

TESIS DOCTORAL



Departamento de Ingeniería de Procesos.

Título: Captación de CO₂ por especies de laurisilva en Gran Canaria

Luis Fernando Arencibia Aguilar

Las Palmas de Gran Canaria, a 13 de noviembre de 2015.

TESIS DOCTORAL

AGRADECIMIENTOS:

Sin la Naturaleza no hubiera sido posible llevar a cabo este trabajo, que menos que agradecer a Aquel que la creó la existencia de algo tan maravilloso.

A mi FAMILIA, con mayúsculas, porque con una FAMILIA como ésta, uno no solo se doctora en la ciencia, se doctora también en la VIDA.

A mis Directores, M^a del Pino Palacios por su dedicación, optimismo, apoyo y empuje y a José Ramón Arévalo, que hicieron que nunca desapareciera el ánimo por continuar con este trabajo de investigación.

A José Luis Barba Gutiérrez, quien infundió en mí la vocación forestal desde los 14 años.

In Memoriam, Pedro Martínez-Corbalán Camplillo, a quién seguro le hubiera gustado compartir el conocimiento y la ciencia aquí generada.

Departamento de Ingeniería de Procesos.

Título: Captación de CO₂ por especies de laurisilva en Gran Canaria

Luis Fernando Arencibia Aguilar

Las Palmas de Gran Canaria, a 13 de noviembre de 2015.

INDICE DE FIGURAS.

Figura 1.1.- Ciclo de Carbono, de Pedrinaci y Gil, 2003.....	2
Figura 1.2.- a) media anual y global combinada de la temperatura del mar y de la tierra para un período comprendido entre 1850 y 2010, en b) una media anual y global del nivel del mar para el período 1900-2010, en c) la concentración atmosférica de los gases de efecto invernadero: Dióxido de carbono (CO ₂ en verde), Óxido nitroso(N ₂ O en rojo) y Metano (CH ₄ en naranja), diferenciados por datos de cilindros de hielo (puntos) y datos atmosféricos (líneas). Finalmente, en la Figura d) se observan las emisiones de CO ₂ del bosque y otros usos del terreno frente a los combustibles fósiles, la producción de cemento y otras combustiones. Fuente: IPCC (2015).....	10
Figura 1.3.- Estimación de los valores de Fuerza Radiativa (FR) de las Sendas Representativas de Concentración (RCP) y su proyección temporal al año 2100: el área sombreada en gris claro representa el 98% del rango de los escenarios previos (AR4), y en gris oscuro el 90% del rango. Fuente: Van Vuuren et al. (2011).	11
Figura 1.4.- Proyección regional para Canarias de previsión de cambio de duración de las olas de calor en días, evolución de las temperaturas máximas, el cambio de precipitaciones intensas y el cambio en la duración de los períodos secos, para 3 de los escenarios del AR%, RCP 4.5, 6.0 y 8.5. Fuente: Agencia estatal de Meteorología (AEMET).....	12
Figura 2.1.- Diagrama ombrotérmico de las estación de Moya.	52
Figura 2.2.- Comparación de datos climáticos históricos medios, (1945-2013) para temperaturas (línea roja) y (1965-2013) para precipitaciones (barras azules), con los datos medios obtenidos en 2013. Fuente: AEMET.	53
Figura 2.3.- Histograma de frecuencias de las variables independientes: radiación incidente (Q _{leaf} , μmol/m ² s) y temperatura en la hoja (T _{leaf} , °C).	61
Figura 2.4.- Histograma de frecuencias de radiaciones incidentes (Q _{leaf} en μmol/m ² s). Las tres primeras imágenes separadas por fechas y las siguientes por lugar. Los rangos del Eje X en Vivero y Tilos de Moya son diferentes.	62
Figura 2.5.- Histograma de frecuencias de temperaturas (T _l , en °C). Las tres primeras imágenes separadas por fechas y las siguientes por lugar. Los rangos del Eje X son distintos en todas las gráficas.	63
Figura 2.6.- Histograma de frecuencias de Humedades Relativas (HR %). Las tres primeras imágenes separadas por fechas y las siguientes por lugar.	64
Figura 2.7.- Histograma de frecuencias de los valores de déficit de presión de vapor (VPD, en KPa). Las tres primeras imágenes separadas por fechas y las siguientes por lugar.	65
Figura 3.1.- Boxplot del CO ₂ subestomático (C _i , en μmol CO ₂ /mol aire) para cada una de las fechas. En el eje Y figura la distribución de los valores (media, desviación típica y fuera de rango), con los lugares en el eje X y las especies identificadas por colores.	71
Figura 3.2.- Boxplot de la tasa de transpiración (E, en mmol/m ² s) para cada una de las fechas. En el eje Y figura la distribución de los valores (media, desviación típica y fuera de rango), con los lugares en el eje X y las especies identificadas por colores.....	72
Figura 3.3.- Boxplot de la conductancia estomática (g _s , en mmol/m ² s) para cada una de las fechas. En el eje Y figura la distribución de los valores (media, desviación típica y fuera de rango), con	

