

Investigación

Morales, D., González-Rodríguez, A.M. y Jiménez, M.S. 2003. Ecofisiología de la laurisilva canaria. *Ecosistemas* 2003/1 (URL:www.aect.org/ecosistemas/031/investigacion6.htm)

Ecofisiología de la laurisilva canaria.

Domingo Morales, Agueda M^a González Rodríguez y M^a Soledad Jiménez

Dpto. Biología Vegetal (Fisiología Vegetal). Facultad de Farmacia. Universidad de La Laguna. E-38207 La Laguna. Tenerife.

*La situación geográfica de las Islas Canarias influenciadas por los vientos alisios, ha propiciado que en determinadas zonas de las islas occidentales, al amparo de un clima suave, húmedo y relativamente uniforme, se desarrolle una vegetación exuberante, reliquia del Terciario, conocida como bosque de laureles, laurisilva o monteverde. En el presente trabajo, se presentan algunos resultados de las investigaciones que se están llevando a cabo por nuestro grupo de investigación en colaboración con científicos de otras universidades europeas. Se estableció un sitio experimental en la vertiente Norte de Tenerife, en la localidad de Agua-García, donde se han realizado estudios de su estructura, microclima, respuestas a las condiciones ambientales mediante medidas de intercambio gaseoso, fluorescencia de la clorofila, pigmentos y antioxidantes, en tres de las principales especies de árboles (*Laurus azorica*, *Persea indica* y *Myrica faya*). También se ha realizado una aproximación al balance de agua, calculando la transpiración a nivel de bosque a partir de medidas de flujo de savia, y cuantificando la precipitación directa, la penetrante y el escurrido cortical.*

Introducción

La situación geográfica de las Islas Canarias (27° 37' a 29° 25' de latitud norte y 13°20' a 18°10' de longitud oeste) próximas a la costa de África, la influencia de los vientos alisios y de la corriente del golfo, junto con la gran altitud de alguna de ellas, hace que tengan una gran diversidad climática, que ha favorecido la existencia de una naturaleza excepcionalmente rica con ecosistemas únicos.

Los vientos alisios cargados de humedad propician que se forme una zona de nubes a altitudes medias en las zonas de las islas que están expuestas a ellos (**Figura 1, Foto 1**). En estas zonas, al amparo de un clima suave, húmedo y relativamente uniforme, se ha desarrollado una vegetación exuberante, reliquia del Terciario, compuesta por una veintena de especies de árboles con hojas perennes y aspecto laurófilo, que ha recibido el nombre de laurisilva aunque en los últimos años hay una tendencia a llamarla monteverde. Estos bosques varían en estructura, y composición de especies según las condiciones ambientales y topografía del terreno.

En el pasado, estos bosques fueron sobre-explotados para obtener madera, leña, etc. y reemplazados por cultivos, por lo que en la actualidad sólo quedan pequeñas áreas bien conservadas. La máxima expresión

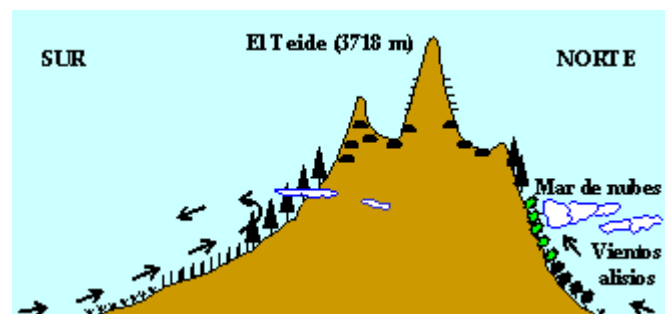


Figura 1. Perfil de la isla de Tenerife con la zona de nubes, provocada por los vientos alisios, donde se desarrolla la laurisilva.

de este bosque se encuentra en la Gomera, en el Parque Nacional de Garajonay (**Foto 2**), aunque también existe en el resto de las islas occidentales.

La riqueza de su flora, ha atraído a numerosos científicos tanto locales como foráneos que la han estudiado principalmente desde un punto de vista florístico. Hasta hace unos años, los estudios ecofisiológicos eran muy escasos. El equipo de Ecofisiología Vegetal de la Universidad de La Laguna (Tenerife), en colaboración con equipos de investigación de otras universidades europeas, viene realizando trabajos para conocer el comportamiento de los árboles de este bosque en relación con el ambiente en que se desarrollan y el papel que juegan en el balance hídrico del bosque.

