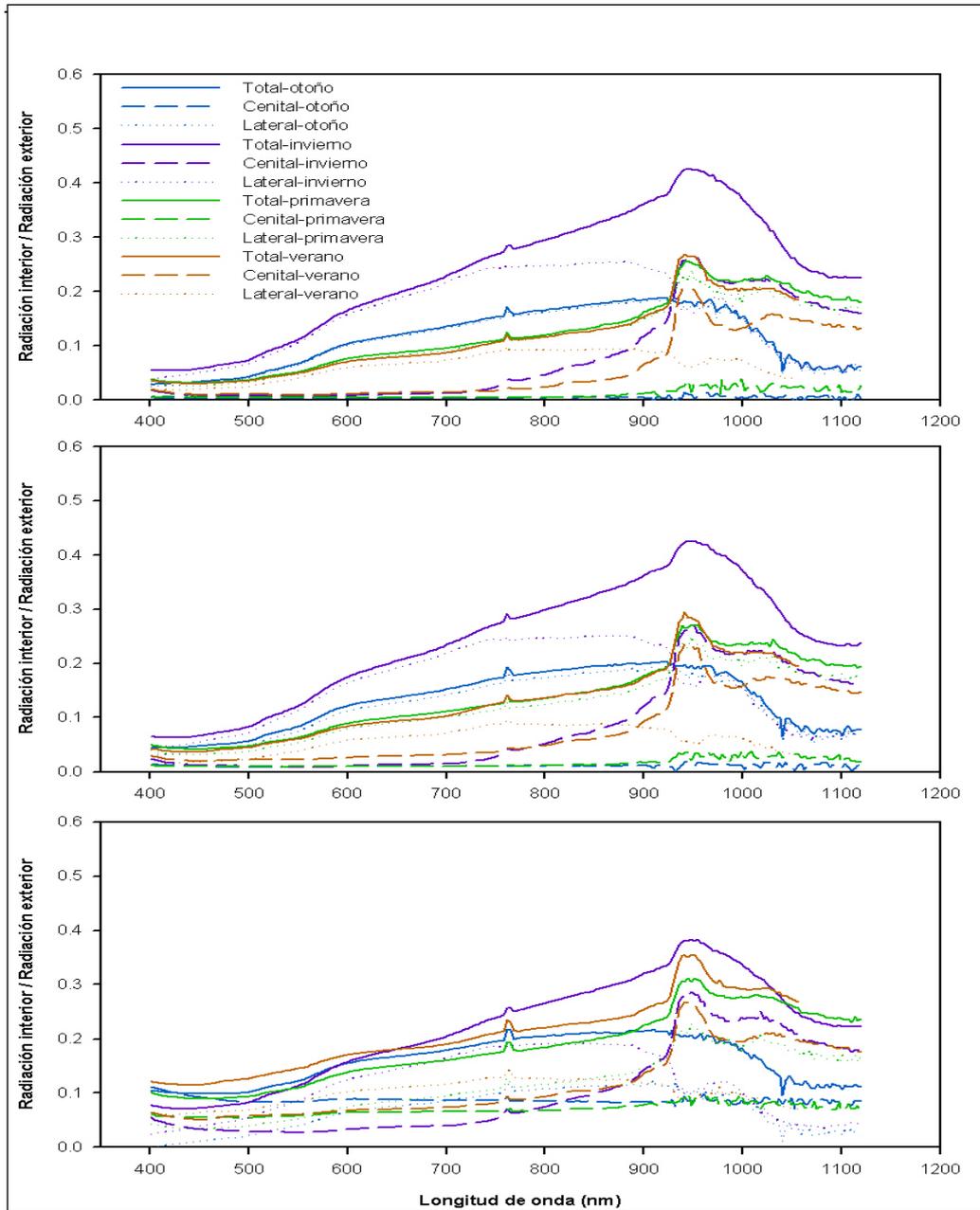


Figura 4.17. Radiación en el interior del tubo respecto del exterior a diferentes posiciones en Cipaplant. 0 cm (gráfico superior), 20 cm (gráfico medio) y 40 cm (gráfico inferior).

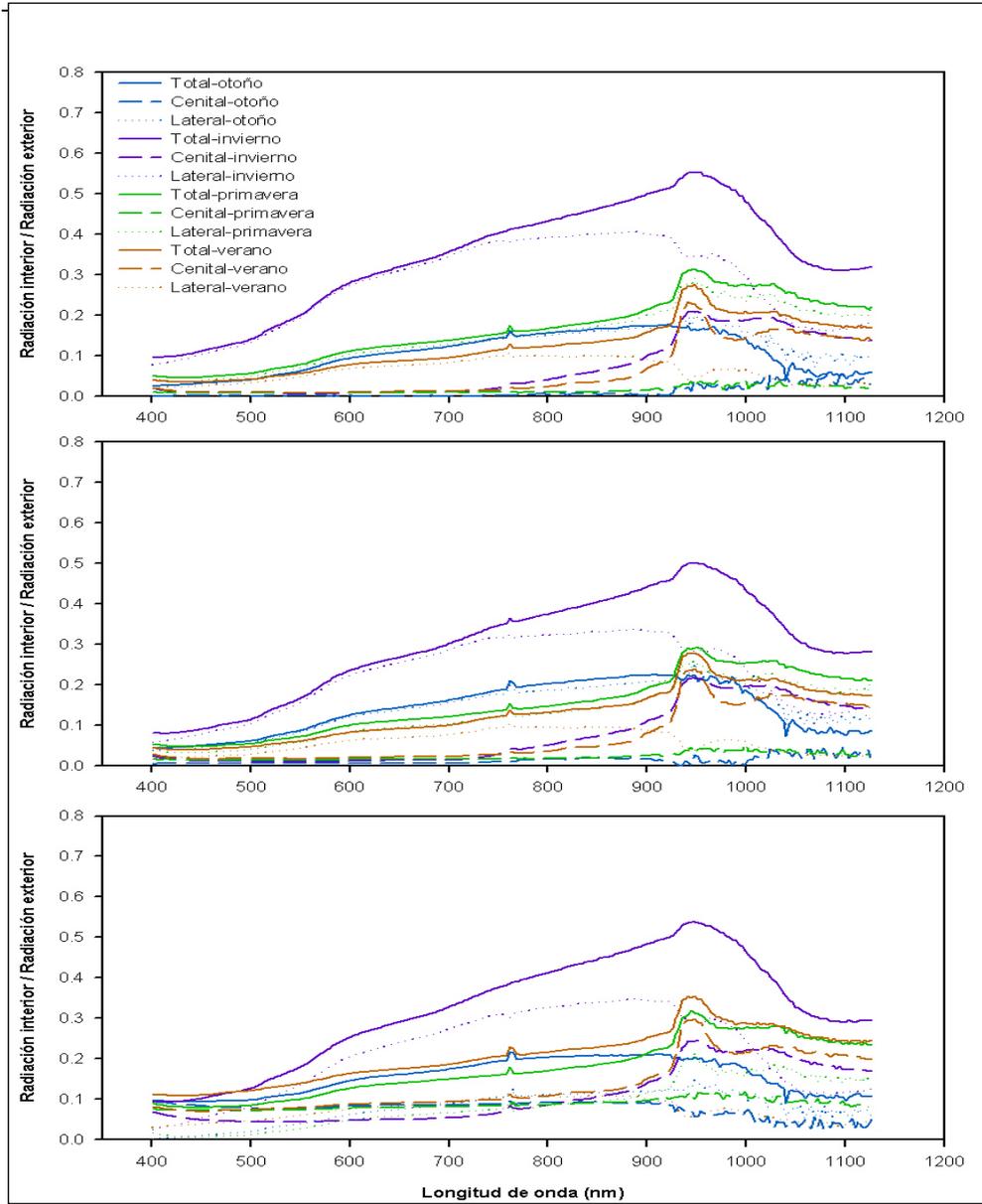


Figura 4.18. Radiación en el interior del tubo respecto del exterior a diferentes posiciones en Ecohexágono.0 cm (gráfico superior), 20 cm (gráfico medio) y 40 cm (gráfico inferior).

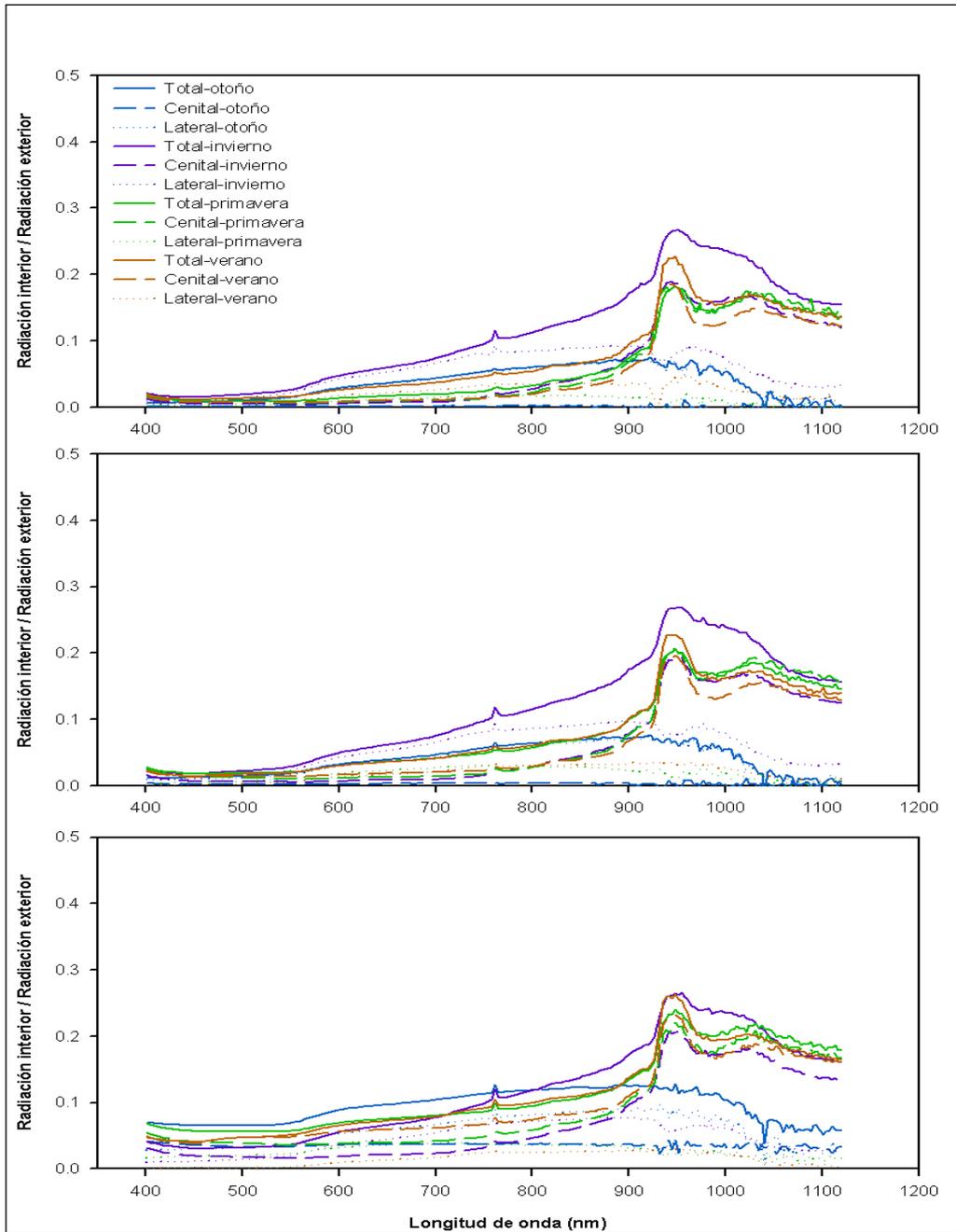


Figura 4.19. Radiación en el interior del tubo respecto del exterior a diferentes posiciones en Ecotubo.0 cm (gráfico superior), 20 cm (gráfico medio) y 40 cm (gráfico inferior).

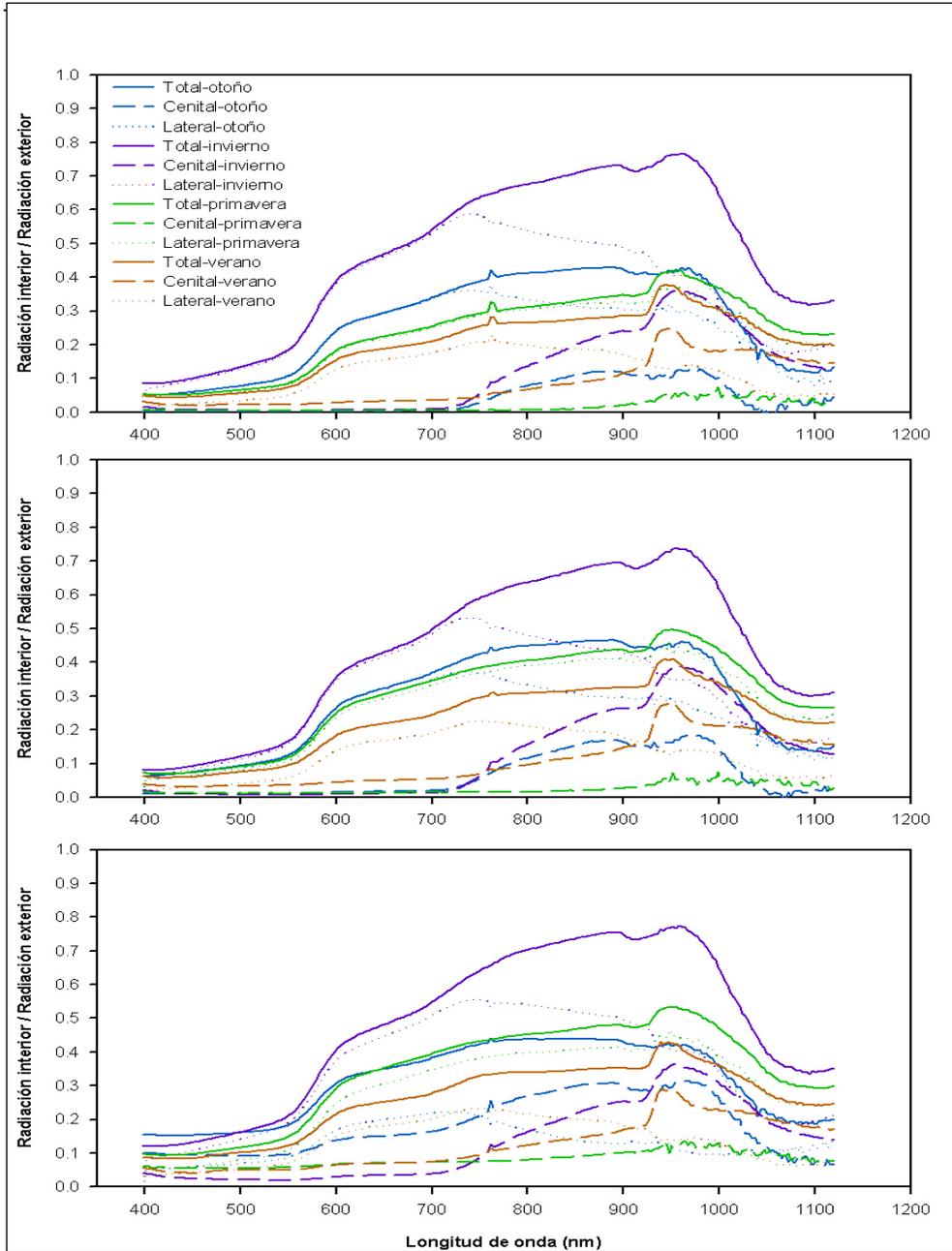


Figura 4.20. Radiación en el interior del tubo respecto del exterior a diferentes posiciones en Protux.0 cm (gráfico superior), 20 cm (gráfico medio) y 40 cm (gráfico inferior).

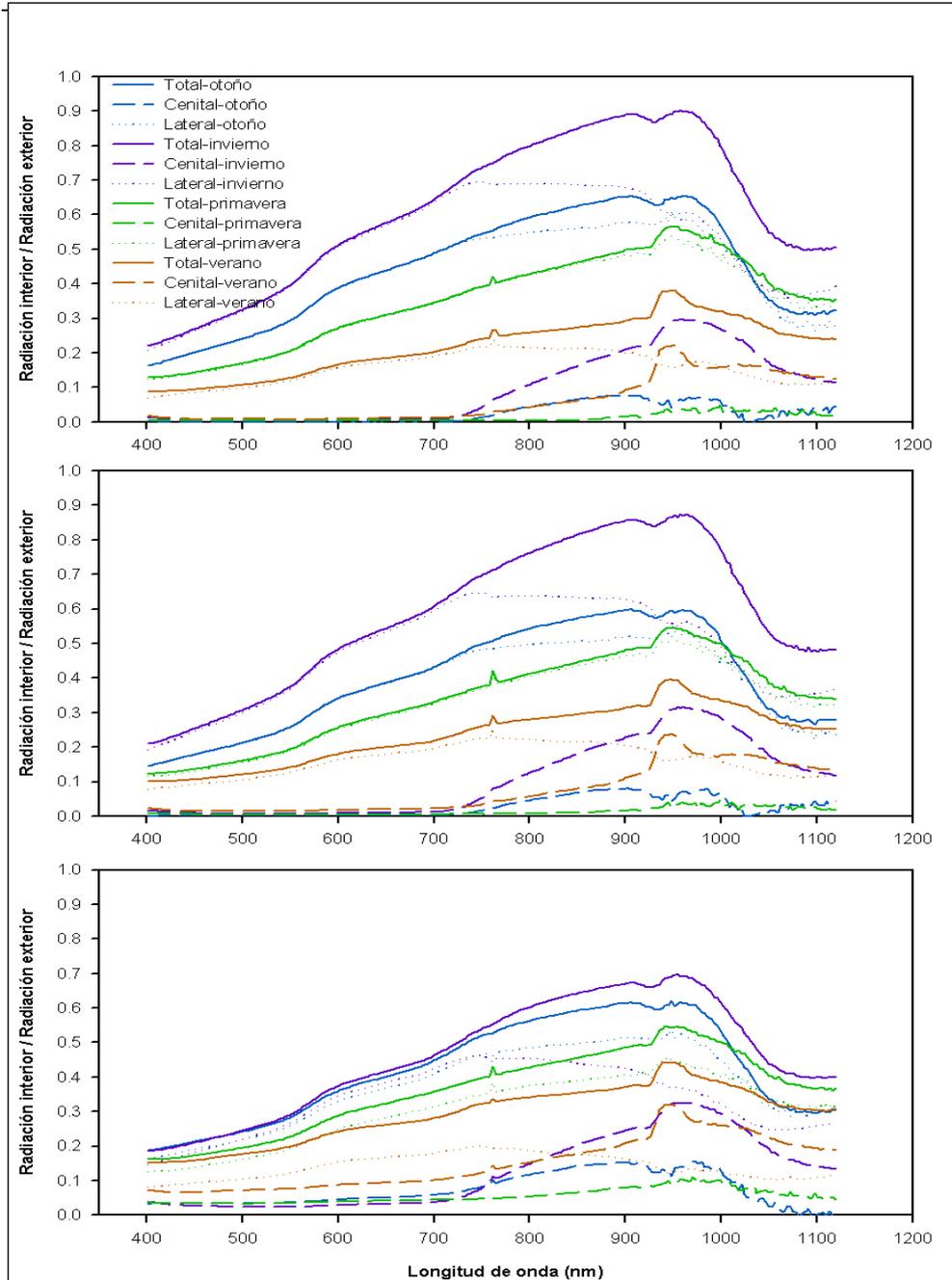


Figura 4.21. Radiación en el interior del tubo respecto del exterior a diferentes posiciones en Speedy.0 cm (gráfico superior), 20 cm (gráfico medio) y 40 cm (gráfico inferior).

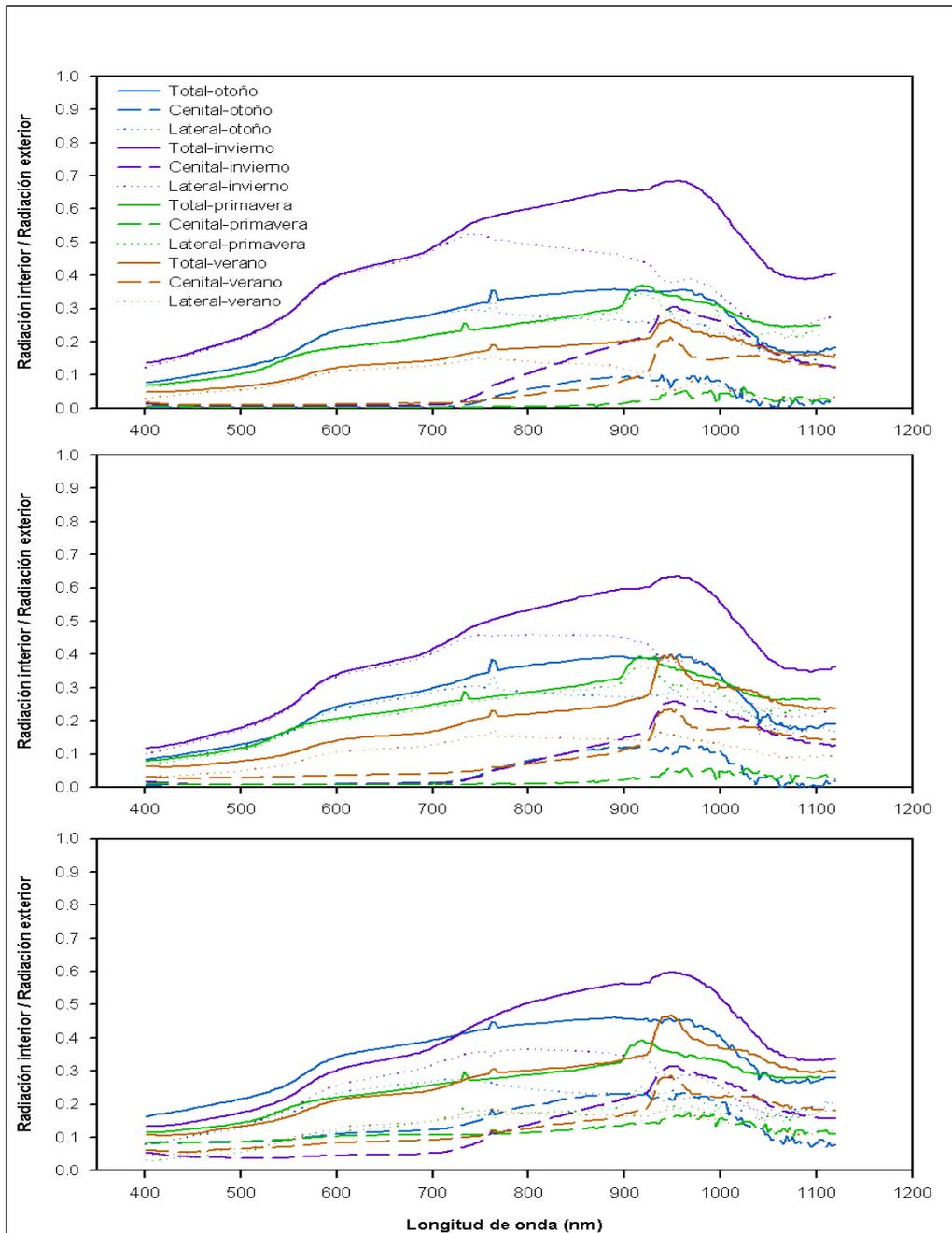


Figura 4.22. Radiación en el interior del tubo respecto del exterior a diferentes posiciones en Tubex.0 cm (gráfico superior), 20 cm (gráfico medio) y 40 cm (gráfico inferior).

La radiación total en los diferentes modelos estudiados, en la región PAR y en las diferentes épocas del año, estuvo comprendida

entre los valores mínimos y máximos registrados en los modelos Ecotubo y Blanco, respectivamente. Estos modelos marcaron los extremos entre los cuales se ubicaron el resto de tubos. El modelo Ecotubo marcó los valores mínimos de radiación en el interior del tubo, con valores comprendidos entre $1.8\%_{400\text{nm}}$ / $4.6\%_{773\text{nm}}$ y $4.7\%_{400\text{nm}}$ / $13.6\%_{773\text{nm}}$. En el tubo Blanco los valores mínimos y máximos oscilaron entre $12\%_{400\text{nm}}$ / $34\%_{773\text{nm}}$ y $46\%_{400\text{nm}}$ / $101\%_{773\text{nm}}$, respectivamente. La radiación durante la primavera en la región PAR osciló, para las diferentes longitudes de onda, entre el $5\%_{400\text{nm}}$ y $9\%_{773\text{nm}}$ de Agrotubo y el $51\%_{400\text{nm}}$ y $63\%_{773\text{nm}}$ de Blanco. Los tubos Agrotubo, Ecotubo, Ecohexágono y Cipaplant no superaron en este intervalo el 20% en sus valores máximos.

La influencia de la posición en el interior registró una gran variabilidad en los diferentes tubos y en las diferentes épocas del año. En la mayoría de los tubos, la posición más alta (P_C) fue la que registró la mayor radiación en las diferentes épocas del año. Hay que resaltar que Cipaplant, Ecohexágono y Tubex registraron en invierno los máximos en la posición más baja. Las máximas diferencias entre las posiciones son variables según los modelos y las épocas del año. El máximo gradiente lumínico entre las posiciones en los diferentes tubos osciló entre el 6% del Ecotubo en el otoño y el 21% del Speddy en el invierno.

Los modelos de regresión lineal para la radiación total en el intervalo entre 400 y 800 nm han mostrado el carácter altamente significativo de las tres variables explicativas (Tabla 4.XI). El valor negativo del coeficiente relativo a la altura solar mostró la relación inversa existente entre ambas variables, por lo que cuanto mayor es la altura del sol menor fue la radiación registrada en el interior del tubo. El valor de este coeficiente fue similar para la mayoría de los tubos. Los valores positivos de los otros dos coeficientes mostraron como según aumentó la longitud de onda y se elevó la posición en el interior del tubo, la radiación total registrada fue mayor. El tubo que registró un mayor valor del coeficiente relativo a la longitud de onda fue el Protux, que presentó a lo largo del intervalo de longitudes de onda estudiado una mayor variación en la radiación registrada. El tubo que registró un valor más pequeño fue el Blanco donde la radiación a lo largo de este intervalo de longitudes de onda fue prácticamente constante. La influencia de la posición en el interior del tubo indicó que el tubo que experimentó un mayor gradiente lumínico en su interior fue el Ecotubo, seguido por el resto de tubos de color más oscuro. A excepción del modelo Blanco, la longitud de

onda fue la variable que tuvo mayor peso en la mayoría de los tubos, por el carácter creciente de la curva en este intervalo. La variación de la altura solar fue la segunda variable de mayor peso en la mayoría de los tubos.

La radiación cenital mostró un comportamiento similar a la radiación total con un valor máximo en el entorno de 950 nm en todas las épocas del año y en todas las posiciones a lo largo del tubo, aunque en la primavera y el otoño estos valores máximos fueron más atenuados. Los valores de la radiación tuvieron su valor máximo en el invierno coincidiendo con la época que se producía el máximo de la radiación total. Sin embargo, esta radiación tuvo un mayor peso relativo en la radiación total en la época del verano influido por la verticalidad de los rayos solares y por la disminución de la radiación total. Sus valores máximos oscilaron, según las diferentes longitudes de onda, entre el mínimo del Blanco, con valores comprendidos entre 20%_{400nm} y 61%_{773nm}, al máximo del Ecotubo, con valores entre 73%_{400nm} y el 99%_{773nm}. En la primavera y para la región PAR, el valor de la radiación cenital fue prácticamente constante en todo el intervalo, no superándose el 12% en los diferentes tubos.

Tabla 4.XI. Modelo de regresión lineal ($\ln y = a + b(H) + c(p) + d(\lambda)$), para el intervalo entre 400 y 800 nm, de la radiación total en el interior del tubo respecto de la radiación exterior (y), según la altura solar (H), la posición en el interior del tubo (p) y la longitud de onda (λ). A continuación del estimador su error estándar, entre paréntesis, y debajo el valor del coeficiente estandarizado. (**: $p < 0.001$; ***: $p < 0.0001$).

