

MEMORIA FINAL

TÍTULO

RESPONSABILIDAD DEL CAMBIO CLIMÁTICO EN LAS VARIACIONES FENOLÓGICAS, EL CICLO DE LOS NUTRIENTES, Y LA CAPACIDAD DE COLONIZACIÓN EN BOSQUES AUTÓCTONOS DE QUERCUS PYRENAICA TÍPICOS DEL NORTE DE LA COMUNIDAD DE CASTILLA Y LEÓN

REFERENCIA: VA002A07

INVESTIGADOR PRINCIPAL: DEL ARCO MONTERO, JOSE M^a

ORGANISMO: UNIVERSIDAD DE VALLADOLID

CENTRO: ESCUELA DE INGENIERÍAS AGRARIAS

INVESTIGADORES QUE FORMAN EL EQUIPO:

MARTÍNEZ RUIZ, CAROLINA

ZALDIVAR GARCÍA, PILAR

FERNÁNDEZ FERNÁNDEZ, MERCEDES

HERNÁNDEZ LÁZARO, ÁNGEL

HERRERO VILLACORTA, BAUDILIO

CONTEXTO Y JUSTIFICACIÓN DEL PROYECTO

Según informes recientes de la Agencia Europea de Medio Ambiente, el cambio climático es uno de los factores que amenazan la biodiversidad en nuestro planeta. Su influencia ha aumentado desde las últimas décadas y se espera que sea la principal causa de la pérdida de biodiversidad en el futuro. Además, los expertos afirman que las regiones más vulnerables serán las áreas montañosas, el Ártico y el Mediterráneo, por lo que este tema del cambio climático nos atañe de forma muy importante y se necesitan múltiples estudios para prevenir futuros desastres.

Pero la pregunta que todos nos hacemos es “¿existe el cambio climático?”

Una de las evidencias que no podemos negar, porque está cuantificado, es que existe un claro incremento del CO₂ en la atmósfera.

La concentración de dióxido de carbono (CO₂) en la atmósfera ha alcanzado una cifra récord a nivel mundial, 387 partes por millón según las mediciones realizadas desde el Observatorio Mauna Loa, en Hawai (Estados Unidos) en 2008. Esto significa un crecimiento de casi el 40 % desde la revolución industrial y la cifra más alta de los últimos 650000 años

El CO₂ refleja y absorbe la radiación infrarroja que intenta salir desde la tierra al espacio exterior, lo que se conoce como efecto invernadero, produciéndose un incremento de la temperatura en la atmósfera y por tanto cambios en las condiciones ambientales terrestres.

En este proyecto se ha tratado de estudiar la posible existencia de una modificación en ciertos procesos fisiológicos de especies arbóreas, en particular en la especie *Quercus pyrenaica* en el norte de Palencia, como posible consecuencia de una variación en las condiciones ambientales producidas por el cambio climático.

Los procesos fisiológicos que se han estudiado han sido los procesos de abscisión foliar de las plantas, en concreto los parámetros de momento de máxima abscisión foliar y la duración de la abscisión. También se ha estudiado la longevidad foliar, la tasa de retranslocación de nutrientes en las hojas (nitrógeno y fósforo) y el tiempo de residencia de dichos nutrientes en la biomasa foliar.

Los datos obtenidos de esos parámetros durante los años 2007, 2008 y 2009 se han comparado con datos de la misma especie obtenidos en los años 1985, 1986 y 1987.

Las preguntas que originan este estudio son las siguientes:

- ¿Las variaciones en el entorno de las especies vegetales, provocadas por el cambio climático, son tan acusadas que pueden haber originado ya una respuesta en los procesos fisiológicos

Somos conscientes de que para poder afirmar la existencia de un cambio en los patrones de los procesos fisiológicos de las especies arbóreas necesitamos estudiar una serie larga y continua de años, y no solo unos pocos años como en este estudio. Pero este estudio sirve para asentar las bases de la metodología necesaria para este tipo de investigaciones, y así continuar con la toma y procesamiento de datos en los próximos años, en diferentes especies y en variadas localizaciones. De esa manera, una vez que se tengan los datos de una serie temporal larga, entonces se podrán deducir las conclusiones oportunas.

DESCRIPCIÓN DE LOS OBJETIVOS PROPUESTOS EN LA INVESTIGACIÓN

El principal objetivo de este proyecto es determinar si el cambio climático está provocando cambios en los hábitos foliares de *Quercus pyrenaica*

Si estos cambios se están produciendo, determinar en que sentido afectan al ciclo local de nutrientes realizado en esta especie.

Medir la influencia sobre el ciclo de nutrientes en función de los cambios en la intensidad de retranslocación, de la intensidad con la que se recuperan nutrientes desde las hojas senescentes y las variaciones que este proceso producen en el reciclado de nutrientes en esta especie.

Para alcanzar estos objetivos principales planteamos los siguientes objetivos parciales:

-. Determinar el estado nutricional de la masa forestal del bosque de *Quercus pyrenaica* mediante el estudio del ciclo del nitrógeno y del fósforo foliar

- Conocer el estado actual del ciclo de los nutrientes (nitrógeno y fósforo) que realiza esta especie, mediante la estimación de la variación temporal del contenido de ambos nutrientes en las hojas a lo largo de todas las fases por las que atraviesan estos órganos.
- Estudiar el proceso de retranslocación del nitrógeno y fósforo foliar para conocer la intensidad con la que se practica este proceso
- Estimar el tiempo de residencia del nitrógeno y del fósforo en la biomasa foliar de esta especie

CONCRECIÓN DE LOS OBJETIVOS LOGRADOS, ESPECIFICANDO METODOLOGÍA

Según estudios anteriores en los que se analizan variaciones tanto de la temperatura como en las precipitaciones durante periodos amplios de tiempo a escala mundial (JONES y MOBERG, 2003; MILIÁN, 1996 y ESTEBAN-PARRA et al., 1998), no se pueden establecer tendencias claras en las características climáticas.

Los organismos, entre ellos las plantas, llevan a lo largo de su historia evolutiva enfrentándose a modificaciones continuas en su entorno, presentando respuestas variadas que denominamos “adaptaciones”. Las adaptaciones no son más que modificaciones fisiológicas, en la morfología o en la conducta de los organismos.

Hemos demostrado que estos cambios fisiológicos se están produciendo actualmente y hemos podido relacionarlos con los cambios en el entorno. Por ello podemos decir que

las plantas se están adaptando, que realmente está cambiando el medio que les rodea y que realmente se está produciendo el cambio climático.

La especie estudiada (*Quercus pyrenaica*) ha modificado sus hábitos foliares estudiados mediante el proceso de abscisión foliar para adaptarse a las nuevas circunstancias climatológicas ocurridas durante los últimos 25 años

Esta especie como el resto de las plantas leñosas no puede evadirse en el tiempo ante los cambios producidos en el entorno, como las especies más efímeras, tipo herbáceas anuales o bianuales, y se ven en la necesidad de buscar aquellas adaptaciones que les permitan seguir viviendo en las nuevas circunstancias. Sus adaptaciones, sus respuestas son más fiables en este sentido que las de otros organismos.

El proceso de abscisión foliar es un proceso fisiológico que condiciona de forma especial el ciclo local de nutrientes que se produce en los bosques. Las hojas son un órgano fundamental para la vida de la planta, ya que en ellas se realiza la actividad fotosintética. Del funcionamiento de estos órganos dependen otros procesos fisiológicos de la planta. Procesan las hojas, por ello, la mayor parte de los recursos y nutrientes con los que cuenta la planta a lo largo de su vida. Por tanto es lógico que la **abscisión foliar**, proceso que pone fin a la vida de las hojas condicione en gran medida el reciclado, la utilización y el procesamiento de nutrientes que realiza la planta.

Para estudiar este proceso de abscisión foliar hemos aplicado el método propuesto por Dixon en 1976. Este método ya fue aplicado por una parte del equipo investigador para estudiar especies leñosas en la década de los años 80, hace 25 años. Estas especies se encuentran en la submeseta norte en la región de Castilla y León donde también se enclava la especie seleccionada para este estudio.

Este método de estudio consiste en recoger la hojarasca desprendida a lo largo de un ciclo vegetativo anual completo. Sobre la suma acumulativa de los desprendimientos recogidos en cada muestreo, se contabilizan los días transcurridos desde el inicio del estudio hasta que se recoge el 50 % de toda la hojarasca desprendida durante el periodo anual. Este valor, estimado en días, representa el momento en el que se produce la máxima abscisión foliar.

Para estimar la duración del proceso de abscisión calculamos los días transcurridos entre el momento en el que se ha recogido el 10 % de la hojarasca anual y el momento en el que se alcanza el 50 % de esta misma producción de hojarasca anual.

Ambos valores numéricos nos permiten acotar con precisión y caracterizar el proceso de abscisión foliar estableciendo el momento concreto de máxima caída y su duración.

La primera hipótesis que planteamos fue la siguiente:

- Si las temperaturas se están incrementando los inviernos serán más cálidos, se tardará más tiempo en entrar en la estación desfavorable del invierno y esto podría ser aprovechado por las especies para seguir fotosintetizando, aprovisionándose de recursos durante un periodo que antes les era desfavorable. Al menos durante la primera parte del invierno se podrían aprovechar temperaturas no muy bajas y radiación solar adecuada para que las hojas siguieran funcionando. Esto supondría en las especies de hoja caduca alargar el tiempo de vida de las hojas, su longevidad foliar. Sin embargo, este cambio en el comportamiento foliar requeriría un tiempo considerable dado que las plantas necesitarían modificar procesos fisiológicos y sintetizar nuevos enzimas que regulen estos procesos. No obstante, este alargamiento ha sido ya observado por Peñuelas et al (2002), Gracia et al (2001) y Sabaté et al (1995), aunque de forma incipiente en el haya. Este cambio de comportamiento en las especies de hoja caduca supondría para el proceso de abscisión un retraso en el momento de abscisión.

Las especies perennifolias como retienen las hojas en las copas lo tienen más fácil. Sólo tienen que mantenerlas activas durante más tiempo. De hecho una de las ventajas observadas que poseen las especies de hoja perenne sobre las de hoja caduca es que pueden aprovechar la primavera temprana, cuando a las especies de hoja caduca no les han brotado todavía las hojas, para realizar la fotosíntesis. Ahora sólo se trataría de aprovechar también el invierno temprano.

- La segunda hipótesis que planteamos es la siguiente:

Si existen incrementos de temperatura de la atmósfera la evapotranspiración durante los meses de estío será mayor y por tanto el déficit hídrico será más acusado. A esto se le une el descenso previsto en las precipitaciones estivales como consecuencia del cambio climático, que acrecentará aún más el déficit hídrico. Las especies perennifolias como demostraron ya miembros del equipo de investigación (Escudero y Del Arco, 1987, están adaptadas a sufrir con mayor o menor intensidad esta falta de agua y amoldan la abscisión foliar a estas circunstancias. Pero ¿qué ocurre con las especies caducifolias? Estas especies se encuentran en lugares con cierta abundancia edáfica de agua. Si el cambio les lleva a quedarse sin agua durante alguna parte del verano, lo más lógico es que respondan como las especies perennifolias, con sus mismas estrategias. Se

desprenderán de una parte de las hojas para reducir la superficie de transpiración. Estos desprendimientos serán parciales pero se producirán en los meses estivales no otoñales incrementándose considerablemente la duración del proceso de abscisión foliar.

Hay que añadir, como ya hemos indicado, que la forma en que se produce este proceso de abscisión foliar condiciona otros procesos fisiológicos de gran importancia para las plantas. El **ciclo interno de nutrientes** en estas plantas leñosas aparece sumamente condicionado por las características de las hojas de estas especies y por el momento en el que éstas se incorporan al suelo para iniciar su descomposición. El ciclo local de nutrientes se inicia cuando los nutrientes son absorbidos por las raíces, después pasan a las hojas donde se transforman en materia orgánica, y cuando las hojas caen se descomponen y mineralizan en el suelo y los nutrientes son liberados para ser tomados nuevamente por las raíces.

Este objetivo lo hemos cubierto con creces pues hemos comprobado que la primera hipótesis no se cumple. *Quercus pyrenaica* no retrasa el momento de máxima caída de hojarasca, su momento de abscisión foliar, como cabría esperar. Más bien lo adelanta. Las consecuencias de la segunda hipótesis, el déficit hídrico estival que sufre la especie, como consecuencia del incremento de las temperaturas estivales, condiciona más su comportamiento foliar que la suavización de las temperaturas durante el otoño.

Como consecuencia de este mayor déficit hídrico durante el verano se produce en esta especie un alargamiento en la duración del proceso de abscisión y un adelanto del momento de máxima caída.

En especial el alargamiento en la duración del proceso de abscisión condiciona sobre manera otro proceso que tiene que ver con el reciclado de nutrientes, la retranslocación de los mismos. Este proceso consiste en la retirada de nutrientes desde las hojas senescentes antes de que estas se desprendan para evitar perderlos con ellas. Según demostraron parte del equipo de investigación (Del Arco et al., 1991), al ampliar el periodo durante el cual se están perdiendo hojas al suelo se reduce la eficacia del proceso de retranslocación, es decir, se extraen menos nutrientes desde las hojas senescentes y se incrementan las pérdidas hacia el suelo y el lavado posterior. Al incrementarse el periodo durante el que se están perdiendo las hojas se produce una desprogramación en el proceso de recuperación de nutrientes en las hojas que se van a desprender como consecuencia de la indefinición en el momento concreto de desprendimiento de cada hoja.

Esto es otro de los objetivos que teníamos marcados. Comprobar si al ampliarse el proceso de abscisión se reduce la retranslocación, como así hemos podido constatar.