Sitio de experimentación y características del dosel vegetal

Comenzamos nuestros experimentos estableciendo una parcela experimental en el monte de Agua en Agua García (Tenerife), a 820-830 m de altitud, con una ligera pendiente (12°) y orientada al NNE, donde se construyó una torre de madera de 20 m de altura, para dar acceso a las distintas capas del dosel vegetal (**Foto 3**). En ella se instaló una estación meteorológica con registro continuo de los principales parámetros. El clima es Mediterráneo húmedo con una temperatura media anual de 13,6 °C (media de las mínimas 10,5 °C y de las máximas 16,6 °C), humedad relativa media anual de 82,1 % y precipitación media anual de 756 mm. Los veranos son secos, sin embargo la sequía es mitigada por la alta frecuencia de nubes y elevada humedad.

El número de árboles por hectárea fue de 1693, representando cada especie el porcentaje mostrado en la **Figura 2**. Para posteriores estudios decidimos elegir a las tres especies más abundantes dentro de las que mostraban hojas planifolias, es decir, *Laurus azorica*, *Persea indica* y *Myrica faya* (**Foto 4**). El espesor medio del dosel ocupaba 5 m, entre los 10 y 15 m de altura, y el índice de área foliar (LAI), dio un valor de 7,8 (Morales *et al.*, 1996 b, c).



Foto 1. Vista de la zona alta de Tenerife con el Teide al fondo y el mar de nubes, bajo el cual se desarrolla la laurisilva.



Foto 2. Vista del bosque de laurisilva en el Parque Nacional de Garajonay



Foto 3. Torre de madera construida en el sitio experimental de Agua García, que da acceso a las diferentes capas del dosel vegetal.



Foto 5. Vista del dosel vegetal de la laurisilva del sitio experimental de Agua García.

El alto valor de LAI nos indica que este bosque tiene un dosel muy denso (**Foto 5**), por lo tanto al estudiar el microclima (Aschan *et al.*, 1994; 1997) se mostró que sólo el 4,2 % de la radiación global incidente y el 2,0 % de la radiación fotosintéticamente activa llegaron al suelo del bosque. Bajo estas condiciones el perfil vertical del dosel mostró diferencias morfológicas y fisiológicas muy pronunciadas. Las hojas desarrolladas en la parte superior del dosel (hojas de sol) fueron más gruesas y con el área más pequeña que aquellas desarrolladas en la parte baja (hojas de sombra), con diferencias también en el contenido en pigmentos, mostrando así una gran plasticidad que les permite vivir en microclimas distintos (Morales *et al.*, 1996a).

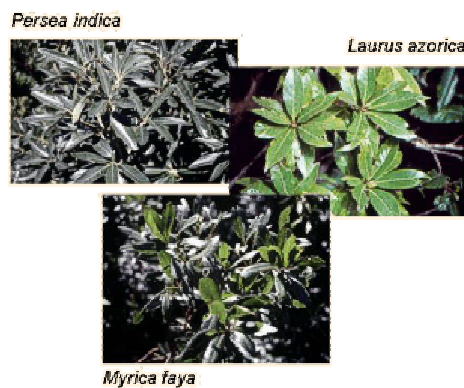


Foto 4. Aspecto de las hojas de las tres especies estudiadas: *Persea indica*, *Laurus azorica* y *Myrica faya*.

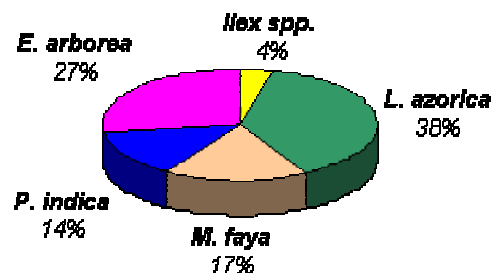


Figura 2. Porcentaje de individuos de cada una de las especies arbóreas que forman la laurisilva del sitio experimental de Agua García (Datos de Morales *et al.* 1996b).

Comportamiento de los árboles en relación con las condiciones ambientales.