	R ²	a	b	c	d
<i>Agrotubo</i>	0.62	-3.938 (0.0362) ***	-0.013 (4E-4) -0.312 ***	0.016 (3E-4) 0.431 ***	0.003 (5E-5) 0.595 ***
<i>Blanco</i>	0.70	-0.337 (0.0214) ***	-0.019 (2E-4) -0.727 ***	0.001 (3E-5) 0.404 ***	0.002 (2E-4) 0.079 ***
<i>Cipaplant</i>	0.77	-4.225 (0.0274) ***	-0.011 (3E-4) -0.275 ***	0.014 (3E-4) 0.394 ***	0.004 (4E-5) 0.732 ***
<i>Ecohexágono</i>	0.73	-3.532 (0.0318) ***	-0.020 (3E-4) -0.455 ***	0.010 (3E-4) 0.266 ***	0.004 (4E-5) 0.670 ***
<i>Ecotubo</i>	0.70	-5.856 (0.0400) ***	-0.006 (4E-4) -0.122 ***	0.027 (4E-4) 0.587 ***	0.004 (5E-5) 0.589 ***
<i>Protux</i>	0.90	-4.239 (0.0221) ***	-0.017 (2E-4) -0.332 ***	0.009 (2E-4) 0.202 ***	0.005 (2E-5) 0.866 ***
<i>Speddy</i>	0.85	-2.109 (0.0196) ***	-0.021 (2E-4) -0.597 ***	0.001 (2E-4) 0.019 **	0.003 (2E-5) 0.701 ***
<i>Tubex</i>	0.84	-2.900 (0.0265) ***	-0.020 (3E-4) -0.510 ***	0.0076 (3E-4) 0.195 ***	0.003 (4E-5) 0.736 ***

La variación de la profundidad a la que penetró la radiación directa en el interior del tubo (Figura 4.23) mostró como sus valores máximos correspondieron al solsticio de verano donde alcanzó 24.5 cm, siendo los mínimos en el solsticio de invierno con tan sólo 3.7 cm. El valor en los equinoccios fue de 9.1 cm. Por lo tanto, sólo en el verano y para las posiciones más elevadas en el interior del tubo la componente principal de la radiación cenital fue directa. Para el resto de posiciones y épocas del año la radiación es totalmente difusa.

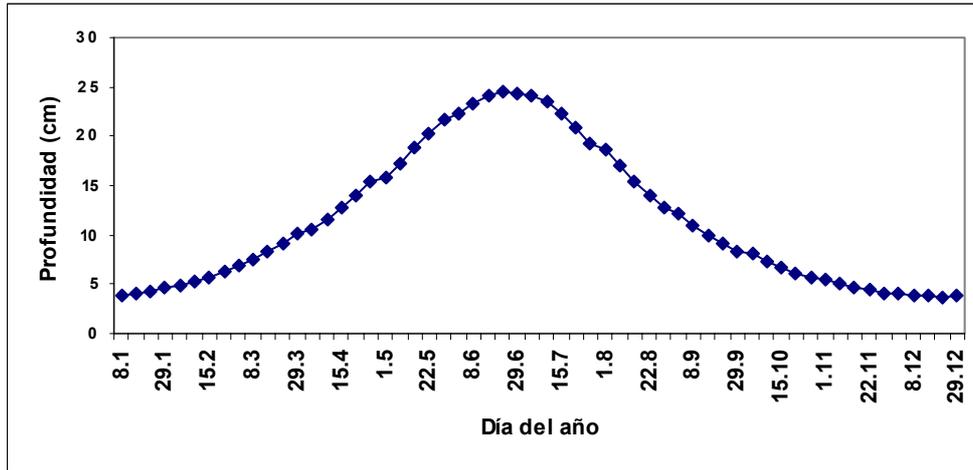


Figura 4.23. Variación de la profundidad de la radiación directa a lo largo del año en un tubo invernadero de 8 cm de diámetro y ubicado a una latitud de 41.6 ° N.

La variación de la radiación cenital, según la posición, demostró que en P_C se registraron los valores máximos en todas las épocas del año y en todos los tubos. Estos valores oscilaron entre el 3%_{0951nm} de Agrotubo y el 11%_{0951nm} de Tubex. Los modelos de regresión lineal para la radiación cenital, en el intervalo ente 400 y 800 nm, han mostrado el carácter altamente significativo de las tres variables (Tabla 4.XII). El carácter positivo de los tres coeficientes mostró una relación directa de la radiación cenital con cada una de ellas. Por tanto, a diferencia de la radiación total, la cenital varió en el mismo sentido que lo hizo la altura solar. La variación de la posición en el interior del tubo ha sido la variable de mayor peso a diferencia de lo que ocurrió en el modelo de radiación total.

Tabla 4.XII. Modelo de regresión lineal ($\ln y = a + b (H) + c(p) + d(\lambda)$), para el intervalo entre 400 y 800 nm, de la radiación cenital respecto de la radiación exterior (y), según la altura solar (H), la posición en el interior del tubo (p) y la longitud de onda (λ). A continuación del estimador su error estándar, entre paréntesis, y debajo el valor del coeficiente estandarizado. (***: $p < 0.0001$).

	R ²	a	b	c	d
<i>Agrotubo</i>	0.62	-6.612 (0.0607) ***	0.012 (7E-4) 0.170 ***	0.043 (6E-4) 0.718 ***	0.002 (8E-5) 0.2257 ***
<i>Blanco</i>	0.36	-7.324 (0.1233) ***	0.029 (13E-4) 0.289 ***	0.002 (2E-4) 0.206 ***	0.038 (11E-4) 0.4871 ***
<i>Cipaplant</i>	0.74	-6.452 (0.0530) ***	0.012 (6E-4) 0.162 ***	0.054 (5E-4) 0.831 ***	0.001 (7E-5) 0.132 ***
<i>Ecohexágono</i>	0.66	-6.629 (0.0740) ***	0.109 (8E-4) 0.122 ***	0.062 (7E-4) 0.791 ***	0.001 (1E-4) 0.123 ***
<i>Ecotubo</i>	0.61	-7.304 (0.0707) ***	0.018 (8E-4) 0.241 ***	0.051 (7E-4) 0.727 ***	0.001 (1E-4) 0.152 ***
<i>Protux</i>	0.64	-7.970 (0.0701) ***	-0.022 (8E-4) 0.268 ***	0.050 (7E-4) 0.675 ***	0.003 (9E-5) 0.866 ***
<i>Speddy</i>	0.49	-8.151 (0.1002) ***	0.015 (10E-4) 0.161 ***	0.054 (10E-4) 0.623 ***	0.003 (1E-4) 0.2762 ***
<i>Tubex</i>	0.72	-7.830 (0.0862) ***	0.016 (9E-4) 0.168 ***	0.067 (8E-4) 0.798 ***	0.003 (1E-4) 0.239 ***

La radiación lateral en el interior del tubo, como consecuencia de obtenerse por diferencia de las dos anteriores, mostró un comportamiento complementario a las mismas. Esta componente mostró un peso relativo mayoritario en todas las épocas del año a excepción del verano. Los valores de esta radiación comparados con los medidos mediante el espectrofotómetro mostró valores sensiblemente menores a estos. Los modelos de regresión lineal para la radiación lateral en el intervalo ente 400 y 800 nm, han mostrado el carácter altamente significativo de las tres variables (Tabla 4.XIII). Al igual que en la radiación total, la influencia de la altura solar respecto a la radiación lateral es inversa. En Speddy, Ecohexágobo y Tubex la posición en el interior del tubo presentó

coeficientes negativos en contra del resto de los modelos. La variable que mostró un mayor peso en el modelo fue la longitud de onda seguida de la altura solar.

Tabla 4.XIII. Modelo de regresión lineal ($\ln y = a + b(H) + c(p) + d(\lambda)$), para el intervalo entre 400 y 800 nm, de la radiación lateral respecto de la radiación exterior (y), según la altura solar (H), la posición en el interior del tubo (p) y la longitud de onda (λ). A continuación del estimador su error estándar, entre paréntesis, y debajo el valor del coeficiente estandarizado. (***: $p < 0.0001$). Sólo se incluyen los valores significativos.

	R ²	a	b	c	d
<i>Agrotubo</i>	0.38	-4.066 (0.0654) ***	-0.021 (7E-4) -0.357 ***	0.002 (6E-4) 0.049 ***	0.004 (9E-5) 0.502 ***
<i>Blanco</i>	0.64	-0.156 (0.0278) ***	-0.022 (3E-4) -0.730 ***	0.001(3E-5) 0.314 ***	-0.002 (2E-4) -0.087 ***
<i>Cipaplant</i>	0.70	-4.549 (0.0394) ***	-0.018 (4E-4) -0.369 ***		0.005 (5E-5) 0.748 ***
<i>Ecohexágono</i>	0.63	-3.921 (0.0545) ***	-0.028 (6E-4) -0.446 ***	-0.012 (5E-4) -0.212 ***	0.005 (7E-5) 0.632 ***
<i>Ecotubo</i>	0.72	-6.244 (0.0526) ***	-0.031 (6E-4) -0.457 ***	0.004 (5E-4) 0.060 ***	0.006 (7E-5) 0.725 ***
<i>Protux</i>	0.85	-4.290 (0.0325) ***	-0.026 (3E-4) -0.424 ***	0.001(3E-4) 0.028 ***	0.006 (4E-5) 0.818 ***
<i>Speddy</i>	0.80	-1.877 (0.0275) ***	-0.027 (3E-4) -0.650 ***	-0.005 (3E-4) -0.141 ***	0.003 (4E-5) 0.598 ***
<i>Tubex</i>	0.73	-2.830 (0.0390) ***	-0.027 (4E-4) -0.560 ***	-0.006 (4E-4) -0.134 ***	0.004 (5E-5) 0.669 ***

La clasificación de los tubos según la radiación total registrada en el interior de los mismos aplicada al espectro completo (400 – 1120 nm) y para las diferentes épocas y posiciones en el interior del tubo, mostró que existe una similitud entre varios tipos de tubo (Tabla 4.XIV). Un grupo lo formarían: Ecotubo y Agrotubo, los tubos más oscuros de los ensayados y que han mostrado los valores de transmitancia más bajos de todos. El otro grupo lo formarían: Cipaplant, Ecohexágono y Tubex, que son tres tubos de color marrón que han tenido un comportamiento intermedio entre los

anteriores y los tubos más claros. Por último estarían los tres tubos más claros: Speddy, Protux y Blanco, que son diferentes entre ellos y el resto de los tubos. Estos grupos en algunos casos no son tan nítidos ya que la distancia entre algunos tubos son mínimas. Sólo Protux y Blanco han sido claramente diferentes al resto.

Tabla 4.XIV. Matriz de distancias para la radiación total utilizando el algoritmo SIMCA. (*: modelos significativamente diferentes).

	Blanco	Cipaplant	Ecohexágono	Ecotubo	Protux	Speedy	Tubex
<i>Agrotubo</i>	10*	3*	5*	2	34*	4*	4*
<i>Blanco</i>	1	14*	15*	11*	71*	82*	30*
<i>Cipaplant</i>		1	2	5*	16*	4*	2
<i>Ecohexágono</i>			1	9*	15*	8*	2
<i>Ecotubo</i>				1	41*	8*	8*
<i>Protux</i>					1	18*	8*
<i>Speedy</i>						1	3*
<i>Tubex</i>							1

4.4. Discusión

La pared del tubo invernadero se enfría más que el aire exterior por la noche y se calienta más durante el día. Las diferencias de temperatura de la pared con el aire exterior registradas durante el verano concuerdan con los valores recogidos por Bergez (1993), que midió entre 2° y 3°C menos en la pared por la noche y entre 10° y 12°C más durante el día. Este calentamiento de la pared genera un gradiente horizontal en el aire del interior del tubo, cuyos valores han sido ligeramente superiores a lo recogidos por Bergez (1993), que oscilaron entre 3° y 4°C. El calentamiento de la pared del tubo ha venido marcado por la ubicación del sensor en la cara interna oeste del tubo. Esto justificaría que los valores máximos de temperatura en la pared se alcancen sobre las 16 h en las diferentes épocas del año, que es cuando la pared es iluminada

y, por tanto, más tarde que en la pared este del tubo. La ubicación del sensor también explicaría los gradientes horizontales negativos entre la pared y el aire del interior que se han registrado en la mayoría de los tubos en verano.

La variación diaria en la época estival de la curva de calentamiento del aire en el interior del tubo corresponde a la descrita en otros trabajos (Potter 1991; Kjellgren *et al.* 1997; Navarro *et al.* 1998; Olliet *et al.* 2003; Cabanillas y Notivol 2005). Los tubos durante las mediciones del verano y del otoño han mostrado una pauta de calentamiento y enfriamiento similar; por lo que en estas estaciones los tubos que más rápido se calentaban, también, más rápido se enfriaban (Navarro *et al.* 1998).

El tubo invernadero ha modificado sustancialmente las características térmicas del ambiente en el que se desarrolla la planta durante la primavera, haciéndolas más favorables para el desarrollo vegetativo siempre que haya ausencia de estrés hídrico. Durante esta época, la temperatura del aire en el interior aumenta considerablemente con respecto del exterior y este calentamiento se mantiene durante prácticamente las veinticuatro horas del día. Los valores máximos del aire en el interior se alcanzan con un ligero desfase de tiempo respecto de los valores máximos del aire en el exterior. Este hecho podría ocasionar que si la temperatura exterior alcanzase valores próximos a los 30°C, se pudieran alcanzar en el interior del tubo temperaturas supraóptimas para la fotosíntesis en esta época del año. Estos valores no han podido contrastarse ante la ausencia de trabajos similares. Durante el verano, aunque el calentamiento máximo del aire en el interior es ligeramente inferior al primaveral, según los diferentes modelos de tubo, se alcanzan los valores máximos de temperatura. En algunos tubos han llegado a registrarse temperaturas muy cercanas a los umbrales letales durante un largo periodo de tiempo, lo que podría afectar al establecimiento de la planta. Los valores del calentamiento del aire en el interior durante la época estival coinciden con los registrados en otros trabajos (Tabla 4.XV), aunque son ligeramente inferiores a los máximos registrados en ellos. Por otro lado, las temperaturas máximas en el interior del tubo en la época estival concuerdan con valores ya publicados, aunque sin alcanzar los 60°C registrados por otros autores (Tabla 4.XVI). No existen trabajos anteriores para poder contrastar el tiempo que se mantuvo la temperatura en el interior del tubo por encima de 50°C. Estos valores cabe considerarlos como supraóptimos para la fotosíntesis (Kozłowski *et*

al. 1991; Kjelgren *et al.* 1997). Seeley y Kammereck (1977) observaron un fuerte decrecimiento de la actividad fotosintética a partir del intervalo entre 30° y 35° C, por lo que estas altas temperaturas podrían dar lugar a una pobre actividad fotosintética (Bergez 1993) y, como consecuencia de la misma, a un aumento de las pérdidas por respiración y a una disminución de la asimilación neta (Dupraz 1997; Kjelgren *et al.* 1997). Algunos autores, incluso, han descrito una fotosíntesis negativa en el interior del tubo (Dupraz y Bergez 1997; Bergez y Dupraz 2000) que explicaría la variación de la concentración de CO₂ en el mismo. En otros trabajos en ambientes más húmedos las temperaturas por encima de 40°C no han inhibido el crecimiento (Ward *et al.* 2000) y apenas han producido una decoloración foliar (Harris 1989).

Tabla 4.XV. Calentamiento y enfriamiento del aire en el interior de los tubos invernadero referidos en la bibliografía.

Calentamiento y/o enfriamiento del aire	Referencia
7°C con árbol, 2.5°C sin él. Aporcado no significativo.	Frearson <i>et al.</i> 1987
10°C planta pequeña, 4°C planta grande. Decrecen 3 horas después del máximo de irradiancia.	Potter 1991
Calentamiento: 3 a 5°C. Enfriamiento: 2°C.	Kjelgren <i>et al.</i> 1994
12°C en tubos con riego y 14°C en tubos sin riego. No hay diferencia con ventilados.	Costello <i>et al.</i> 1996
Verano: 5 a 10°C.	Witmer <i>et al.</i> 1997
13°C no riego, 5°C riego.	Kjelgren y Rupp 1997
14 a 18°C. En blancos de +2 a 4°C que en marrones, aunque pronto convergen a lo largo de la tarde.	Kjelgren <i>et al.</i> 1997
4 a 20°C.	Navarro <i>et al.</i> 1998
Calentamiento: 14 a 17°C. Enfriamiento: 3°C ventilados, 4°C no ventilados.	Swistock <i>et al.</i> 1999
8°C marrón y 12°C en blanco.	Sharpe <i>et al.</i> 1999
Calentamiento: 10 a 12°C, en no ventilados. Enfriamiento: 6°C ventilados vs no ventilados.	Bergez <i>et al.</i> 2000
+10°C. Verano: tubos marrones más calientes que blancos. Se mantiene en los tubos blancos el segundo año, no así en los marrones. Enfriamiento: -1°C, en noviembre, aunque no se observó cuando el árbol tenía hojas.	Ward <i>et al.</i> 2000
Primavera: 3°C ventilados, 4°C no ventilados. Verano: 2°C ventilados, 4°C no ventilados. Invierno: 2°C ventilados, 2.5°C no ventilados	Oroño <i>et al.</i> 2001
Verano: 7 a 10°C vs control. Ventilados -5°C vs no ventilados.	Bellot <i>et al.</i> 2002
Otoño: 4 a 6°C Ventilados: -4°C vs no ventilados.	

5°C a 9°C, no ventilados. 2°C ventilados. Tubos oscuros y tubos perforados: más frescos.	Oliet <i>et al.</i> 2003
7°C a 11°C.	Sharew <i>et al.</i> 2005
1.76°C	Navarro <i>et al.</i> 2005a

El efecto de estas altas temperaturas también podría afectar a la entrada en dormancia y a la resistencia al frío de las plantas en su interior (Kjelgren *et al.* 1997), con mayores consecuencias en las localidades de mayor continentalidad. El desfase existente en la época estival entre el máximo de temperatura en el aire exterior y el del interior concuerda con los valores registrados por Potter (1991). También, durante el verano se registran los valores máximos de inversión térmica en el aire del interior, concordando con los publicados por otros autores (Kjelgren *et al.* 1994; Swistock *et al.* 1999; Cabanillas y Notivol 2005).

Tabla 4.XVI. Temperaturas máximas y mínimas registradas en el interior de los tubos invernadero referidas en la bibliografía.

Temperaturas máxima y mínima (°C)	Referencia
> 48	Harris 1989
41	Ponder 1995
46 a 55	Navarro <i>et al.</i> 1998
60 de máxima en verano y -6 de mínima. (Tubex® de 60 y 180 cm, Protecplant 120 cm)	Porras 1998
49 en algunos casos.	Sharpe <i>et al.</i> 1999
52 no ventilados. La ventilación reduce el máximo diario 3°.	Swistock <i>et al.</i> 1999
> 40	Ward <i>et al.</i> 2000
Verano: 44, ventilado, 50 no ventilado. Invierno: -4 ventilado, -5 no ventilado.	Oroño <i>et al.</i> 2001
45 a 50 en algunos modelos durante 6 h. + 35, durante 9 h.	Oliet <i>et al.</i> 2003
44.6 en verano	Navarro <i>et al.</i> 2005a

Los valores de calentamiento y enfriamiento del aire en el interior, durante el verano, propician que en esta época junto con la primaveral se registren los valores máximos del gradiente térmico en el aire del interior. Este gradiente ha sido dos veces superior al

gradiente intradiurno de la localidad donde se ha realizado el estudio, aunque han sido ligeramente inferior a los registrados por Navarro *et al.* (1998), que alcanzaron los 40°C.

Corresponde a la época invernal los valores mínimos del calentamiento máximo, al igual que de la duración del periodo de calentamiento, del gradiente térmico y del desfase de tiempo entre los valores máximos del aire en el exterior e interior del tubo invernadero. Asimismo, recoge los valores mínimos de la temperatura máxima en el interior del tubo. La inversión térmica en esta época oscila alrededor de -2°C, por lo que la temperatura mínima registrada en el interior no ha descendido por debajo de -1°C. Estos valores son ligeramente inferiores a los obtenidos por Oroño *et al.* (2001) y similares a los aportados por Ward *et al.* (2000).

Aunque no hay una pauta clara de respuesta de los diferentes modelos de tubo invernadero, los tubos más oscuros (Ecotubo y Agrotubo) presentaron los valores mínimos del calentamiento, como igualmente obtuvieron otros autores (Bergez 1993; Kjelgren *et al.* 1997; Sharpe *et al.* 1999; Ward *et al.* 2000; Oliet *et al.* 2003). Asimismo, mostraron los valores mínimos de la temperatura máxima en el interior del tubo, de la inversión térmica y de la duración del periodo de calentamiento. Por el contrario, alcanzaron los valores máximos de la temperatura mínima del aire del interior. Por tanto, son los que menos se calientan y menos se enfrían. Los tubos más claros (Blanco, Protux, Speedy) han sido los que más se han calentado y los que más se enfriaron (Oliet *et al.* 2003). Asimismo, son los que presentan un menor desfase de tiempo entre los valores máximos del aire en el exterior y en el interior del tubo.

Los modelos lineales de las curvas de calentamiento del aire en el interior del tubo, desde que se inicia el periodo de calentamiento hasta que se alcanzan los valores máximos, han puesto de nuevo en evidencia la relación entre el calentamiento del aire y la radiación solar (Potter 1991; Bergez 1993; Kjelgren *et al.* 1994). Los altos valores del coeficiente de la altura solar en la estación del verano justifican el rápido calentamiento que sufre el aire del interior en esta época. En el invierno ocurre al contrario, registrándose los coeficientes más bajos. No se observa una clara pauta de calentamiento de los diferentes tubos invernadero en las diferentes épocas. No obstante, en el verano los tres modelos más oscuros (Agrotubo, Ecotubo y Ecohexágono) fueron los que tuvieron los coeficientes de la altura solar más altos, mientras que en la

primavera y el otoño son los que tienen los coeficientes más bajos. La explicación de este hecho se encontraría en que estos tubos el máximo de radiación que reciben se produce a primeras horas de la mañana (Potter 1991) cuando la radiación es más horizontal, por lo que inician un calentamiento más rápido que los anteriores. La falta de significación del ciclo de calentamiento, tanto en los modelos lineales como en el análisis de la varianza, tiene su explicación en la poca inercia del aire del interior dado su escaso volumen (Bergez 1993; Navarro *et al.* 1998).

La caracterización óptica de los materiales que conforman los tubos indica unos valores bajos de transmitancia de la pared, entre el 10% y el 40% en la región del visible. Por encima de estos valores cabe situar el tubo Blanco, que presentó valores muy superiores, cercanos al 50%. Bergez (1993) registró un comportamiento del espectro muy similar en esta región para tubos de polipropileno, correspondiéndole igualmente al modelo incoloro las mayores tasas de transmitancia. Para los modelos de color, este autor registró una variación de la transmitancia en la región del visible, entre el 35% y el 60%, mientras que para el modelo incoloro fue entre un 55% y un 70%. El color ha resultado ser un factor que condiciona la transmitancia en la región del visible reduciendo los colores más oscuros su valor por debajo del 20%. El comportamiento de los tubos en la región del ultravioleta, al igual que en el infrarrojo (> 2200 nm), ha sido similar con valores de transmitancia por debajo del 15%. Estos valores concuerdan con los registrados por Bergez (1993) y se justifican por la naturaleza del material (Smith 1999) y por el tratamiento estabilizador frente a la radiación infrarroja. El comportamiento en la región del infrarrojo cercano (775 – 2200 nm) mostró unas bandas de absorción características, aunque de distinta intensidad, en todos los modelos. Algunas de estas bandas de absorción son sobretonos o combinaciones de las bandas vibracionales de tensión asociadas a los átomos de hidrógeno (Smith 1999).

La radiación total en el interior del tubo, respecto del exterior, estuvo comprendida entre los valores registrados en los dos tubos extremos: el Ecotubo y el Blanco. El comportamiento de estos tubos es concordante con otros trabajos anteriores, en donde la radiación fotosintética activa en el interior del tubo varió entre el 25% y el 75% del exterior, y la influencia de coloración del tubo en la transmisión de la luz quedó patente (Tabla 4.XVII).

Los bajos valores de transmitancia en la región PAR en los modelos más oscuros podrían ocasionar efectos desfavorables al no alcanzarse los valores mínimos del 20% (Spurr y Barnes 1980). Además, las bajas tasas de iluminación obligarían a las plantas a una aclimatación a la sombra que implicarían cambios en la morfología de las hojas, como son: más superficie por unidad de peso, mayor delgadez, menor lobulación, epidermis más fina, espacios intercelulares mayores o menor número de estomas (Dias *et al.* 1992; Kjelgren *et al.* 1997). Además, estas bajas tasas podrían suponer en especies poco tolerantes a la sombra mayor predisposición a ataques de hongos (Spurr y Barnes 1980; Kozlowski *et al.* 1991), menor desarrollo radicular (Dupraz 1997; Sharpe *et al.* 1999; Bergez y Dupraz 2000), cambios en la anatomía del tallo (Quilhó *et al.* 2003) o limitación del desarrollo de especies con semillas pequeñas (Grime 1966). Este sombreado artificial podría conducir a la paradoja de la sombra seca descrita en ambientes mediterráneos, por la cual las situaciones de sombra pueden comprometer la viabilidad de las plantas más que las iluminadas (Valladares y Pearcy 2002). La razón residiría en el conflicto provocado a la planta de invertir en la parte aérea en lugar de la inversión en la parte radicular que es la que le asegura el suministro de agua durante la estación seca.

Tabla 4.XVII. Luz registrada en el interior de los tubos invernadero referida en la bibliografía.

Transmisión de luz	Referencia
Irradiancia: 68% tubo blanco	Potter 1991
PAR: 35% al 60%	Bergez 1993
Irradiancia: < 25% de la radiación de onda corta	Kjelgren <i>et al.</i> 1994
PAR: 50%. Luminosidad: 35%	Blanco 1996
Irradiancia: 20% al 55%. 70% tubo blanco vs 50% tubo marrón	Kjelgren <i>et al.</i> 1997
PAR: 67% tubo claro, 38% tubo marrón, 88% mallas sombreado	Sharpe <i>et al.</i> 1999
PAR: 25% tubo marrón vs 43% tubo blanco	Ward <i>et al.</i> 2000
Luminosidad: 19% a 77% (octubre y noviembre). 5% a 40% (verano)	Oliet <i>et al.</i> 2003
PFD: Malla: 46%, tubo 12% al 34%. Tubo translucido 2 veces más que en Tubex®	Sharew <i>et al.</i> 2005

La curva de radiación total para los diferentes intervalos de longitud de onda tuvo un comportamiento similar al descrito por Bergez (1993), aunque con valores ligeramente inferiores a los registrados en los modelos de tubos estudiados por él. El carácter creciente de esta curva en la región fotosintéticamente activa produce que la tasa de transmisión en el azul sea baja y que el cociente rojo-rojo lejano (r:f.r.) sea próximo a 1. Estos valores están en consonancia con los registrados por Sharew y Hairston-Strang (2005), que obtuvieron valores para el cociente r:f.r que superaron el 80% para los tubos de color asalmonado o marrón. Este ambiente lumínico es muy artificial, claramente distinto al natural producido por una cubierta arbórea, ya que este último se caracteriza por un bajo flujo fotónico fotosintético, una baja proporción de la luz azul y una baja relación r:f.r (Kozłowski *et al.* 1991). Sin embargo, el ambiente en el interior del tubo se caracteriza por una baja intensidad de luz y un cociente r:f.r elevado, que podría tener ventajas para la estimulación del crecimiento en las plantas que se desarrollasen en su interior.