los lugares en el eje X y las especies identificadas por colores. Observar que el rango en el Eje Y varía entre febrero (0-500 mmol/m ² s) y julio-octubre (0-12 mmol/m ² s).....	73
Figura 3.4.- Boxplot de la conductancia estomática (gs, en mmol/m ² s) para cada una de las fechas. En el eje Y figura la distribución de los valores (media, rango y fuera de rango), con los lugares en el eje X y las especies identificadas por colores.....	74
Figura 3.5.- Boxplot de la tasa fotosintética (A, en μmol/m ² s) para cada una de las fechas. En el eje Y figura la distribución de los valores (media, desviación típica y fuera de rango), con los lugares en el eje X y las especies identificadas por colores.....	75
Figura 3.6.- Boxplot de la eficiencia del uso del agua (WUE, en μmol/mmol) para cada una de las fechas. En el eje Y figura la distribución de los valores (media, desviación típica y fuera de rango), con los lugares en el eje X y las especies identificadas por colores.....	76
Figura 3.7.- Resultados del análisis de varianza para la cantidad de CO ₂ subestomático (Ci, μmol/mol) de febrero, agrupado por ubicación y para cada una de las especies. Las letras a, b y c indican diferencias significativas entre las especies para cada localización.	84
Figura 3.8.- Resultados del análisis de varianza para la tasa de transpiración (E mmol/m ² s) de febrero, agrupado por ubicación y para cada una de las especies. Las letras a, b, c y d indican diferencias significativas entre las especies para cada localización	85
Figura 3.9.- Análisis de varianza para la conductancia estomática para el mes de febrero, agrupado por ubicación y para cada una de las especies. Las letras a, b y c indican diferencias significativas entre las especies para cada localización	86
Figura 3.10.- Análisis de varianza para la tasa fotosintética (A, μmol/m ² s) para el mes de febrero, agrupado por ubicación y para cada una de las especies. Las letras a, b y c indican diferencias significativas entre las especies para cada localización y α y β muestran diferencias significativas entre los lugares para cada especie.	87
Figura 3.11.- Análisis de varianza para la eficiencia en el uso del agua (WUE, μmol/mmol) para el mes de febrero, agrupado por ubicación y para cada una de las especies. Las letras a, b y c indican diferencias significativas entre las especies para cada localización y α y β muestran diferencias significativas entre los lugares para cada especie.	89
Figura 3.12.- Efecto de la fecha del muestreo en las variables A y gs para las especies presentes en el Vivero. Las letras a y b muestran diferencias significativas entre las especies para cada fecha y las letras α y β diferencias significativas (p<0,05) entre las fechas para cada especie.	95
Figura 3.13.- Efecto de la fecha de muestreo en las variables Ci, E y WUE para las especies presentes en Vivero. Las letras a y b muestran diferencias significativas entre las especies para cada fecha y las letras α y β muestran diferencias significativas entre las fechas para cada especie.	95
Figura 3.14.- Relaciones entre las variables fisiológicas, gsx100 (mmol/m ² s) en el Eje X y Ci (μmol/mol), en el Eje Y. Se presentan los datos separados por especies, representando las fechas en distintos colores.....	96
Figura 3.15.- Relaciones entre la variables ambiental, VPD (kPa), en el Eje X y gs (mmol/m ² s) en el Eje Y, en el Eje Y. Se presentan los datos separados por especies, representando las fechas en distintos colores.....	97
Figura 3.16.- Relaciones entre la variable fisiológica gs (mmol/m ² s), en el Eje X, y la variable de intercambio gaseoso, A (μmol/m ² s), en el Eje y. Se presentan los datos separados por especies, representando las fechas en distintos colores.	97