Esta reducción en la intensidad con la que se recuperan los nutrientes supone que el cambio climático esta provocando, a través de la modificación de los hábitos foliares mayores pérdidas de nutrientes, por lavado en los bosques de esta especie en nuestra Comunidad.

Para estimar el proceso de retranslocación, analizamos primero la concentración foliar de nitrógeno y fósforo, tanto en hojas desprendidas, recogidas en unidades recolectoras, como en hojas activas recogidas de las ramas vivas en el árbol. Con estos datos se confecciona la variación estacional de esta variable. Después de estimar el peso medio de cada hoja a lo largo del año se puede obtener la variación temporal del contenido de nutriente por hoja, mediante la multiplicación de la concentración de nutriente por el peso individual de hojas. Utilizando la cantidad de hojarasca producida a lo largo d cada año hemos podido estimar también la variación temporal de la mineralomasa de los dos nutrientes movilizada anualmente con la biomasa foliar, multiplicando el contenido por hoja por la biomasa foliar por unidad de superficie que mantiene el árbol en cada periodo anual de muestreo. Sobre esta variación temporal de la mineralomasa de nutriente se estima la intensidad de retranslocación como la diferencia entre la máxima masa de nutriente que las hojas poseen en estado activo y la masa de nutriente desprendida durante la abscisión. Expresamos esta diferencia como porcentaje de la máxima masa de nutriente en hojas activas.

Tiempo de residencia de ambos nutriente en la biomasa foliar también se ve reducido como consecuencia final del cambio climático dado que al disminuir la intensidad de retranslocación el flujo de salida de los nutrientes desde el compartimento foliar también crece, reduciendo así el tiempo de permanencia de estos nutrientes en la biomasa foliar.

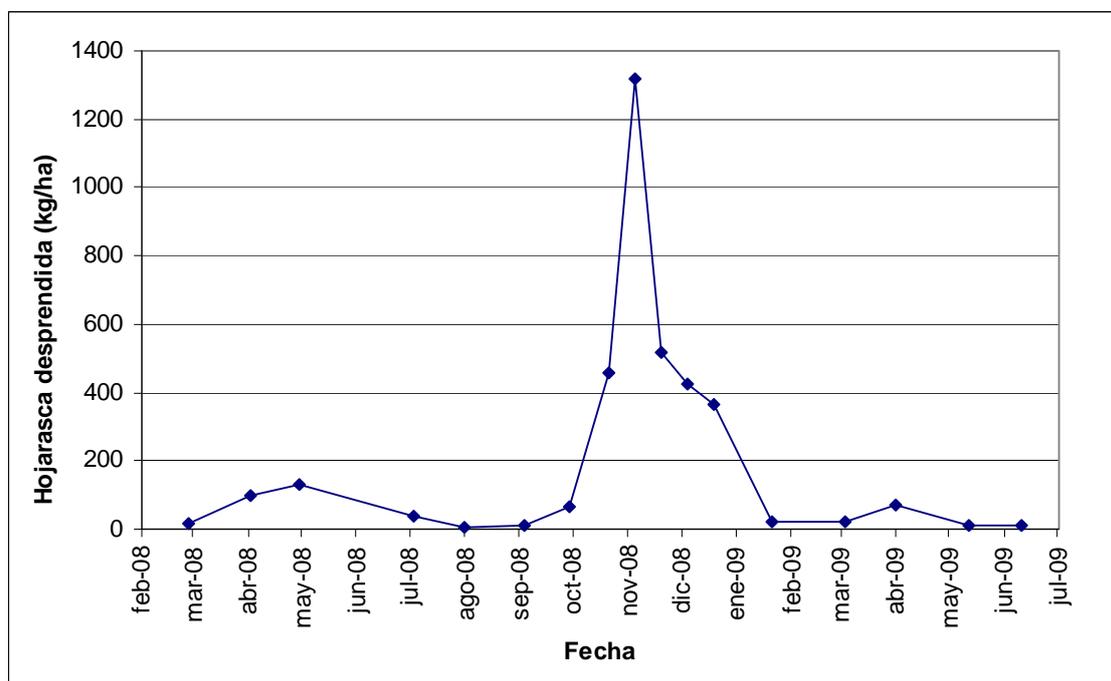
Este es otro de los objetivos que perseguíamos, comprobar cómo la alteración de la intensidad de retranslocación puede afectar al tiempo durante el cual se usa los nutrientes en el compartimento foliar.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Proceso de abscisión folia

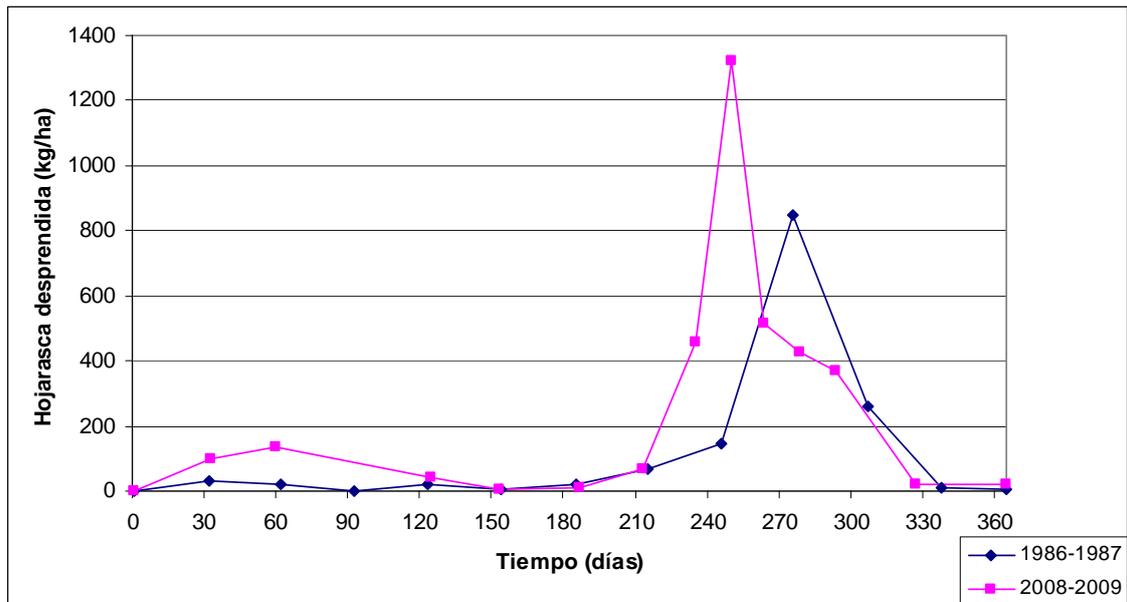
Variación temporal del desprendimiento foliar

La evolución temporal de los desprendimientos de hojarasca en la parcela desde febrero de 2008 hasta junio de 2009



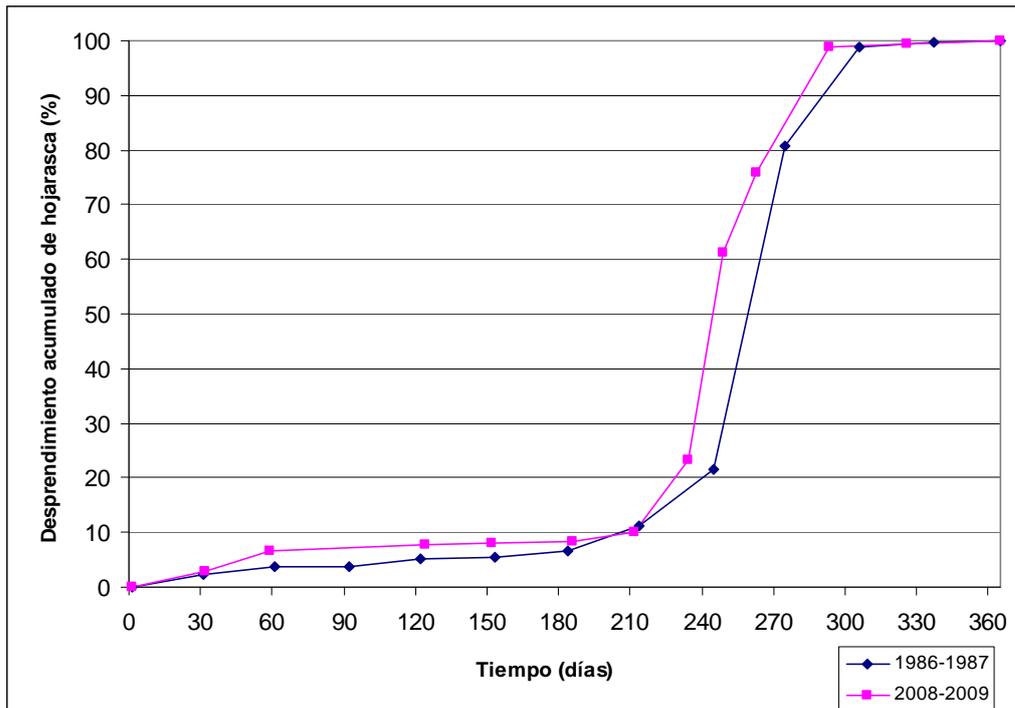
Como se observa, la mayor cantidad de hojarasca desprendida corresponde al mes de noviembre, es decir, se trata de abscisión otoñal. Se observan también desprendimientos importantes en los meses de diciembre y enero correspondientes a una especie con hábito marcescente. Se observan, incluso, pequeños incrementos en los meses de abril y mayo que corresponden aún a desprendimiento de hojas en estado senescente, fruto de este comportamiento marcescente, que parece prolongarse en el tiempo más allá del periodo observado con anterioridad en trabajos precedentes.

Para determinar el momento de máxima abscisión y la duración del proceso de abscisión, así como la cantidad total de hojarasca desprendida anualmente estudiamos sólo el período correspondiente a un ciclo vegetativo, desde marzo de 2008 a febrero de 2009, y valores promedios de las cantidades recogidas durante los años 1986 y 1987 en una parcela de *Quercus pyrenaica* de similares características. El tiempo está expresado en días transcurridos desde el 1 de marzo, que es cuando se había observado, en trabajos precedentes Escudero y Del Arco (1987)), que ya no quedan hojas marcescentes del ciclo vegetativo anterior en las copas de los árboles.



Se puede observar ya en esta figura que el momento de máxima caída de hojarasca se retrasa en las parcelas de décadas pasadas y que la cantidad de hojas recogidas en las unidades recolectoras fue inferior en esta época del pasado. Esto se puede comprobar sumando todas las cantidades desprendidas en un año. Se obtiene así la cantidad de hojarasca anual desprendida. Como decíamos, se puede observar que el momento en que se produce mayor caída de hojarasca se ha adelantado en nuestra parcela de estudio. También se puede observar que existe una pequeña caída de hojarasca en primavera debido al desprendimiento de las hojas senescentes del ciclo anterior (hojas marcescentes), y que dicha caída es mayor en la parcela estudiada en 2008-2009 que en la de 1986-1987. Este hecho nos incita a pensar que el roble rebollo está retrasando el desprendimiento de las hojas marcescentes. Con esta respuesta, es posible que el roble esté intentando hacer el ciclo de los nutrientes más cerrado, más pausado y más tenso (Monk, 1966) desprendiendo las hojas de una manera más gradual a lo largo de un mayor periodo de tiempo.

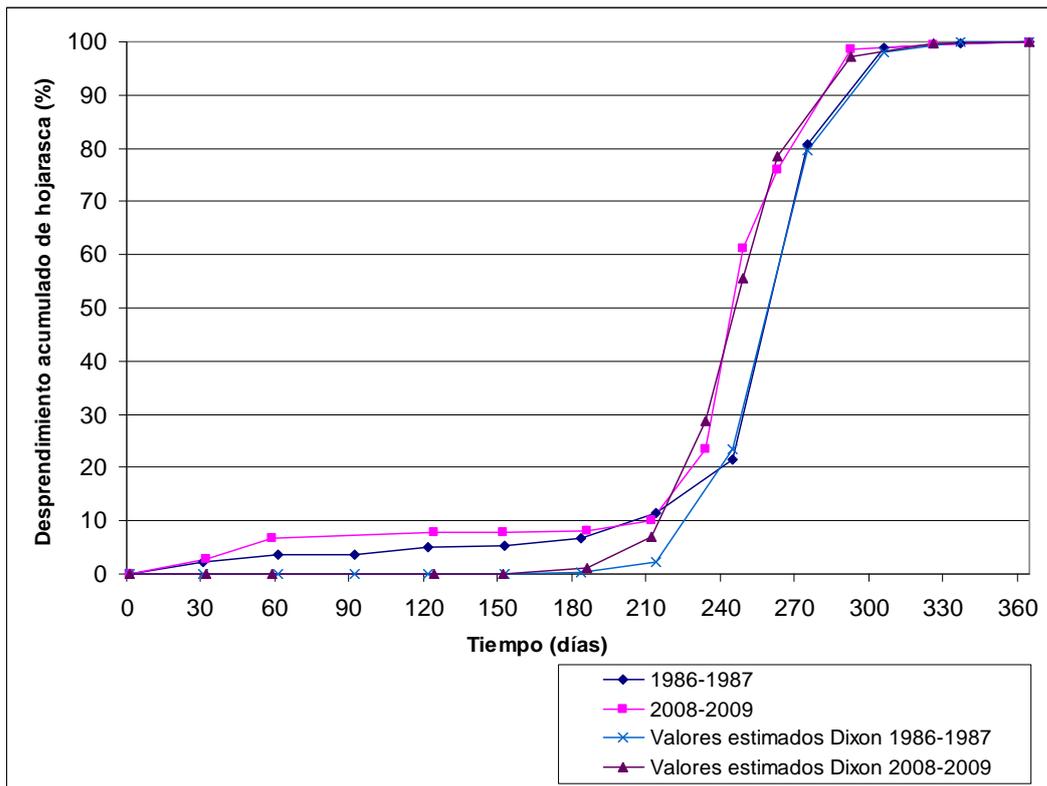
En la figura se determinan los parámetros que caracterizan el proceso fisiológico de la abscisión foliar, que son momento de máxima abscisión y duración de la abscisión foliar.