El modelo lineal se ajustó muy bien a la variación de la radiación en el interior del tubo para la región PAR. Bergez (1993) encontró esta relación lineal entre la radiación y la altura solar en donde quedaba, también, patente la relación inversa existente entre ambas variables. La variación de la radiación total con la altura solar indica que la radiación en el interior del tubo alcanza sus valores máximos cuanto más horizontales son los rayos solares, es decir, en las épocas más próximas al solsticio de invierno. Como consecuencia de ello, los valores más bajos se alcanzan en la época más próxima al solsticio de verano. Esta variable tiene más influencia en la radiación total que la posición en el interior del tubo, salvo en el caso de los modelos más oscuros. En la época de la primavera la radiación ha sido muy constante en la región PAR, registrándose valores por debajo del 20% en cuatro modelos: Ecotubo, Agrotubo, Cipaplant y Ecohexágono. Estos valores podrían comprometer el desarrollo de la planta en el interior del mismo, ya que este valor es fijado como el mínimo para garantizar la supervivencia de las plantas (Spurr y Barnes 1980). Además, con el paso del tiempo este estrés lumínico podría acentuarse al aumentar su opacidad como compraron Ward *et al.* (2000) que registraron una

disminución del 30% después de un año que los tubos estuvieran a la intemperie.

El gradiente lumínico vertical detectado en el interior de los tubos implica que las posiciones más elevadas reciben una mayor radiación. Sin embargo en determinados modelos, como el Blanco y el Agrotubo, se encontraron comportamientos muy diferentes. En la región PAR se ha constatado, por el modelo lineal, que en los tubos más oscuros es donde se produce un mayor gradiente lumínico. La importancia de este gradiente, sin embargo, es reducida por los pequeños valores de radiación registrados en el interior de los mismos.

No existen estudios anteriores que permitan comparar los valores de la radiación cenital, ni de las componentes directa o difusa de la radiación total. Los valores registrados han mostrado el carácter dominante de la radiación lateral en el interior del tubo y por tanto de la componente difusa en el mismo, salvo en la época veraniega cuando los rayos solares alcanzan el máximo de verticalidad. Los modelos más claros (Blanco, Protux y Speddy) han mostrado un comportamiento diferente al resto, ya que incluso en la época del verano la radiación cenital ha tenido un menor peso que la lateral, al no disminuir tanto la radiación total. A lo largo de la región PAR, durante la primavera, la componente cenital ha tenido valores constantes y muy bajos, por lo que su importancia en la radiación total ha sido mínima. El modelo lineal no se ha ajustado tan bien en los diferentes tubos como en el caso de la radiación total. La relación directa de la altura solar con la radiación cenital justifica el carácter de esta, así como el mayor peso que tiene en el modelo la posición en el interior del tubo. La profundidad a la que puede penetrar esta radiación a lo largo del tiempo indica como, durante gran parte del año, la radiación total que recibe la planta es sólo difusa. Teniendo en cuenta que los tubos de esta longitud se suelen enterrar 10 cm en el suelo, cuando la planta alcance 25 cm podrá recibir en verano la luz directa. Este hecho se podría producir, según la especie y las condiciones del medio, durante el primer o el segundo año que la planta esté dentro del tubo. La importancia de esta componente directa no radica en la eficiencia fotosintética, sino en los fenómenos de fototropismo que puede condicionar su ausencia o en la adaptación de la planta ante la radiación ultravioleta, sobre todo el ultravioleta B (UVB). Así, el bajo peso relativo de la radiación directa y el predominio de la componente difusa, en donde la radiación ultravioleta ha sido eficazmente eliminada por las paredes del tubo,

puede limitar que la planta se proteja eficazmente contra la radiación UVB mediante tricomas, gruesas epidermis, o la producción de fenoles (Valladares 2001). Como ventajas del predominio de la radiación difusa en el interior del tubo cabe citar la ausencia de fenómenos de fotoinhibición como consecuencia de recibir demasiada luz directa (Valladares 2001).

Al igual que en el caso de la radiación cenital, no existen estudios anteriores que permitan comparar los valores de la radiación lateral registrada en los tubos. La diferencia entre los valores obtenidos en el espectrofotómetro y los obtenidos en el interior del tubo están justificados por la geometría del tubo, ya que en un tubo de sección circular, la normal a la pared no pertenece al plano de incidencia de la radiación, por lo que al ángulo de incidencia de la radiación solar habrá que añadir el ángulo de la normal al plano de incidencia (Bergez 1993). La relación inversa encontrada, en todos los tubos, de la altura solar con la radiación lateral confirma los resultados antes comentados sobre la comparación de la radiación lateral con la obtenida en el espectrofotómetro, en el sentido que la radiación perpendicular presenta unos valores de transmitancia superiores a los obtenidos cuando aumenta el ángulo de incidencia. Aunque con poco peso en el modelo, merece destacarse el comportamiento dispar que presentó la variable posición, al no ser significativo para un tubo, Cipaplant, registrar un gradiente negativo en tres tubos: Speddy, Ecohexágono y Tubex, y registrar un gradiente positivo en el resto. La explicación a este gradiente inverso cabe encontrarla en que este gradiente ya está presente en las curvas de radiación total de estos tubos para la época de invierno, aunque no fue recogido por los respectivos modelos lineales de radiación total. Este gradiente inverso en la radiación total se ha visto reforzado por los valores pequeños que presentó la radiación cenital en estos tubos para las posiciones más bajas. Su justificación sólo podría encontrarse en los procesos de reflexión que pueda tener la radiación directa en las paredes del tubo. De confirmarse este hecho podría tener especial importancia en el caso de siembras profundas (Carreras *et al.* 1997), donde según que modelo de tubo, la radiación que recibe la plántula en la parte inferior del tubo es muy reducida.

Aunque no existen estudios anteriores que permitan comparar los valores de la clasificación en función de la radiación total, Oliet *et al.* (2003) encontraron un comportamiento extremo entre el Ecotubo y un Tubo negro en razón a la luminosidad, mostrándose claramente

diferentes al resto de los ensayados. En este ensayo Ecotubo y Agrotubo han mostrado un comportamiento, también, extremo en cuanto a la radiación siendo sus niveles de transmitancia mínimos. En estos modelos es previsible cierta intolerancia por parte de las especies de temperamento más robusto, así como que generen pautas de crecimiento inadecuadas (Oliet *et al.* 2003). Para los tubos más claros, sobre todo Protux y Blanco, el comportamiento ha sido claramente diferente al resto, mostrando los valores de radiación más altos. El otro grupo de tubos formado por Ecohexágono, Cipaplant y Tubex conforman un grupo de características intermedias. La pertenencia de Tubex a este grupo sorprende en principio por el comportamiento tan diferente que mostró su material, si bien en cuanto a la radiación total en el interior del tubo mostró valores muy similares a estos modelos. Sin embargo, los modelos Cipaplant y Ecohexágono han sido claramente similares, tanto en sus valores de transmitancia en el espectrofotómetro como en el ambiente lumínico que generaron en el interior del tubo para las diferentes épocas del año y posiciones.

A la vista de estos resultados, las repercusiones que con carácter general pueden producir a la planta las características del microclima que se generan en los tubos invernadero cerrados son muy variables. Influyen las diferentes características de los tubos invernadero, las características de la planta que se desarrolle en su interior y la disponibilidad hídrica. Una temperatura alta, una baja iluminación, junto con un aire quieto y una baja tasa de renovación (Dupraz y Bergez 1997; Bergez y Dupraz 2000), son condiciones ambientales suficientes para afectar a numerosos procesos fisiológicos y, por tanto, a su supervivencia y crecimiento. En principio, durante la época primaveral el aumento de la temperatura en ausencia de estrés hídrico puede contribuir a un aumento del crecimiento de la planta. Por otro lado, durante la época estival el aumento de la temperatura y la disminución de la humedad relativa aumentará el déficit de presión de vapor de agua (Dupraz 1997; Oliet *et al.* 2003), lo que puede implicar situaciones de estrés hídrico (Kjelgren *et al.* 1994, 1997) si no hay un eficaz control estomático (Bergez y Dupraz 1997, 2000; Kjelgren *et al.* 1997).

4.5. Conclusiones

La pared del tubo invernadero se enfría más que el aire exterior por la noche y se calienta más durante el día. En el interior del tubo se genera un gradiente horizontal entre la pared y el aire confinado en su interior, variable según el modelo de tubo y la época del año.

Durante la primavera se alcanza el máximo de calentamiento del aire interior respecto del exterior. Además, el calentamiento del aire interior se mantiene durante prácticamente todo el día sin apreciarse apenas ninguna inversión térmica. En ausencia de estrés hídrico estas condiciones ambientales podrían favorecer notablemente el crecimiento de la planta en el interior del tubo.

Durante el verano los valores máximos de calentamiento aunque son ligeramente inferiores a los primaverales, hacen que se registren los máximos de temperatura del aire en el interior. Estos máximos se pueden aproximar a los umbrales considerados letales en las localidades que durante el verano alcancen los 35°C de temperatura ambiente. En esta época estival durante el atardecer y por la noche se registran fenómenos de inversión térmica en el aire del interior, con lo que el gradiente térmico diario puede duplicarse respecto al que se registre en el ambiente exterior.

En la época invernal el tubo invernadero no aumenta el efecto de las bajas temperaturas, al registrarse valores de inversión térmica del orden de la mitad de los registrados en el verano. Sin embargo, el aumento del calentamiento del aire en el interior podría alargar durante el otoño y el invierno la duración del periodo vegetativo de la planta.

Con carácter general, los tubos más oscuros se calientan y se enfrían menos que los más claros. Además, la duración del periodo de calentamiento del aire en el interior también es menor que en los más claros.

Las paredes de los tubos presentan una baja transmitancia a la radiación ultravioleta, que podría condicionar las adaptaciones que de forma natural desarrollan las plantas cuando están expuestas a la misma.

La transmitancia en la región del visible es muy variable según los diferentes tubos, influyendo principalmente en la misma la coloración de las paredes. Existen modelos que debido a su coloración oscura presentan transmitancias muy bajas en esta región, pudiendo comprometer la actividad fotosintética en la planta.

El ambiente lumínico en el interior del tubo, en cuanto a la radiación total registrada en el mismo respecto del exterior, presenta

una variación temporal y espacial marcada fundamentalmente por la altura solar. En la época invernal, cuando la radiación es más horizontal, se registran los valores máximos de radiación que no pueden ser aprovechados por la planta por encontrarse en parada vegetativa. Al contrario, en verano se registran los valores mínimos por la mayor verticalidad de la radiación solar. Un patrón a menor escala se repetiría diariamente entre el amanecer y el mediodía.

Espacialmente se aprecia un gradiente lumínico vertical en el interior del tubo que puede alcanzar el 10%, mucho más acusado en los modelos de color oscuro y en las estaciones con menor radiación. Según este gradiente, las posiciones más elevadas reciben una mayor radiación.

El ambiente lumínico primaveral en la región PAR se caracteriza por baja radiación, baja luz azul y un cociente r:f.r. próximo a 1.

La radiación cenital sólo tiene un peso relevante en la radiación total en los modelos oscuros y durante el verano. En el resto del año la componente cenital es minoritaria respecto de la radiación lateral. La profundidad a la que penetra esta radiación en el interior del tubo hace que sólo cuando la planta supere los 25 cm en el interior del mismo podrá recibir radiación directa, siendo hasta ese momento la radiación difusa la única componente de la radiación.

La componente mayoritaria de la luz en el interior del tubo es difusa a lo largo de las diferentes épocas del año. Frente a las posibles ventajas de ausencia de fenómenos de fotoinhibición, el tubo plantea la limitación de los fenómenos de crecimiento sensibles al fototropismo.

**Capítulo 5: Implicaciones del tubo en la arquitectura de copa,
captación de luz y ganancia potencial de carbono**

5.1. Introducción	137
5.2. Material y Métodos.....	140
5.2.1. Caracterización lumínica y térmica del tubo invernadero	140
5.2.2. Modelo de arquitectura de copa	141
5.2.3. Fluorescencia de clorofila	147
5.2.4. Análisis estadístico	148
5.3. Resultados.....	148
5.3.1. Caracterización lumínica y térmica del tubo	148
5.3.2. Parámetros estructurales, captación de luz e intercambio gaseoso	152
5.3.3. Parámetros de fluorescencia.....	163
5.4. Discusión	166
5.5. Conclusiones	172

5.1. Introducción

Frente a la enorme heterogeneidad lumínica a escala espacial y temporal (Pearcy 1999) que padecen las hojas de las plantas en su desarrollo normal en el monte, el ambiente lumínico en el interior de los tubos invernadero muestra una mayor homogeneidad. La componente de la luz mayoritariamente difusa y la radiación PAR reducida a valores entre el 20% y el 50% de los valores que se registran en el exterior, establecen un ambiente lumínico muy diferente en el interior de los tubos.

La intensidad lumínica puede ser causa de estrés para las plantas, tanto por su exceso como por su defecto, más aún en el medio mediterráneo donde las limitaciones hídricas y térmicas que sufren las mismas pueden limitar el aprovechamiento óptimo de la luz para la fotosíntesis (Long *et al.* 1994; Valladares 2001; Cabrera 2002). Algunos de estos factores, como son la temperatura y el déficit hídrico, pueden acentuarse en el interior de los tubos invernadero debido al aumento de la temperatura (Frearson y Weiss 1987; Potter 1991; Costello *et al.* 1996; Kjelgren y Rupp 1997; Kjelgren *et al.* 1997; Sharpe *et al.* 1999; Swistock *et al.* 1999; Ward *et al.* 2000; Bergez y Dupraz 2000; Oliet *et al.* 2003; Sharew y Hairston-Strang 2005) y al aumento del déficit de presión de vapor de agua (Dupraz 1997; Oliet *et al.* 2003).

La radiación solar intensa provoca una reducción en la eficiencia fotoquímica de las plantas, producto de una fotoinhibición dinámica o de una fotoinhibición crónica (Osmond 1994). Esta reducción puede estar acompañada de una disminución de la tasa fotosintética máxima, según las condiciones ambientales, el estado fisiológico de la planta y la dosis de radiación recibida (Osmond 1981). La fotoinhibición dinámica es producto de los mecanismos de fotoprotección de la planta, que puede utilizar estrategias fisiológicas y estructurales para disipar el exceso de radiación. Entre las fisiológicas cabe mencionar: i) la disminución de la energía hacia la ruta fotoquímica y/o la reducción de la cantidad de clorofilas, ii) los cambios en los carotenoides del ciclo de las xantofilas y iii) el aumento del potencial antioxidante. Las estrategias estructurales se basan en la reducción del área foliar expuesta, sobre todo al mediodía cuando la radiación solar es máxima, a través de la variación del ángulo foliar, el aumento del autosombreo entre las hojas o mediante arquitecturas de copa variables. Estas últimas son capaces de acomodar, tanto el área foliar como la eficiencia en la intercepción de la luz, a las condiciones ambientales de cada momento. Mientras que las estrategias fisiológicas tienen un carácter general, al observarse en plantas de muy diferentes ecosistemas, en las plantas mediterráneas destaca la eficacia en la fotoprotección de las estrategias de carácter estructural (Valladares y Pearcy 1998, 1999).

La reducción de la radiación solar incidente se ha descrito, tradicionalmente, como factor clave en el establecimiento de las plantas en ambientes muy iluminados (Montoya 1986; Valladares y Pearcy 1997) y ha sido uno de los objetivos a conseguir en los programas de restauración forestal, con la introducción de especies heliófilas que faciliten la entrada de especies propias de estados más avanzados de la sucesión. Amparándose en el mecanismo de la facilitación, y en concreto en la interacción positiva que supone el sombreado, se han utilizado pinos (Montoya 1986; Ruiz de la Torre 1993), o más recientemente arbustos nodriza (Zamora *et al.* 2001; Tonioli *et al.* 2001; Castro *et al.* 2002), para conseguir el establecimiento de las especies de mayor madurez. En este sentido, los tubos invernadero o las mallas de sombreado pueden ser una alternativa eficaz al uso de árboles o arbustos nodriza, ya que proporcionan el sombreado que precisan para su establecimiento estas especies, sin ocasionar los posibles problemas de competición que plantean los primeros. Como contrapartida, además de las

limitaciones de los tubos invernadero ya comentadas en el capítulo anterior, y de la paradoja de la sombra seca que se puede plantear en ambientes mediterráneos (Valladares y Pearcy 2002); la aclimatación a la sombra que el tubo provoca en las plantas que se desarrollan en su interior (Dias *et al.* 1992; Kjelgren y Rupp 1997; Quilho *et al.* 2003), puede aumentar su sensibilidad a sufrir procesos de fotoinhibición cuando sobrepasen la altura del tubo y se desarrollen en ambientes muy iluminados.

La arquitectura de la copa determina dos parámetros importantes en la absorción de la luz; el área foliar proyectada y el área foliar expuesta (Valladares 2001). Para una misma área foliar total se pueden conseguir diferentes eficiencias en la absorción de la luz con distintas combinaciones de una serie de parámetros como la filotaxia, la distancia entre nudos sucesivos, el ángulo foliar y el tamaño de las hojas (Valladares 1999). Integrar todos estos parámetros exige la aplicación de modelos tridimensionales que permitan recrear el ambiente lumínico de cada una de las hojas de la planta (Niklas 1988; Takenaka 1994; Pearcy y Yang 1996). YPLANT (Pearcy y Yang 1996) es un modelo que permite simular la geometría de la copa y por tanto analizar la captura de luz y relacionarla con la asimilación potencial de carbono a nivel de planta.

La emisión de fluorescencia de la *clorofila a* se ha convertido en uno de los métodos más importantes para evaluar el comportamiento fotosintético (Seaton y Walter 1990; Krause y Weis 1991; Schreiber *et al.* 1995). A través de diferentes parámetros de fluorescencia puede estimarse el rendimiento cuántico del fotosistema II (PSII) (Φ_{PSII}), así como su valor máximo o potencial (F_v/F_m) y la tasa de transporte electrónico, que en condiciones de laboratorio ha mostrado una alta correlación con la tasa de fijación de carbono (Genty *et al.* 1989). Dado que el fotosistema II es el elemento más vulnerable del aparato fotosintético, los daños en el mismo suelen ser la primera manifestación de un estrés en la hoja, y por tanto, los parámetros de fluorescencia de la *clorofila a* son una herramienta muy útil para estimar qué estreses ambientales dañan y, en qué medida, al aparato fotosintético. La disminución de F_v/F_m y el aumento de la fluorescencia mínima o basal (F_o) ha sido referido como un indicador de fotoinhibición por bajas o altas temperaturas (Groom *et al.* 2000; Gamon y Pearcy 1989; Menthy *et al.* 1997; Oliveira y Peñuelas 2004), exceso de luz (Ögren y Sjöström 1990) o

estrés hídrico (Epron *et al.* 1992; Scarascia-Mugnozza *et al.* 1996; Faria *et al.* 1996, 1998; Manetas *et al.* 1997).

Los objetivos que se plantean en este capítulo son los siguientes: i) Determinar las modificaciones que se producen en la arquitectura del tallo en las plantas confinadas en tubos invernadero respecto a las que se desarrollan en el exterior, ii) Determinar las implicaciones que el ambiente lumínico en el interior del tubo produce en las plantas desarrolladas en su interior, en cuanto a los parámetros de intercepción de luz y de intercambio gaseoso, iii) Determinar, en las plantas en el interior del tubo, la sensibilidad a la concentración de CO₂ que presentan los parámetros de intercambio gaseoso, iv) Determinar si la arquitectura de tallo producida en las plantas de interior del tubo, presenta limitaciones en cuanto a la intercepción de luz y de intercambio gaseoso, cuando se ubican en condiciones de exterior, v) Determinar el grado de estrés lumínico que sufren las plantas desarrolladas en el interior y el exterior de los tubos invernadero.

5.2. Material y Métodos

Se utilizaron semillas de *Q. faginea* (Región de Procedencia ES10 Alcarria y Serranía de Cuenca) que fueron cultivadas en contenedores de 500 cm³ con un sustrato de turba y limo (3:1, v/v). Al realizar la mezcla del sustrato se añadió un fertilizante de liberación lenta (OSMOCOTE® Mini 18+6+11) con una dosis de 3.5 kg m⁻³. El riego se realizó según la demanda, manteniendo las plantas durante todo el periodo en buenas condiciones hídricas. El tratamiento aplicado fue de planta con tubo y planta sin él (control), con 25 plantas para cada uno de ellos. Para la realización de este ensayo se eligió un tubo de la marca Tubex®, de doble capa, de 60 cm de largo y 8 cm de diámetro, de color verde y sin orificios. El cultivo se realizó al aire libre en el Centro de Investigación y Tecnología Agroalimentaria de la Diputación General de Aragón en Zaragoza. La siembra se realizó en Marzo de 2002.

5.2.1. Caracterización lumínica y térmica del tubo invernadero

La medida de la radiación en el interior del tubo se realizó mediante un espectroradiómetro UniSpec® con detector en la región VIS/NIR (350-1100nm) con una resolución espectral inferior a 10 nm. Este detector iba acoplado a un ‘cosine receptor’ que permitió recoger la radiación recibida desde todos los ángulos de un hemisferio en la superficie plana del detector. La forma de la medición, los días de medición y las variables estimadas que describen el ambiente lumínico en el interior del tubo, se corresponden con lo descrito en el capítulo anterior para la caracterización lumínica de los tubos invernadero, ya que las mediciones se realizaron de forma conjunta.

Para la caracterización térmica se utilizaron sensores de temperatura Pt100 con precisión de centésima de grado. Se registraron temperaturas cada 5 minutos durante todo el periodo de cultivo. Las sondas se colocaron a una altura de 20 cm del suelo, tanto en las plantas ubicadas en el interior del tubo como en las plantas de exterior. El número de sondas por tratamiento fue de 3.

5.2.2. Modelo de arquitectura de copa

YPLANT (Pearcy y Yang 1996) es un modelo tridimensional que simula la arquitectura de copa de las plantas y permite examinar la captura de luz de forma individual, por cada una de las hojas, y relacionarla con la asimilación de carbono para el conjunto de la planta. Es muy útil para simular la arquitectura de la copa de plantas de tamaño pequeño o mediano, con un número máximo de 1000 hojas. Entiende la planta como un sistema modular formado por una serie de nodos articulados. La versión utilizada es una actualización del original (Valladares *et al.* 2005). Los datos de entrada al programa son (Figura 5.1):

- *Arquitectura tridimensional de la planta*: se define a partir de diferentes parámetros geométricos del tallo, ramas, pecíolo y hojas.
 - *Parámetros de tallo*: diámetro, longitud, azimut β_T , ángulo vertical α_T .
 - *Parámetros de ramas*: equivalentes al tallo.

- *Parámetros del pecíolo*: equivalentes al tallo.
- *Parámetros de la hoja*: longitud, orientación del eje principal de la hoja β_H , azimut de la normal a la superficie de máxima pendiente β_{NH} , ángulo respecto de la horizontal de la superficie de máxima pendiente α_H .
- *Morfología de la hoja*: se determina mediante la digitalización de los diferentes tipos de hoja presentes en la planta, pudiendo utilizar hasta 40 puntos por hoja. Admite hasta 20 tipos diferentes de hoja por planta.
- *Fisiología de la hoja*: se caracteriza mediante una serie de parámetros que permiten simular la asimilación de CO_2 como respuesta a la luz mediante el modelo de Thomley (Lambers *et al.* 1998), y estimar la asimilación foliar, mediante el modelo de Farquhar-von Caemmerer-Berry.
 - *Tasa máxima de asimilación* ($A_{\text{máx}}$)
 - *Rendimiento cuántico* (Φ)
 - *Factor de curvatura* (θ)
 - *Tasa de respiración en oscuridad* (R_d)
 - *Tasa máxima de carboxilación* ($V_{\text{cmáx}}$)
 - *Tasa máxima de transporte electrónico* ($V_{\text{j máx}}$)
 - *Absorbancia y transmitancia del haz y envés de las hojas*
- *Ambiente lumínico de la planta*: se define a partir de fotografías hemisféricas del dosel procesadas mediante el programa CANOPY (Rich 1990).

- *Condiciones ambientales:* temperatura, humedad relativa, velocidad del viento y concentración de CO₂.

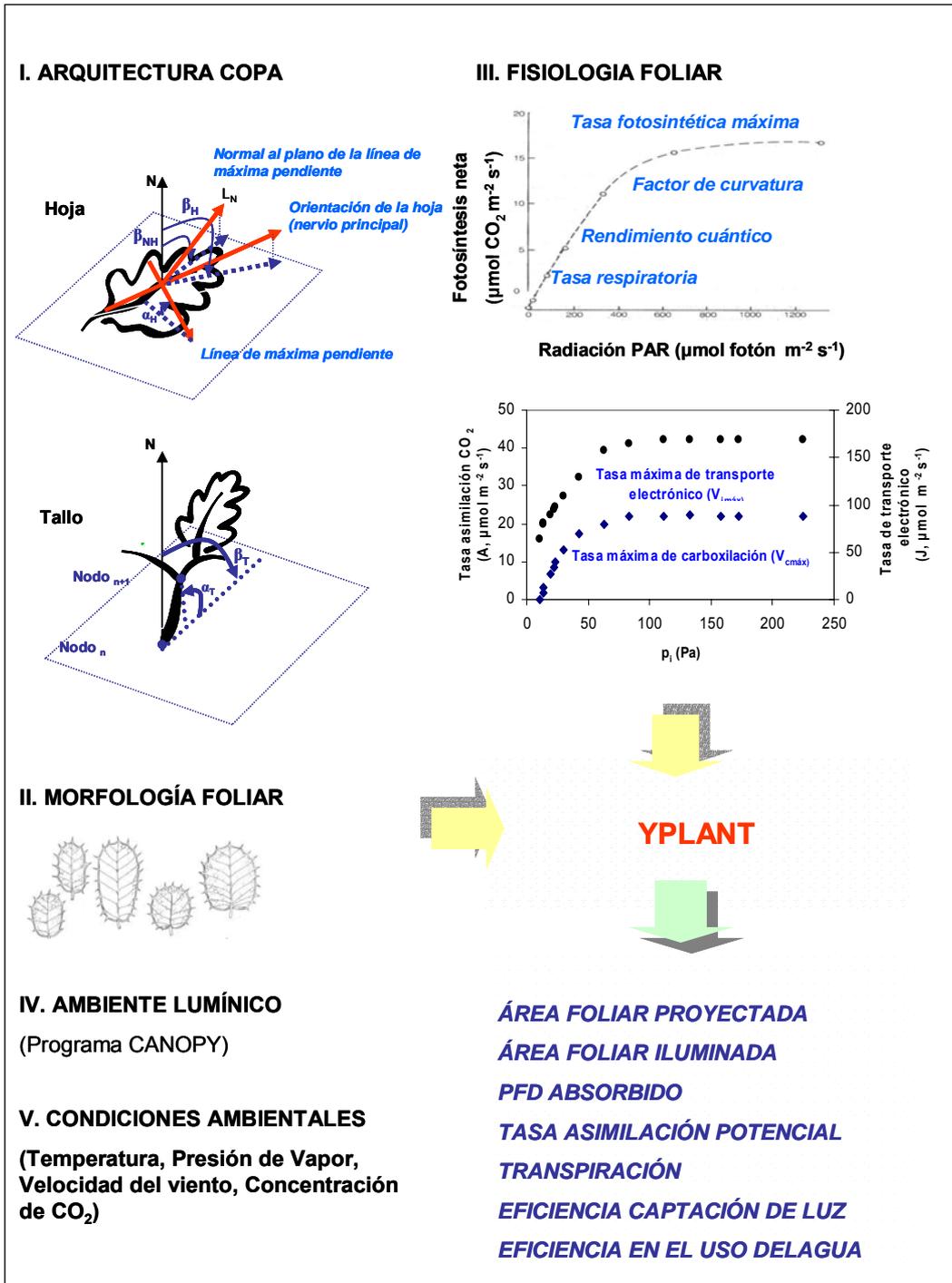


Figura 5.1. Esquema del programa YPLANT.