Figura 3.17.- Relaciones entre la variable meteorológica Tl ($^{\circ}C$), en el Eje X, y la variable fisiológica, Ci ($\mu mol/m^2s$) en el Eje y. Se presentan los datos separados por especies, representando las fechas en distintos colores.	98
Figura 3.18.- Relaciones entre la variable meteorológica $Qleaf$ ($\mu mol/m^2s$), en el Eje X, y la variable de intercambio gaseoso, A ($\mu mol/m^2s$) en el Eje Y. Se presentan los datos separados por especies, representando las fechas en distintos colores.	99
Figura 3.19.- Relaciones entre la variable meteorológica Tl ($^{\circ}C$), en el Eje X, y la variable de intercambio gaseoso, A ($\mu mol/m^2s$) en el Eje Y. Se presentan los datos separados por especies, representando las fechas en distintos colores.	100
Figura 3.20.- Relaciones entre la variable de intercambio gaseoso, tasa de transpiración, E ($mmol/m^2s$) en el Eje X, y las variables de intercambio gaseoso A y fisiológica gs en el Eje Y. Se presentan los datos separados por especies y por fecha.	100
Figura 3.21.- Representación de los resultados por especie del análisis de regresión para el mes de febrero. En el eje Y se representa el valor pronosticado ajustado y en el X la variable medida (A). Los valores de bondad del ajuste (R^2) se figuran en el interior.....	102
Figura 4.1.- Comparación entre las curvas A/Ci para Laurel y Faya obtenidas por González-Rodríguez (1999), rectángulos negros y este trabajo (triángulos rojos). Observar que el Acebiño, Viñátigo y Palo Blanco no se han podido comparar	106
Figura 4.2.- Modelo conceptual que relaciona las variables atmosféricas, fisiológicas y de intercambio gaseoso definido por Mengistu et al., (2011). Las variables en cajas con líneas discontinuas (nutrientes y contenidos de agua del suelo y potencial hídrico en hoja) son aquellas sobre las que no se ha podido estudiar su correlación. Las flechas marcan las relaciones causa efecto (positivo o negativo). La relación entre la radiación ("light") y la gs se presenta dentro de una estrella ya que, a diferencia de lo obtenido por Mengistu, en nuestros datos correlaciona negativamente. Todas las correlaciones son significativas ($p < 0,01$) menos la relación entre A y Ci , por lo que se marca dentro de un triángulo.....	109