Ya que una de las causas del confinamiento de estos bosques a determinadas zonas de las islas, puede ser su requerimiento de humedad, hicimos experimentos para ver como le afectaba a las funciones fotosintéticas la desecación de las hojas. Para ello usamos la técnica de la fluorescencia de la clorofila en hojas separadas de los árboles (Jiménez *et al.*, 1999a). Las hojas de sol de las tres especies estudiadas mostraron una baja adaptación a esta clase de estrés hídrico, ya que comenzaron a dañarse cuando alcanzaron valores de contenido hídrico relativo (CHR) de 90 % (*L. azorica* y *P. indica*) y de 52 % (*M. faya*). Las hojas de sombra presentaron una mejor adaptación (CHR de 40%) (**Tabla 1**). En experimentos similares, las hojas de otras especies, como por ejemplo *Quercus petraea*, no se vieron afectadas hasta alcanzar un 20 % de su CHR (Epron y Dreyer, 1992).

Tabla 1. Valores de contenido hídrico relativo (CHR) a los que se vio afectada la función fotosintética, valores de fotosíntesis neta máxima (A_{max}), temperatura óptima (T_{opt}) para la fotosíntesis y eficiencia en el uso del agua (EUA) en las tres especies estudiadas. Datos de Jiménez *et al* (1999) y González-Rodríguez *et al* (2001a, 2002a, 2002b).

Especie	CHR		A_{max}		T_{opt} [°C]	EUA [mmol mol ⁻¹]
	Hoja de Sol	Hoja de Sombra	Hoja de Sol	Hoja de Sombra		
	[%]	[%]	[$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]	[$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]		
<i>L. azorica</i>	90	40	10.5	5	21-26	1.5
<i>P. indica</i>	90	40	11.0	5	19-25	1.5
<i>M. faya</i>	52	40	9.5	5	21-26	1.1

Gracias a la torre erigida en la parcela experimental se pudieron hacer medidas de intercambio gaseoso y fluorescencia de la clorofila, en los dos tipos de hojas de árboles adultos de las tres especies mencionadas durante un año completo (González-Rodríguez *et al.*, 2001a; 2002a, b), mostrando una gran plasticidad en las características de intercambio gaseoso, así las hojas de sombra presentaron una disminución de su fotosíntesis máxima de un 50% en relación con las de sol. En general el comportamiento en las tres especies fue similar con tasas de fotosíntesis bajas, alrededor de $11 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. El rango óptimo de temperatura para la fotosíntesis fue de 19 a 26 °C (**Tabla 1**). No se encontró una clara estacionalidad en las características de intercambio gaseoso, alcanzando los valores más altos de fotosíntesis, bajo condiciones de humedad elevada (González-Rodríguez, 1998). Los valores de transpiración fueron altos, y por tanto la eficiencia en el uso del agua (EUA= fotosíntesis/transpiración) fue muy baja (media máxima de $1.5 \text{ mmol mol}^{-1}$), lo que les hace dependientes del hábitat húmedo donde viven, con una estrategia de uso de agua no conservadora también llamada hidrolabil (Larcher, 1995). Esta conclusión ha sido corroborada por trabajos realizados con árboles más pequeños fuera del sitio experimental (Zohlen *et al.*, 1995) y en estudios realizados con plantas de *L. azorica* crecidas en macetas y sometidas a sequía (González-Rodríguez *et al.*, 1999).

Aunque normalmente las hojas de los árboles de la laurisilva son capaces de hacer fotosíntesis bajo condiciones de niebla o en días nublados, las hojas de la parte superior de las copas que hemos llamado hojas de sol tienen que resistir condiciones de luz muy intensa durante los días soleados. Bajo estas condiciones, se encontró una disminución en los valores de la fluorescencia variable en relación con la fluorescencia máxima (F_v/F_m) al mediodía, valores que a la mañana siguiente siempre se recuperaron, indicando que no se produjo daño permanente en el aparato fotosintético (Morales *et al.*, 1997). En las tres especies estudiadas esta bajada de F_v/F_m fue dependiente de los cambios observados en el grado de desepoxidación de los pigmentos del ciclo de las xantofilas, produciéndose una regulación a la baja de la fotosíntesis, pero en *L. azorica*, y *P. indica* además, se vio una variación de los contenidos en α -tocoferol, lo que puede indicar que en ellas, se dieron procesos de reparación de algún daño provocado por especies reactivas del oxígeno (**Tabla 2**) (González-Rodríguez *et al.*, 2001b). Concluyendo, que aunque las tres especies tienen sus hojas bien adaptadas a resistir el estrés luminoso ya que no produjeron daños permanentes, *M. faya* fue la más resistente lo que coincide con la mayor resistencia a

la sequía de sus hojas mostrada anteriormente y con los rasgos ecológicos de esta especie que es capaz de vivir en áreas más abiertas que la otras dos.