Las variables de salida del programa son:

- *Área foliar proyectada y área foliar expuesta*: para cada una de las 160 direcciones en las que se ha dividido el recorrido solar (20 clases de ángulo de elevación solar y 8 clases de azimut).
- *Densidad del flujo fotónico fotosintético (PFD) absorbido* ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).
- *Eficiencias* :
 - *Eficiencia en la absorción de luz*: es el cociente entre PFD absorbido por unidad de área de la copa y el PFD incidente por unidad de área sobre una superficie horizontal.
 - *Eficiencia copa proyectada*: es el cociente del área foliar proyectada en una dirección determinada respecto del área foliar total.
 - *Eficiencia copa expuesta*: es el cociente del área foliar expuesta en una dirección determinada respecto del área foliar total.
- *Tasa de asimilación potencial* ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$): se calcula de forma separada para las porciones de hoja iluminada y sombreada. El carácter de potencial hace referencia a que el modelo no tiene en cuenta la respuesta fotosintética a la temperatura, ni a la reducción de la eficiencia fotoquímica por una excesiva irradiancia (fotoinhibición).
- *Transpiración* ($\text{g m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

A partir de estos resultados se pueden calcular otros como:

- *Eficiencia en el uso de la luz (LUE)*: se calcula para la planta completa dividiendo la ganancia de carbono por el PFD absorbido, y se suele expresar en mmol de CO₂ por mol⁻¹.
- *Eficiencia en el uso del agua (WUE)*: se calcula para la planta completa dividiendo la ganancia de carbono por la transpiración y se suele expresar en mmol de CO₂ por mol⁻¹ H₂O.

Una mayor descripción del programa puede encontrarse en Percy y Yang (1996, 1998) y Valladares *et al.* (2005).

Las mediciones de arquitectura de copa se realizaron en 4 plantas seleccionadas al azar, por cada uno de los niveles del tratamiento, en Septiembre de 2002. A través de YPLANT se calcularon los parámetros de intercepción de luz y de intercambio gaseoso, en tres ambientes diferentes, a saber: condiciones de exterior, condiciones de interior y condiciones de interior teniendo en cuenta exclusivamente el efecto del sombreado. Este último ambiente pretende evaluar el efecto beneficioso o no del sombreado sin alterar ninguna de las otras variables ambientales. Podría asimilarse con el efecto que pudieran producir las mallas de sombreado. La ausencia en el mercado, actualmente, de una malla que tenga cierta estabilidad en su instalación en el monte y sea realmente eficiente ha impedido su utilización en este ensayo. La otra alternativa comercial que es el tubo-malla rígido, como el Fortetub®, no garantiza la ausencia de alteraciones en el resto de variables ambientales. Por estas razones se optó por simular el efecto del sombreado y no testarlo mediante el uso de otros materiales. Cada uno de estos tres ambientes se recrearon para dos épocas del año; la primavera, representada por el equinocio, y el verano, representado por el solsticio. Para conocer el grado de sensibilidad de los parámetros de intercambio gaseoso a la concentración de CO₂ en el interior del tubo, las condiciones de interior se recrearon con tres concentraciones: una considerada como la característica (400 ppm), otra inferior en un 10% (360 ppm), y otra superior en un 12% (450 ppm).

5.2.3. Fluorescencia de clorofila

Las medidas de fluorescencia de la *clorofila a* se realizaron mediante un fluorímetro portátil de pulso de amplitud modulada (PAM-2000, Walz, Effeltrich, Germany) sobre el haz de las hojas de las plantas. La duración del pulso de luz saturante fue de 1 s. Para caracterizar mejor la respuesta de las hojas distribuidas a lo largo del tallo de la planta se realizaron mediciones sobre hojas situadas a tres alturas diferentes del tallo: tercio superior de la planta, tercio medio y tercio inferior. Debido al posible efecto o no de autosombreo en las hojas situadas en el tercio medio se distinguió entre hojas de luz y hojas de sombra. En los otros dos tercios, el ambiente lumínico se consideró más uniforme para todas las hojas, por lo que no se estimó necesario realizar tal distinción. En las plantas situadas en el exterior se distinguieron entre hojas de luz (sin fenómeno de autosombreo) y de sombra (con autosombreo). Debido a que el ambiente lumínico de las hojas no se consideró tan influido por su altura en el tallo no se hizo tal distinción. Se realizaron mediciones en tres momentos del día: a las 9 h solar (3 horas antes del mediodía), al mediodía y a las 15 h solar (3 horas después del mediodía). La fluorescencia máxima (F_m) y mínima (F_o) en hojas que previamente se habían adaptado a la oscuridad durante 30 min se determinó, además, antes del amanecer. A partir de la fluorescencia máxima y mínima al alba se determinó la eficiencia fotoquímica máxima del PSII (F_v/F_m ; F_v , fluorescencia variable = $F_m - F_o$), es decir, la eficiencia fotoquímica en el caso de que todos los centros del PSII estuvieran abiertos. En hojas pre-iluminadas y puestas en la oscuridad inmediatamente después de un pulso saturante, conjuntamente con una exposición a una luz roja-lejana durante 1 s, se determinó el nivel mínimo de fluorescencia (F_o). A partir de este parámetro, del valor de la fluorescencia en condiciones de luz (F ó F_t ó F_s) y del máximo de fluorescencia bajo condiciones de luz (F_m), se determinó el rendimiento cuántico del PSII (Φ_{PSII} ; $(F_m - F) / F_m$), el atenuamiento o extinción de la fluorescencia no fotoquímica (NPQ; $(F_m - F_m) / F_m$) y la eficiencia fotoquímica de los centros abiertos del PSII (F'_v/F'_m ; $F'_v = F'_m - F'_o$). A partir del rendimiento cuántico del PSII puede estimarse la tasa de transporte electrónico (J) y a partir de ella la capacidad fotosintética *in vivo* (Genty *et al.* 1989), mediante la ecuación: $J = \Phi_{PSII} PFDa 0.5$ (PFDa:

es la luz absorbida en $\mu\text{mol fotón m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y 0.5 es el coeficiente que representa la distribución de energía entre el PSII y el PSI). Para determinar la influencia de la densidad del flujo fotónico fotosintético (PFD) en la eficiencia del fotosistema II, en las plantas desarrolladas en el interior de los tubos invernadero y en las plantas de exterior, se realizaron mediciones para distintos valores de PFD, a saber: 25, 50, 100, 200, 400, 600, 1,000, 2,000 y 2,500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Todos los parámetros de fluorescencia fueron determinados de acuerdo a los protocolos estándar (Genty *et al.* 1989; Schreiber *et al.* 1994; Maxwell y Johnson 2000). Para el cálculo de la variación de la eficiencia del fotosistema II, según el PFD incidente, se seleccionaron al azar 5 plantas mientras que para el resto de las medidas fueron seleccionadas al azar 4 plantas de interior y 6 plantas de exterior. Todas las medidas de fluorescencia se realizaron en Septiembre de 2002.

5.2.4. Análisis estadístico

Se realizó un análisis de varianza para analizar los efectos de los factores principales, como el tratamiento, el ambiente y la época del año, así como de sus interacciones. En las medidas de fluorescencia, se analizaron los efectos y las interacciones entre las hojas en las diferentes posiciones en el tallo y el momento de la medición a lo largo del día. Posteriormente en cada posición se analizó de forma separada la influencia del momento de la medición. El diseño experimental utilizado fue completamente aleatorizado. Todos los análisis se realizaron mediante los procedimientos estándar del programa SAS® (SAS Inst. 1999).

5.3. Resultados

5.3.1. Caracterización lumínica y térmica del tubo

La radiación total en el interior del tubo presentó una curva similar en su evolución anual, para las diferentes estaciones, en el

intervalo de longitudes de onda del visible e infrarrojo cercano (Figura 5.2). Tuvo su mínimo al comienzo del mismo, manteniendo un comportamiento creciente hasta alcanzar un valor máximo en las proximidades de 950 nm, para luego decrecer hasta valores ligeramente superiores a los mínimos. Este valor máximo, que está muy acentuado para la época de invierno y verano, sin embargo, está más atenuado para las estaciones de otoño y primavera. En el invierno se alcanzaron los valores máximos de la radiación gracias a la mayor horizontalidad de los rayos solares, mientras que en verano los mínimos debido a su verticalidad. La radiación para la región del visible estuvo comprendida entre los valores mínimos y máximos registrados durante el verano e invierno, respectivamente. Así, durante el invierno la radiación varió, según las posiciones en el interior del tubo, entre el 6%_{400nm} y el 22%_{700nm}, mientras que en el invierno osciló entre 13%_{400nm} y 38%_{700nm}. La radiación durante la primavera en la región del visible osciló, para las diferentes longitudes de onda, entre el 8%_{400nm} y el 19%_{700nm}. Se detectó un gradiente vertical en el interior del tubo siendo la posición más alta la que registró la mayor radiación en todas las épocas, salvo en el invierno que fue la posición intermedia. El modelo de regresión lineal para la radiación total en el interior del tubo respecto del exterior, en el intervalo entre 400 y 800 nm (Tabla 5.I), ha mostrado el carácter altamente significativo de las tres variables explicativas y un alto coeficiente de correlación. El valor negativo del coeficiente de la altura solar mostró la relación inversa existente entre ambas variables. La variable de mayor peso en el modelo fue la longitud de onda.

Tabla 5.I. Modelo de regresión lineal ($\ln y = a + b (H) + c(p) + d(\lambda)$), para el intervalo entre 400 y 700 nm, de la radiación total en el interior del tubo respecto de la radiación exterior (y), según la altura solar (H), la posición en el interior del tubo (p) y la longitud de onda (λ). A continuación del estimador, su error estándar entre paréntesis, y debajo el valor del coeficiente estandarizado (***: $p < 0.0001$).

R ²	a	b	c	d
0.71	-3.032 (0.0289)	-0.018 (30E-5)	0.005 (3E-5)	0.003 (3E-5)
	***	-0.45	0.16	0.69
		***	***	***

La radiación cenital mostró un comportamiento similar a la radiación total y muy similar a la del resto de tubos invernaderos ensayados en el capítulo anterior. En la primavera, la radiación

cenital fue prácticamente constante en todo el intervalo de longitudes de onda, no superándose el 5% en las diferentes posiciones. La radiación lateral tuvo un peso relativo mayoritario en todas las épocas del año a excepción del verano, por lo cual, la componente mayoritaria de la luz en el interior del tubo es difusa.

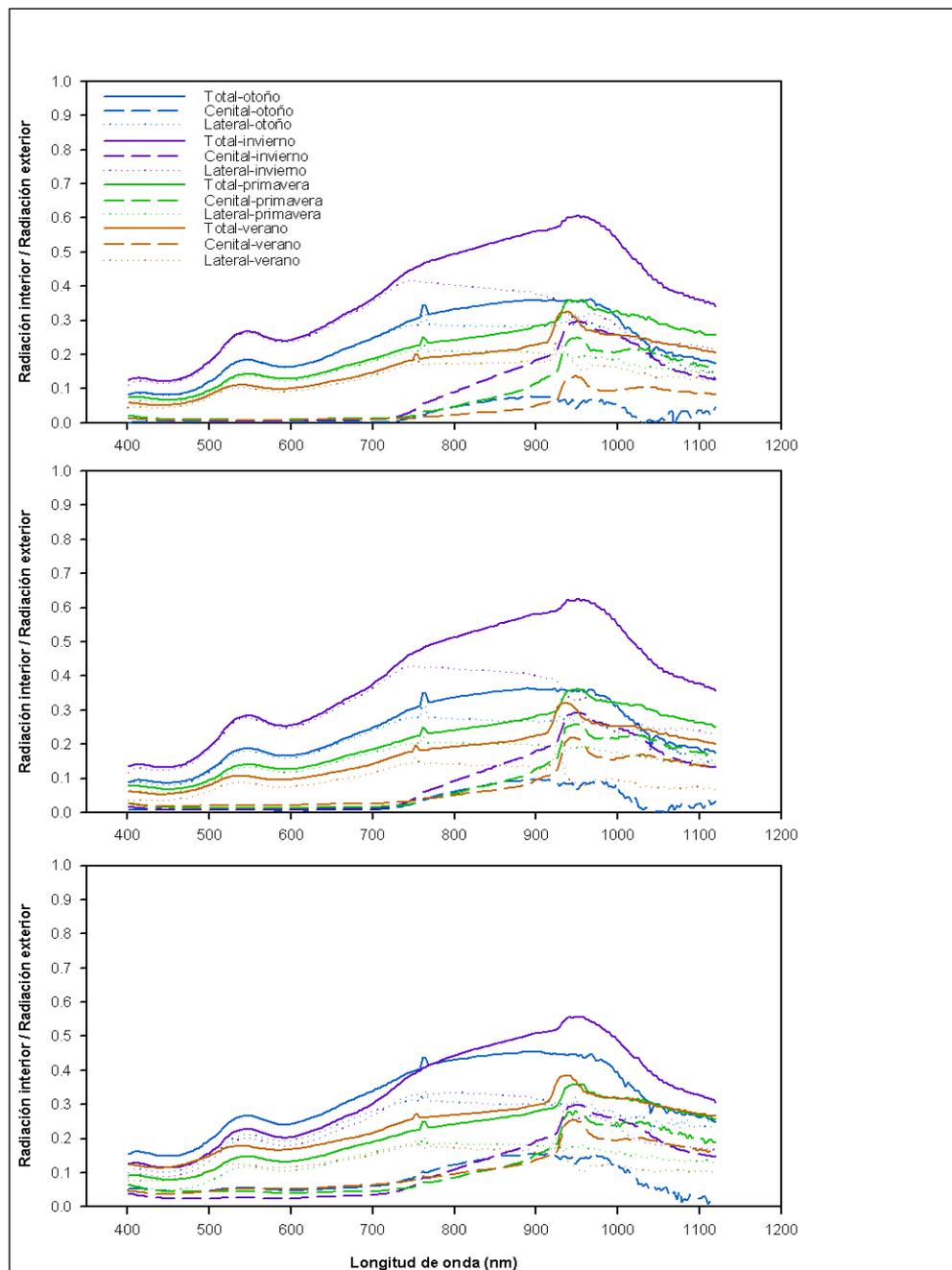


Figura 5.2. Radiación en el interior del tubo respecto del exterior a diferentes posiciones en Tubex verde.0 cm (gráfico superior), 20 cm (gráfico medio) y 40 cm (gráfico inferior).

El tubo ha producido un calentamiento del aire confinado durante las horas centrales del día, que en la época de verano ha comprendido desde las 8 de la mañana a las 20 h de la tarde y un enfriamiento el resto del tiempo (Figura 5.3).

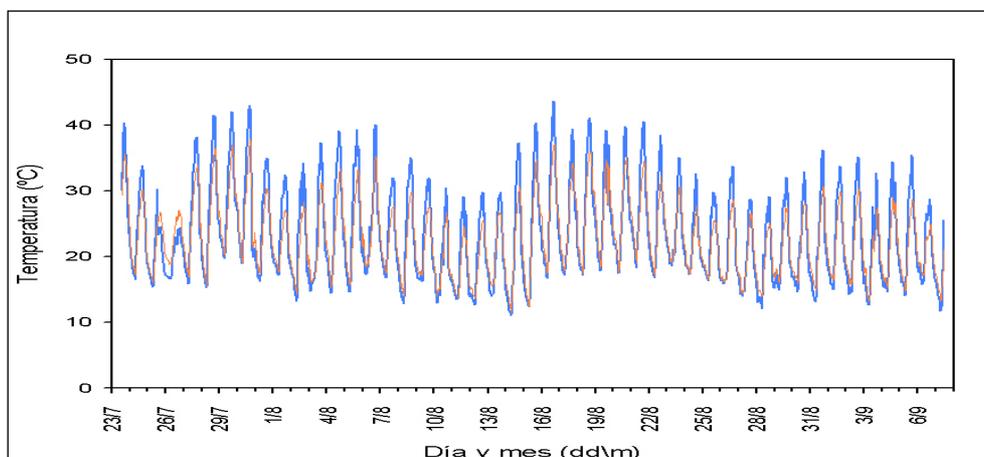


Figura 5.3. Temperaturas en el interior del tubo (azul) y exterior (naranja), desde el 23 de julio al 9 de septiembre.

El valor máximo de calentamiento fue de 7.5°C, mientras que el de enfriamiento fue de -3.8°C. La temperatura máxima alcanzada en el interior del tubo fue de 43.5°C y se registró a las 17.5 h.

5.3.2. Parámetros estructurales, captación de luz e intercambio gaseoso

Este ambiente lumínico en el interior del tubo modificó diferentes parámetros estructurales de las plantas (Tabla 5.II). Las plantas desarrolladas en el interior de los tubos invernadero fueron 3 veces más altas, tuvieron el doble número de hojas y un área foliar 2.5 veces superior a las plantas control. Asimismo, tuvieron una mayor longitud foliar y de internodos. Por su parte, las plantas control tuvieron un diámetro en el cuello de la raíz y un ángulo foliar casi 1.5 veces superior a las plantas del tubo.

Tabla 5.II. Parámetros estructurales de las plantas en el interior del tubo invernadero y en el exterior. El valor medio está acompañado de su error estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 5\%$), Test de Tukey ($n = 4$).

	Tubo	Control
<i>Altura (mm)</i>	313.6 (22.33) a	99.1 (14.11) b
<i>Diámetro (mm)</i>	2.76 (0.213) b	3.96 (0.41) a
<i>Número de hojas</i>	34 (2.1) a	17 (1.2) b
<i>Internudos (mm)</i>	9.3 (0.24) a	5.7 (0.65) b
<i>Área foliar (cm²)</i>	120.75 (12.822) a	46.20 (20.843) b
<i>Ángulo foliar (°)</i>	19.0 (0.96) b	26.9 (1.37) a
<i>Longitud foliar (mm)</i>	32.1 (0.95) a	26.2 (1.94) b

Estas diferencias estructurales han dado lugar a diferentes arquitecturas de tallo con implicaciones directas en los parámetros de intercepción lumínica, (Figuras 5.4 y 5.5). Las áreas foliares proyectada (E_p) y expuesta (E_d), al igual que el área autosombreada, presentaron diferencias significativas entre las plantas de tubo y control, para los valores máximos y mínimos del ángulo de elevación solar (Figura 5.5). En los tres parámetros anteriores, las plantas control mostraron valores ligeramente superiores a las de tubo, para los ángulos solares más bajos, invirtiéndose esta tendencia en los máximos de elevación solar. Tanto en las plantas de tubo como en las control, la fracción del área foliar proyectada mostró un comportamiento sigmoideal a medida que aumentaba el ángulo de elevación solar, alcanzando un valor en el entorno de 0.9 para la altura solar máxima.

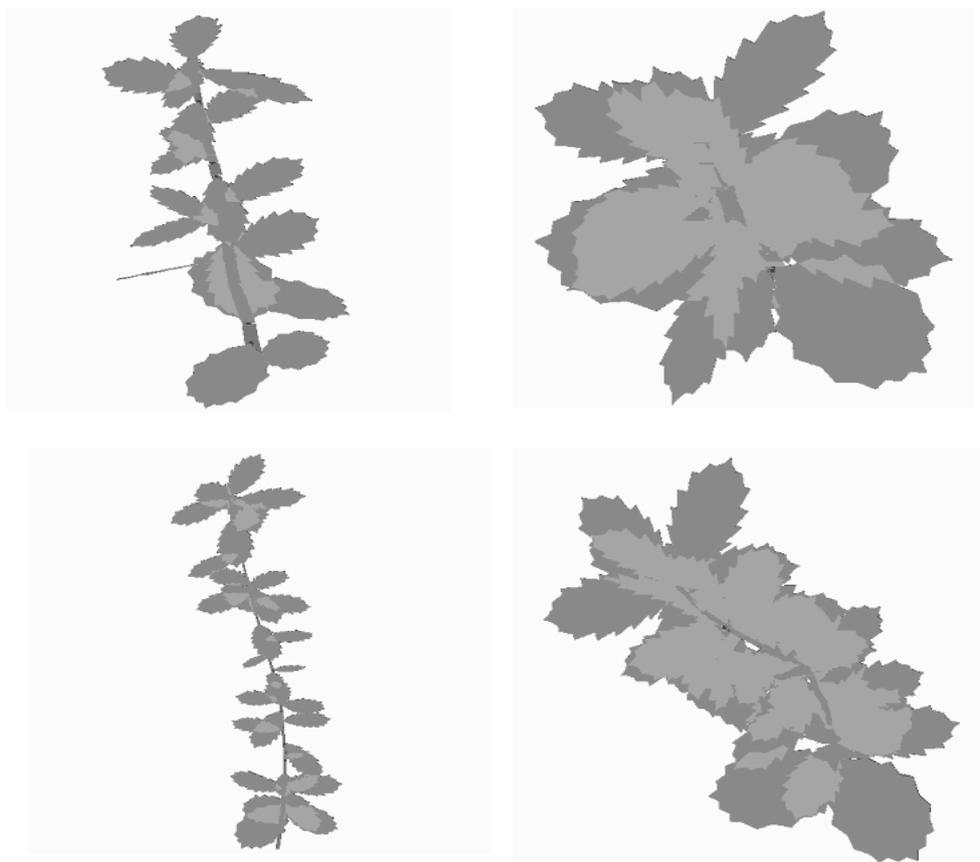
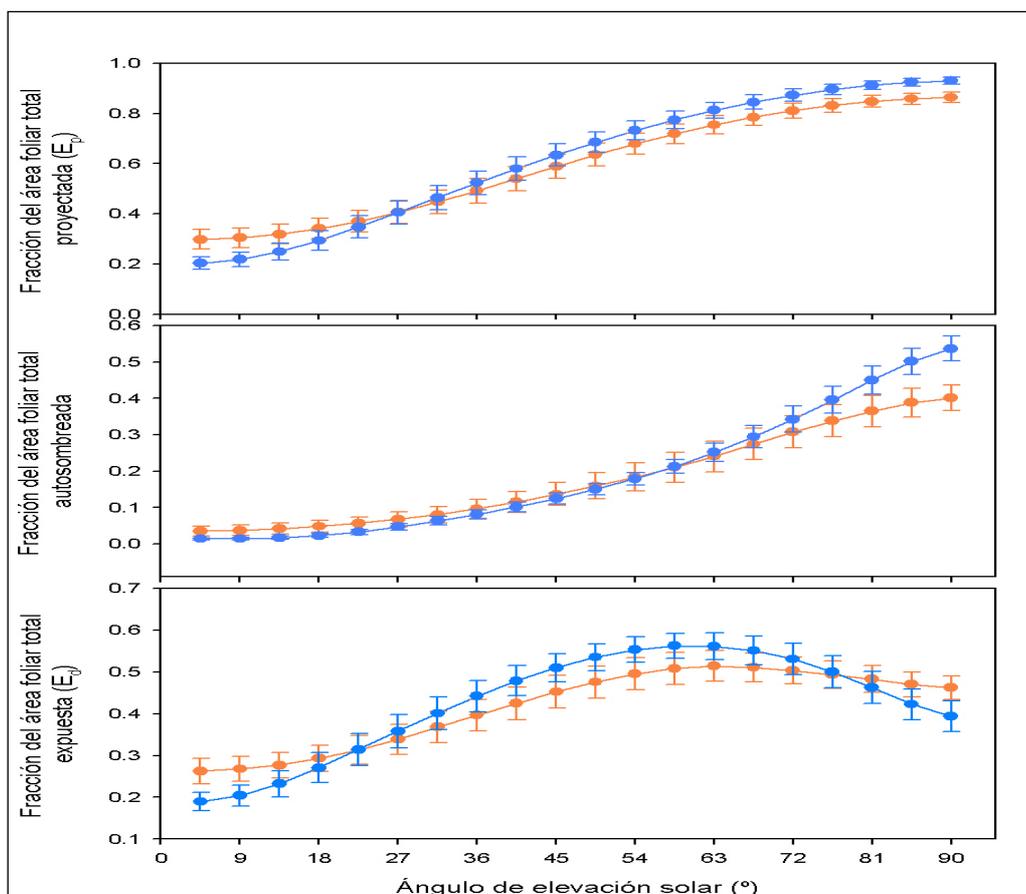


Figura 5.4. Imagen de ordenador del programa YPLANT de las plantas de *Quercus faginea* control (superior) y de las desarrolladas en el interior de tubos invernadero (inferior). Vista a las 9 h solares (izquierda) y al mediodía (derecha). El tono gris más claro indica el autosombreado.

El menor ángulo foliar de las plantas de tubo permitió que E_p fuese superior a las control, según aumentaba la altura solar. Esta misma razón, conjuntamente con el mayor número de hojas que



tienen las plantas de tubo, justificó el aumento de su área foliar autosombreada respecto de las plantas control. Consecuencia de los dos parámetros anteriores, la fracción del área foliar expuesta alcanzó su valor máximo por encima de 0.5 para ángulos de elevación solar en el entorno de 60° , decreciendo posteriormente hasta 0.4 al alcanzarse el máximo de altura solar. Las plantas control mostraron, para los ángulos de elevación máximos, un área foliar expuesta ligeramente superior a la registrada en las plantas de tubo.

Figura 5.5. Fracción del área foliar total proyectada (E_p), autosombreada y expuesta (E_d), de las plantas desarrolladas en el interior del tubo invernadero (azul) y de las plantas control (naranja). El valor medio está acompañado de su error estándar.

Para las condiciones ambientales con las que se han realizado las simulaciones con YPLANT, en cada uno de los ambientes y épocas del año (Tabla 5.III), las plantas de tubo y las control no han mostrado diferencias significativas en su comportamiento, frente a las variables de absorción de luz y de intercambio gaseoso, en ninguno de los tres ambientes recreados ni en ninguna de las dos épocas del año simuladas (Figura 5.6), a excepción de la ganancia potencial de carbono (Tabla 5.IV).

Tabla 5.III. Condiciones ambientales para los diferentes ambientes y épocas del año utilizados en la simulación con YPLANT.

Época	Ambiente	Temperatura (°C)			Presión de vapor (Kpa)		CO ₂ (ppm)	
		Mínima	Hora	Máxima	Hora	Mínima	Máxima	Media diaria
Primavera	Exterior	10	6:30	23	13:00	1.04	1.08	370
	Interior	10	6:30	35	13:00	1.12	1.36	400
Verano	Exterior	20	5:30	38	14:00	0.59	1.65	370
	Interior	20	5:30	45	14:00	1.06	1.14	400

La variación de la PAR absorbida (Figura 5.6a) a lo largo del año mostró valores significativamente superiores para la época del verano respecto de la primavera en los tres ambientes considerados. En el ambiente de exterior fue donde se registró la mayor absorción de PAR, tanto para la primavera como para el verano, mientras que los de interior y de sombreado no mostraron diferencia entre ellos.

La transpiración (Figura 5.6b) mostró un comportamiento muy similar en los ambientes de exterior y de sombreado. La transpiración aumentó en los dos ambientes el doble en la época de verano respecto de la primavera. Para el verano presentaron los valores máximos, de los tres ambientes estudiados, mientras que para la primavera presentaron los mínimos. El ambiente de interior mostró un comportamiento muy distinto a los anteriores, manteniendo una tasa de transpiración más o menos constante en las dos épocas. Durante la primavera la transpiración fue un 70% superior en el interior que en el resto, mientras que en el verano, al mantenerse más o menos constante, decreció un 14% respecto de las tasas registradas en el exterior y en el sombreado.

La variación de la ganancia potencial de carbono fue muy diferente para los tres ambientes según las épocas del año (Figura

5.6c). En los ambientes de exterior y de sombreo las diferencias entre el verano y la primavera no fueron significativas; mientras que en el interior del tubo la tasa de verano fue la mitad que la de la primavera. El ambiente de sombreo mostró una tendencia, aunque no significativa, a aumentar la ganancia potencial de carbono durante el verano.