INDICE DE TABLAS

Tabla 1.1.- Representación de los valores de Fuerza Radiativa (FR) en los diversos escenarios representados en el AR5, la tendencia de los valores de FR, así como la estiaación para cada FR de la concentración de CO ₂ para el año 2100. Fuente: IPCC (2015).....	11
Tabla 2.1.- Valores fitoclimáticos de las estaciones de Moya y Valleseco, realizados sobre una serie histórica de 50 años. Siendo P: Precipitación total anual, Pe: Precipitación mensual estival mínima, TMF: Temperatura media mensual más baja, T: Temperatura media anual, TMC: Temperatura media mensual más alta, TMMF: Temperatura media de las mínimas en el mes de media más baja, F: Temperatura mínima absoluta del intervalo de años estudiados, Osc: Media anual de la oscilación diaria, TMMC: Temperatura media de las máximas del mes de media más alta y C: Temperatura máxima absoluta del intervalo de años utilizado.....	52
Tabla 3.1.- Valores medios (Med) para los diferentes parámetros utilizados en la caracterización físico/química de los suelos de las zonas de estudio. Valores con distinta letra son significativamente diferentes ($p < 0,05$).....	69
Tabla 3.2.- Resultados de test ANOVA o no paramétricos para la influencia de la altura sobre la radiación recibida (Q_{leaf} , $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$) por las hojas Las diferentes letras expresan diferencias significativas ($p < 0,05$).	78
Tabla 3.3.- Resultados de test ANOVA o no paramétricos para la influencia de la exposición sobre la radiación recibida (Q_{leaf} , $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$) por las hojas. Las diferentes letras expresan diferencias significativas ($p < 0,05$).	78
Tabla 3.4.- Resultados de test ANOVA o no paramétricos para la influencia de la orientación sobre la radiación recibida (Q_{leaf} , $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$) por las hojas. Las diferentes letras expresan diferencias significativas ($p < 0,05$).	79
Tabla 3.5.- Resultados de test ANOVA o no paramétricos para la influencia de la altura sobre la tasa fotosintética (A en $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$). Las diferentes letras expresan diferencias significativas ($p < 0,05$).....	79
Tabla 3.6.- Resultados de test ANOVA o no paramétricos para la influencia de la exposición sobre la tasa fotosintética (A, en $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$). Las diferentes letras expresan diferencias significativas ($p < 0,05$).....	80
Tabla 3.7.- Resultados de test ANOVA o no paramétricos para la influencia de la orientación sobre la tasa fotosintética (A, en $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$). Las diferentes letras expresan diferencias significativas ($p < 0,05$).....	80
Tabla 3.8.- Resultados de test ANOVA o no paramétricos separados por especie y ubicación, para la influencia de la radiación sobre la exposición. Las diferentes letras expresan diferencias significativas al 0,05	80
Tabla 3.9.- Resultados de test ANOVA o no paramétricos separados por especie y ubicación, para la influencia de la exposición sobre la tasa fotosintética.	81
Tabla 3.10.- Correlaciones bivariadas entre las variables ambientales (Q_{leaf} , TI, HR y VPD), fisiológicas (Ciy gs) y las de intercambio gaseoso (E, A y WUE).	82
Tabla 3.11.- Resultados de test ANOVA o no paramétricos para la influencia del lugar en la tasa de transpiración (E, $\text{mmol}/\text{m}^2\text{s}$) para cada especie. Las diferentes letras griegas (α y β) expresan diferencias significativas ($p < 0,05$).....	84