Como observamos la curva correspondiente al año 2008-2009 se sitúa desplazada a la izquierda respecto la curva de 1986-1987, lo que pone de manifiesto que el momento de máxima abscisión se produce antes en el año 2008-2009.

A simple vista podemos observar que ambas curvas tienen aproximadamente la misma pendiente en la fase de máximo desprendimiento de hojarasca, es decir, que las dos curvas presentan una silueta parecida, no siendo ninguna de ellas más tumbada que la otra, lo que nos revela a groso modo que la duración del proceso de abscisión debe ser parecida entre ambas parcelas.

Para comprobar lo que estamos diciendo y determinar los valores exactos de los parámetros y ajustamos sobre esos valores observados de desprendimientos acumulados de hojarasca de ambas parcelas, por el método de mínimos cuadrados, sendas curvas sigmoides.



Como se puede observar el ajuste entre las curvas de valores observados y estimados es bueno en general, siendo mejor dicho ajuste en la segunda mitad del ciclo, coincidente con el período otoñal- invernal de desprendimiento de hojarasca. Sin embargo, existe una pequeña diferencia entre ambas curvas en los primeros meses que es debida a los desprendimientos de las hojas senescentes del ciclo anterior en los dos primeros meses.

Por tanto, podemos decir que el momento de máxima abscisión en la parcela estudiada en 2008-2009 se ha adelantado unos días respecto a la parcela estudiada en los años 1986 y 1987; y que la duración del proceso de abscisión es muy parecida a la de los datos tomados hace más de veinte años.

Entre las hipótesis de partida en este trabajo planteábamos que posiblemente el cambio climático, por el incremento de temperaturas, estuviera provocando un retraso en el momento de caída de la hoja y alargando su longevidad foliar.

No sólo no hemos encontrado un retraso en el momento de máxima abscisión tal como planteábamos al principio del estudio, sino que incluso existe un adelanto del momento de máxima abscisión. Esto se podría explicar porque el otoño del año 2008 fue más frío que los de los años 1986 y 1987. Esto llevaría a adelantar el momento de detener la

actividad vegetativa invernal. También es posible que 23 años no sea un período de tiempo suficientemente largo para detectar cambios permanentes en el proceso fisiológico de abscisión foliar.

Sería necesario continuar con la toma de datos en años sucesivos para seguir haciendo las comparaciones. De todas formas el cambio, se orienta más hacia el comportamiento marcescente de esta especie. En comparación con *Quercus faginea*, a esta especie (*Quercus pyrenaica*) se la considera pseudomarcescente, porque no en todos los ejemplares ni en todas las localizaciones asume este hábito. Por lo observado hasta aquí, parece que esta especie alarga el tiempo de duración de la marcescencia. Entra en senescencia foliar antes, adelanta el momento de máxima caída, pero alarga el periodo de abscisión de hojas ya secas, marcescentes, hasta introducirse en el ciclo del siguiente año. Este comportamiento le podría llevar a la conservación de nutrientes, al realizar un ciclo más cerrado, con menos pérdidas por lavado de nutrientes en el suelo, donde se liberarían de forma masiva si la abscisión fuera más concentrada en el tiempo.

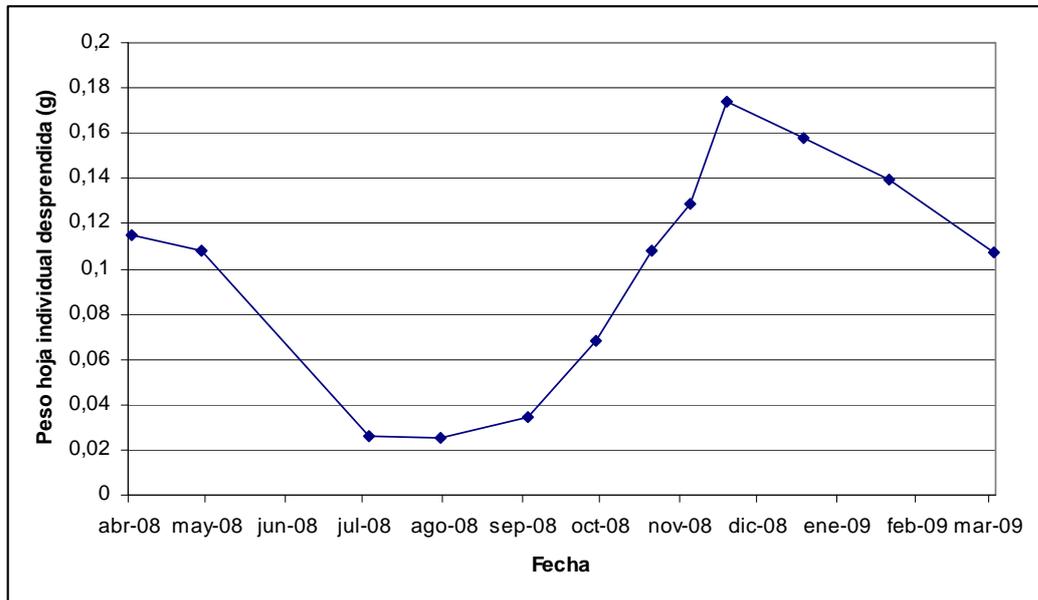
Comparando los datos con los de las cuatro parcelas procesadas en 1987 sí notamos un cierto incremento en la duración de este proceso de abscisión foliar.

Además, en los cálculos de este parámetro para la parcela de estudio actual de Saldaña no se incluyen los desprendimientos de hojas marcescentes que se producen ya en el siguiente ciclo vegetativo, porque el modelo no lo permite y no resultaría comparativo con los datos de décadas pasadas. Por lo tanto, la ampliación de este parámetro se debe producir por incremento de los desprendimientos fuera del periodo de abscisión, estivales por ejemplo, como habíamos previsto, o por una mayor gradualidad en el proceso de desprendimiento durante el periodo de máxima abscisión foliar, que es lo que realmente sucede, como consecuencia de asumir el hábito marcescente con mayor intensidad.

Peso individual de las hojas recogidas en las unidades recolectoras

Dividiendo el peso de la hojarasca recogida en cada unidad recolectora por el número de hojas recogidas en cada unidad, y haciendo un promedio de los valores resultantes de las 20 unidades, se obtiene el peso individual de las hojas recogidas en cada muestreo. En la figura aparece la evolución temporal del peso seco promedio de una hoja

individual recogida en las unidades recolectoras de la parcela de estudio durante el ciclo vegetativo.



Como se puede observar en la figura el peso seco individual de las hojas desprendidas varía entre los dos extremos.

En este peso individual de hojas senescentes se pueden observar los procesos por los que han atravesado las hojas antes de desprenderse. Las hojas recogidas durante los meses de marzo, abril y mayo corresponden a hojas pertenecientes al ciclo anterior. Han quedado en las copas como resultado del proceso de marcescencia y se han ido desprendiendo cuando ya hemos iniciado los cálculos para el ciclo siguiente correspondiente al año de estudio. Son hojas por tanto que se convirtieron en senescentes durante el otoño anterior y que han quedado en las copas de los árboles en este estado secas y con color marrón. Tienen un peso intermedio pues se les ha retirado ya los nutrientes y sólo esperan a desprenderse. No realizan fotosíntesis ni tienen actividad ninguna.

Esto corrobora una observación realizada sobre el terreno según la cual la marcescencia parecía prolongarse más allá del mes de febrero hasta el momento en el que salen las nuevas hojas superponiéndose al ciclo siguiente. Debemos recordar que en los planteamientos iniciales llevados por experiencias anteriores, hemos marcado el mes de febrero como el momento en el que ya se han desprendido las hojas de las especies

marcescentes. Pero como hemos visto en el apartado anterior relativo a la abscisión, en esta especie se alarga su ciclo foliar más de un año.

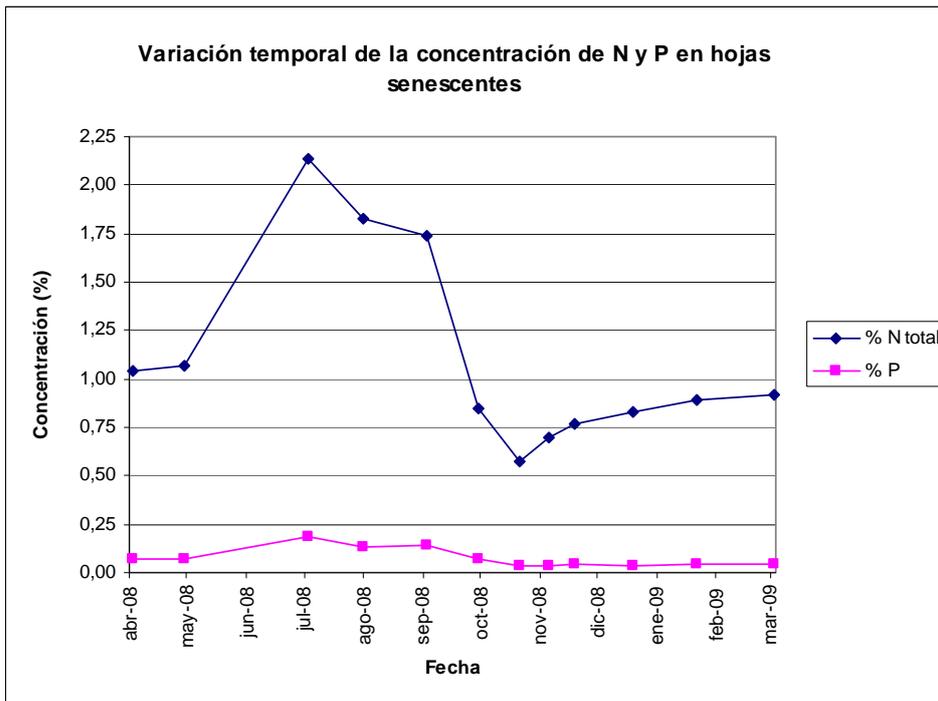
El resto de los valores de peso individual de hojas desprendidas sigue una trayectoria lógica. Durante los meses en los que las hojas activas están creciendo, se recogen en las cajas hojas desprendidas por accidente, que tienen por tanto un peso pequeño correspondiente a hojas en crecimiento. Este peso se incrementa durante los periodos de crecimiento hasta alcanzar el máximo peso en los momentos de abscisión. Después, el peso individual de las hojas senescentes disminuye por los efectos del proceso de retranslocación de nutrientes que les hace perder un ciento por ciento de su peso de máximo desarrollo.

Concentración de nitrógeno y fósforo en las hojas muertas recogidas en las cajas

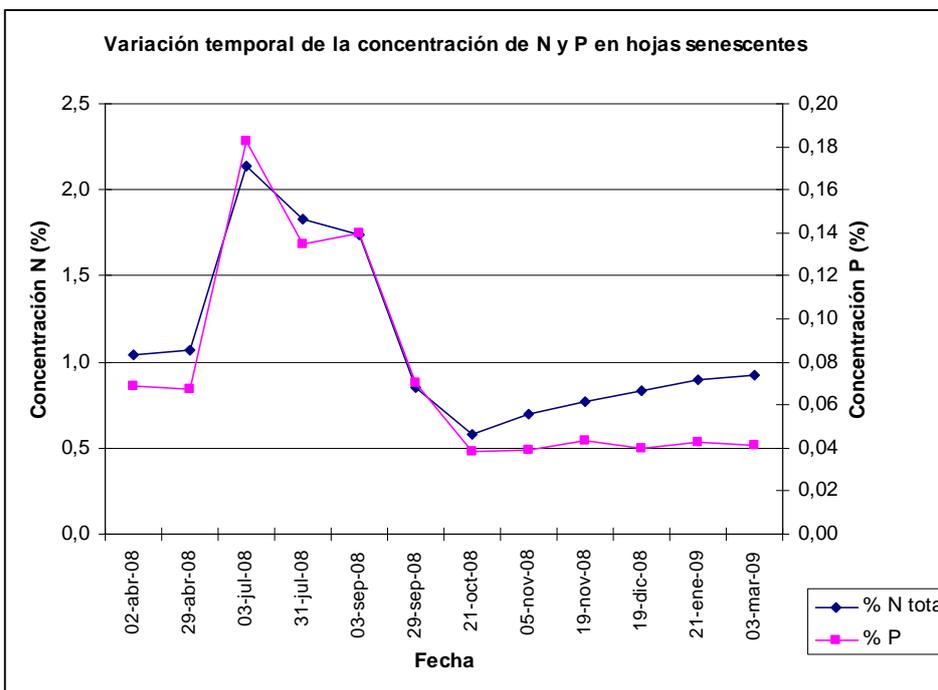
Los procesos de reabsorción de nitrógeno y fósforo hacen que las concentraciones de estos nutrientes en las hojas desprendidas estén en gran medida bajo el control de la planta; sin embargo la existencia de desprendimientos foliares fortuitos escapan a este control. En las épocas en las que existen estos desprendimientos accidentales, las hojas desprendidas, al no pasar por un proceso previo de senescencia, conservan toda la dotación de estos nutrientes que poseen cuando son funcionales, de tal forma que las concentraciones foliares detectadas en estas épocas son mayores que las de las hojas recogidas en períodos normales de abscisión. Aunque la cuantía de los desprendimientos fortuitos no sea grande, las elevadas concentraciones en las hojas desprendidas pueden provocar pérdidas importantes de estos nutrientes. Para su cuantificación, es preciso observar la evolución estacional de las concentraciones a lo largo de todo el año.