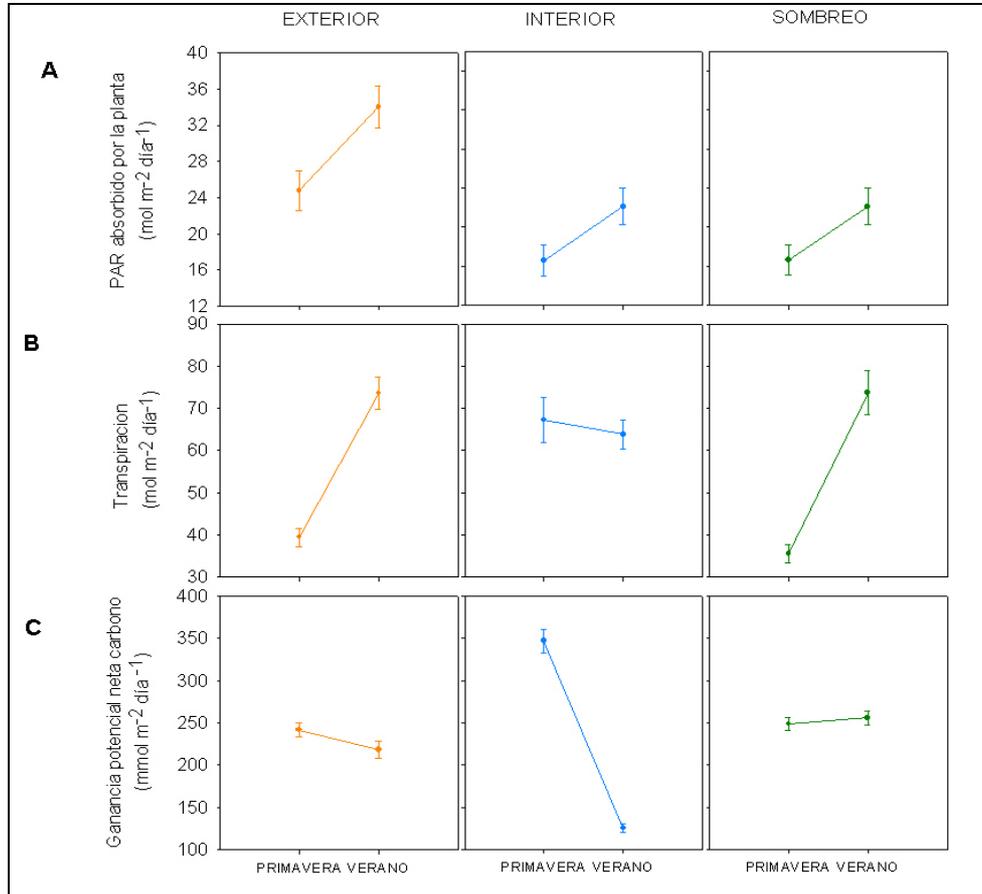


Figura 5.6. PAR diario total absorbido, ganancia neta potencial de CO₂ y transpiración de las plantas de tubo y control, para los tres ambientes recreados, exterior, interior y sombreo, y dos épocas del año, primavera y verano. El valor medio está acompañado de su error estándar.

Para la ganancia potencial de carbono se mostró significativo, además de la interacción antes comentada entre el ambiente y la época de medición, el tratamiento ensayado. Las plantas control mostraron una mayor tasa de asimilación por metro cuadrado que las desarrolladas en el interior del tubo en el verano no presentado diferencias para la primavera. Sin embargo, la mayor área foliar de

las plantas de tubo hizo que la asimilación total diaria fuese 2.5 veces superior en las plantas de tubo que en las de control para las dos épocas estudiadas (Tabla 5.IV).

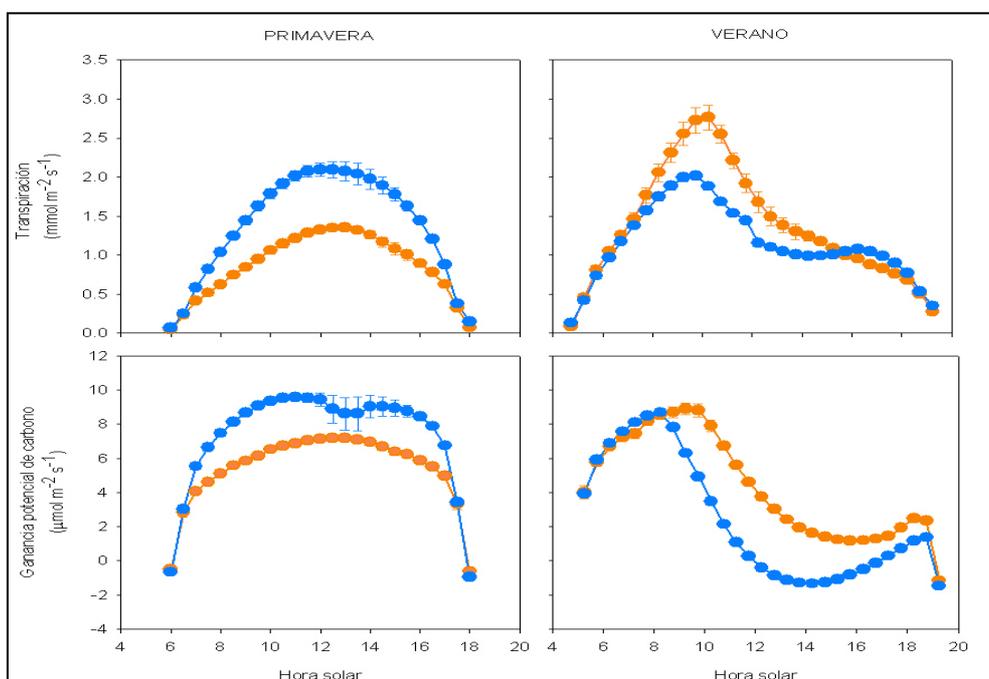
Tabla 5.IV. Ganancia neta potencial de carbono de las plantas en el interior del tubo y de las plantas control. El valor medio está acompañado de su error estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 5\%$), Test de Tukey ($n = 4$).

	Plantas control	Plantas en tubo
Primavera		
A ($\text{mmol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$)	282.5 (15.34) a	275.7 (14.18) a
A (mmol día^{-1})	1.29 (0.159) b	3.32 (0.197) a
Verano		
A ($\text{mmol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$)	204.1 (16.99) a	195.5 (16.33) b
A (mmol día^{-1})	0.93 (0.129) b	2.36 (0.208) a

La variación diaria de la transpiración y la ganancia potencial de carbono mostró un comportamiento diferente según la época primaveral o estival (Figura 5.7). En la primaveral, durante las horas centrales del día, las plantas en el interior del tubo transpiraron casi el doble que las plantas control, registrándose el máximo de transpiración al mediodía para los dos tipos de plantas. Sin embargo, en la estival la plantas control transpiraron más que las de tubo con un máximo en el entorno de las 10 h. Las plantas de tubo mantuvieron durante todo el día tasas ligeramente inferiores a las anteriores con un máximo ligeramente adelantado.

La curva diaria de ganancia potencial de carbono durante la época primaveral tuvo un comportamiento similar a la de la transpiración ya comentada. Mostró como única diferencia que la curva de las plantas en el interior del tubo sufrió una pequeña depresión alrededor del mediodía con lo que se igualaron los valores con respecto a los de las plantas control. Durante el verano el comportamiento fue diferente. Las curvas de las plantas de tubo y control marcaron el mismo máximo aunque con el desplazamiento temporal ya comentado en la curva de transpiración. Sin embargo, a partir del mismo la ganancia potencial de carbono decreció más rápidamente en las de tubo que en las de control, llegando incluso a ser negativa entre las 12 y 17 h solares. A las 14 h registró su valor mínimo.

Figura 5.7. Variación diaria de la ganancia potencial neta de carbono y de la transpiración para las plantas en el interior del tubo (azul) y las plantas control (naranja), en dos épocas del año, primavera y verano. El valor medio está acompañado de su error estándar.



En la eficiencia en el uso de la luz (LUE) y del agua (WUE) se registraron influencias en los tres ambientes simulados, tanto por la época del año como por el tratamiento (Figura 5.8). La LUE mostró sólo diferencias entre los dos tipos de plantas cuando se comparó el ambiente de sombreado con el de exterior (Figura 5.8a). El ambiente

de sombreado se mostró como el más eficiente tanto para las plantas de tubo como para las de control. Debido a la variabilidad encontrada en el ambiente de interior no se registraron diferencias con respecto de los otros ambientes. La LUE mostró diferencias significativas según la época del año en todos los ambientes, con una disminución muy marcada en la estival (Figura 5.8c). El ambiente de interior es el que presentó el mayor contraste al marcar el máximo de los tres en la primavera y el valor mínimo en el verano. El valor en la época estival fue el 20% del registrado en la primaveral.

La variación de la WUE no mostró diferencias entre las plantas de tubo y control para ninguno de los tres ambientes simulados. No obstante, las plantas de tubo mostraron una mayor eficiencia que las de control en los ambientes de interior y sombreado, mientras que en el ambiente de exterior la mayor eficiencia la mostraron las de control (Figura 5.8b). La variación de la WUE según la época del año (Figura 5.8d) mostró, para los tres ambientes, los valores mínimos en la estival. El ambiente de sombreado registró los valores máximos, tanto para la primavera como para el verano, mientras que los mínimos de ambas épocas se registraron en el ambiente de interior.

La ganancia de carbono y la WUE fueron sensibles a la variación de la concentración de CO₂ en el interior del tubo invernadero, tanto en la primavera como en el verano (Tabla 5.V),

aumentando a medida que lo hacía la cantidad de CO₂. Respecto de la ganancia de carbono, la época estival fue más sensible a la variación de la concentración, ya que mientras que en la primavera el aumento de un 25% de la concentración supuso un aumento del 11% en la tasa de asimilación, en la estival representó un 53%. El

mismo comportamiento se registró para la WUE, ya que mientras que en la primavera la variación fue del 21% en el verano alcanzó el 49%.

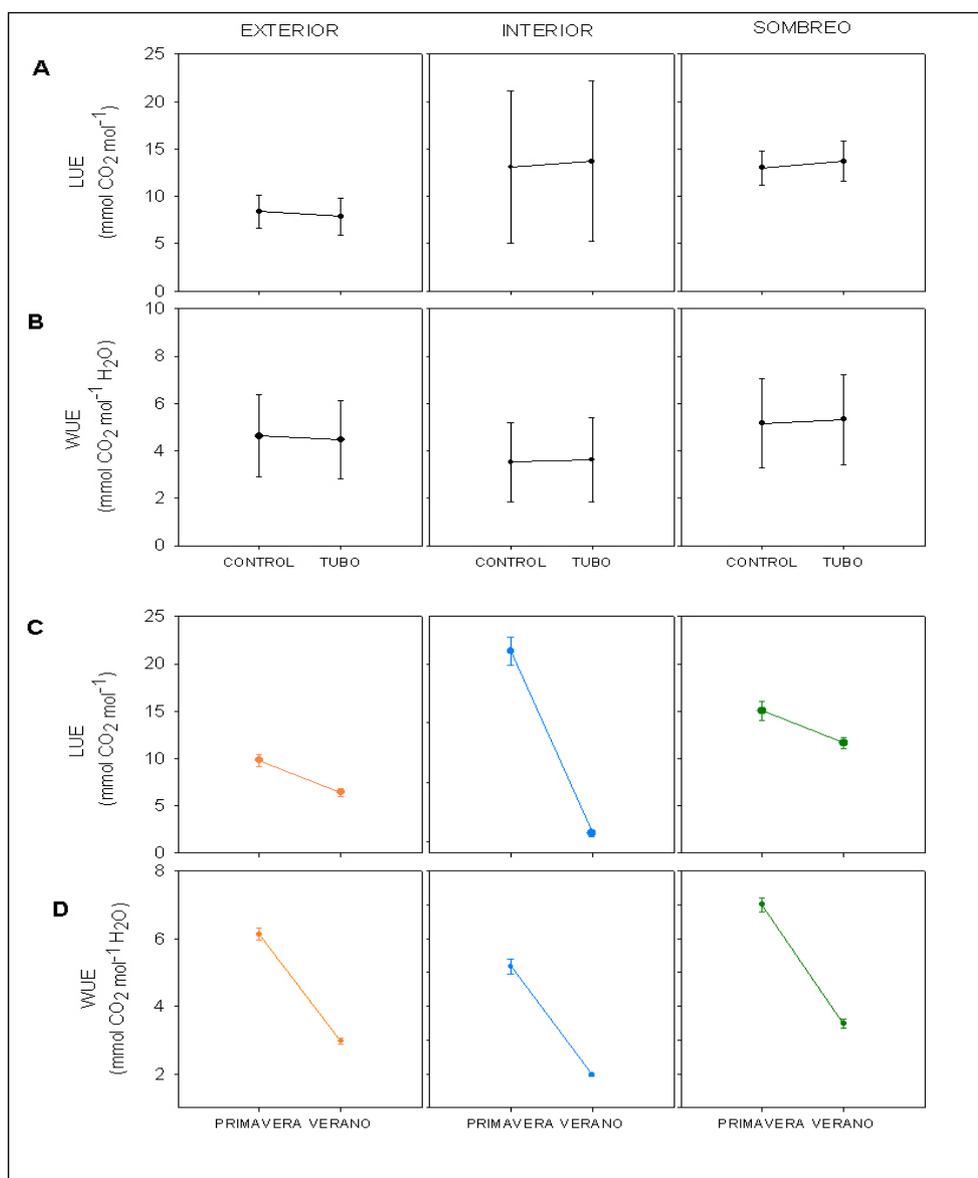


Figura 5.8. Eficiencia en el uso de la luz (LUE) y en el uso del agua (WUE), para los tres ambientes recreados, exterior, interior y sombreado, y dos épocas del año, primavera y verano. El valor medio está acompañado de su error estándar.

Tabla 5.V. Ganancia neta potencial de carbono y eficiencia en el uso del agua (WUE) según la concentración de CO₂ en el interior del tubo invernadero. El valor

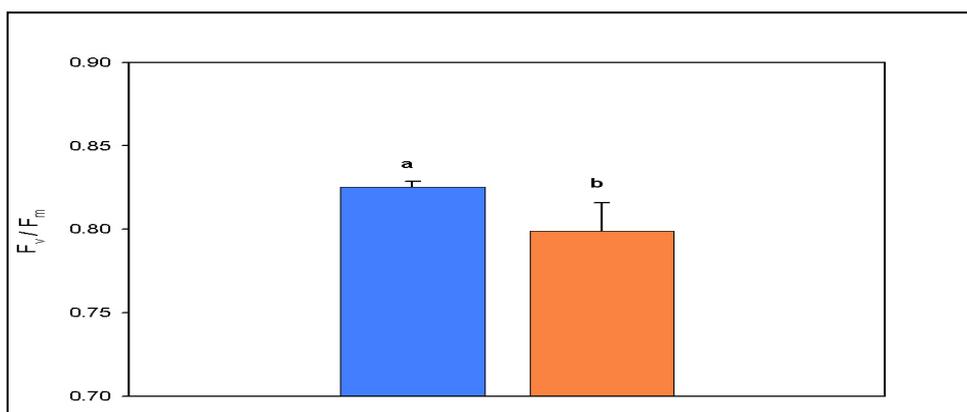
medio está acompañado de su error estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 5\%$), Test de Tukey ($n = 4$).

	Concentración CO ₂ (ppm)	A (mmol m ⁻² s ⁻¹)	WUE (mmol CO ₂ mol ⁻¹ H ₂ O)
<i>Primavera</i>			
	450	361.1 (8.20) a	5.6 (0.20) a
	400	347.1 (4.86) a	5.2 (0.07) b
	360	323.8 (4.20) b	4.7 (0.07) c
<i>Verano</i>			
	450	154.6 (2.12) a	2.4 (0.01) a
	400	125.3 (1.72) b	2.0 (0.01) b
	360	100.7 (1.50) c	1.6 (0.01) c

5.3.3. Parámetros de fluorescencia

En los parámetros de fluorescencia, la eficiencia fotoquímica al alba (F_v / F_m) fue un 4% superior en las plantas de tubo que en las plantas control (Figura 5.9).

Figura 5.9. F_v / F_m al alba en plantas de *Quercus faginea* situadas en el interior del

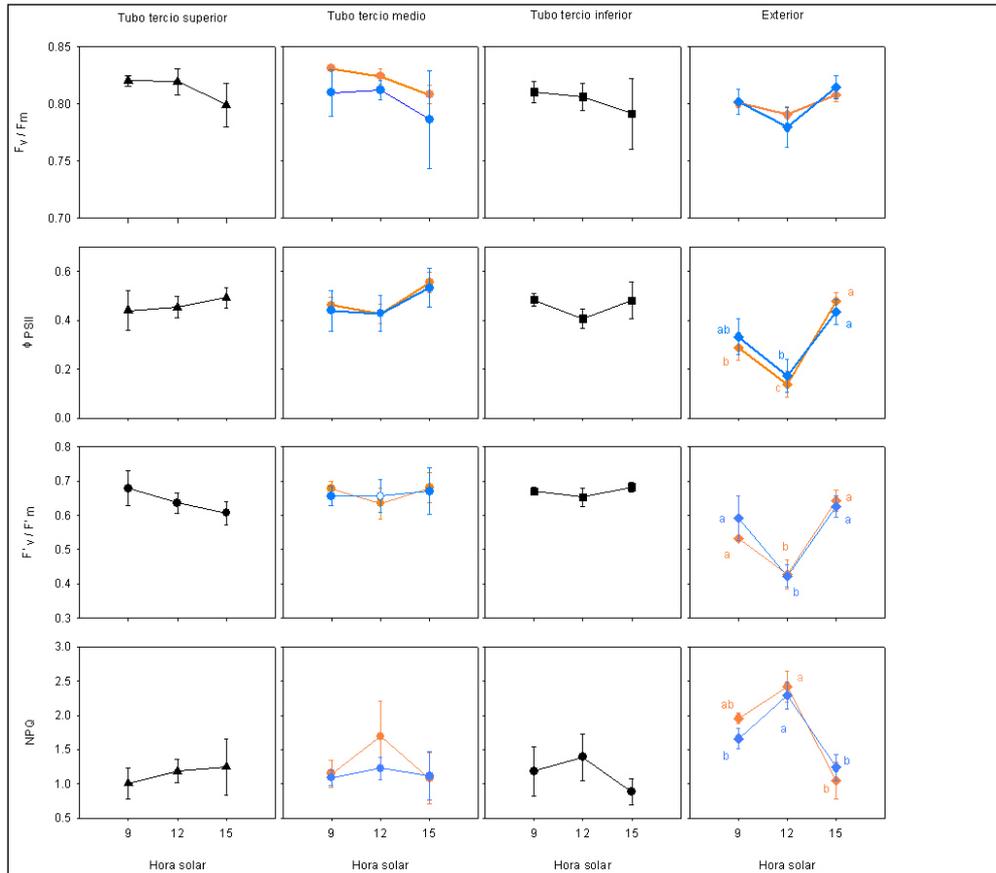


tubo (azul) y plantas control (naranja). El valor medio está acompañado de su error estándar ($n = 3$ en tubos y $n = 6$ en control).

A lo largo del día, la eficiencia fotoquímica máxima del PSII (Figura 5.10) experimentó cambios, alcanzando el valor mínimo en las plantas en el interior del tubo a las 15 h. Este mínimo se adelantó a las 12 h en las plantas control, que recuperaron sus valores del inicio del día en la medición de las 15 h. No obstante, en todo el ciclo diario los valores no descendieron por debajo de 0.75. No se

registraron diferencias en cuanto a la posición de las hojas en el tallo, ni entre las hojas de sombra y las de luz. El rendimiento cuántico del PSII, en las plantas control, registró al mediodía un descenso del 50% del valor registrado a las 9 h, para luego recuperarlo y superarlo a las 15 h (Figura 5.10). El máximo Φ_{PSII} se registró a esta hora del día para todos los casos. En las plantas de interior el descenso del mediodía fue menos acusado e incluso en las hojas del tercio superior de la copa no se apreció tal. Un comportamiento parecido a esta variable, salvo en las hojas ubicadas en el tercio superior de las plantas de tubo, se registró para el cociente F_v/F_m (Figura 5.10). La extinción de la fluorescencia no fotoquímica (NPQ) (Figura 5.10) en las hojas de las plantas control marcó un máximo al mediodía y un mínimo a las 15 h. El aumento al mediodía, respecto de la medición de las 15 h, osciló entre 1.8 veces para las hojas de sombra y 2.3 para las de luz. En las plantas de interior del tubo se registró este comportamiento, aunque mucho menos acusado al mediodía, en las hojas ubicadas en el tercio medio e inferior del tallo. En las hojas del tercio superior la curva mostró una tendencia creciente, registrándose el valor máximo a las 15 h. La variación del rendimiento cuántico del PSII según la PFD incidente (Figura 5.11) mostró como las plantas desarrolladas en el interior de los tubos invernadero tuvieron una eficiencia menor que las plantas control, a partir de valores de PFD superiores a los $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. El descenso en el rendimiento a medida que aumenta la intensidad lumínica es más acusado en las plantas desarrolladas en el interior de los tubos. Para PFD inferiores a $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, Φ_{PSII} de las plantas de interior superó ligeramente a las plantas de control.

Figura 5.10. Evolución diaria (9, 12 y 15 hora solar) de F_v/F_m , Φ_{PSII} , F_v/F_m y NPQ



en hojas de *Quercus faginea* situadas dentro y fuera de tubos invernadero según la distribución de las hojas a lo largo del tallo de la planta. Se distingue entre hojas de luz (naranja) y hojas de sombra (azul). El valor medio está acompañado de su error estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 5\%$), Test de Tukey ($n = 3$ en tubos y $n = 6$ en exterior).

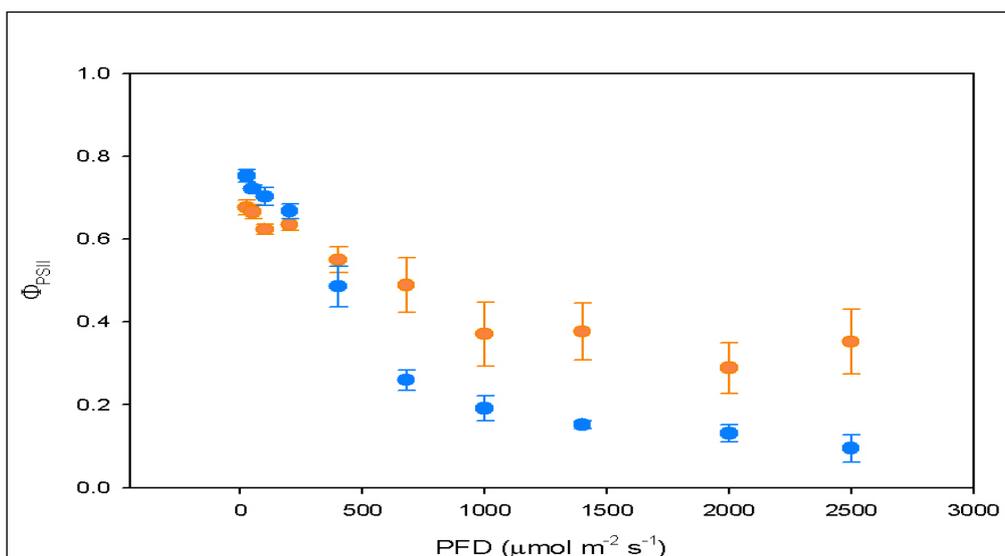


Figura 5.11. Rendimiento cuántico del fotosistema II (Φ_{PSII}) en plantas de *Quercus faginea* control (naranja) y plantas desarrolladas en el interior de tubos invernadero (azul).

5.4. Discusión

El ambiente lumínico en el interior del tubo varió bajo las pautas descritas en el capítulo anterior para los diferentes modelos de tubo estudiados, situándose la curva de la radiación total entre los dos extremos correspondientes al modelo Ecotubo y al Blanco monocapa. Los valores de la transmitancia en la región PAR durante la primavera están en el umbral inferior de la radiación que Spurr y Barnes (1980) consideran que puede ocasionar efectos desfavorables para las plantas y en consonancia con los registrados para el mismo modelo por Sharew y Hairston-Strang (2005). El buen ajuste del modelo lineal de la radiación total en el interior del tubo para la región fotosintéticamente activa, pone de nuevo de relieve la relación inversa entre la radiación en el interior del tubo y la altura solar (Bergez 1993). La mayor parte de la radiación total en el interior del tubo provino de la que atravesó las paredes del tubo, por lo que la componente mayoritaria de la luz es difusa, limitándose la componente directa a la parte superior del tubo cuando la altura solar es elevada. Estos resultados podrían obligar a las plantas que se desarrollen en el interior a una aclimatación a la sombra, aunque

modulada por la intensidad del sombreado. Asimismo, el gradiente lumínico vertical detectado permite pensar en un ambiente lumínico en la planta cambiante, según la distribución de las hojas a lo largo del tallo. Las temperaturas en el interior del tubo han tenido un comportamiento similar al descrito en el capítulo anterior. El aire confinado en el interior del tubo se calentó durante las horas de insolación (Potter 1991; Kjelgren y Rupp 1997; Navarro *et al.* 1998; Olliet *et al.* 2003), alcanzando temperaturas supraóptimas para la fotosíntesis (Seeley y Kammereck 1977; Kozlowski *et al.* 1991; Kjelgren *et al.* 1997), con un máximo en el tiempo desfasado respecto del máximo de insolación (Potter 1991).

Las modificaciones en cuanto a los parámetros estructurales que se han producido en las plantas dentro del interior de los tubos demuestran un grado de aclimatación a este nuevo ambiente. El aumento del crecimiento en altura de las plantas de tubo concuerda con el registrado en trabajos anteriores para plantas de una savia (Ponder 1991; Burguer *et al.* 1992; Kjelgren y Rupp 1997; Bergez y Dupraz 2000), donde fue superior a las plantas de control entre 1.3 y 3.2 veces. La disminución del diámetro en el cuello de la raíz de las plantas de tubo, después de su primer periodo vegetativo, es acorde con el estimado por Burger *et al.* (1992) ó Kjelgren y Rupp (1997), que osciló entre 1.4 y 1.6 veces el crecimiento registrado para las plantas control. La mayor longitud de los internudos, así como el mayor número de hojas en las plantas dentro del tubo concuerda con los resultados de Kittredge *et al.* (1992), Bellot *et al.* (2002) y Leroy y Caraglio (2003). Kittredge *et al.* (1992) encontraron sobre *Quercus rubra* que las plantas de dentro del tubo tenían más ciclos de crecimiento, con una mayor duración temporal y con un mayor crecimiento en altura y número de hojas, mientras que Leroy y Caraglio (2003) registraron sobre *Pinus brutia* que las plantas en el interior producían ciclos de crecimiento más largos y numerosos. Por su parte, Bellot *et al.* (2002) registraron en *Q. coccifera*, que las plantas en el interior de los tubos invernadero tenían un mayor número de hojas y mayor área foliar que las plantas control. Estos resultados sobre tubos invernadero también concuerdan con los obtenidos por Valladares y Pearcy (1998) en *Heteromeles arbutifolia* o por Valladares *et al.* (2000) en *Quercus ilex* y *Q. coccifera* cuando compararon fenotipos de sombra con otros de luz y comprobaron que los primeros tenían una mayor longitud de internudos y de superficie foliar, pero un menor ángulo foliar que los segundos. El ángulo foliar, que se ha mostrado como un parámetro de gran

plasticidad (Valladares y Pearcy 2000; Falster y Westoby 2003) y que está fuertemente correlacionado con la intercepción lumínica aumentó en las plantas de exterior, aunque lejos de los valores registrados por Valladares y Pearcy (1998) en *H. arbutifolia*. El papel atribuido a este parámetro es el de maximizar la ganancia de carbono minimizando el tiempo de exposición de la superficie foliar a irradiancias excesivas que puedan ocasionar la fotoinhibición (Valladares y Pearcy 1998). Los ángulos foliares elevados reducen la captura de luz cuanto mayor es la altura solar, por lo que tanto al mediodía en su variación diaria, como en verano en su variación estacional, se presentan los valores mínimos. Esta reducción en plantas expuestas a altas tasas de insolación implica una reducción del riesgo de sobrecalentamiento (King 1997), una disminución de la susceptibilidad a sufrir procesos de fotoinhibición severos (Valladares y Puignaire 1999) y un aumento de la eficiencia en el uso del agua (Cowan 1982). Los ángulos foliares medidos en *Quercus faginea* en este ensayo son ligeramente inferiores a los registrados por Valladares *et al.* (2000) para las plantas de *Q. ilex* y *Q. coccifera* en los diferentes fenotipos de sol y sombra.