Tabla 3.12.- Resultados de test ANOVA o no paramétricos para la influencia del lugar en la tasa fotosintética (A), para cada especie. Las diferentes letras griegas (α y β) expresan diferencias significativas ($p < 0,05$).	86
Tabla 3.13.- Resultados de test ANOVA o no paramétricos para la influencia del lugar en la eficiencia del uso del agua (WUE, $\mu\text{mol}/\text{mmol}$) para cada especie. Las diferentes letras (α y β) expresan diferencias significativas ($p < 0,05$).....	88
Tabla 3.14.- Análisis de varianza para todas las variables, especies y ubicaciones. Para cada variable, marca la significación ($p < 0,05$) de la diferencia entre los meses de febrero y julio o febrero y octubre, según corresponda.	90
Tabla 3.15.- Efecto de la fecha de muestreo en las variables fisiológicas y de intercambio gaseoso en Vivero para Laurel. Las letras α y β muestran diferencias significativas entre las fechas para cada especie.....	93
Tabla 3.16.- Correlaciones bivariadas de las variables fisiológicas y de intercambio gaseoso para el Laurel en Vivero ($p < 0.01$).....	93
Tabla 3.17.- Efecto de la fecha de muestreo en las variables fisiológicas y de intercambio gaseoso en Vivero para Viñátigo. Las letras α y β muestran diferencias significativas ($p < 0.05$) entre las fechas para cada especie	94
Tabla 3.18.- Correlaciones bivariadas de las variables fisiológicas y de intercambio gaseoso para el Viñátigo en Vivero ($p < 0.01$).	94
Tabla 3.19.- Resultados del análisis de regresión: variables introducidas por el modelo paso a paso, R^2 , test de Durbin-Watson (D-W) y colinealidad, para las distintas especies, separando los datos por fechas (febrero de julio y octubre). También se presentan separadamente los datos obtenidos en Vivero.....	101
Tabla 4.1.- Valores medios del árbol tipo para cada especie.....	110

TABLA DE CONTENIDOS

1	INTRODUCCIÓN	1
1.1	CICLO DEL CARBONO	2
1.2	EL CARBONO Y LOS BOSQUES.....	3
1.3	CRECIMIENTO, ACUMULACION DE BIOMASA Y CAPTURA DE CARBONO	5
1.4	CAMBIO CLIMÁTICO. CONTEXTO ACTUAL.....	9
1.4.1	<i>Grupo I: Base de ciencia física</i>	9
1.4.2	<i>Grupo II: Impactos, adaptación y vulnerabilidad</i>	13
1.4.3	<i>Grupo III: Mitigación del cambio climático</i>	16
1.5	LA MACARONESIA	18
1.6	LA LAURISILVA	20
1.7	LAURISILVA EN CANARIAS	23
1.7.1	<i>Concepto</i>	23
1.7.2	<i>Origen</i>	23
1.7.3	<i>Historia de la laurisilva</i>	24
1.7.4	<i>Distribución de la laurisilva en Canarias</i>	28
1.7.5	<i>Situación actual en Gran Canaria</i>	30
1.8	RADIACIÓN Y FOTOSÍNTESIS	34
1.9	FACTORES QUE AFECTAN A LA FOTOSÍNTESIS	37
1.10	MEDICIÓN DE LA FOTOSÍNTESIS	41
1.10.1	<i>Fotosíntesis a nivel de hoja</i>	41
1.10.2	<i>Intercambio de CO₂</i>	43
1.11	OBJETIVOS	46
2	MATERIAL Y MÉTODOS	47
2.1	DESCRIPCIÓN Y DISTRIBUCIÓN DE LAS ESPECIES OBJETO DE ESTUDIO	47
2.1.1	<i>Acebiño (Ilex canariensis)</i>	47
2.1.2	<i>Faya (Morella faya)</i>	48
2.1.3	<i>Laurel o Loro (Laurus novocanariensis)</i>	49
2.1.4	<i>Palo Blanco (Picconia excelsa)</i>	50
2.1.5	<i>Viñático o Viñátigo (Persea indica)</i>	51
2.2	CARACTERIZACIÓN DE LA ZONA DE ESTUDIO	52
2.2.1	<i>Firgas</i>	54
2.2.2	<i>Osorio</i>	54
2.2.3	<i>Tilos de Moya</i>	55
2.3	MEDIDA DE INTERCAMBIO GASEOSO	57
2.4	METODOLOGÍA DE TOMA DE DATOS.....	58
2.4.1	<i>Variables independientes relacionadas con la meteorología</i>	61
2.5	CARACTERIZACIÓN DEL SUELO	66
2.6	ANÁLISIS ESTADÍSTICO	66
2.6.1	<i>Análisis estadístico de los parámetros de suelo</i>	66
2.6.2	<i>Análisis descriptivo de las variables</i>	66
2.6.3	<i>Estudio de la influencia de la arquitectura de la planta</i>	66
2.6.4	<i>Estudio de correlación de variables</i>	67
2.6.5	<i>Estudio de Análisis de varianza</i>	67
2.6.6	<i>Estudio de la influencia de las variables continuas en cada especie</i>	67
2.6.7	<i>Regresiones</i>	67
3	RESULTADOS	69