En las figuras se representa la variación temporal de las concentraciones de nitrógeno y fósforo en las hojas muertas desprendidas y recogidas en las unidades recolectoras durante un año. Las concentraciones de nutrientes presentadas en este trabajo se expresan siempre respecto a los pesos secos de las hojas.

Como se puede observar la concentración de nitrógeno es mayor que la de fósforo, siendo este último nutriente limitante, ya que se encuentra en cantidades muy pequeñas en el suelo.



En la figura se han representado las concentraciones de los dos nutrientes con diferentes escalas para poder observar mejor las variaciones en la concentración del fósforo.



A la vista de la figura se puede comprobar que los patrones de variación estacional de la concentración de los dos nutrientes son muy similares.

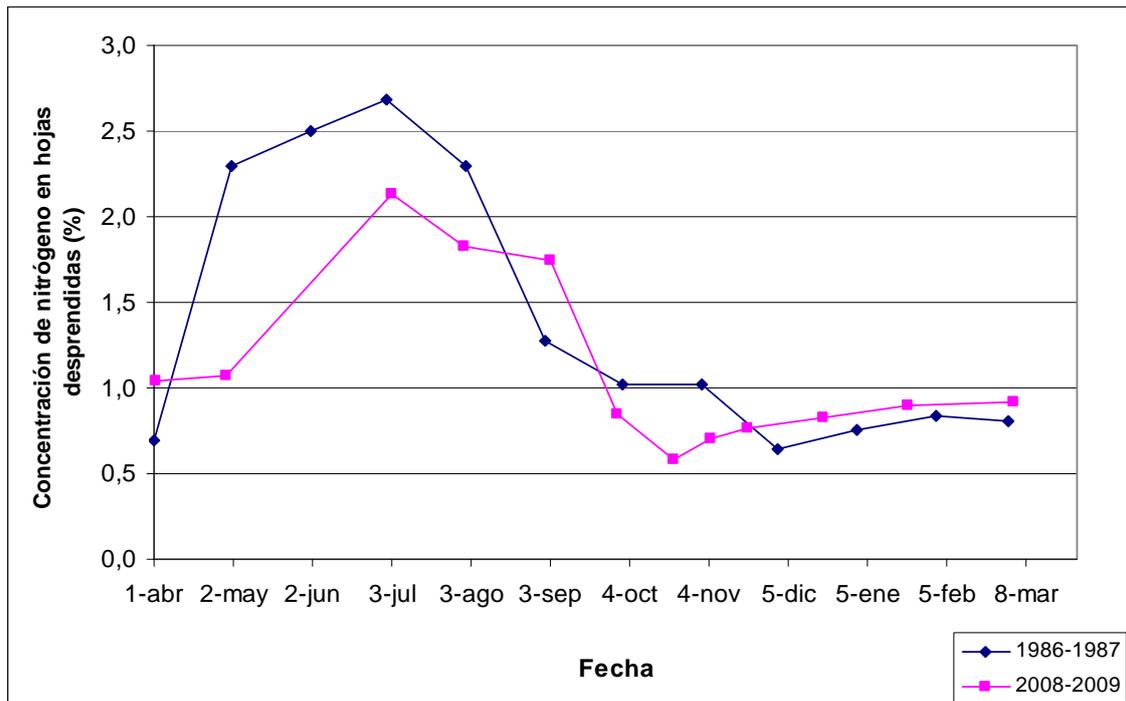
Los valores correspondientes a los meses de marzo y abril son pertenecientes a hojas senescentes del ciclo anterior (marcescentes) que se desprenden invadiendo el periodo destinado al nuevo ciclo. Presentan una concentración similar a las recogidas después del momento de abscisión porque ya han sufrido todos los procesos de dilución durante el crecimiento y la retirada de nutrientes producida por la retranslocación durante la senescencia, como les ocurre a las recogidas al final del ciclo.

Durante los meses de julio a septiembre, las hojas recogidas en las cajas presentan alta concentración de ambos nutrientes pues corresponden a hojas activas que se han desprendido por accidente y llevan consigo la dotación íntegra de nutrientes que poseen las hojas que están en actividad. Por no haber experimentado aún el proceso de senescencia, las concentraciones de nitrógeno y fósforo en estas hojas presentan valores similares a los de las hojas activas. Como se aprecia las concentraciones de nutrientes más altas se presentan en la época de aparición de las nuevas hojas, en la que estas concentraciones son también las más altas en las hojas activas.

Posteriormente las concentraciones descienden progresivamente, hasta alcanzar los valores mínimos en el momento de máxima abscisión.

Las concentraciones menores de fósforo después de la abscisión máxima indican la mayor intensidad de retranslocación de este elemento sobre la de del nitrógeno.

Se ha comparado además las concentraciones de nitrógeno en las hojas desprendidas en la parcela de estudio actual con las obtenidas en la parcela de comparación durante los años 1986 y 1987.



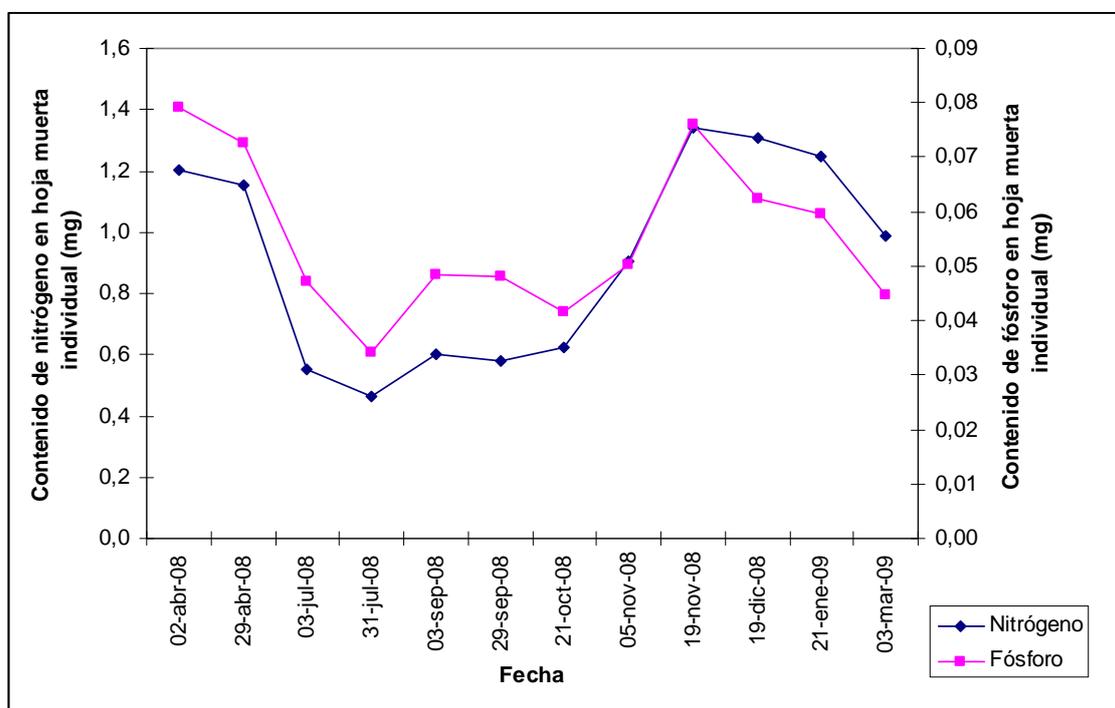
Podemos observar que en ambas parcelas el patrón de variación de la concentración en las hojas desprendidas es muy similar. En el primer mes las hojas marcescentes que quedan en las copas y que se van desprendiendo tienen una concentración baja porque ya sufrieron el proceso de retranslocación anteriormente. Después aumenta la concentración, porque se trata de hojas nuevas recién formadas que tienen los valores más altos de concentración de nutriente. A continuación las concentraciones descienden progresivamente hasta alcanzar los valores mínimos en la época de máxima abscisión; y después esa concentración sufre ligeros incrementos tratándose de hojas marcescentes que continuarán en la copa de los árboles durante algunos meses hasta bien iniciado el ciclo vegetativo siguiente.

Una de las diferencias encontradas entre ambas poblaciones es el valor de la concentración máxima alcanzada en las hojas desprendidas, que es mayor en la parcela de los años 1986-1987, ya que el suelo de esta parcela presentaba a su vez mayor concentración en nitrógeno y fósforo que la parcela de estudio. Lo mismo sucede con las hojas activas.

Otra de las diferencias es que la concentración mínima de nutriente se alcanza un poco más tarde en la parcela de comparación (1986-1987), ya que en esta parcela el momento de máxima abscisión es posterior también.

Contenido de nitrógeno y fósforo en las hojas individuales muertas

En la figura se detalla la variación del contenido de nitrógeno y fósforo por hoja individual desprendida y recogida en las unidades recolectoras.



Este parámetro depende tanto de la concentración de nutrientes en las hojas desprendidas como del peso de la hoja individual desprendida, por lo que vemos que el contenido de nitrógeno y fósforo en la hoja individual desprendida alcanza los valores más altos en dos épocas del año: en las hojas marcescentes que se desprenden en marzo y abril, y en las hojas senescentes que se desprenden a mediados de noviembre y diciembre, después del momento de máxima abscisión.

El contenido de nutrientes por hoja individual desprendida, muestra una primera parte elevada, marzo y abril, debido a que todavía son hojas del ciclo anterior con peso elevado. En julio las hojas son pequeñas pues están creciendo y aunque las concentraciones de nutrientes en esa época son altas, el tamaño de las hojas es pequeño, por lo que el contenido de nutrientes por hoja individual también es bajo. En ese momento el nitrógeno y el fósforo están entrando en las hojas activas que son las que en este periodo se desprenden por accidente. El contenido de ambos nutrientes por hoja individual en el mes de noviembre, cuando se produce la máxima entrada de hojas en las unidades recolectoras, es el más alto del ciclo porque, aunque se produce aquí el

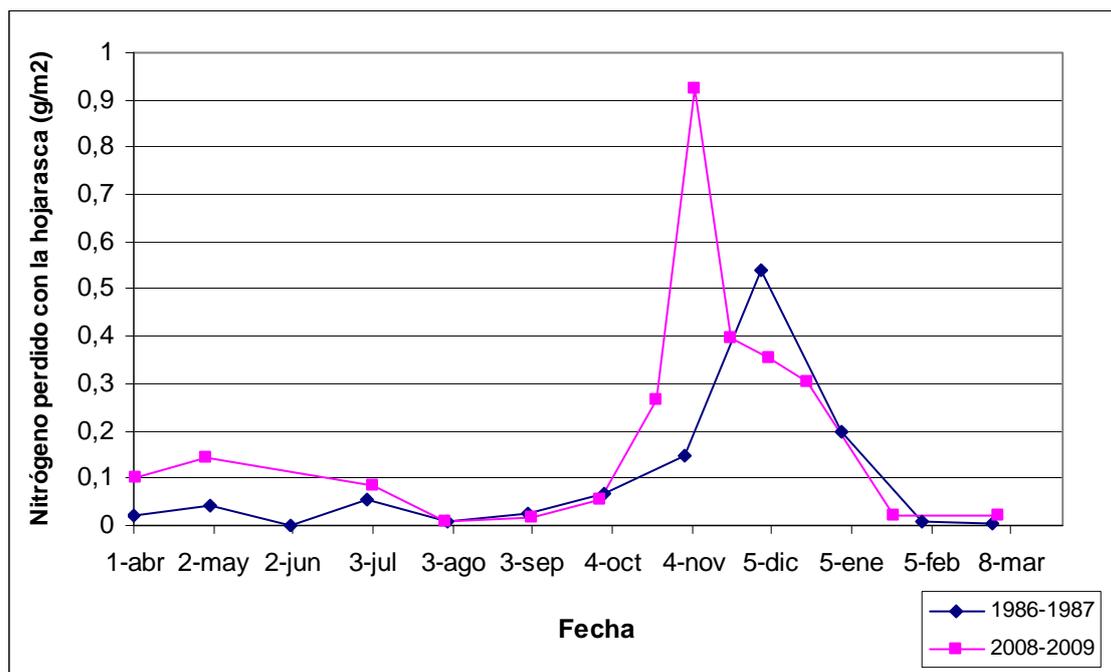
proceso de recuperación de nutrientes desde las hojas senescentes (la retranslocación), el peso de las hojas individuales es el máximo que se obtiene a lo largo del ciclo, y el contenido en nutrientes es proporcional al peso de la hoja.

Cantidad de nitrógeno y fósforo desprendida con la hojarasca

La masa de nutrientes que se desprende anualmente con la hojarasca proporciona una información interesante acerca del estado nutricional de la planta, del funcionamiento del proceso de retranslocación y del contenido de nutrientes del suelo. Por esta razón, la cuantificación de los aportes nutricionales al sustrato constituye una de las tareas fundamentales en el estudio del procesamiento y el ciclo de los nutrientes en las comunidades vegetales.

El estudio de estos aportes junto con la mineralomasa de nitrógeno y fósforo en las hojas activas permite además calcular las transferencias de estos nutrientes desde las hojas activas a otras partes de la planta antes de que se produzca la abscisión foliar y por tanto hacer una cuantificación de los procesos de retranslocación de nitrógeno y fósforo.