Las diferentes arquitecturas del tallo encontradas entre las plantas de interior del tubo y las plantas control han producido diferencias en cuanto a la intercepción de la luz entre ambos tipos de plantas, aunque tan solo han sido significativas con los valores máximos y mínimos del ángulo de elevación solar. Estas diferencias han mostrado la tendencia que tienen las plantas de luz a desarrollar estrategias estructurales de evitación de la fotoinhibición al aumentar el ángulo foliar y el área autosombreada para así poder reducir el área foliar expuesta en las horas centrales del día. Las plantas de interior del tubo tan solo han mostrado un área autosombreada significativamente mayor cuando la altura solar era máxima, gracias a su mayor número de hojas y su menor ángulo foliar. Los valores de área foliar expuesta en el entorno de 0.4 corresponderían con estrategias de evitación propias de arbustos siempreverdes, que tienden a sacrificar tasas altas de asimilación por mantener una capacidad productiva más dilatada en el tiempo (Valladares y Pearcy 2000).

Los resultados a nivel de planta completa obtenidos mediante la simulación con YPLANT han puesto de manifiesto que el ambiente generado en el interior de un tubo invernadero ha tenido un efecto desfavorable en cuanto a la radiación fotosintéticamente activa absorbida por la planta. La disminución de la PAR absorbida en este

ambiente respecto del exterior, tanto en las mediciones de primavera como en verano, está justificada por la menor PFD disponible en el interior del tubo respecto del exterior. Aunque la disminución concuerda con resultados obtenidos en ensayos con fenotipos de sol y sombra no lo hace en su magnitud (Valladares y Pearcy 1998; Valladares *et al.* 2002). Así, mientras que el cociente entre PFD absorbida por el fenotipo de sol, respecto al de sombra, ha sido de 3.4 en *H. arbutifolia* (Valladares y Pearcy 1998) y alrededor de 3.5 tanto en *Quercus ilex* como *Q. coccifera* (Valladares *et al.* 2002), los valores obtenidos para *Q. faginea* en el ambiente de interior respecto del ambiente de exterior, no han llegado a la mitad de los anteriores. El ambiente de sombreado para este parámetro, lógicamente, se ha comportado como el ambiente de interior del tubo. La magnitud del sombreado, producido en el ambiente de interior y de sombreado, puede ser la causa de la diferencia encontrada en este ensayo con los reseñados en trabajos anteriores.

La variación de la transpiración en las diferentes épocas del año ha mostrado la influencia que tiene la temperatura en este parámetro, al traer consigo un aumento de la tasa de respiración. El comportamiento del mismo en el ambiente de interior manteniendo las altas tasas de transpiración a lo largo del tiempo podría ser consecuencia de la falta de un control estomático real (Kjelgren *et al.* 1994; Bergez y Dupraz 1997, 2000; Kjelgren y Rupp 1997). La variación diaria, concuerda con lo registrado por Bergez y Dupraz (2000), aunque el comportamiento de su tubo ventilado responde más al registrado en este ensayo con el tubo cerrado. El tamaño diferente de los tubos empleados en ambos ensayos puede ser la causa de este resultado.

En cuanto a la ganancia potencial de carbono, el ambiente generado en el interior del tubo invernadero mejora las tasas de asimilación durante la época primaveral gracias al aumento de temperatura que se registra en el interior, como quedó demostrado en el capítulo anterior. Estos resultados concuerdan con los de Ollier y Jacobs (2005) que registraron tasas de asimilación en tubos claros a los 46 y 47 días después de plantar un 412% superior a las plantas control. Por el contrario, la ganancia potencial de carbono en verano es significativamente inferior a las que se registran en el ambiente de exterior. Estos resultados, fruto de la simulación con YPLANT, son acordes a los registrados en mediciones directas en campo por Kjelgren y Rupp (1997), que registraron en *Fraxinus pennsylvanica* una reducción de la tasa fotosintética entre un 50% y un 70% de las

tasas registradas en el exterior. Asimismo, concuerdan con los aportados por Bergez y Dupraz (2000) para *Prunus avium* que estiman una reducción de la tasa de asimilación potencial cercana al 50% para las plantas desarrolladas en el interior de los tubos. La variación de la ganancia potencial de carbono a lo largo del día en verano permite constatar como en las horas centrales la tasa de asimilación es negativa, como apuntó Dupraz (1997). Este hecho podría justificar, cómo el mismo autor indica, el aumento de concentración de CO₂ en el interior del tubo observada por Frearson y Weiss (1987) o Mayhead y Jones (1991). Las diferencias en la arquitectura del tallo entre las plantas de tubo respecto de las plantas control han producido diferencias significativas en cuanto a la ganancia potencial de carbono entre ambos tipos de plantas. Aunque la tasa de asimilación por unidad de superficie foliar fue menor en las plantas del interior del tubo su mayor área foliar provoca que la ganancia total de carbono sea 2.5 veces superior a la de las plantas control. Estos resultados obtenidos mediante simulación con YPLANT confirmarían que las plantas en el interior del tubo crecen más que las plantas de exterior, sobre todo en la época primaveral, como lo prueban los parámetros estructurales antes comentados. Esta afirmación precisaría ser corroborada con los datos de biomasa de la planta.

La concentración de CO₂ ha mostrado ser un parámetro determinante en la ganancia potencial de carbono, por lo que debe garantizarse una renovación del aire que garantice unas concentraciones mínimas, lo más próximas al ambiente de exterior. Por otro lado, el ambiente de sombreado en las simulaciones con YPLANT ha puesto en evidencia cómo la reducción únicamente de la radiación incidente, sin modificación del resto de las variables ambientales, contribuye a mejorar la ganancia potencial de carbono en verano al mantener tasas similares a las registradas durante la primavera.

Consecuencia de los parámetros anteriores, el ambiente de sombreado se ha mostrado como el más eficiente en el uso de la PAR en la época del verano, y el más eficiente en el uso del agua, tanto en verano como en primavera. El ambiente de interior es el menos eficiente en el uso del agua, por lo que podría limitar el arraigo de la planta en el monte en condiciones de estrés hídrico.

La ausencia de diferencias significativas entre las plantas control y las desarrolladas en el interior del tubo para los diferentes ambientes estudiados, a excepción de la ganancia de carbono ya

comentada anteriormente, indica cómo la arquitectura desarrollada en el interior del tubo durante su primer periodo vegetativo no limita a la planta para su desarrollo en condiciones de exterior o de sombreado. Esta aparente ventaja que crean los tubos invernadero en las plantas de su interior evidentemente estará modulada por el grado de estrés que padecerá la planta en su interior en la época estival.

Los parámetros de fluorescencia no han detectado ningún proceso de fotoinhibición en las plantas control ni en las plantas de tubo, ya que los valores registrados de la eficiencia fotoquímica máxima al alba se encuentran próximos al valor de 0.83 que se considera óptimo para la mayoría de las especies que se encuentran sanas y bien hidratadas (Björkman y Demming 1987; Johnson *et al.* 1993). La disminución de F_v/F_m en las plantas de exterior al mediodía concuerda con lo registrado por otros autores (Faria *et al.* 1996, 1997, 1998; Scarasia-Mugnozza *et al.* 1996; García-Plazaola *et al.* 1997) y está asociada, ante la ausencia de estrés hídrico con un aumento de la radiación luminosa y de la temperatura. Existe un acuerdo generalizado en la interpretación de la disminución de la eficiencia fotoquímica máxima al mediodía como un mecanismo de fotoprotección de las plantas debido a un aumento en la disipación térmica del exceso de energía por la vía del ciclo de las xantófilas (Demming-Adams y Adams 1996; Valladares y Pearcy 1999). Este hecho queda demostrado por el aumento al mediodía de los valores de NPQ. Los valores de extinción de la fluorescencia no fotoquímica al mediodía están dentro del rango que se considera normal, 0.5 a 3.5, a intensidades de luz saturantes, aunque con una gran variabilidad entre las especies (Maxwell y Johnson 2000). Esta pérdida de rendimiento en las plantas control es temporal y reversible como lo demuestran los valores registrados a las 15 h y al amanecer. El valor mínimo de F_v/F_m alcanzado en el interior del tubo a las 15 h, frente al obtenido en el exterior a las 12 h, se justifica por el desfase existente entre las temperaturas máximas alcanzadas en el interior respecto a las del exterior comentado en el capítulo anterior. Responde a la justificación anterior, la reducción observada al mediodía del rendimiento cuántico del PSII y del cociente F_v/F_m en las plantas de exterior. La reversibilidad de estos fenómenos queda patente en la recuperación de los valores en la medición realizada a las 15 h. A pesar de la existencia de un gradiente lumínico vertical en el interior del tubo, no se han recogido diferencias en los parámetros de fluorescencia según la disposición

de las hojas a lo largo del tallo. Tampoco se ha constatado que las hojas de la parte superior del tallo sean más sensibles a fenómenos de fotoinhibición que las ubicadas en la parte inferior.

Las plantas de tubo sí han mostrado un menor rendimiento del PSII a medida que aumentaba la intensidad de la PFD incidente, poniendo de nuevo en evidencia que los bajos puntos de saturación lumínica que tienen las plantas o las hojas de las plantas aclimatadas a la sombra, están asociados con una alta susceptibilidad a sufrir procesos de fotoinhibición (Björkman 1981).

5.5. Conclusiones

El ambiente confinado en el interior del tubo invernadero produce modificaciones en la arquitectura del tallo de las plantas que se desarrollan en su interior y en el crecimiento de la parte aérea de la planta. Las plantas que se desarrollaron en el interior de los tubos invernadero son más altas y tienen mayor número de hojas, área foliar, longitud foliar y de internodos, aunque menor diámetro en el cuello de la raíz y ángulo foliar, que las plantas control. Estas características afectan a la captación de luz así como a la propia estabilidad biomecánica de la planta.

Las plantas desarrolladas en el interior de tubos invernadero no presentan diferencias en cuanto a los parámetros de eficiencia de captación de luz respecto de las plantas de exterior, salvo para los ángulos máximos y mínimos de elevación solar.

La menor radiación existente en el interior del tubo provoca que la radiación PAR absorbida por la planta en su interior sea menor a la absorbida en el exterior.

El ambiente en el interior del tubo invernadero mantiene tasas constantes de transpiración a lo largo del tiempo. En los ambientes de sombreo y de exterior la transpiración tiene un comportamiento similar con valores máximos en el verano y mínimos en la primavera.

El ambiente de interior aumenta la ganancia potencial de carbono de la planta en la primavera y la reduce en el verano. Su variación diaria en verano, en este ambiente, muestra una tasa negativa entre las 12 y 17 h solares. Durante la época estival, el ambiente más apropiado ha resultado ser el de sombreo. Producto de una mayor área foliar y de unos rendimientos fotosintéticos similares, las plantas desarrolladas en el interior del tubo

invernadero tienen una ganancia neta potencial de carbono superior a las plantas de exterior, por lo que crecen más como lo demuestra la mayor altura de las plantas de interior.

La concentración interna de CO₂ en el tubo invernadero tiene una enorme influencia en la ganancia potencial de carbono. Por esta razón, el modelo de tubo elegido en las forestaciones deberá garantizar concentraciones lo más próximas al ambiente exterior.

El ambiente de sombreado se ha mostrado como el más eficiente en el uso de la PAR en la época del verano y el más eficiente en el uso del agua, tanto en verano como en primavera, lo que pone de relieve el interés que para el establecimiento de la planta en el monte tiene la reducción de la radiación incidente sin alterar el resto de las variables ambientales.

El ambiente de interior es el menos eficiente en el uso del agua, por lo que el estrés hídrico estival en climas mediterráneos podría comprometer el establecimiento de la planta en el interior de tubos cerrados.

Las plantas aclimatadas en el interior de los tubos invernadero no presentan ninguna desventaja respecto a las aclimatadas en el exterior para su desarrollo en condiciones de exterior, con lo que su crecimiento no se verá limitado cuando el tubo invernadero sea retirado o superen la altura del mismo.

La existencia de un gradiente lumínico vertical en el interior del tubo no induce diferencias en los parámetros de fluorescencia según la disposición de las hojas a lo largo del tallo, por lo que las hojas de la parte superior del tallo no son más sensibles a fenómenos de fotoinhibición que las ubicadas en la parte inferior. Sin embargo, las plantas de tubo disminuyen su rendimiento fotoquímico más que las plantas de exterior a intensidades de luz saturantes.

Capítulo 6: Conclusiones generales y futuras líneas de investigación

6.1. Sistema radicular de la encina.....	174
6.2. Tubos invernadero.....	177
6.3. Futuras líneas de investigación.....	181

6.1. Sistema radicular de la encina

Una vez que germina la bellota de encina la radícula inicia rápidamente su desarrollo produciéndose, durante estos primeros días, los valores máximos de su tasa de crecimiento. Transcurridas unas semanas comienza la aparición de las primeras raíces primarias, teniendo que esperar hasta la segunda mitad de su periodo de crecimiento al desarrollo de la mayor parte de las raíces de segundo y tercer orden. Dos meses después de la siembra, la raíz principal ya ha desarrollado las 2/3 partes de su longitud final, que puede alcanzar un metro durante su primer periodo vegetativo. Esta longitud le permitirá explorar los horizontes más profundos del suelo en la época seca. Para poder explorar estos horizontes, la encina desarrolla una raíz principal fuertemente ortogeotrópica, al igual que los pivots de reemplazo que la sustituyen cuando esta se pierde como consecuencia de daños bióticos o abióticos. Las raíces primarias, que no tienen un gran desarrollo, mantienen el carácter ortogeotrópico de la principal, a excepción de las situadas entre 20 y 60 cm de profundidad que son más subhorizontales o plagiotrópicas, lo que les permite desarrollar un importante papel en la captación de agua en la época primaveral. El sistema dual apuntado en estas especies queda, por tanto, esbozado en su primer período vegetativo. El crecimiento del sistema radicular de la encina parece funcionar de forma independiente del crecimiento del tallo y una vez iniciado no se detiene, mientras las condiciones del medio no sean desfavorables. Este sistema radicular que desarrolla la encina en un medio sin limitaciones al crecimiento en profundidad es una estrategia típica de evitación de la sequía, con el objetivo de poder mantener durante la época de déficit hídrico un cierto nivel de actividad.

El repicado aéreo y continuado del sistema radicular conduce a la formación de un sistema completamente diferente, estructural,

morfológica y funcionalmente. En cuanto a la estructura, desaparece la raíz principal y se impide el desarrollo de nuevos pivots de reemplazo. Aumenta la emisión de raíces primarias lo que conlleva un aumento de la densidad radicular. Si referimos el sistema radicular a un plano, el repicado reduce la componente Y del sistema, pero si no se limita el crecimiento en la componente X el sistema tiende a generar raíces primarias con un ángulo de inserción no tan agudo a medida que nos aproximamos a la superficie del suelo. Cerca del nivel del repicado, el carácter de estas raíces es más plagiotrópico, pudiendo alcanzar cierta extensión su distancia horizontal. La cinética radicular se reduce momentáneamente en la época del repicado, recuperando sus valores poco tiempo después. Morfológicamente, el repicado reduce el área y el volumen radicular del sistema, así como la longitud de las raíces finas. Por el contrario, el repicado tiende a aumentar el diámetro radicular y la longitud de raíces gruesas, con lo que la longitud específica radicular disminuye. Atendiendo exclusivamente a este parámetro, el sistema radicular generado con el repicado pierde en eficiencia respecto del sistema radicular natural. Funcionalmente, el repicado realizado superficialmente reduce la conductancia hidráulica radicular por unidad de superficie foliar. Esta reducción implica una mayor resistencia al movimiento del agua a nivel radicular, producto del aumento del diámetro medio y de la longitud de las raíces más gruesas como consecuencia de la suberización de las raíces repicadas. Se conoce, por estudios realizados anteriormente, que la conductancia hidráulica presenta una variación estacional muy marcada en la encina con valores máximos en primavera y mínimos en invierno. Atendiendo a esta pauta estacional, la utilización de la encina con el sistema radicular repicado puede tener diferentes consecuencias de cara al arraigo de la planta en el monte, según las condiciones ambientales que se produzcan y la época de la plantación. Ante los escenarios que saldrían de la combinación de estas condiciones, las consecuencias que cabría esperar serían las siguientes:

- i) Primavera húmeda y plantación al finalizar el invierno:
la reducción de la conductancia hidráulica radicular tendría efectos apreciables en la reducción del crecimiento del tallo y de la raíz, sin comprometer previsiblemente el arraigo de la planta.

- ii) Primavera seca y plantación al finalizar el invierno: la disminución de la conductancia hidráulica radicular podría comprometer seriamente el arraigo de la planta, aún en el caso de que en el otoño la precipitación no hubiese sido deficitaria.
- iii) Primavera húmeda y plantación en otoño: los posibles efectos de la disminución de la conductancia hidráulica radicular se verán muy reducidos, incluso en el crecimiento. No tendría ninguna consecuencia sobre el arraigo.
- iv) Primavera seca y plantación en otoño: el arraigo vendrá condicionado por las precipitaciones de otoño. Si estas no han sido deficitarias, la disminución de la conductancia hidráulica tendría repercusiones en el crecimiento, pero no tanto en el arraigo, ya que el crecimiento radicular que posiblemente se haya producido durante el otoño limitará sus efectos.

Las plantas de encina cultivadas el primer año en contenedores forestales cuando son trasladadas a un medio sin limitación al crecimiento en profundidad, por ejemplo plantadas en el monte, tienen un gran desarrollo radicular con objeto de reconstruir su sistema profundo ortogeotrópico. Esta reconstrucción exige a la planta una gran inversión de recursos, lo que se traduce en una disminución de su eficiencia respecto al sistema desarrollado vía siembra, además de producir un estancamiento en el crecimiento del tallo. De esta manera, al poco tiempo, las alturas de las plantas procedentes de siembra igualan la altura de las plantas procedentes de plantación. La estructura del sistema radicular generado en estas plantas se caracteriza por varias raíces primarias de carácter ortogeotrópico, entre 5 y 10, que tienen a profundizar de forma similar a lo que lo haría la raíz principal. El desarrollo de raíces plagiotrópicas se concentra en los primeros 20 cm, por lo que, como

en el caso de la siembra, el sistema dual descrito en ocasiones en estas especies quedaría también diseñado.

6.2. Tubos invernadero

Los tubos invernadero modifican el ambiente lumínico y las condiciones de temperatura de las plantas que se desarrollan en su interior. Las paredes de polipropileno con el que se construyen la mayoría de los tubos invernadero se calientan durante el día y se enfrían por la noche más que el aire exterior, dada la relación con la altura solar. Su inercia térmica, por tanto, es muy baja. Esta relación establece los ciclos de calentamiento y enfriamiento que están relacionados con la duración del día. El aumento de la temperatura de las paredes genera un gradiente térmico horizontal en el interior del tubo variable según el modelo y la época del año. El aire en el interior del tubo sigue el mismo comportamiento de calentamiento de la pared, por lo que durante el día se registran valores más altos que el exterior. La magnitud del calentamiento varía según la época del año y según el modelo de tubo. En la época primaveral se registran los valores máximos de calentamiento del aire en el interior. Además, el calentamiento del aire interior se mantiene durante prácticamente todo el día sin apreciarse apenas ninguna inversión térmica. En ausencia de estrés hídrico estas condiciones ambientales podrían favorecer notablemente el crecimiento de la planta en el interior del tubo. Durante el verano los valores máximos de calentamiento aunque son ligeramente inferiores a los primaverales, hacen que se registren los máximos de temperatura del aire en el interior, pudiendo superarse los 50°C, durante algunas horas. Estas temperaturas están próximas a los valores que se consideran letales e inhibidores de la fotosíntesis y justificarían el por qué algunas Comunidades Autónomas han llegado a prohibir el uso de tubos invernadero. La utilización de estos materiales en ambientes muy calurosos que sobrepasen durante el verano los 40°C no es aconsejable. Para estos ambientes sería necesario analizar otras alternativas como son los tubos ventilados o las mallas de sombreado. El límite para la utilización de estos materiales se podría situar en los climas donde la temperatura máxima oscilará en el entorno de los 30°C / 35°C. El calentamiento que sufre el aire interior durante el día unido a la inversión térmica nocturna establece un gradiente térmico diario en el interior del tubo que puede superar

los 30°C. Claramente durante el verano se establecen unas condiciones térmicas muy desfavorables para el desarrollo de la planta, por lo que ante las diferencias que presentan algunos tubos la elección del modelo resulta ser esencial para el éxito de la repoblación. El ambiente térmico invernal, que podría ser igualmente limitante para el establecimiento de las especies en el ámbito mediterráneo, no lo es en los modelos ensayados. El patrón de calentamiento y enfriamiento diario permite una mayor actividad vegetativa durante el día, mientras que por la noche la inversión térmica que se produce no llega a comprometer el desarrollo de las plantas. Las pautas encontradas en los diferentes tubos permiten afirmar que los modelos más claros se calientan más durante el día e igualmente se enfrían más durante la noche. Los modelos más oscuros tendrían un calentamiento más rápido, aprovechando la mayor horizontalidad de la radiación solar y una menor duración del periodo de calentamiento.

El ambiente lumínico en el interior de los tubos está, también, claramente alterado respecto del ambiente exterior. A la heterogeneidad lumínica que caracteriza este último, el ambiente en el interior es muy homogéneo. El material de las paredes, su color y la geometría del tubo condiciona la radiación en el interior. El tratamiento estabilizador frente a la radiación ultravioleta, que se les proporciona a todos los tubos para que no se fotodegraden en el monte durante un período aproximado de cinco años, ocasiona que las paredes del tubo sean un filtro perfecto para la radiación ultravioleta. La ausencia de la radiación ultravioleta B en el espectro lumínico del interior del tubo podría ocasionar una falta de adaptación de las plantas a esta radiación cuando se desarrollasen en el ambiente exterior. La componente de la radiación es fundamentalmente difusa, limitándose la componente directa a la época del verano y a los centímetros superiores del tubo. Las implicaciones de esta componente lumínica son positivas por la ausencia de fenómenos de fotoinhibición, pero negativas por la limitación de los fenómenos de crecimiento sensibles al fototropismo. Este aspecto se hace evidente en el crecimiento del tallo. El ambiente lumínico en el interior del tubo presenta una variación temporal y espacial, marcada fundamentalmente por la altura solar. Los valores máximos se producen en invierno y los mínimos en el verano. Un patrón similar a lo largo del día se repite entre el amanecer y el mediodía. Dentro del tubo, incluso en los de 60 cm de altura, se aprecia un gradiente lumínico. En la mayoría de los tubos y

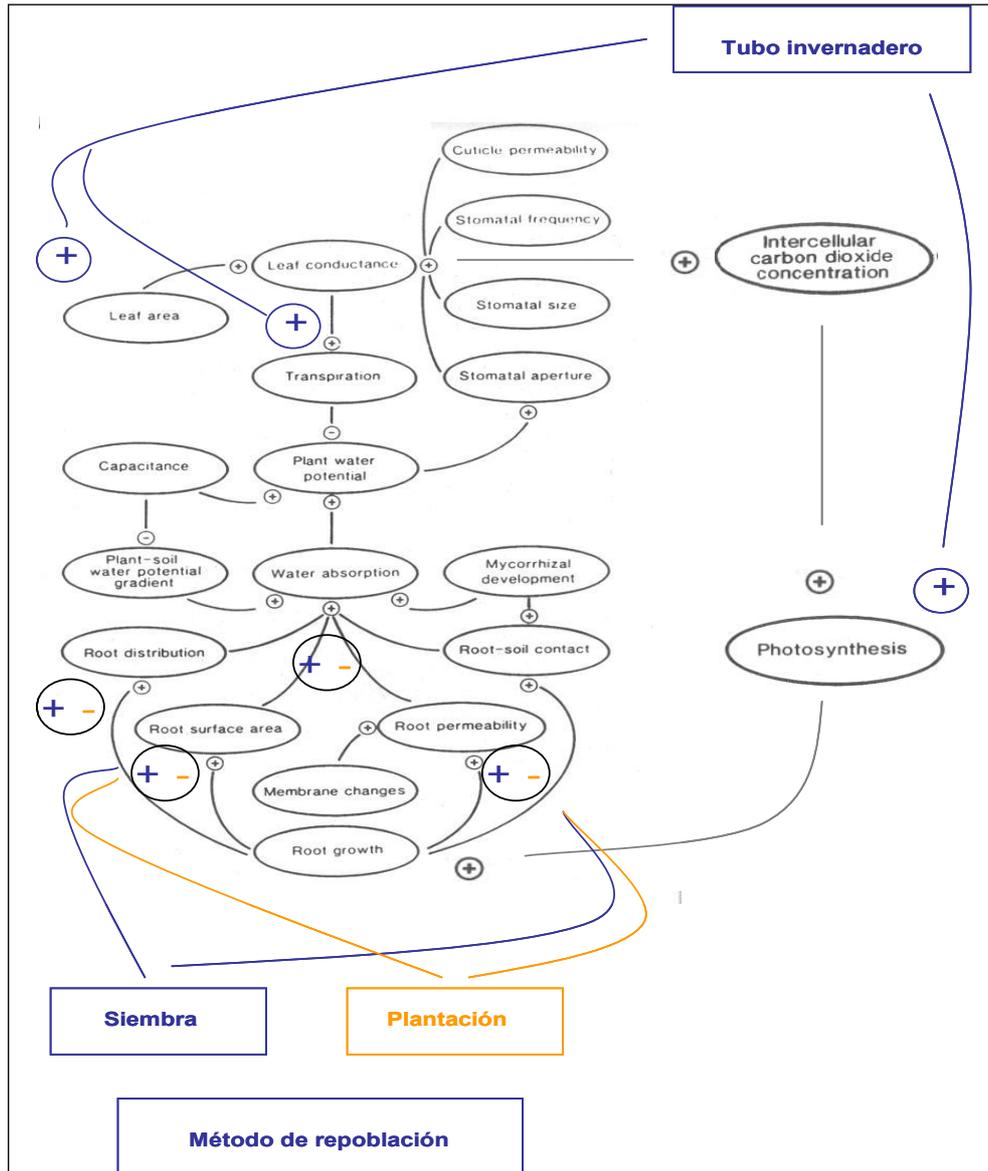
las estaciones, la posición que recibe más radiación es la más alta, aunque en algunos modelos más claros es posible que las posiciones más bajas sean las más iluminadas en las épocas de menor altura solar gracias a los fenómenos de reflexión en las paredes internas del tubo. De confirmarse este aspecto, estos modelos de tubo podrían tener un interés añadido para su empleo con siembras y más concretamente en siembras profundas, al aumentar la radiación PAR disponible para la planta. Independientemente de este resultado, en los tubos invernadero el ambiente lumínico está caracterizado por una fuerte reducción de la PAR, llegando en algunos modelos a ser inferior al 20% de la radiación exterior, lo que puede comprometer claramente la actividad fotosintética de las plantas en su interior. En la época de mayor actividad vegetativa en el medio mediterráneo, que se corresponde con la primavera, el ambiente lumínico en el interior del tubo está caracterizado por una fuerte reducción de la PAR, baja luz azul y un cociente r:f.r. próximo a 1. Las pautas reconocidas en los diferentes modelos de tubo invernadero han podido diferenciar varios grupos. Los más oscuros, Agrotubo y Ecotubo, pueden comprometer el desarrollo de la planta en su interior por los bajos valores de transmitancia que se han registrado, mientras que los más claros, Blanco, Speedy y Fortux, permitirán su desarrollo sin mayor dificultad. El tercer grupo, Tubex, Ecohexágono y Cipaplant, presentan valores intermedios, con algún modelo con patrones similares a los más oscuros.