Tabla 2. Variaciones de la relación fluorescencia variable/fluorescencia máxima (Fv/Fm), del grado de desepoxidación de los pigmentos del ciclo de las xantofilas, y de las concentraciones de α -tocoferol (nmol μmol^{-1} clorofila) por la mañana y al mediodía, en hojas de las tres especies estudiadas. Datos de González-Rodríguez *et al.* (2001b).

Especies	Fv/Fm		Grado de desepoxidación		α -tocoferol	
	Mañana	Mediodía	Mañana	Mediodía	Mañana	Mediodía
<i>L. azorica</i>	0.77	0.65	0.25	0.87	130	98
<i>P. indica</i>	0.75	0.63	0.20	0.85	70	45
<i>M. faya</i>	0.76	0.67	0.20	0.90	148	150

Balance de agua en el dosel vegetal.

Siempre se ha dicho que la laurisilva juega un importante papel en la recarga del acuífero de las islas, pero no había ningún trabajo que cuantificara la cantidad de lluvia que llega al suelo en relación con las pérdidas por transpiración. Por ello, en el mismo sitio experimental, se midió la precipitación directa, al mismo tiempo que se cuantificó la transpiración a nivel de todo el dosel y también las pérdidas por interceptación.

Se hicieron registros continuos de flujo de savia (**Foto 6**) a nivel de árbol completo y se extrapoló a nivel de área de bosque. La transpiración persistió durante todo el año aunque fue muy variable debido a las condiciones ambientales. En la **Figura 3**, se presentan los valores mensuales de transpiración a lo largo de un año de medida en *L. azorica* y *M. faya*.

La transpiración anual total calculada en base a las medidas realizadas en *L. azorica* de junio 1993 a junio 1994, fue de 636 mm año⁻¹ representando un 65 % de la evaporación potencial y un 80 % de la precipitación anual (Jiménez *et al.*, 1996). La transpiración total en base a las medidas realizadas con *M. faya* durante el año 1995, fue de 294 mm año⁻¹, representando el 30 % de la evaporación potencial y el 47 % de la precipitación anual (Jiménez *et al.*, 1999b).

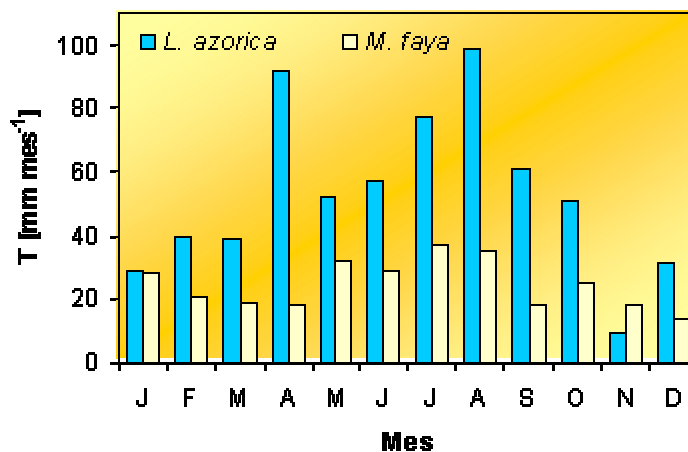


Figura 3. Valores mensuales de transpiración calculada a partir de los valores de registro continuo de flujo de savia en *Laurus azorica* durante junio 1993 a mayo 1994 y *Myrica faya* durante enero a diciembre 1995. Datos tomados de Jiménez *et al.*, 1996, 1999b



Foto 6. Aspecto que presenta un árbol preparado para medir el flujo de savia. El punto de medida se debe de cubrir para su protección y para mantener mínimas oscilaciones de temperatura en sus proximidades. También se pueden observar colectores de agua para la medida de la precipitación penetrante.



Foto 7. Medida del escurrido cortical. El agua que escurre por la corteza es recogida en la bolsa de plástico que posteriormente se cuantifica.