En la figura se observa la variación estacional de los aportes de nitrógeno en la parcela de estudio y en la parcela de comparación. La variación temporal de los aportes de nitrógeno y fósforo al suelo con la hojarasca desprendida tienen gran influencia en la configuración de los ciclos de estos nutrientes.



Los patrones de esta variación estacional se parecen mucho a los patrones de la variación estacional de los aportes de hojarasca, como es lógico. Sin embargo, las concentraciones de nitrógeno en la hojarasca desprendida, como vimos anteriormente, varían considerablemente dependiendo de la época del desprendimiento y eso, naturalmente, provoca variaciones más o menos importantes en el patrón de aportes de nitrógeno en comparación con el de los aportes de hojarasca.

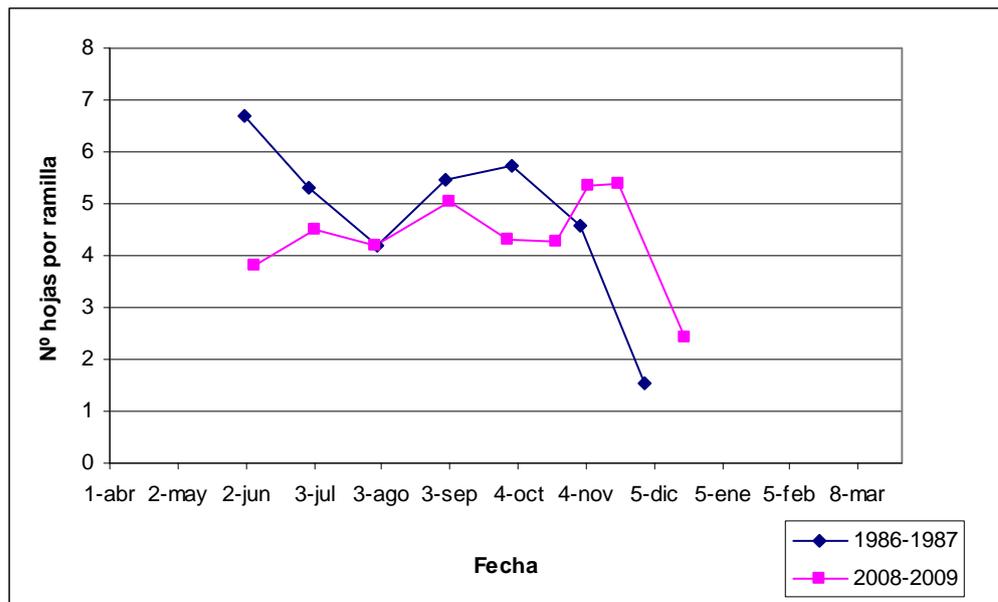
Vemos que existe una sola época en la que se recogen importantes cantidades de nitrógeno, y coincide con la época de máxima abscisión foliar. Sin embargo, las hojas desprendidas en esta época han sufrido un proceso de retranslocación de nutrientes, por lo que la importancia de los aportes de nitrógeno en estas etapas viene dada por la gran masa foliar desprendida. Fuera de esta época de abscisión se desprenden hojas fortuitamente, sin haber pasado por el proceso de senescencia, por lo que conservan toda su dotación de nitrógeno, y hojas marcescentes que sí que han pasado por el proceso de retranslocación. Esto hace que la aportación de nitrógeno al suelo aparezca más extendida a lo largo del año que la aportación de hojarasca.

Podemos observar que las cantidades de nitrógeno y fósforo desprendidas anualmente con la hojarasca son mayores en la parcela de estudio actual que en la estudiada hace más de veinte años.

Demografía foliar (hojas activas)

Número de hojas por ramilla. Longevidad foliar

En la figura hemos representado la variación temporal del número de hojas activas por ramilla, lo que se conoce como “curvas de supervivencia” de las poblaciones foliares.



Se puede observar en la figura anterior que los patrones de las dos curvas son muy parecidos. Hay que tener en cuenta que siempre existe un cierto error de muestreo, debido a la dificultad que entraña realizar un muestreo adecuado en una población foliar, de ahí que observemos una cierta oscilación en el número de hojas por ramilla en la parte central del ciclo, antes del período de abscisión.

En nuestra parcela de estudio el número de hojas por brote, aunque la variación es muy pequeña. Esta especie mantiene un número constante de hojas hasta el final de su vida, desprendiéndose de ellas en un corto período de tiempo. Se puede observar muy bien el momento de la caída de hojas entre noviembre y diciembre, pues el número de hojas por brote se reduce claramente en esa época.

Además, hemos calculado las longevidades foliares en ambas parcelas, presentando la parcela de estudio actual menor longevidad foliar que la estudiada en 1986-1987. Esto está en consonancia con que en la parcela de estudio actual se ha adelantado el momento de máxima abscisión.

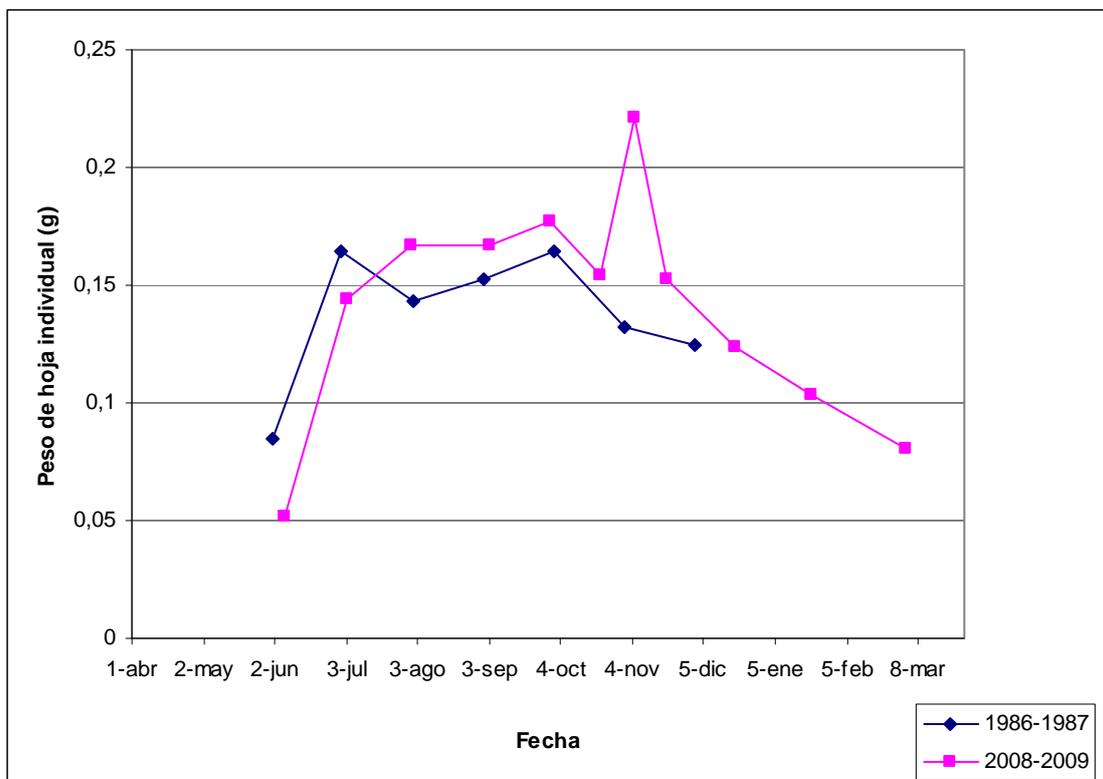
Peso de la hoja individual

Pasamos a continuación a estudiar la variación estacional que se produce en el peso de la hoja individual de las copas de los árboles.

El incremento en el peso individual de las hojas constituye una medida de la velocidad del desarrollo foliar. El peso por unidad foliar será utilizado para determinar los contenidos totales de nitrógeno y fósforo, y estimar sus cambios a lo largo del tiempo.

Junto con el número de hojas por brote, que hemos estudiado anteriormente, se estima la biomasa total foliar, que posteriormente comentaremos.

El desarrollo foliar en esta especie se puede dividir en tres fases: una inicial de crecimiento, con ganancia de peso en pocos días; una fase intermedia de estabilización del peso; y una final de pérdida de peso previa a la abscisión, como consecuencia de una retirada de materiales (nutrientes y otras sustancias de importancia metabólica) que se transportan hacia partes más perennes mediante el proceso conocido como retranlocación. Dicho proceso de retirada de materiales continúa incluso en las hojas marcescentes, que permanecen en la copa de los árboles, hasta el inicio del ciclo vegetativo siguiente.



En la figura sólo se han representado los valores correspondientes a las hojas del ciclo vegetativo estudiado, es decir, no se incluyen las hojas marcescentes del ciclo anterior. Las nuevas hojas activas son las de junio que es cuando se inicia el ciclo estudiado, y desde ahí comienza el tiempo representado en abscisas.

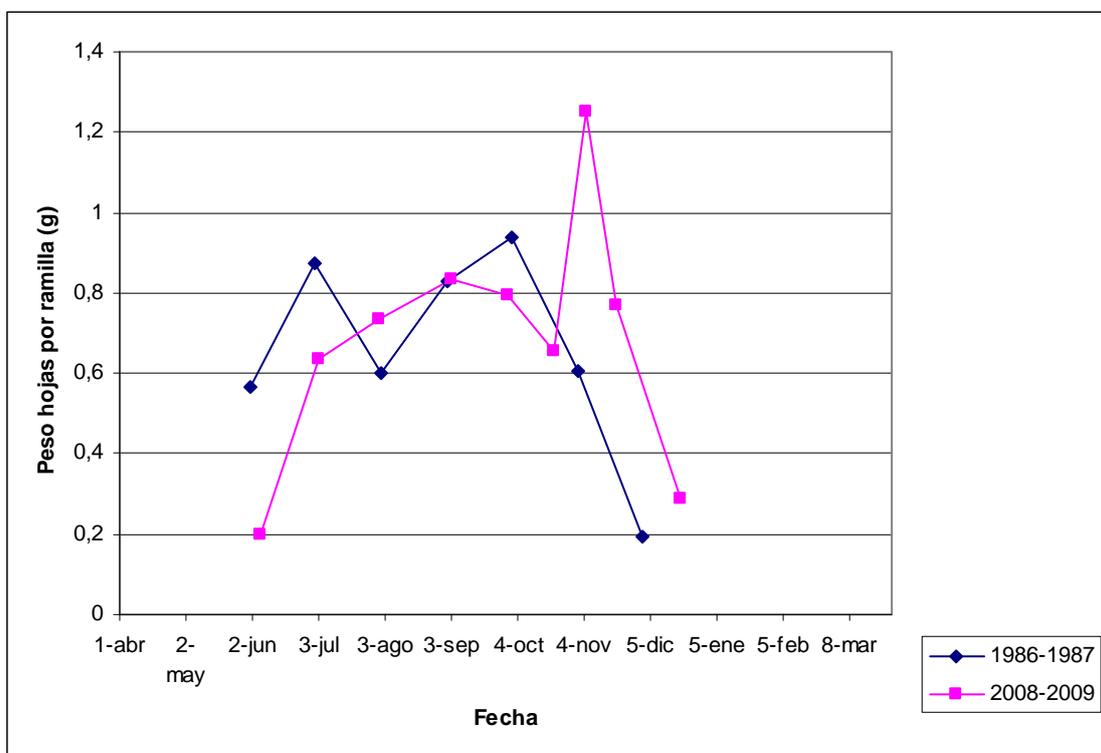
En la parcela de estudio actual crecen las hojas hasta casi el momento de senescencia. Parece que quisiera aprovechar todo el periodo favorable para desarrollar la maquinaria fotosintética. El punto máximo de la curva perteneciente al mes de noviembre puede ser un error de muestreo, pero es ligero. El valor máximo sería muy similar al peso máximo alcanzado en la parcela estudiada en 1986-87.

En la parcela de comparación el máximo desarrollo se logra antes, y también comienza antes el proceso de pérdida de peso de las hojas en la senescencia.

Después de la senescencia el peso se pierde por los procesos de la retranslocación y las hojas marcescentes del ciclo estudiado que se mantienen en la copa al final del ciclo (enero, febrero) alcanzan valores de peso similares a las hojas marcescentes del ciclo anterior (marzo, abril y mayo) pero que no se han representado en la gráfica.

Biomasa foliar por ramilla

El peso de hojas por ramilla es el resultado del producto del número de hojas por ramilla y del peso medio de la hoja individual. Por lo tanto, en su variación temporal influyen esos dos parámetros que acabamos de estudiar.