El ambiente de interior ocasiona que la radiación PAR absorbida por la planta sea menor y que la planta mantenga unas tasas de transpiración constantes en el tiempo. Sus consecuencias sobre la ganancia potencial de carbono son que la aumenta durante la primavera y la reduce en el verano. El ambiente de interior es el menos eficiente en el uso del agua, por lo que el estrés hídrico estival en climas mediterráneos podría comprometer el establecimiento de la planta en el interior de tubos cerrados. Sin embargo, el ambiente de sombreado durante el verano se ha mostrado como el más eficiente en el uso de la PAR, mejora la ganancia potencial de carbono y es el más eficiente en el uso del agua, lo que pone de relieve el interés que para el establecimiento de la planta en el monte tiene la reducción de la radiación incidente sin alterar el resto de las variables ambientales. Las condiciones ambientales en el interior del tubo han producido modificaciones en la arquitectura del tallo y en el crecimiento de la parte aérea de las plantas. Son

más altas y tienen mayor número de hojas, área foliar, longitud foliar y de internudos, aunque menor diámetro en el cuello de la raíz y ángulo foliar que las plantas desarrolladas en el exterior. Sin embargo, las plantas desarrolladas en el interior no presentan diferencias en cuanto a los parámetros de eficiencia de captación de luz, salvo para los ángulos máximos y mínimos de elevación solar. Producto de una mayor área foliar y de unos rendimientos fotosintéticos similares, las plantas desarrolladas en el interior del tubo invernadero tienen una ganancia neta potencial de carbono superior a las plantas de exterior, por lo que crecen más como lo demuestra la mayor altura de las plantas de interior. No obstante, en la variación diaria de la ganancia potencial de carbono las plantas de interior registran tasas negativas durante las horas centrales del día. Por otro lado, las plantas aclimatadas en el interior de los tubos invernadero durante su primer periodo vegetativo, no presentan ninguna desventaja respecto a las aclimatadas en el exterior para su desarrollo en condiciones de exterior, con lo que su crecimiento no se verá limitado cuando el tubo invernadero sea retirado o superen la altura del mismo. A pesar de la existencia de un gradiente lumínico vertical en el interior del tubo no hay indicios de fenómenos de fotoinhibición en las hojas ubicadas en la parte superior del tallo.

Como conclusión a todo lo dicho y, retomando el esquema de Burdett (1990) del Capítulo 1, se indican la influencia que sobre los diferentes procesos fisiológicos que condicionan el arraigo de la planta pueden tener la elección del método de repoblación, en el caso de la encina, y el empleo de tubos invernadero (Figura 6.1).

Figura 6.1. Influencia que el método de repoblación y el empleo de tubos



invernadero a consecuencia de los ensayos realizados en esta Memoria producen sobre los procesos fisiológicos que condicionan el arraigo.

6.3. Futuras líneas de investigación

- Sistema radicular de la encina

El crecimiento del sistema radicular, como ha quedado dicho en la introducción general, depende de las condiciones ambientales y del genotipo de la especie. La plasticidad que tiene el sistema radicular de la mayoría de las especies ha sido descrita desde hace tiempo, siendo uno de los motivos que ha desanimado a la progresión en el conocimiento del mismo (Fitter 1985). En los ensayos realizados en esta Memoria, esta variabilidad en la respuesta ha estado limitada por la utilización de un solo genotipo y por el mantenimiento de unas condiciones ambientales constantes. La necesidad de conocer la respuesta del sistema radicular de la encina, morfológica, estructural y funcionalmente, a estos factores exige nuevos ensayos que analicen:

- *Variación del genotipo.* El área de distribución tan amplia de la encina ha permitido la diferenciación de 17 Regiones de procedencia y 12 áreas restringidas bajo un amplio gradiente de condiciones ambientales. La plasticidad descrita en el sistema radicular de la encina según las condiciones de humedad del suelo sean méxicas o xéricas (Canadaell *et al.* 1999), precisa de ensayar genotipos que representen estos ambientes, así como otros también característicos de esta especie como son algunos semiáridos.
- *Variación de las condiciones ambientales del suelo.* La temperatura y la humedad del suelo son los factores ambientales que más influyen en el desarrollo radicular (Kozlowski *et al.* 1991). El análisis de su influencia combinada con la variación del genotipo permitirá el conocimiento más preciso de la respuesta del desarrollo radicular a la variación de los factores más determinantes en el mismo (Pardos 2000; Sayer *et al.* 2005).

- *Variación del tipo de Material Forestal de Reproducción.* Se hace necesario para poder seguir argumentando cuál de los métodos de repoblación es más aconsejable.

- **Tubos invernadero**

Aunque los estudios sobre tubos invernadero son cada día más numerosos, la continua aparición de nuevos modelos y la dificultad de medición con precisión de algunos parámetros, como la concentración de CO₂ o la fotosíntesis en el interior del tubo, exige seguir dedicando esfuerzos para aclarar las implicaciones que su uso tiene. Cada vez se van acotando más las características que debe reunir un tubo invernadero según el ambiente donde vaya a ser utilizado y su influencia sobre las diferentes especies. Pero es necesario tener evidencias más claras al igual que estimaciones más precisas sobre la influencia de determinados dispositivos sobre los diferentes parámetros ambientales.

Por otro lado, y uniendo así las dos partes de esta Memoria, es necesario analizar con más profundidad la influencia que el tubo tiene con el uso de la encina y más concretamente cuando se utiliza la siembra como método de repoblación ya que suele ir asociada con el uso de tubos invernadero. Es necesario profundizar en el conocimiento de esta asociación determinando la influencia del tubo invernadero en la germinación y el desarrollo radicular:

- *Germinación.* La protección física contra roedores, el aumento de la temperatura en el interior del tubo durante el día, el aumento de la humedad del suelo e incluso según el modelo el aumento de la radiación en las posiciones más bajas del tubo, indican unas mejores condiciones para la germinación en el interior que en el exterior. Esta hipótesis es necesario valorarla con la influencia que en la misma puede tener la época de siembra.

- *Desarrollo radicular.* La aclimatación a la sombra, producto por ejemplo del empleo de tubos invernadero, suele producir en especies intolerantes el desarrollo de un mecanismo de evitación mediante la inversión de recursos en la parte aérea en detrimento del sistema radicular (Björkman 1981; Valladares y Pearcy 2002). El grado de sombreado en los tubos invernadero, como ha quedado expuesto en esta Memoria, está determinado principalmente por el color del tubo. La necesidad de conocer la respuesta del sistema radicular de la encina, morfológica, estructural y funcionalmente, a este factor exige nuevos ensayos que analicen el efecto del empleo del tubo invernadero según diferentes niveles de disponibilidad hídrica.

Anejo. Cálculo del Orto, Ocaso, altura solar y profundidad de la radiación en el interior del tubo

El movimiento de un astro en relación a la Tierra es una apariencia de los sentidos ya que en la realidad, es la Tierra la que gira en torno de su eje en igual tiempo y en sentido opuesto. Para poder conocer los datos relativos al movimiento de cualquier astro

(orto, ocaso, duración del día, altura), se parte del triángulo de posición en la esfera celeste. El triángulo de posición comprende tres puntos (polo, cenit y la posición del astro). Aplicando las fórmulas del teorema del coseno (Monteith y Unsworth 1990):

$$\cos (90 - H) = \cos (90 - \delta) \cos L + \sin (90 - \delta) \sin L \cos w \quad (\text{Ec.1})$$

donde:

H : altura solar

$90 - \delta$ = distancia polar

δ : declinación solar. Varía entre $23^\circ 27'$ (solsticio de verano) y $-23^\circ 27'$ (solsticio de invierno). En los equinoccios su valor es 0. Una fórmula aproximada para calcular la declinación solar según el día del año (n) es la siguiente:

$$\delta(^{\circ}) = 23.45 \operatorname{sen}\left(\frac{360(n + 284)}{365}\right)$$

L : latitud del lugar. Altura del polo sobre el horizonte.

w : ángulo horario. Es el ángulo que forma el meridiano de paso del sol en un instante de tiempo dado con el meridiano del observador. Su relación con la hora solar es a través de la siguiente ecuación:

$$w \text{ (grados)} = (\text{hora solar} - 12) * 15$$

tomando por convenio, signo positivo antes del mediodía solar y negativo después de este. La hora solar se relaciona con la hora oficial, mediante la siguiente ecuación:

$$\text{hora solar} = \text{hora oficial} + C_1 + C_2 + C_3$$

$$C_1 = 4 \frac{L_{\text{of}} - L_{\text{local}}}{60}$$

L_{of} : longitud del meridiano de referencia horaria

L_{local} : longitud ($^{\circ}\text{W}$) de la localidad

$$C_2 = \frac{9.87 \operatorname{sen} 2\beta - 7.53 \operatorname{cos} \beta - 1.5 \operatorname{sen} \beta}{60}$$

$$\beta = \frac{2\pi(n-81)}{364}$$

n: día juliano

C₃: cambio horario

Desarrollando (Ec.1) quedará:

$$\text{sen } H = \text{sen } \delta \text{ sen } L + \text{cos } \delta \text{ cos } L \text{ cos } w \quad (\text{Ec. 2})$$

A partir de (Ec.2), se pueden deducir las variables de interés, como son las siguientes:

- **Orto y ocaso para un día determinado.** Haciendo en este caso $H = 0$, (2), quedaría de la siguiente manera:

$$0 = \text{sen } \delta \text{ sen } L + \text{cos } \delta \text{ cos } L \text{ cos } w$$

$$\text{cos } w = - \text{tg} \delta \text{ tg} L \quad (\text{Ec.3})$$

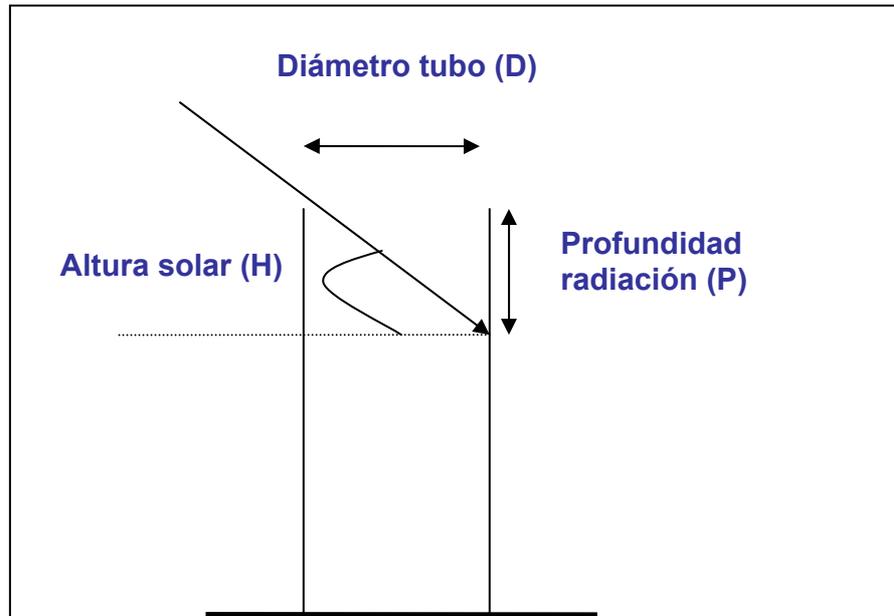
- **Altura del sol para un día y una hora determinada.** A partir de (Ec.2) y conociendo el ángulo horario (hora). Si se quiere saber cuál es la máxima altura para el mediodía ($w=0$), la ecuación se simplifica.

$$H \text{ (grados)} = \text{arcsen} [\text{sen } \delta \text{ sen } L + \text{cos } \delta \text{ cos } L \text{ cos } w] \quad (\text{Ec.4})$$

Variación de la profundidad que alcanza la luz directa en el interior de un tubo.

Según la altura solar, la profundidad que alcanzó la luz directa en el interior del tubo se calculó a través de la siguiente ecuación (Figura A.1):

$$P \text{ (cm)} = D \text{ (cm)} * \text{tg } H \quad (\text{Ec. 5})$$

Figura A.1. Relación entre la profundidad de la radiación que penetra en

un tubo con la altura solar y el diámetro del tubo.

Coefficiente de forma

Para estimar la cantidad de radiación directa interceptada por una superficie, la irradiancia horizontal debe ser multiplicada por un coeficiente de forma o factor de sombra, que depende de la geometría de la superficie y de las propiedades direccionales de la radiación.

Este factor es calculado a través de la relación entre el área de la sombra sobre una superficie horizontal del objeto y el área de la superficie de dicho objeto (Monteith y Unsworth 1990). Para el caso de un cilindro, que es el cuerpo geométrico de la mayoría de los tubos, colocado verticalmente sobre la superficie del suelo, este coeficiente se calculó mediante la siguiente ecuación:

$$K_f = \frac{2rh \cot H + \pi r^2}{2\pi rh + 2\pi r^2} \quad (\text{Ec. 6})$$

r: radio del cilindro
h. altura del cilindro

H: altura solar

El coeficiente de forma calculado para determinar la cantidad de radiación interceptada por la superficie del tubo varió (Figura A.2) desde 0.66 para alturas solares de 25° (solsticio de invierno) hasta 0.12 para alturas de 70° (solsticio del verano).

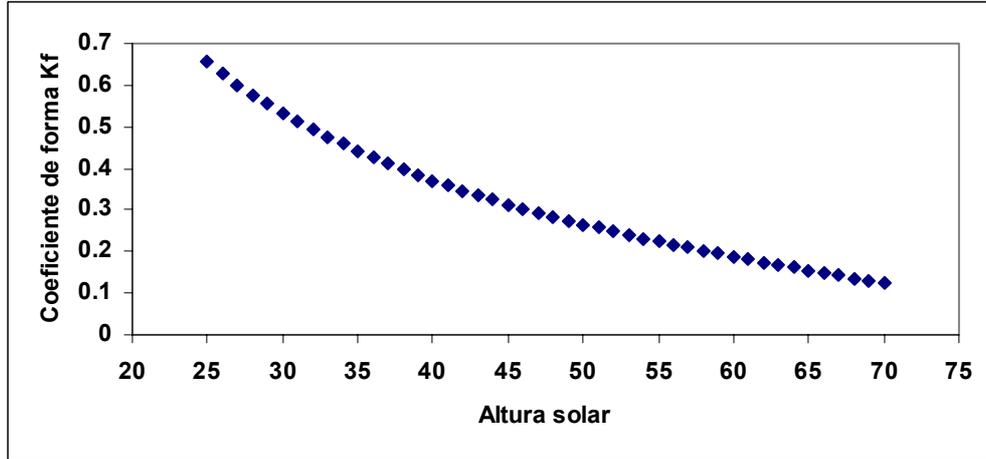


Figura A.2. Coeficiente de forma para un cilindro de altura 60 cm y radio 8 cm y ubicado a una latitud de 41.6 °N.

Bibliografía

B

- Bardon R.E., Countryman D.W., Hall R.B., Tree shelters reduced growth and survival of unplanted red oak seedlings in southern Iowa. *NJAF* 16(2) (1999) 103-107.
- Bellot J., Ortiz de Urbina J.M., Bonet A., Sánchez J.R., The effects of treeshelters on the growth of *Quercus coccifera* L. seedlings in a semiarid environment. *Forestry* 75(1) (2002) 89-106.
- Bergez J., Influence de protections individuelles a effet de serre sur la croissance de jeunes arbres. Interprétations physiologiques et perspectives d'amélioration des protections. Tesis Doctoral, Université Montpellier II, 1993.
- Bergez J., Dupraz C., Transpiration rate of *Prunus avium* L. seedlings inside an unventilated treeshelter. *For. Ecol. Manage.* 97 (1997) 255-264.
- Bergez J., Dupraz C., Effect of ventilation on growth of *Prunus avium* L. seedlings in tree shelter. *Agric. For. Meteorol.* 104(3) (2000) 199-214.
- Björkman O., Responses to different quantum flux densities. En: *Physiological plant ecology I*, (Lange O.L., Nobel P.S., Osmond C.B., Ziegler H., eds). Springer-Verlag, Berlin, 1981.
- Björkman O., Demming B., Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence at 77K among vascular plants of diverse origins. *Planta* 170 (1987) 489-504.
- Blanco A., Estudio microclimático de los tubos protectores empleados en repoblación forestal. Efecto en la supervivencia y desarrollo. En: *III Congreso Nacional de Medio Ambiente, Madrid, Volumen II*, 1996.
- Blanco E., Casado M.A., Costa M., Escribano R., García Antón M., Génova M., Gómez A., Moreno J.C., Morla C., Regato P., Sainz H., *Los bosques ibéricos. Una interpretación geobotánica*. Planeta, Barcelona, 1997.

-
- Bocio I., Navarro F.B., Ripoll M.A., Jiménez M.N., De Simón E., Holm oak (*Quercus rotundifolia* Lam.) and Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.) response to different soil preparation techniques applied to forestation in abandoned farmland. *Ann. For. Sci.* 61 (2004) 171-178.
- Boehm W., *Methods of studying root systems*. Springer-Verlag, New York, 1979.
- Burdett A.N., Physiological process in plantation establishment and the development of specifications for forest planting stock. *Can. J. For. Res.* 20 (1990) 415-427.
- Burger D., Svihra P., Harris R., Treeshelters use in producing container grown trees. *Hortscience* 27(1992) 30-32.
- Burger D., Forister G.W., Kiehl P.A., Height, calliper growth, and biomass response of ten shade tree species to treeshelters. *J.Arboric.* 22 (4) (1996) 161-166.
- Burger D., Foister G., Gross R., Short and long-term effects of treeshelters on the root and stem growth of ornamental trees. *J. Arboric.* 23 (2) (1997) 49-56.

C

- Cabanillas A., Notivol E., Dos experiencias de plantación de *Pinus halepensis* con tubo protector en zonas con clima mediterráneo genuino del Valle del Ebro. En: Sociedad Española de Ciencias Forestales (ed), IV Congreso Forestal Español, Zaragoza, Mesa 2, 2005, pp. 218.
- Cabrera H.H., Respuestas ecofisiológicas de plantas en ecosistemas de zonas con clima mediterráneo y ambientes de alta montaña. *Revista Chilena de Historia Natural* 75 (2002) 625-637.

- Caldwell M.M., Virginia R.A., Root systems. En: Pearcy R.W., Ehleringer J., Mooney H.A., Rundel P.W. (eds), *Plant Physiological Ecology*, Chapman & Hall, 1988, pp. 367-398.
- Callaway R.M., Effects of soil water distribution on the lateral root development of tree species of California oaks. *Amer.J.Bot.* 77 (1990) 1469-1475.
- Canadell J., Zedler P., Underground structures of woody plants in Mediterranean ecosystems of Australia, California and Chile. En: Fox M., Kalin M., Zedler P. (eds), *Ecology and biogeography of Mediterranean ecosystems in Chile, California and Australia*, Springer-Verlag, Berlin, 1996, pp.177-210.
- Canadell J., Djema A., López B., Lloret F., Sabaté S., Siscart D., Gracia C., Structure and dynamics of the root systems. En: Rodá F., Retana J., Gracia C., Bellot J. (eds), *Ecology of Mediterranean evergreen oak forests*, Springer-Verlag, Berlin, 1999, pp. 47-59.
- Carreras C., Sánchez J., Resultados de ensayos de repoblación con especies de matorral en Vélez-Rubio (Almería). En: *Sociedad Española de Ciencias Forestales (ed), III Congreso Forestal Español*, Granada, Mesa III, 2001, pp. 626-632.
- Carreras C., Sánchez J., Reche P., Herrero D., Navarro A., Navío J., Siembras profundas con ayuda de tubos protectores, Resultados de ensayos comparativos de siembras y plantaciones bajo condiciones de aridez en Vélez-Rubio. En: *Sociedad Española de Ciencias Forestales (ed), II Congreso Forestal Español*, Pamplona, Tomo III, 1997, pp. 123-128.
- Castro J., Zamora R., Hódar J.A., Gómez J.M., Use of shrubs as nurse plants: a new technique for reforestation in Mediterranean mountains. *Restoration Ecology* 10(2) (2002) 297-305.
- Costello L., Peters A., Giusti G., An evaluation of treesheleter effects on plant survival and growth in a Mediterranean climate. *J. Arboric.* 22 (1) (1996): 1-9.
- Cowan I., Regulation of water use in relation to carbon gain in higher plants. *Ency. Pl. Physiol.* 12 (1982) 589-612.
- Chirino E., Vilagrosa A., Fernández R., Vallejo R., Uso de contenedor profundo en el cultivo de quercíneas. Efectos sobre el crecimiento y distribución de biomasa. En: *Sociedad Española de Ciencias Forestales (ed), IV Congreso Forestal Español*, Zaragoza, Mesa 2, 2005, pp. 218.

D

- Davies R.J., The importance of weed control and the use of tree shelters for establishing broadleaved trees on grass-dominated sites in England. *Forestry* 58(2) (1985) 167-180.
- Davies R.J., The influence of small plastic guards, tree-shelters and weed control on damage to young broadleaved trees by field voles (*Microtus agrestis*). *J. Environ. Manage.* 28 (1989) 117-125.
- Del Campo A., Navarro R.M., Calidad de lotes comerciales de encina (*Quercus ilex* subsp. *ballota*). Evaluación de su respuesta en campo. *Cuad. Soc. Esp. Cien. For.* 17 (2004) 35-42.
- Demming-Adams B., Adams W.W., The role of xanthophyll cycle carotenoides in the protection of photosynthesis. *Trends Plant Sci.* 1 (1996) 21-26.
- D.G.C.O.N.A., Segundo Inventario Forestal Nacional. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid. 1998.
- Dias A.M., Tomé J., Tavares P., Nunes J., Pereira J.S., The effect of individual tree shelters in growth and morphology of cork oak seedlings. *Scient gerundensis* 18 (1992) 91-98.
- Do Amaral J., *Quercus* L.. En: Castroviejo S., Laínz M., López G., Monserrat P., Muñoz F., Paiva J., Villar L. (eds) *Flora Ibérica: plantas vasculares de la Península Ibérica y Baleares*, Tomo II, CSIC, Madrid, 1990, pp.15-36.
- Domínguez S., Herrero N., Carrasco I., Ocaña L., Peñuelas J.L., Ensayo de diferentes tipos de contenedores para *Quercus ilex*, *Pinus halepensis*, *Pinus pinaster* y *P. pinea*: resultados de vivero. En: Sociedad Española de Ciencias Forestales (ed), *II Congreso Forestal Español*, Pamplona, Mesa 3, 1997, pp.189-194.
- Dubois M.R., Chappelka A.H., Robbins E., Somers G., Baker K., Tree shelters and weed control: effects on protection, survival and

- growth of cherrybark oak seedlings planted on a cutover site. *New Forests* 20 (2000) 105-118.
- Dupraz, C., Les protections de plants á effect de serre. Première partie. Ce qu'en present les arbres. *Rev. For. Fr.* 49(5) (1997) 417-423.
- Dupraz, C., Bergez, J., Carbon dioxide limitation of the photosynthesis of *Prunus avium* L. seedlings inside an unventilated treeshelter. *For. Ecol. Manage.* 119 (1999) 89-97.

E

- Eissensat D.M., Cost and benefits of constructing root of small diameter. *J. Pl. Nutrition* 15 (1992) 763-782.
- Epron D., Dreyer E., Bréda N., Photosynthesis of oak trees (*Quercus petraea* (Matt)Liebl.) during drought stress under field conditions: diurnal course of net CO₂ assimilation and photochemical efficiency of photosystem II. *Pl. Cell Environm.* 15 (1992) 809-820.

F

- Fabiao A., Silva I., Effect of individual tree shelters on early survival and growth of a *Quercus faginea* plantation. *Annali Instituto Sperimentali Selvicoltura* 27 (1996) 77-82.
- Falster D.S., Westoby M., Leaf size and angle vary widely across species: what consequences for light interception?. *New Phytol* 158 (2003) 509-525.
- Faria T. García-Plazaola J.L., Abadia A., Pereira J.S., Chaves M.M., Diurnal changes in photoprotective mechanisms in leaves of cork oak (*Quercus suber*) during summer. *Tree Physiol.* 16 (1996) 115-123.
- Faria T., Silvério D., Breia F., Cabral R., Abadia A., Abadia J., Pereira J.S., Chaves M.M., Differences in the response of carbon

- assimilation to summer stress (water deficits, high light and temperature) in four Mediterranean tree species. *Physiol. Plant.* 102 (1998) 419-428.
- Fiscus E.L., The interaction between osmotic- and pressure-induced water flow in plant roots. *Plant Physiol.* 55 (1975) 917-922.
- Fitter A., Functional significance of root morphology and root system architecture. En: Fitter A., Atkinson D., Read D.J, Usher M.B. (eds) *Ecological interactions in soil*, Blackwell, Oxford, 1985, pp.87-106.
- Fitter A., An architectural approach to the comparative ecology of plant root systems. *New Phytol.* 106 (Suppl) (1987) 61-77.
- Fitter A., Stickland T.R., Architectural analysis of plant root systems. 2. Influence of nutrient supply on architecture in contrasting plant species. *New Phytol.* 118 (1991) 383-389.
- Fitter A., Stickland T.R., Harvey M.L., Architectural analysis of plant root systems. 1. Architectural correlates of exploitation efficiency. *New Phytol.* 118 (1991) 375-382.
- Frearson K., Weiss N.D., Improved growth rates within tree shelters. *Q. J. For.* 81(3) (1987) 184-187.
- Fuentes D., Valdecantos A., Vallejo R., Plantación de *Pinus halepensis* y *Quercus ilex* subsp. *ballota* en condiciones mediterráneas secas utilizando microcuencas. *Cuad. Soc. Esp. Cie. For.* 17 (2004) 157-162.

G

- Gamon J.A., Pearcy R.W., Leaf movement, stress avoidance and photosynthesis in *Vitus californica*. *Oecologia* 79 (1989) 475-481.
- Genty B., Briantais J.M., Baker N.R., The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochem. Biophys. Acta* 990 (1989) 87-92.
- Gillespie A.R., Rathfon R., Myers R., Rehabilitating a young northern red oak planting with tree shelters. *NJAF* 13 1 (1996) 24-29.
- Grime J.P., Shade avoidance and shade tolerance in flowering plants. En: Evans G.C., Bainbridge R., Rackman O. (eds), *Light as ecological factor*, Blackwell, London, 1966, pp.187-207.
- Grossnickle S.C., Importance of root growth in overcoming planting stress. *New Forests* 30 (2005) 273-294.

H

- Hammatt N., Influence of tree shelters, irrigation and branch pruning on early field performance of micropropagated wild cherry cv. F12/1. *New Forests* 15 (1998) 261-269.
- Harmer R., Relation of shoot growth phases in seedling oak to development of the tap root, laterla roots and fine root tips. *New Phytol.* 118 (1990) 23-27.
- Harris R.W., Arboriculture: world glimpses and ideas. *J. Arboric* 15(3) (1989) 62-66.
- Harris R.W., Arboriculture: integrated management of landscape trees, shrubs and vines. Prentice Hall Career & Technology, Second edition, New Jersey, 1992.
- Herrera A., Agricultura general. Ed Facsimile, Ministerio de Agricultura Pesca y Alimentación, Madrid, 1513.
- Huck M.G., Taylor H.M., The rhizotron as a tool for root research. *Adv. Agro.* 35 (1982) 1-35.

I

- Iglesias A., Repoblaciones con *Quercus ilex* L. en zonas degradadas de la provincia de Ávila. Técnicas para mejorar su supervivencia. Tesis Doctoral, Universidad Politécnica de Madrid, 2004.

J

- Joffre R., Rambal S., Damesin C., Functional atributes in Mediterranean-type Ecosystems. En: Puignaire F.I., Valladares F. (eds) Handbook of functional plant ecology, Marcel Dekker, New York, 1999, pp.347-380.
- Johnson G.N., Young A.J., Scholes J.D., Horton P., The dissipation of excess excitation energy in British plant species. *Pl. Cell Environm.* 16 (1993) 673-679.
- Johnson P.S., Shifley S.R., Rogers R., The ecology and silviculture of oaks. CABI Publishing, New York, 2002.
- Jones R.H., Chappelka A.H., West D.H., Use of plastic shelters for low-cost establishment of street trees. *SJAF* 20 2 (1996) 85-89.

Jordana J., Estadística de las siembras y plantaciones verificadas en los montes públicos y cabeceras de las cuencas hidrológicas desde la publicación de la ley de 11 de julio de 1877 hasta fin del año forestal 1894-95. Imprenta R. Rojas, Madrid, 1895.

K

Kittredge D.B., Mattew J.K., Ashton P.M.S., The use of tree shelters with northern red oak natural regeneration in southern New England. NJAF 9 (1992) 141-145.

Kjelgren, R., Rupp, L., Establishment in tree shelters I: shelters reduce growth, water use and hardiness, but not drought avoidance. HortScience 32(7) (1997) 1281-1283.