Durante el año 1995, las pérdidas por interceptación fueron 262 mm representando un 42 % de la precipitación. Se determinaron como la diferencia entre la precipitación directa (625 mm) medida en la parte superior de la torre y la precipitación penetrante (325 mm), medida mediante colectores situados en el suelo del bosque más el escurrido cortical (que alcanzó el valor de 38 mm) (Aboal, 1998; Aboal *et al.*, 1999a, b) (**Fotos 6 y 7**). Se aplicó un modelo a datos de 30 años de lluvia para poder calcular las pérdidas por interceptación en el área de estudio, dando un valor medio para las pérdidas por interceptación del 30 % de la precipitación (Aboal *et al.*, 1999a). De esta manera se pudo calcular la entrada y salida de agua en el bosque durante dos años (**Tabla 3**),

Tabla 3. Balance de agua en la laurisilva de Agua García. Las entradas (precipitación directa) menos las salidas (transpiración más pérdidas por interceptación), dan un balance negativo con las medidas realizadas durante junio 1993 a junio 1994, y positivo con las realizadas durante 1995.

Año	Precipitación (mm)	Transpiración (mm)	Pérdidas por interceptación (mm)	Balance (mm)
1993-94	797	636 *	239 (30%)+	-78 (10%)
1995	625	294 **	262 (42%)++	+ 69 (11%)

* Transpiración del bosque calculada en base a medidas hechas en *L. azorica* (Jiménez *et al.*, 1996)

** Transpiración del bosque calculada en base a medidas hechas en *M. faya* (Jiménez *et al.*, 1999b)

+ Pérdidas por interceptación calculadas aplicando el modelos de Gash (Aboal *et al.*, 1999a)

++Pérdidas por interceptación calculadas a partir de medidas de precipitación penetrante y escurrido cortical realizadas en la parcela experimental (Aboal *et al.*, 1999a, b)

oscilando el balance entre positivo y negativo ($\pm 10\%$) dependiendo de la especie que se ha usado para calcular la transpiración y de las condiciones meteorológicas del año.

Estos resultados no deben de generalizarse para otros bosques de laurisilva situados en otros sitios de las islas. La precipitación de niebla en el lugar de experimentación no contribuye con cantidades significativas al total de precipitación penetrante (Aboal *et al.*, 2000), pero en otros bosques tales como los situados a lo largo de las crestas montañosas y en sitios expuestos a los vientos, donde esta precipitación de niebla es máxima (Kämmer, 1974), el balance puede ser mucho más positivo. Por lo que se deben de hacer más estudios en otros bosques de laurisilva con diferente situación, exposición, topografía y composición de especies.

Agradecimientos.

Los trabajos resumidos en este artículo han podido realizarse gracias a distintos proyectos subvencionados por el Gobierno Central (PB94-0580, Acciones integradas con Alemania 59 B, 174 B y con Austria HU1997-0012) y Autonómico Canario (91/209; 93/147). Los autores agradecen especialmente la continua y eficaz colaboración prestada por el personal de la Unidad Insular de Medio Ambiente del Cabildo de Tenerife.

Referencias

Aboal, J.R. 1998. *Los flujos netos hidrológicos y químicos asociados de un bosque de laurisilva en Tenerife*. Tesis Doctoral, Universidad de La Laguna. España.

Aboal, J.R., Jiménez, M.S. y Morales, D. 2000. Evaluación de la Precipitación de Niebla a través de la precipitación penetrante. *Vieraea* 28: 15-29.

Aboal, J.R., Jiménez, M.S., Morales, D. y Hernández, J.M. 1999a. Rainfall interception in laurel forest in the Canary Islands. *Agricultural and Forest Meteorology* 97: 73-86.

Aboal, J.R., Morales, D., Hernández, M. y Jiménez, M.S. 1999b. The measurement and modelling of the variation of stemflow in a laurel forest in Tenerife, Canary Islands. *Journal of Hydrology* 221: 161-175.

Aschan, G., Jiménez, M.S., Morales, D. y Lösch, R. 1994. Aspectos microclimáticos de un bosque de laurisilva en Tenerife. *Vieraea* 23: 125-141.

Aschan, G., Lösch, R., Jiménez, M.S. y Morales, D. 1997. Energiebilanz von Waldbeständen in nicht-idealem Gelände-Abschätzungen auf der Grundlage von standörtlicher Klimaerfassung und flankierenden Gaswechselfmessungen am Beispiel eines Lorbeerwaldbestandes auf Teneriffa. *EcoSystem Suppl.-Bd* 20: 145-160.