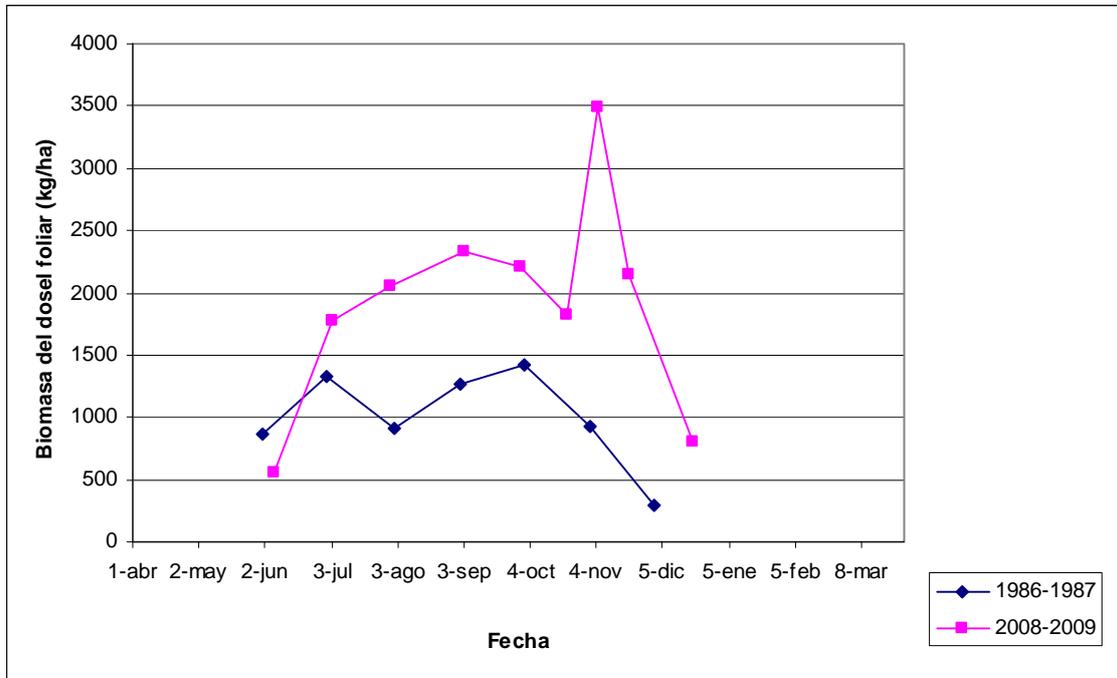


Como se observa en la gráfica, el peso por brote en la parcela de estudio actual crece hasta el momento de la abscisión, como si estuviera desarrollándose la biomasa foliar por ramilla hasta que las hojas dejan de funcionar, con intención de aprovechar el mayor tiempo posible para realizar su labor sintetizadora antes de su abscisión. En la parcela de la década de los 80 también se observa un cierto crecimiento hasta el momento de la abscisión.

Biomasa foliar del dosel arbóreo

La biomasa del dosel arbóreo es proporcional a la biomasa foliar por ramilla, siguiendo por tanto, su mismo patrón de variación temporal.

En la figura se representa la evolución temporal de la biomasa foliar del dosel arbóreo en las dos parcelas.



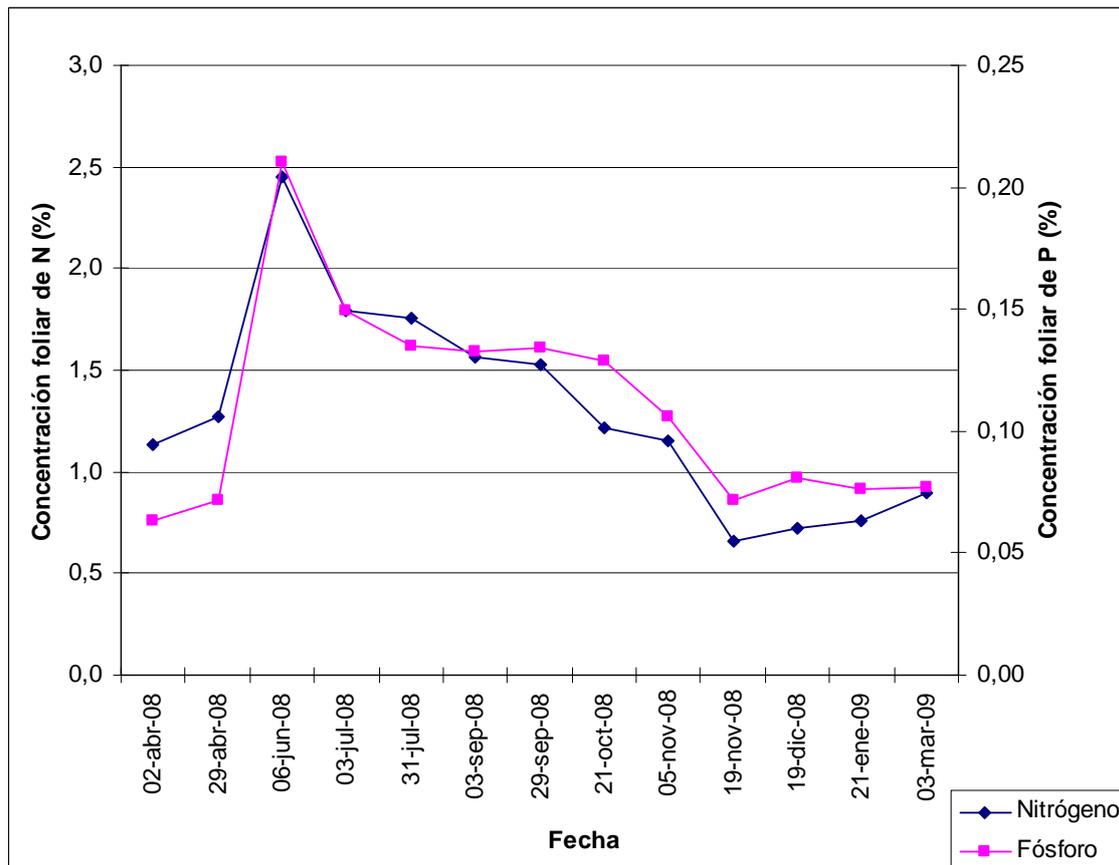
La parcela de comparación presenta una biomasa foliar por superficie menor que nuestra parcela de estudio, al presentar menor producción total de hojarasca.

En general los patrones de variación estacional de biomasa foliar anual son paralelos, en las fases de desarrollo, a los de la variación estacional del peso de hojas, dado que el número de éstas permanece casi constante en estas etapas.

Posteriormente al momento en el que se alcanza la máxima biomasa foliar, se produce un descenso brusco, debido principalmente a la muerte de hojas.

Concentración de nitrógeno y fósforo en las hojas activas

Para estimar las transferencias reales de nutrientes entre la biomasa foliar y otras partes de las plantas, es necesario medir sus concentraciones para determinar las cantidades de dichos nutrientes en la biomasa foliar. En la figura se puede observar la variación de las concentraciones de nitrógeno y fósforo en la parcela de estudio, cuyo patrón de variación es muy parecido para ambos nutrientes tal como observamos en la gráfica.



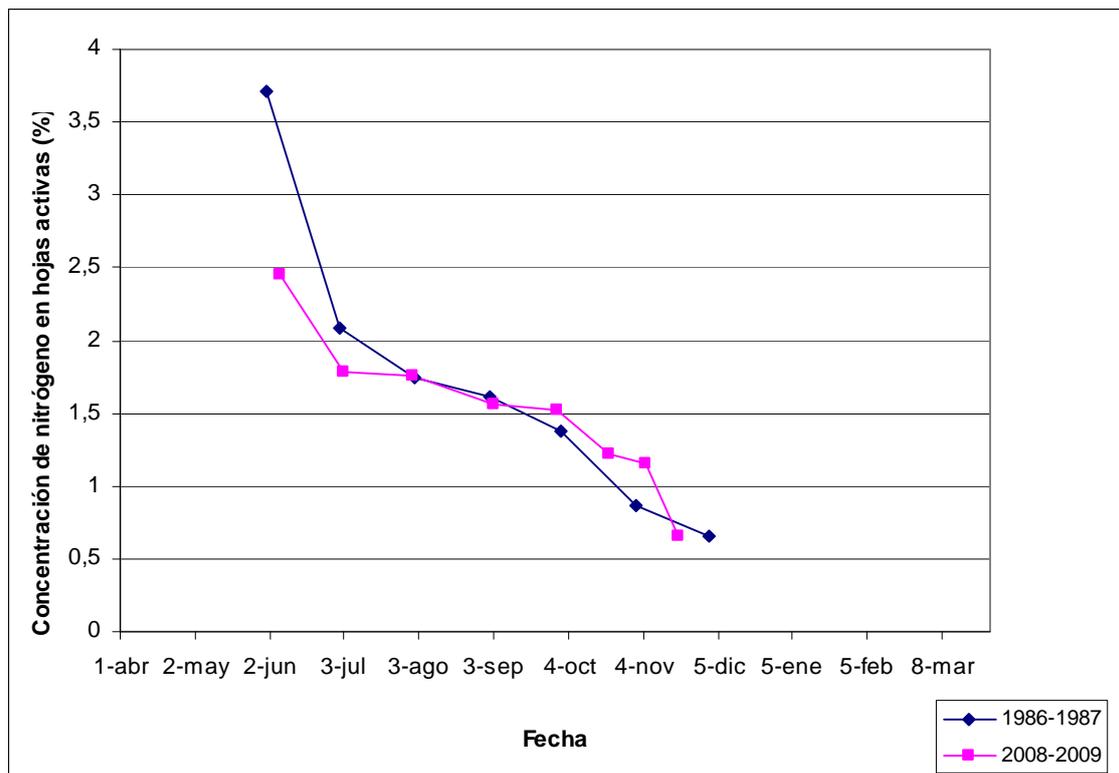
Los dos primeros puntos de la gráfica corresponden a hojas marcescentes del ciclo anterior, que, por un lado son hojas maduras, encontrándose los nutrientes diluidos, y por otro lado dichas hojas ya experimentaron el proceso de retranslocación de nutrientes al entrar en la senescencia, por todo ello presentan bajos valores de concentración de nutrientes.

Las nuevas hojas formadas en el mes de mayo son las que presentan los mayores valores de concentración de nutrientes. A medida que se va incrementando el peso de las hojas se produce una disminución de la concentración foliar de nutrientes por efecto de la dilución. Esa fase de descenso pronunciado, debido al rápido crecimiento de sus hojas, se produce entre junio y julio.

A continuación se presenta un período estacionario, en el que la concentración de fósforo se mantiene prácticamente constante, aunque la de nitrógeno presenta una disminución paulatina.

Después, hacia el final de la vida de las hojas actúa el proceso de la retranslocación. En la figura podemos observar en los meses de octubre y noviembre un fuerte descenso de la concentración de los dos nutrientes debido a la retirada de los mismos antes de la abscisión.

En la figura se puede observar la variación temporal de la concentración foliar de nitrógeno en las dos parcelas, y comprobamos que los patrones de variación son muy parecidos. Sin embargo parece que en la parcela de estudio actual la reducción de la concentración de nutrientes en las hojas se demora un poco más en el tiempo, presentando mayores concentraciones foliares de nitrógeno en el momento de máxima abscisión que la parcela estudiada en la década de los ochenta.

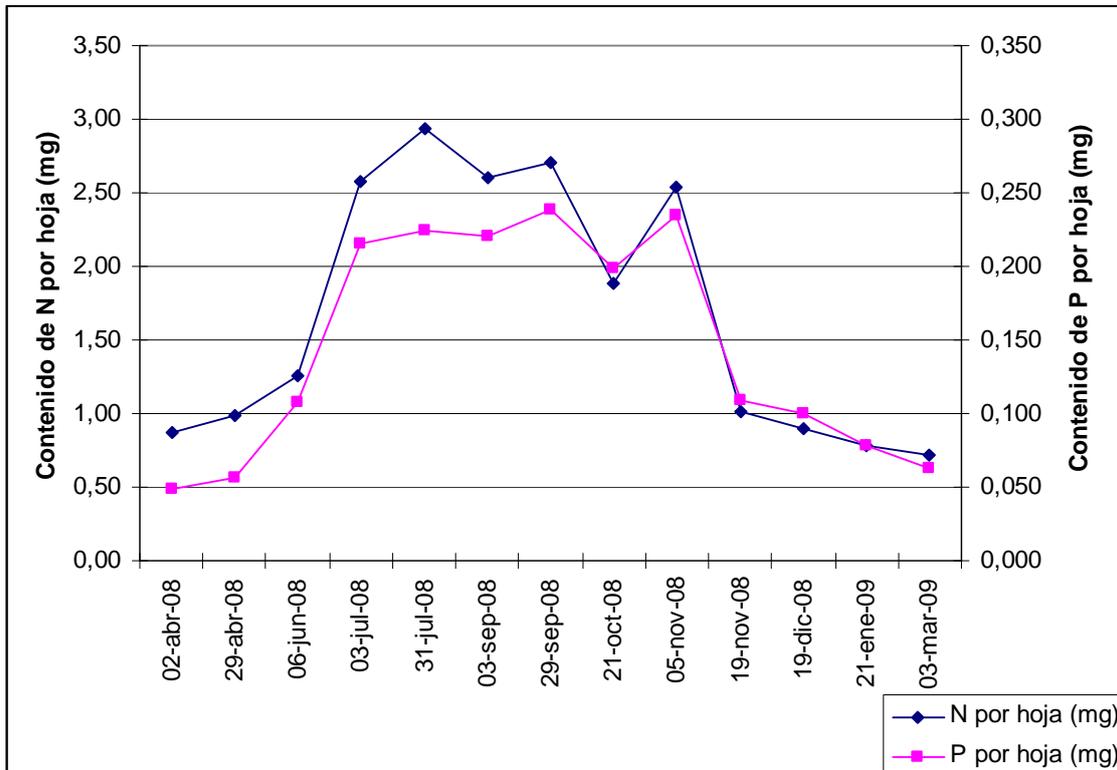


Contenido de nitrógeno y fósforo en la hoja activa individual

El contenido de nutrientes por hoja y sus variaciones a lo largo de la vida de éstas proporcionan una valiosa información acerca de la dinámica de los nutrientes, permitiéndonos estimar si las cantidades absolutas de nutrientes destinadas a cada hoja aumentan o disminuyen en una determinada época. Por supuesto, la cantidad de nutrientes almacenadas en cada hoja depende del tamaño de ésta y de la concentración que presenta de dichos nutrientes, dos variables que ya hemos estudiado.