Kjelgren, R., Cleveland, B., Fouth, M., Establishment of white oak seedling with three post-plan handling methods on deep-tilled mine soil during reclamation. J. Environ. Hort. 12(2) (1994) 100-103.

Kjelgren, R., Montagne, D., Rupp, L., Establishment in tree shelters II: effects of shelter colour on gas exchange and hardiness. HortScience 32(7) (1997) 1284-1287.

Kozlowski T., Kramer P.J., Pallardy S.G., The physiological ecology of woody plants. Academic Press, San Diego, 1991.

Krause G.H., Weis E., Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: The basics. Annu. Rev. Plant. Physiol. Plant Mol. Biol. 42 (1991) 313-349.

Kummerow J., Structure of roots and root systems. En: Di Castri F., Goodale D.W., Specht R.L. (eds) Mediterranean-Type Shrublands. Elsevier, Amsterdam, 1981, pp. 269-288.

L

Laguna M., Flora forestal española. Ed Facsimile, Xunta de Galicia, Vigo, 1883.

Landis T., Tinus, R.W., McDonald S.E., Barnett J., Containers and Growing media. The Container Tree Nursery Manual, USDA Forest Service, New York, Volume Two, 1990.

Leroy C., Caraglio Y., Effect of tube shelters on the growth of young Turkish pines (*Pinus brutia* Ten., Pinaceae). Ann. For. Sci. 60 (2003) 549-556.

- Levitt J., Responses of plants to environmental stresses. Academic Press, New York, Vol II, 1980.
- Long S.P., Humphires S., Falkowski P.G., Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 45 (1994) 633-662.
- López G., Guía de los árboles y arbustos de la Península Ibérica y Baleares, especies silvestres y las cultivadas más comunes. Mundi-Prensa, Madrid, 2002.
- López J.A., Martínez J.J., Orozco E., Ferrandis P., Selva M., Evaluación de técnicas de forestación con encinas y arbustos mediterráneos en terrenos agrícolas en La Mancha. En: Sociedad Española de Ciencias Forestales (ed), III Congreso Forestal Español, Granada, Mesa 3, 2001, pp.143-149.
- Luis V., Climent J., Alonso J., Jiménez M.S., Morales D., Gil L., Efecto de la calidad de de la planta, riego y protectores en la reforestación con pino canario en Tenerife. En: Sociedad Española de Ciencias Forestales (ed), IV Congreso Forestal Español, Zaragoza, Mesa 2, 2005, pp. 189.

M

- Madariaga J.A., Repoblación forestal. Medios de dar valor a eriales y terrenos pobres. Imprenta alemana, Madrid, 1909.
- Manetas Y., Petropolou Y., Psaras G.K., Erinia A., Exposed red (anthocyanic) leaves of *Quercus coccifera* display shade characteristics. *Funct. Plant Biol.* 30 (2003) 265-270.
- M.A.P.A., Desarrollo de las ayudas a la forestación de tierras agrarias en España. Ministerio de Agricultura Pesca y Alimentación (comunicación personal), 2003.
- Martín S., Díaz-Fernández P.M., De Miguel J., Regiones de procedencia de las Especies Forestales Españolas. Géneros *Abies*, *Fagus*, *Pinus* y *Quercus*. Organismo Autónomo de Parques Naturales, Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, 1998.

- Mason W.L. , Production of undercut stock. En: Aldhous J.R., Mason W.L. (eds), Forestry nursery practice, Forestry Commission Bulletin 11, HMSO, London, 1994, pp. 112-121.
- Maxwell K., Johnson G.N., Chlorophyll fluorescence a practical guide. J.Exp. Bot. 51 (2000) 659-668.
- Mayhead G.J., Jenkins A.R., Growth of young Sitka spruce (*Picea sitchensis* Bong.) and the effect of simulated browsing, staking and treeshelters. Forestry 65 (4) (1992) 453-462.
- Mayhead G.J., Boothman I.R., The effect of treeshelter height on the early growth of sessile oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.). Forestry 70(2) (1997) 151-155.
- McCulloh K.A., Sperry J.S., Patterns in hydraulic architecture and their implications for transport efficiency. Tree Physiol. 25 (2005) 257-267.
- Menthly M., Gillon D., Houssard C., Temperature-induced changes of photosystem II activity in *Quercus ilex* and *Pinus halepensis*. Can.J.For.Res. 27 (1997) 31-38.
- Mitrakos K., A theory for Mediterranean plant life. Acta Oecol/Oecol. Plant 1(15) (1980) 245-252.
- Monteith J.L., Unsworth M.H., Principles of environmental physics. Edward Arnold, London, Segunda edición, 1990.
- Montoya J.M., Ecología y pinares. Boletín de la Estación Central de Ecología 30 (1986) 19-24.
- Montoya J.M., Encinas y encinares. Agrogúías Mundi-Prensa, Madrid, 1989.
- Montoya J.M., Técnicas de reforestación con encinas, alcornoques y otras especies de *Quercus* mediterráneos. Ministerio de Agricultura Pesca y Alimentación, Madrid, 1995.
- Mota J.F., Carreras C., Fichas técnicas para el empleo de especies contempladas en el Decreto 73/93. Consejería de Agricultura y Pesca, Junta de Andalucía, Sevilla, 1994.

N

- Nardini A., Tyree M., Root and shoot hydraulic conductance of seven *Quercus* species. *Ann. For. Sci.* 56 (1999) 371-377.
- Nardini A., Ghirardelli L., Salleo S., Vulnerability to freeze stress of seedling of *Quercus ilex* L.: an ecological interpretation. *Ann. Sci. For.* 55 (1998a) 553-565.
- Nardini A., Lo Gullo M.A., Salleo S., Seasonal changes of root hydraulic conductance (K_{RL}) in four forest trees: an ecological interpretation. *Plant Ecol.* 139 (1998b) 81-90.
- Nardini A., Salleo S., Tyree M., Vertovec M., Influence of the ectomycorrhizas formed by *Tuber melanosporum* Vitt. on hydraulic conductance and water relations of *Quercus ilex* L. seedlings. *Ann. For. Sci.* 57(2000) 305-312.
- Navarro R.M., Del Campo A., Evaluación de la calidad de lotes comerciales de encina (*Quercus ilex* L. subsp. *ballota* (Desf.) Samp.) y acebuche (*Olea europaea* L. var. *sylvestris* Brot.): tres años de ensayos. En: Sociedad Española de Ciencias Forestales (ed), IV Congreso Forestal Español, Zaragoza, Mesa 2, 2005, pp. 196.
- Navarro, R.M.; Guzmán, R. y Martínez, A., Respuesta sobre la supervivencia y el crecimiento de encina (*Quercus ilex* L.) y alcornoque (*Quercus suber* L.) en el Andévalo (Huelva) utilizando seis tipos diferentes de tubos protectores. En: Junta de Andalucía, Consejería de Agricultura y Pesca (eds), El uso de tubos invernaderos en trabajos en forestación en tierras agrarias: análisis de algunos ensayos. Información Técnicas 55/98, Sevilla, 1998, pp. 8-39.
- Navarro R., Del Campo A., Ceacero C.J., Caracterización del cultivo y determinación de calidad de planta de *Quercus ilex* subsp. *ballota* y *Quercus suber* en varios viveros forestales. En: Sociedad Española de Ciencias Forestales (ed), III Congreso Forestal Español, Granada, Mesa 3, 2001, pp.824-831.
- Navarro R.M., Fragero B., Ceaceros C., Del Campo A., Establecimiento de *Quercus ilex* subsp. *ballota*, utilizando tubos invernadero ventilados. En: Sociedad Española de Ciencias Forestales (ed), IV Congreso Forestal Español, Zaragoza, Mesa 2, 2005a, pp. 196.
- Navarro R.M., Ayuga A.I., Palacios G., Seguimiento de trabajos de forestación con encina (*Quercus ilex* L. subsp. *ballota* (Desf.) Samp.) y alcornoque (*Quercus suber* L.) en tierras agrarias en

- Huelva. En: Sociedad Española de Ciencias Forestales (ed), IV Congreso Forestal Español, Zaragoza, Mesa 2, 2005b, pp. 196.
- Nicolás J.L., Domínguez S., Herrero N., Villar P., Plantación y siembra de *Quercus ilex*: efectos de la preparación del terreno y de la utilización de protectores en la supervivencia de las plantas. En: Sociedad Española de Ciencias Forestales (ed), II Congreso Forestal Español, Pamplona, Mesa 3, 1997, pp. 449-454.
- Niklas K.J., The role of phyllotactic patterns as a 'developmental constraint' on the interception of light by leaf surfaces. *Evolution* 42 (1988) 1-16.
- North G.B., Nobel P.S., Drought-induced changes in hydraulic conductivity and structures in roots of *Ferocactus acanthodes* and *Opuntia ficus indica*. *New Phytol.* 120 (1992a) 9-19.
- North G.B., Nobel P.S., Changes in hydraulic conductivity and anatomy caused by drying and rewetting of roots of *Agave deserti* (Agavaceae). *Am.J.Bot.* 78 (1992b) 906-915.

O

- Ocaña L., Domínguez S., Carrasco I., Peñuelas J.L., Herrero S., Influencia del tamaño de la semilla y diferentes dosis de fertilización sobre el crecimiento y supervivencia en campo de cuatro especies forestales. En: Sociedad Española de Ciencias Forestales (ed), II Congreso Forestal Español, Pamplona, Mesa 3, 1997, pp. 461-466.
- Ögren E., Sjöström M., Estimation of the effect of photoinhibition on the carbon gain in leaves of a willow canopy. *Planta* 181 (1990) 560-567.
- Oliet J.A., Navarro R.M., Contreras O., Evaluación de la aplicación de tubos y mejoradores en repoblaciones forestales. Junta de Andalucía, Manuales de restauración forestal nº 2, Córdoba, 2003.
- Oliet J.A., Jacobs D.F., Efecto de los tubos protectores sobre la respuesta de la encina durante el primer establecimiento bajo dos regímenes de humedad. II Crecimiento y distribución de biomasa. En: Sociedad Española de Ciencias Forestales (ed), IV Congreso Forestal Español, Zaragoza, Mesa 2, 2005, pp. 193.
- Oliet J., Planelles, R., López, M., Artero, F., Efecto de la fertilización en vivero y del uso de protectores en plantación sobre la supervivencia y el crecimiento durante seis años de una

- repoblación de *Pinus halepensis* Mill. Cuad. Soc. Esp. Cien. For. 10 (2000) 69-77.
- Oliveira G., Peñuelas J., Effects of winter cold stress on photosynthesis and photochemical efficiency of PSII of the Mediterranean *Cistus albidus* L. and *Quercus ilex* L. Plant Ecol. 175 (2004) 179-191.
- Oroño F., Villar P., Domínguez S., Nicolás J., Peñuelas J., Influencia de la siembra y plantación con dos tipos de tubos protectores en el desarrollo de una repoblación de *Quercus faginea* Lam. En: Sociedad Española de Ciencias Forestales (ed), III Congreso Forestal Español, Granada. Tomo III, 2001, pp.137-142.
- Osmond C.B., Photorespiration and photoinhibition: some implications for the energetics of photosynthesis. Biochem. Biophys. Acta 639 (1981) 77-98.
- Osmond C.B., What is photoinhibition? Some insights from comparasion of shade ans sun plants. En: Baker N.R., Bowyer J.R. (eds) Phoinhibition of photosynthesis: from molecular mechanisms to the field. BIOS Scietific Publishers,. pp 1-24.

P

- Pagès L., Mini-rhizotrons transparents pour l'étude du système racinaire de jeunes plantes. Application à la caractérisation du développement racinaire de jeunes chênes (*Quercus robur*). Can. J. Bot. 70 (1992) 1840-1847.
- Paniagua J.M.,. Silvicultura o Tratado de plantíos y arbolados de bosque. Imprenta de D. Domingo Ruiz, Logroño, 1841.
- Pardos M., Comportamiento de la planta de alcornoque (*Quercus suber* L.) producida en envase: su evaluación mediante parámetros morfológicos y fisiológicos. Tesis doctoral, INIA nº 3, Madrid, 2000.
- Paterson J., Growing environment and container type influence field perfomance of black spruce container stock. New Forests 13 (1997) 329-339.
- Pearcy R.W., Responses of plants to heterogeneous light environments. En: Puignaire F.I., Valladares F. (eds), Handbook of plant ecology, Marcel Dekker Inc, New York, 1999, pp.269-314.
- Pearcy R.W., Yang W., A three-dimensional crown architecture model for assessment of light capture and carbon gain by understory plants. Oecologia 108 (1996) 1-12.

- Pearcy R.W., Yang W., The functional morphology of light capture and carbon gain in the Redwood forest understory plant *Adenocaulon bicolor* Hook. *Funct. Ecol.* 12 (1998) 543-552.
- Pearson R.W, Significance of rooting pattern to crop production and some problems of root research. En: Carson W.D. (ed), *The plant root and its environment*, U. Press, 1974, pp. 247-270.
- Peñuelas J.L., Ocaña L., *Cultivo de plantas forestales en contenedor*. Ministerio de Agricultura Pesca y Alimentación – Ediciones Mundi Prensa, Madrid, 1996.
- Picard O (Coor), *Evaluation of the Community aid scheme for forestry measures in agriculture of Regulation No 2080/92*. Institute for Forestry Development, Auzeville, 2001.
- Pita P.A., *Replantaciones*. En: Dirección General de Montes, Caza y Pesca Fluvial, *II Asamblea Técnica Forestal*, Madrid, 1962, pp.325-357.
- Porras C., *Estudio de la temperatura y la humedad en el interior de tubos protectores de árboles. Datos 1994-1996*. En: Junta de Andalucía, Consejería de Agricultura y Pesca (ed), *El uso de tubos invernaderos en trabajos de forestación en tierras agrarias: Análisis de algunos ensayos*, Información Técnicas 55/98, Sevilla, 1998, pp. 43-52.
- Porras C., Brun P., Copete J., Pérez R., *Experiencia de regeneración del encinar en la Sierra de Huelva*. *Cuad. Soc. Esp. Cie. For.* 17 (2004) 217-222.
- Ponder F., *Growth of black walnut seedlings protected by tree shelters*. En: *Annual Report Northern Growers Association*, 1991, pp. 170-174.
- Ponder F., *Shoot and root growth on northern red oak planted in forest openings and protected by tree shelters*. *NJAF* 12 (1) (1995a) 36-42.
- Ponder F., *Tree shelter effects on stem and root biomass of planted hardwoods*. En: *Proceeding of the tree shelter conference*, 1995b, pp. 19-23.
- Potter M.J., *Tree shelters*. *Forestry Commission Handbook n° 7*, MSO, London, 1991.

Q

Quilhó T., Lopes F., Pereira H., The effect of tree shelter on the stem anatomy of cork oak (*Quercus suber*) plants. IAWA Journal 24(4) (2003) 385-395.

R

- Ramos J.L., Repoblaciones. Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Montes, Madrid, 1965.
- Ramos B., Lucas J.A., Santamaría C., Camacho M., Daza A., Efecto de la inoculación de cuatro bacterias promotoras del crecimiento vegetal sobre parámetros biométricos aéreos de plántulas de *Quercus ilex* subsp. *ballota*. En: Sociedad Española de Ciencias Forestales (ed), III Congreso Forestal Español, Granada, Mesa 3, 2001, pp.373-379.
- Rambal S., Water balance and pattern of root water uptake by a *Quercus coccifera* L. evergreen shrub. Oecologia 62 (1984) 18-25.
- Rey J.M., Growth and survival in *Quercus ilex* L. seedlings after irrigation and artificial shading on Mediterranean set-aside agricultural land. Ann. Sci. For. 55 (1998) 801-807.
- Rey J.M., Camacho A., Reforestación con quercíneas de tierras agrícolas abandonadas en ambientes mediterráneos. Cuad. Soc. Esp. Cien. For. 17 (2004) 227-231.
- Riedacker A., Un nouvel outil pour l'étude des racines et de la rhizosphère: le minirhizotron. Ann. Sci. For. 31 (1974) 129-134.
- Riedacker A., Belgrand M., Morphogénèse des systèmes racinaires des semis et boutures de chêne pédonculé. Plant Soil 71 (1983) 131-146.
- Riedacker A., Deixheimer J., Tavakol R., Alaoui H., Modifications expérimentales de la morphogénèse et des géotropismes dans le système racinaire de jeunes chênes. Can. J. Bot. 60 (1982) 765-778.
- Rieger M., Litvin P., Root system hydraulic conductivity in species with contrasting root anatomy. J. Exp. Bot. 50 (1999) 201-209.
- Rivas Martínez S., Memoria del Mapa de Series de Vegetación de España. Ministerio de Agricultura Pesca y Alimentación, Madrid, 1987.
- Romero A., Ryder J., Fisher J., Mexal J.G., Root system modification of container stock for arid land plantings. For. Ecol. Mang. 16 (1986) 281-290.
- Romero A.M., Aramburu M.P., Herranz J., Estudio comparado de la repoblación forestal mediante la técnica de la siembra profunda

- superficial, frente a otras de plantación y siembra. En: Sociedad Española de Ciencias Forestales (ed), IV Congreso Forestal Español, Zaragoza, Mesa 2, 2005, pp. 197.
- Rubio E., Vilagrosa A., Cortina J., Bellot J., Modificaciones morfofisiológicas en plantones de *Pistacia lentiscus* y *Quercus rotundifolia* como consecuencia del endurecimiento hídrico en vivero. Efectos sobre supervivencia y crecimiento en campo. En: Sociedad Española de Ciencias Forestales (ed), III Congreso Forestal Español, Granada, Mesa 3, 2001, pp.527-532.
- Ruiz de la Torre J., Árboles y arbustos de la España peninsular. Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Montes, 1979.
- Ruiz de la Torre J., Objetivos de diversidad biológica en la reforestación de tierras agrícolas. Elección de especie y densidad de implantación. Montes 34 (1993) 20-30.

S

- Santos I., Valladares F., Brites D., Influencia del fenotipo experimental sobre la supervivencia en campo de plántulas de encina (*Q.ilex* L.) y coscoja (*Q.coccifera* L.). En: Sociedad Española de Ciencias Forestales (ed), IV Congreso Forestal Español, Zaragoza, Mesa 2, 2005, pp. 206.
- SAS Institute, SAS/STAT User's Guide, Version 8. SAS Institute, Inc., Cary, N.C., 1999.
- Sword M.A., Brissette J.C., Barnett J.P., Root growth and hydraulic conductivity of southern pine seedlings in response to soil temperature and water availability after planting. New Forests 30 (2005) 253-272.
- Scarascia-Mugnozza A.G., De Angelis A., Matteucci G., Valentini R., Long-term exposure to elevated CO₂ in a natural *Quercus ilex* community: net photosynthesis and photochemical efficiency of PSII at different levels of water stress. Plant Cell Environ. 19 (1996) 643-654.
- Scholander P.F., Hammel H.T., Bradstreet E.D., Hemmingsen E.A., Sap pressures in vascular plants. Science 148 (1965) 339-346.
- Schreiber U., Bilger W., Neubauer C., Chlorophyll fluorescence as a noninvasive indicator for rapid assessment of in vivo photosynthesis. En: Schools E.D., Caldwell M.M: (eds),

- Ecophysiology of photosynthesis, Springer-Verlag, Berlin, 1995, pp. 49-70.
- Seaton G.G.R., Walker D.A., Chlorophyll fluorescence as a measure of photosynthetic carbon assimilation. Proceedings of the Royal Society of London 242 (1990) 29-35.
- Seeley E.A., Kammereck R., Carbon flux in apple trees: the effects of temperature and light intensity on photosynthesis rates. J.Am. Soc.Hort. Sci. 102(6) (1977) 731-733.
- Seva J.P., Valdecantos A., Cortina J., Vallejo R., Diferentes técnicas de introducción de *Quercus ilex* subsp. *ballota* en zonas degradadas de la Comunidad Valenciana. Cuad. Soc. Esp. Cie. For. 17 (2004) 233-238.
- Sharew H., Hairston-Strang A., A comparison of seedlings growth and light transmission among tree shelters. NJAF 22(2) (2005) 102-110.
- Sharpe W.E., Swistock B.R., Mecum K.A., Demchik M.C., Greenhouse and field growth of northern red oak seedlings inside different type of treeshelters. J. Arboric. 25 (5) (1999) 249-257.
- Smith B.C., Infrared spectral interpretation: a systematic approach. CRC Press, cop. 1999.
- South D., Zwolinski J.B., Transplant stress index: A proposed method of quantifying planting check. New Forests 13 (1997) 315-328.
- Spurr S.H., Barnes B.V., Ecología forestal. AGT Editor, México, 1982.
- Stedle E., Water uptake by plant roots: an integration of views. Plant and soil 226 (2000a) 45-56.
- Stedle E., Water uptake by roots: effects of water deficit. J. Exp. Bot. 51(350) (2000b) 1531-1542.
- Stedle E., Meshcheryakov A.B., Hydraulic and osmotic properties of oak roots. J. Exp. Bot. 47(296) (1996) 387-401.
- Svihra P., Burger D.W., Harris R., Treeshelters for nursery plants may increase growth, be cost effective. California agriculture 47(4) (1993) 13-16.
- Svihra P., Burger D.W., Harris R., Treeshelters effect on root development of redwood trees. J. Arboric. 22(4) (1996) 174-179.
- Swistock B.R., Mecum K.A., Sharpe W.E., Summer temperatures inside ventilated and unventilated brown plastic treeshelters in Pennsylvania. NJAF 16(1) (1999) 7-10.

T

- Tanekaka A., Effects of leaf blade narrowness and petiole length on the light capture efficiency of a shoot. *Ecol. Res.* 9 (1994) 109-114.
- Tang Y., Light. En: Prasad M.N.V. (eds) *Plant Ecophysiology*. John Wiley and Sons, Inc. New York, 1997, pp. 3-40.
- Taub R., Goldberg D., Root system topology of plants from habitats differing in soil resource availability. *Funct. Ecol.* 10 (1996) 258-264.
- Tonioloi M., Escarré J., Lepart J., Speranza M., facilitation and competition affecting the regeneration of *Quercus pubescens* Willd. *Ecoscience* 8(3) (2001) 381-391.
- Tuley G., The growth of young oak trees in shelters. *Forestry* 58(2) (1985) 181-195.
- Tyree M.; Yang S.; Cruiziat P.; Sinclair B., Novel methods of measuring hydraulic conductivity of tree root systems and interpretation using AMAIZED. *Plant Physiol.* 104 (1994) 189-199.
- Tyree M.; Patiño S.; Bennink J.; Alexander J., Dynamic measurements of root hydraulic conductance using a high-pressure flowmeter in the laboratory and field. *J. Exp. Bot.* 46(282) (1995) 83-94.

V

- Valladares F., Características mediterráneas de la conversión fotosintética de la luz en biomasa: de órgano a organismo. En: Zamora R., Puignaire F.I. (eds) *Ecosistemas mediterráneos, análisis funcional*. CSIC-AEET, Madrid, 2001, pp. 67-94.
- Valladares F., Pearcy R.W., Low leaf-level response to light and nutrients in Mediterranean evergreen oaks: a conservative resource-use strategy?. *Pl. Cell Environm.* 20 (1997) 25-36.
- Valladares F., Pearcy R.W., The functional ecology of shoot architecture in sun and shade plants of *Heteromeles arbutifolia* M. Roem., a Californian chaparral shrub. *Oecologia* 114 (1998) 1-10.
- Valladares F., Pearcy R.W., The geometry of light interception by shoots of *Heteromeles arbutifolia*: morphological and physiological consequences for individual leaves. *Oecologia* 121 (1999) 121-171.

- Valladares F., Puignaire F.I., Tradeoffs between irradiance capture and avoidance in semi-arid environments assessed with a crown architectural model. *Ann. Bot.* 83 (1999) 459-469.
- Valladares F., Pearcy R.W., The role of crown architecture for light harvesting and carbon gain in extreme light environments assessed with a realistic 3-D model. *Anales Jard. Bot. Madrid* 58 (2000) 3-16.
- Valladares F., Pearcy R.W., Drought can be more critical in the shade than in the sun: a field study of carbon gain and photo-inhibition in a Californian shrub during a dry El Niño year. *Pl. Cell, Environm.* 25 (2002) 749-759.
- Valladares F., Balaguer L., Martínez-Ferri E., Pérez-Corona E., Manrique E., Plasticity, instability and canalization: is the phenotypic variation in seedlings of sclerophyll oaks consistent with the environmental unpredictability of Mediterranean ecosystems?. *New Phytol.* 156 (2002) 457-467.
- Valladares F., Doharro I., Sánchez-Gómez D., Pearcy R.W., Photoinhibition and drought in Mediterranean woody saplings: scaling effects and interactions in sun and shade phenotypes. *J. Exp. Bot.* 56(411) (2005) 483-494.
- Vázquez F.M., Semillas de *Quercus*: Biología, ecología y manejo. Junta de Extremadura, Badajoz, 1998.
- Vázquez F., Suárez M., Torres E., Cuevas S., Forestación con cuatro especies (*Quercus coccifera*, *Q. faginea*, *Q. rotundifolia* y *Q. suber*) de frondosas en Extremadura. En: Sociedad Española de Ciencias Forestales (ed), II Congreso Forestal Español, Pamplona, Mesa 3, 1997, pp. 655-660.
- Vilagrosa A., Estrategias de Resistencia al déficit hídrico en *Pistacia lentiscus* L y *Quercus coccifera* L. Implicaciones en la repoblación forestal. Tesis Doctoral Universidad de Alicante, 2002.
- Villar-Salvador P., Planelles R., Enríquez E., Peñuelas J.L., Zazo J., Influencia de la fertilización y el sombreado en el vivero sobre la calidad de la planta de *Quercus ilex* L. y su desarrollo en campo. En: Sociedad Española de Ciencias Forestales (ed), III Congreso Forestal Español, Granada, Mesa 3, 2001, pp. 770-776.
- Villar-Salvador P., Planelles R., Olliet J., Peñuelas-Rubira J.L., Douglass F.J., González M., Drought tolerance and transplanting performance of holm oak (*Quercus ilex*) seedlings after drought hardening in the nursery. *Tree Physiol.* 24 (2004) 1147-1155.

W

- Ward J.S., Gent M.P.N., Stephens G.R., Effects of planting stock quality and browse protection-type on height growth of northern red oak and eastern white pine. *For. Ecol. Manage.* 127 (2000) 205-216.
- West G.B.; Brown J.H.; Enquist B.J., The origin of universal scaling laws in biology. En: Brown J.H., West G.B. (eds) *Scaling in biology*. Oxford University Press, Oxford, 2000, pp.87-112.
- Witmer R.K., Gerhold H.D., Ulrich E.R., Tree shelters accelerate slow-growing species in nurseries. *J. Arboric.* 23(1) (1997) 40-48.

Z

- Zaczek J.J., Steiner K.C., Bowersox T.W., Northern red oak planting stock: 6-year results. *New Forests* 13 (1997) 177-191.
- Zamora R., Gómez L., Castro J., Hódar J.A., Gómez J.M., Elola S., Montes J., Los matorrales facilitan la supervivencia de los brinzales en el monte mediterráneo: evaluación de una técnica de repoblación forestal. En: Sociedad Española de Ciencias Forestales (ed), III Congreso Forestal Español, Granada, Mesa 3, 2001, pp. 154-159.
- Zazo J., Pinazo O., Planelles R., Vivar A., Cornejo L., López M., Estudio de la influencia de la fertilización nitrogenada e iluminación sobre atributos morfológicos y fisiológicos de brinzales de *Q.ilex* cultivados en vivero. Resultados tras el primer año en campo. En: Sociedad Española de Ciencias Forestales (ed), III Congreso Forestal Español, Granada, Mesa 3, 2001, pp. 777-783.
- Zazo J., Planelles R., Calderón C., Cornejo L., Martínez G, Martín L., Campillo M., Vivar A., Estudio sobre la influencia de distintos niveles de fertilización y acondicionamiento por estrés hídrico sobre brinzales de *Q.ilex* y *Q.suber* cultivados en vivero. En: Sociedad Española de Ciencias Forestales (ed), IV Congreso Forestal Español, Zaragoza, Mesa 2, 2005, pp. 199.