Epron, D. y Dreyer, E. 1992. Effects of severe dehydration on leaf photosynthesis in *Quercus petraea* (Matt.) Liebl.: photosystem II efficiency, photochemical and nonphotochemical fluorescence quenching and electrolyte leakage. *Tree Physiology* 10: 273-284.

González-Rodríguez, A.M. 1998. Caracterización fotosintética de árboles de la laurisilva canaria (*Laurus azorica*, *Persea indica* y *Myrica faya*). Tesis Doctoral, Universidad de La Laguna. España.

González-Rodríguez, A.M., Jiménez, M.S. y Morales, D. 2001a. Gas exchange characteristics of a Canarian laurel forest tree species (*Laurus azorica*) in relation to environmental conditions and leaf canopy position. *Tree Physiology* 21: 1039-1045.

González-Rodríguez, A.M., Morales, D. y Jiménez, M.S. 2002a. Leaf gas exchange characteristics of a Canarian laurel forest tree species (*Persea indica*) in natural conditions. *Journal of Plant Physiology* 159: 695-704.

González-Rodríguez, A.M., Morales, D. y Jiménez, M.S. 2002b. Leaf gas exchange characteristics in relation to leaf canopy position of *Myrica faya* in its native environment (Tenerife, Canary Islands). *Plant Biology* 4: 1-8.

González-Rodríguez, A.M., Jiménez, M.S., Morales, D., Aschan, G. y Lösch, R. 1999. Physiological responses of *Laurus azorica* and *Viburnum rigidum* to drought stress: osmotic adjustment and tissue elasticity. *Phyton (Horn, Austria)* 39: 251-263.

González-Rodríguez, A.M., Tausz, M., Wonisch, A., Jiménez, M.S., Grill, D. y Morales, D. 2001b. The significance of xanthophylls and tocopherols in photo-oxidative stress and photoprotection of three Canarian laurel forest tree species on a high radiation day. *Journal of Plant Physiology* 158: 1547-1554.

Jiménez, M.S., González-Rodríguez, A.M. y Morales, D. 1999a. Effect of Desiccation on the Photosynthetic Apparatus of Sun and Shade Leaves of Laurel Forest Trees. *Zeitschrift für Naturforschung* 54c: 704-710.

Jiménez, M.S., Cermák, J., Kucera, J. y Morales, D. 1996. Laurel forest in Tenerife, Canary Islands: The annual course of sap flow in *Laurus* trees and stand. *Journal of Hydrology* 183: 307-321.

Jiménez, M.S., Morales, D., Kucera, J. y Cermák, J. 1999b. The annual course of transpiration in a laurel forest of Tenerife. Estimation with *Myrica faya*. *Phyton (Horn, Austria)* 39: 85-90.

Kämmer, F. 1974. Klima und vegetation auf Tenerife besonders in Hinblick auf Nebelniederschlag.- *Scripta Geobotanica* Vol. 7.

Larcher, W. 1995. *Physiological Plant Ecology*. Third Edn. Springer, 506 p.

Morales, D., González-Rodríguez, A.M., Cermák, J. y Jiménez, M.S. 1996a. Laurel forest in Tenerife, Canary Islands: The vertical profiles of leaf characteristics. *Phyton (Austria)* 36: 251-263.

Morales, D., Jiménez, M.S., González-Rodríguez, A.M. y Cermák, J. 1996b. Laurel forest in Tenerife, Canary Islands: I. The site, stand structure and stand leaf area distribution. *Trees* 11: 34-40.

Morales, D., Jiménez, M.S., González-Rodríguez, A.M. y Cermák, J. 1996c. Laurel forest in Tenerife, Canary Islands: II. Leaf distribution patterns in individual trees. *Trees* 11: 41-46.

Morales, D., González-Rodríguez, A.M., Tausz, M., Grill, D. y Jiménez, M.S. 1997. Oxygen stress and antioxidative defense systems in canarian laurel forest trees. *Phyton (Austria)* 37: 181-186.

Zohlen, A., González-Rodríguez, A.M., Jiménez, M.S., Lösch, R. y Morales, D. 1995. Transpiración y regulación estomática en árboles de la laurisilva canaria medidos en primavera. *Vieraea* 24: 91-104.