El contenido de nutrientes por hoja, como medida de la cantidad de nutrientes existente en las hojas, es una forma más completa de determinar esta cantidad, debido a que cualquier disminución que se produce en el contenido de un nutriente no se debe ya a una dilución, sino a un flujo neto de salida de nutriente desde la hoja.

En la figura se ha representado la variación temporal del contenido de nitrógeno y fósforo en una hoja individual de la copa de los árboles en la parcela de estudio.



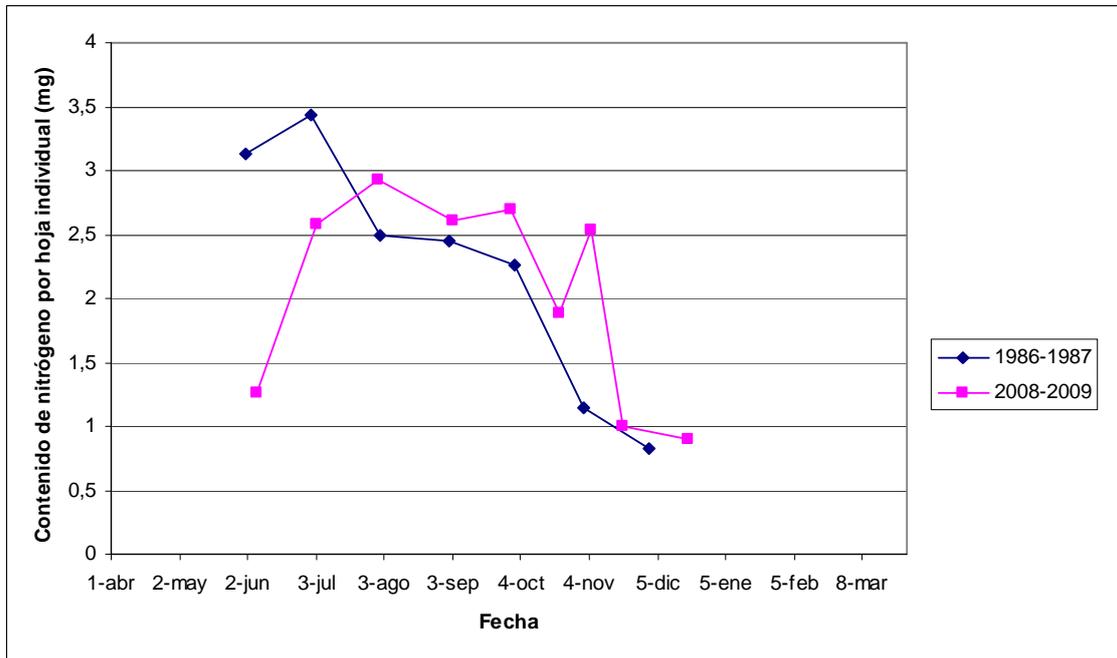
Los patrones de variación de ambos nutrientes son muy parecidos al serlo también sus concentraciones foliares.

Los dos primeros puntos pertenecen a hojas marcescentes del ciclo anterior. El nuevo ciclo comienza en el punto del mes de junio, correspondiente a pequeñas hojas en formación. A partir de ahí se produce una rápida ganancia en el contenido de nutrientes durante un mes, por el rápido desarrollo foliar que presenta esta especie. Después hay una fase de estabilización donde se alcanzan los valores más altos de contenidos de nitrógeno y fósforo en las hojas; en esta época está funcionando la maquinaria fotosintética de la planta a pleno rendimiento.

A continuación, en el mes de noviembre se produce una rápida retirada parcial del contenido de nitrógeno y fósforo de las hojas, es decir se produce la retranslocación de nutrientes, antes de que se desprendan las hojas en el periodo de abscisión foliar, para así ahorrar nutrientes la planta.

Las hojas marcescentes que quedan en el árbol al final del ciclo presentan una cantidad de nutrientes pequeña, que incluso va disminuyendo con el tiempo antes de su desprendimiento.

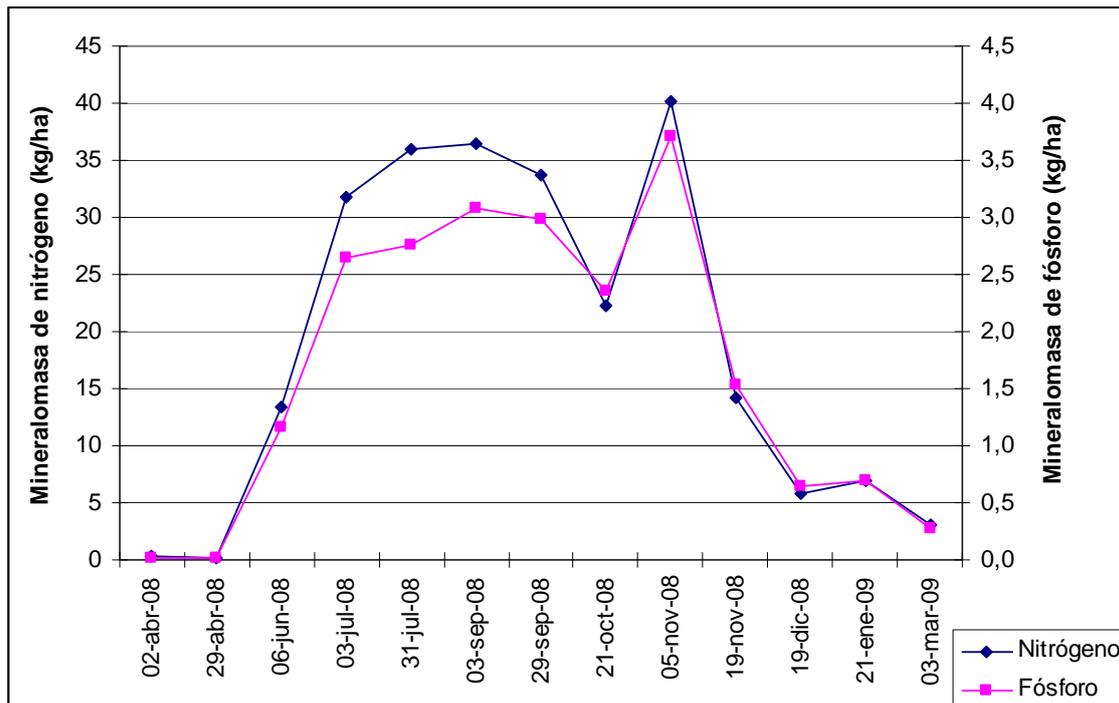
En la figura se compara la variación temporal del contenido de nitrógeno por hoja en las dos parcelas.



Como podemos observar el contenido máximo de nitrógeno por hoja individual es mayor en la parcela estudiada en la década de los 80. Sin embargo, disminuye antes dicho contenido en el tiempo que la parcela de estudio actual.

Mineralomasa de nitrógeno y fósforo en el dosel arbóreo

Multiplicando la biomasa foliar del dosel arbóreo por la concentración de nitrógeno y fósforo en las hojas de las copas de los árboles se obtiene la mineralomasa total de dichos nutrientes, cuya variación temporal en la parcela de estudio se muestra en la figura.

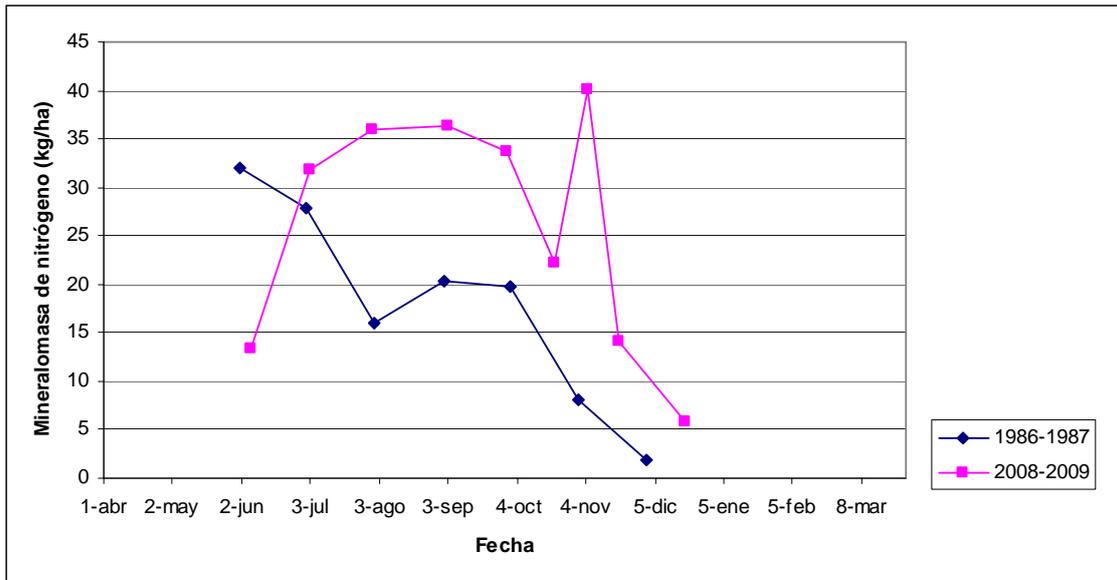


Podemos dividir la variación estacional de la mineralomasa de estos nutrientes en tres fases. La primera es la fase de ganancia en masa de nitrógeno y fósforo. Como ocurría con los incrementos de peso y de contenidos por hoja, estos aumentos son extraordinariamente rápidos. Estos rápidos aumentos, que probablemente obedecen a la necesidad de desplegar rápidamente todo el potencial fotosintético para aprovechar adecuadamente la corta estación favorable, dan una idea de la necesidad de conseguir una eficaz retranslocación primaveral desde las partes perennes, en este caso de las ramillas. Los requerimientos de nutrientes en esta época son muy fuertes y es muy difícil que la absorción radicular pueda atender por sí sola esta demanda.

La segunda fase es de estabilización, y la mineralomasa de nutrientes se mantiene más o menos estable en valores elevados.

En noviembre se produce una reducción drástica y muy rápida en la mineralomasa de ambos nutrientes, tercera fase, debido a la pérdida de hojas hacia el suelo a través de la abscisión foliar y por la retirada de nutrientes de las hojas del árbol hacia partes más perennes de la planta (retranslocación).

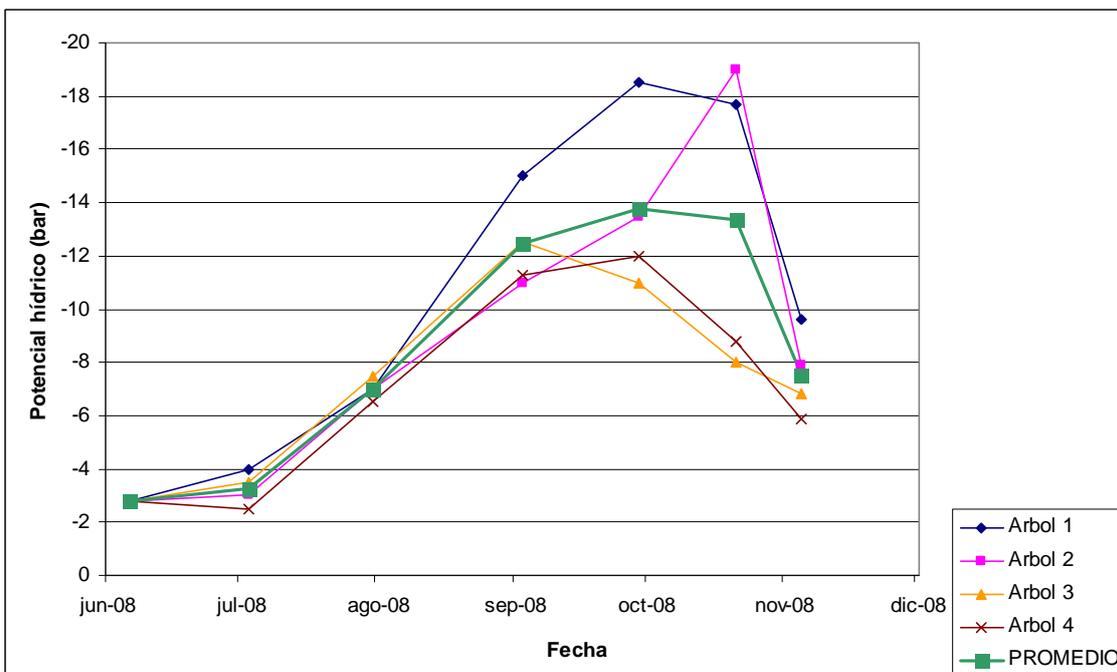
En la figura se observa la variación temporal de la mineralomasa de nitrógeno en las dos parcelas. Al igual que la biomasa foliar del dosel arbóreo, la mineralomasa de nitrógeno es mayor en la parcela de estudio actual.



La parcela estudiada en los años 80 alcanza antes la máxima mineralomasa de nitrógeno y también reduce antes dicha mineralomasa, debido a que reduce antes la concentración de nitrógeno en hojas activas, con lo que consigue ahorrar nutrientes.

Potencial hídrico del suelo

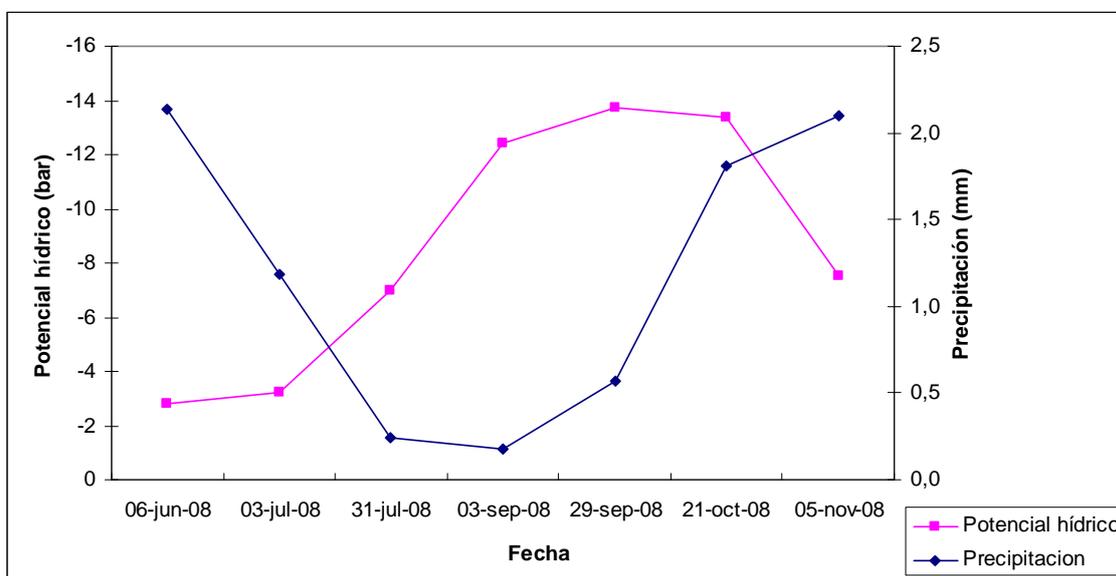
Los resultados de la medida del potencial hídrico del suelo de la parcela de estudio se muestran en la figura. Se incluyen los valores obtenidos a partir de las ramillas activas en varios árboles seleccionados y el promedio de todos ellos.



Se observa en la gráfica que el valor absoluto del potencial hídrico del suelo aumenta a partir de julio, como consecuencia de la disminución de la reserva de agua en el suelo, alcanzando su valor máximo a finales de septiembre, y a continuación disminuye.

No hemos encontrado valores de potencial hídrico en valor absoluto superiores a 30 bar, lo que indica que no existe déficit hídrico en el ciclo de estudio. Esto corrobora la observación obtenida en el estudio del proceso de abscisión foliar de que no se han producido desprendimientos de hojarasca estivales en la parcela.

Para poner de manifiesto la relación existente entre la disponibilidad de agua en el suelo y el potencial hídrico del suelo, se ha representado la variación temporal del potencial hídrico y de las precipitaciones en la parcela de estudio.



Como se observa en la figura, existe una clara relación inversa entre la precipitación y el valor absoluto del potencial hídrico del suelo. De tal manera que cuando disminuyen las precipitaciones recibidas en la parcela, aumenta el valor absoluto del potencial hídrico del suelo, y viceversa. Además, se observa que existe una cierta demora en la respuesta del potencial hídrico por lo que el valor máximo del valor absoluto del potencial hídrico del suelo se alcanza casi un mes más tarde que el valor mínimo de la precipitación recibida, lo que pone de manifiesto que el potencial hídrico del suelo es una clara medida de la disponibilidad de agua en el suelo, ya que esta última también presenta esa demora respecto a la precipitación.

Proceso de retranslocación de nitrógeno y fósforo

El proceso de retranslocación, como ya hemos indicado, consiste en la retirada de nutrientes desde las hojas cuando estas se hacen senescentes para evitar su pérdida con las hojas cuando se desprendan. Permite este proceso, por tanto, un cierto ahorro de nutrientes puesto que se pueden reutilizar en el siguiente ciclo vegetativo cuando nazcan las nuevas hojas. Sería lógico pensar que las especies que se encuentran en los lugares más pobres en nutrientes utilizarían este proceso con más intensidad para poder recuperar gran parte de los nutrientes utilizados en la biomasa foliar, volver a utilizarlos en el siguiente ciclo y así independizarse, en cierta forma, del abastecimiento edáfico durante las fases de mayor demanda de nutrientes, como es el brote y crecimiento de la hojas.

Sin embargo, DEL ARCO et al. (1991) demostraron, estudiando la tasa de retranslocación de nitrógeno en una veintena de especies, que la intensidad con la que se realiza este proceso de retranslocación no depende del abastecimiento edáfico sino del tiempo que cada especie emplea en desprenderse de sus hojas durante la abscisión duración del periodo de abscisión foliar. La razón la encontramos en el proceso de programación que cada especie necesita para planificar el momento en el que se realiza la retirada de nutrientes desde las hojas senescentes. En especies de hoja caduca es más fácil planificar la retirada pues presentan un corto periodo de abscisión. Es decir, es muy concentrada en el tiempo y en pocos días se desprenden las hojas. Estas especies presentan, por lo general, altas tasas de retranslocación.

Las especies de hoja perenne, por contra, tienen más dificultad de planificación puesto que presentan periodos de abscisión de varios meses. En este caso se desconoce el momento concreto en el que cada hoja se va a desprender. Una retirada de nutrientes prematura, antes de que la hoja se desprenda la deja sin posibilidades de realizar fotosíntesis. Una retirada tardía supone que la hoja se lleve toda la dotación íntegra de nutrientes. El compromiso en las especies con amplios periodos de abscisión foliar es retirar de todas y cada una de sus hojas cantidades moderadas de nutrientes para que no se cumpla ni un extremo ni el otro. Evidentemente cantidades moderadas retiradas supone bajas tasas de retranslocación.

Las tasas de retranslocación de ambos nutrientes son altas en comparación con las encontradas en especies perennifolias. *Quercus pyrenaica* es un especie de hojas caduca y presenta por ello un periodo de abscisión corto, siempre en comparación con especies de hoja perenne.

Sin embargo, podemos observar en las tasas de retranslocación de nitrógeno una reducción de hasta el 20 % en la parcela actual con respecto a las del pasado.

La causa de esta disminución puede ser el alargamiento en la duración del proceso de abscisión que hemos encontrado en la parcela actual. El incremento de este parámetro, la duración del periodo que dura la abscisión, ya hemos mencionado que según DEL ARCO et al. (1991), es negativo para el proceso de retranslocación pues reduce su intensidad. Esta podría ser una explicación muy plausible al descenso encontrado en la tasa de retranslocación para el nitrógeno, elemento este en el que basaron su estudio dichos autores. Esta sería también la consecuencia negativa para esta especie de los cambios originados en su entorno por el cambio climático. La ampliación del periodo de abscisión por los incrementos de temperaturas y de evapotranspiración llevarían a esta especie a reciclar, reutilizar y recuperar menor cantidad de este nutriente, el nitrógeno, por el proceso de retranslocación y a incrementar las pérdidas del nutriente por lavado en el suelo. Evidentemente esto tiene consecuencias muy negativas para las formaciones de bosques en las que participa esta especie.

Tiempo de residencia del nitrógeno y fósforo

Para comprobar la cuantía de estas pérdidas de nutrientes como consecuencia de la reducción en la tasa de retranslocación, en especial del nitrógeno, podemos emplear una variable que estima el tiempo durante el cual una unidad de nutriente permanece unida, en uso, en funcionamiento, a la biomasa foliar. Esta variable es el tiempo de residencia de nutrientes en la biomasa formada por las hojas.

Se puede observar que los tiempos de residencia de dichos nutrientes en la parcela de estudio de este trabajo son aproximadamente la mitad que los tiempos de residencia en la parcela de comparación estudiada por DEL ARCO et al. (1991) hace casi veinticinco años. Esto se debe, fundamentalmente, a las disminuciones en las tasas de retranslocación que se han producido, y a la mayor pérdida de nutrientes con la hojarasca.

Las especies utilizan dos mecanismos para alargar el tiempo de residencia de los nutrientes: o bien incrementan su longevidad foliar (de esta forma acumulan distintas cohortes sobre las copas y resulta una forma más eficaz de incrementar el tiempo de residencia); o bien incrementan las tasas de retranslocación.

Esta especie, *Quercus pyrenaica*, es una especie de hoja caduca por lo que no puede acumular varias cohortes de hojas en las copas, es decir, no puede alargar su longevidad foliar, o en tal caso el alargamiento sería mínimo, en comparación con las especies de hoja perenne que pueden acumular hasta seis u ocho cohortes como el caso del tejo (*Taxus baccata*). Eliminada esta vía sólo les queda, a especies de hoja caduca como ésta incrementar las tasas de retranslocación. Pero como hemos visto en este estudio, durante estas últimas décadas, y a consecuencia del cambio climático que parece haber provocado una ampliación del periodo de abscisión, las tasas de retranslocación, incluso, se han reducido acortando el tiempo de residencia de los nutrientes en la biomasa foliar para ser utilizados durante más tiempo.

INTERÉS DE LOS RESULTADOS PARA EL ENTORNO SOCIOECONÓMICO

Los bosques del roble *Quercus pyrenaica*, llamados melojares, recorren nuestra comunidad de norte a sur y de este a oeste. Desde los montanos del norte, en las provincias de León, Palencia y Burgos. Los de Gredos y Gata, en las provincias de Ávila y Salamanca. Los más orientales en la sierra de Urbión en la provincia de Soria. Hasta las formaciones adhesadas del oeste de las provincia de Salamanca y Zamora, forman parte de nuestro paisaje, nuestro ocio y nuestra economía. Cada vez forman parte con mayor intensidad de nuestro patrimonio natural y se utilizan más como reclamo turístico ofertado dentro del turismo por la naturaleza.

Si como consecuencia del cambio climático se están produciendo, como hemos comprobado en este proyecto, pérdidas de nutrientes dentro del ciclo local que se produce en estas masas forestales, debemos tomar las medidas oportunas, y así se lo debemos transmitir a los gestores de estos espacios, para evitar las exportaciones de material vegetal que suponga una mayor salida de nutrientes con elementos como: leñas, hojarasca y biomasa vegetal. Estos elementos en algún momento se ha pensado utilizarlos como fuente de energía para minicentrales de biomasa. Hemos de indicar que a la vista de estos resultados este tipo de prácticas serían muy negativas para la futura producción de masa forestal y por lo tanto para la futura proliferación de estas masas que debemos mantener y conservar como parte de nuestro patrimonio natural y como

recurso, no sólo desde el punto de vista de abastecimiento para los organismos salvajes sino también desde el punto de vista de recurso turístico.

Grado de innovación que se ha conseguido con la investigación

Con este proyecto se ha podido constatar que el cambio climático esta afectando a procesos fisiológicos de los organismos naturales y por tanto al funcionamiento interno de los ecosistemas. En este caso hemos podido comprobar que los procesos fisiológicos dentro de los organismos están muy encadenados y por lo tanto también a nivel de poblaciones de especies y de ecosistemas.

Sabíamos ya que la forma de llevarse a cabo el proceso de abscisión foliar condiciona o regula el de retranslocación de nutrientes desde las hojas senescentes, es decir, la intensidad con la que se reutilizan y recuperan los nutrientes desde órganos ya caducos.

En este proyecto hemos comprobado que veinticinco años son suficientes para originar adaptaciones en las plantas leñosas que les permiten amoldarse a las nuevas condiciones reinantes en su entorno. En este sentido hemos visto que la influencia más importante del cambio climático sobre el funcionamiento de esta especie leñosas (*Quercus pyrenaica*) afecta al estrés hídrico que producen el incremento de las temperaturas. Prima este efecto sobre el alargamiento del periodo vegetativo de las hojas al suavizarse los rigores invernales también por el incremento en las temperaturas.

Tiene el estrés hídrico más importancia pues la especie modifica su comportamiento en los hábitos foliares para responder con mayor intensidad a las consecuencias provocadas por la falta de agua antes que a otras consecuencias del cambio climático. Así adelanta el momento de desprendimiento de las hojas y alarga el tiempo de duración de este proceso. Como ya hemos indicado esta alteración afecta de forma negativa al reciclado de nutrientes, al proceso de retranslocación y recuperación de nutrientes. Por lo tanto, antes el compromiso que se crea en el interior de la planta de dar respuesta a un estrés hídrico causado por el cambio climático o a un estrés nutricional originado por la pérdida de más nutrientes, se decide dar respuesta al estrés hídrico antes que al nutricional.

CONCLUSIONES

Contrariamente a lo planteado, el cambio climático y la subida en las temperaturas que le acompañan no producen en *Quercus pyrenaica* un alargamiento de la vida foliar de esta especie y un retraso en el momento de abscisión. Más bien se produce un adelanto del momento de abscisión para asumir el hábito marcescente con mayor intensidad y enfrentarse así al empobrecimiento de nutrientes que se está produciendo en este tipo de formaciones.

La elevación de las temperaturas y la intensidad de la evapotranspiración están provocando en esta especie ligeros alargamientos del periodo de duración del proceso de abscisión foliar con desprendimientos de hojarasca fuera del momento de máxima abscisión.

Este incremento de la duración en el periodo de abscisión foliar afecta negativamente al proceso de retranslocación del nitrógeno disminuyendo la intensidad con la que se recupera desde las hojas senescentes este elemento y conduciendo hacia mayores pérdidas de este nutrientes por lavado edáfico.

Las pérdidas de nutrientes, como consecuencia de la reducción en la tasa con la que son recuperados por retranslocación, puede demostrarse por la reducción del tiempo que permanecen los nutrientes en la biomasa foliar por la reducción significativa del tiempo de residencia de los mismos.

La última consecuencia del cambio climático que ha operado sobre las masas de *Quercus pyrenaica* es esta pérdida mayor de nutrientes en el ciclo local llevado a cabo entre el suelo, la planta y sus hojas.