3.1	CARACTERIZACIÓN DE LOS SUELOS	69
3.2	ANÁLISIS DESCRIPTIVO DE LAS VARIABLES	71
3.3	ESTUDIO DE LA INFLUENCIA DE LA ARQUITECTURA DE LA PLANTA	78
3.3.1	<i>Resultados para Qleaf</i>	78
3.3.2	<i>Resultados para A</i>	79
3.3.3	<i>Influencia de la estructura de la masa forestal: efecto de la ubicación</i>	80
3.4	ESTUDIO DE CORRELACIÓN DE VARIABLES	82
3.5	ANÁLISIS DE VARIANZA DE LAS VARIABLES	84
3.5.1	<i>Estudio del efecto del lugar y la especie en las variables fisiológicas y de intercambio gaseoso</i>	84
3.5.2	<i>Estudio del efecto de la fecha de muestreo en las variables fisiológicas y de intercambio gaseoso</i>	90
3.5.3	<i>Estudio del efecto de la fecha de muestreo en las variables fisiológicas y de intercambio gaseoso en Vivero</i>	93
3.6	ANÁLISIS GRÁFICO DE LA INFLUENCIA ENTRE LAS ESPECIES	96
3.7	REGRESIONES.....	101
4	DISCUSION	103
4.1	CONCLUSIONES.....	111
5	BIBLIOGRAFÍA	112
6	ANEJO Nº 1.- Manual del analizador de gases LCPro	
7	ANEJO Nº 2.- Episodios de calima del 15 y 16 de febrero de 2013	
8	ANEJO Nº 3.- Análisis estadístico de suelos	
9	ANEJO Nº 4.- Rango de las variables	
10	ANEJO Nº 5.- Regresiones	

TESIS DOCTORAL



INTRODUCCIÓN.

Departamento de Ingeniería de Procesos.

Título: Captación de CO₂ por especies de laurisilva en Gran Canaria

Luis Fernando Arencibia Aguilar

Las Palmas de Gran Canaria, a 13 de noviembre de 2015.

1 INTRODUCCIÓN.

Se expone a modo de resumen el apartado de introducción, dividido en cuatro bloques que presentan los antecedentes y un acercamiento a los contenidos y el desarrollo de la presente tesis doctoral. En un **primer bloque**, se analiza el Ciclo de Carbono a escala global, para posteriormente entrar en el detalle de la capacidad de acumulación de Carbono a nivel bosque, y finalmente, el estudio del crecimiento y la capacidad de acumulación de biomasa a nivel árbol, así como las formas de medirlo y un resumen de los resultados de estudios analizados anteriormente. El **segundo bloque** se enmarca en el contexto del Cambio Climático, y se analizan los contenidos del Quinto Panel Intergubernamental del Cambio Climático (IPCC 2015, International Panel of Climatic Change), centrando la atención en el papel de los bosques en la mitigación del cambio climático, y de la importancia de este tipo de estudios en este ámbito. El **tercer bloque** introduce un contexto genérico sobre la Macaronesia y la laurisilva, para posteriormente exponer el concepto, origen, historia, distribución y estado actual de la laurisilva en las Islas Canarias en general y en Gran Canaria en particular. El **cuarto bloque** expone el concepto de la fotosíntesis como principal proceso de captación de CO₂ por los vegetales y su posterior transformación en forma de Carbono, se especifican los factores que afectan a la fotosíntesis, así como los métodos de medición. Finalmente, se exponen los **objetivos** del presente trabajo.

BLOQUE I. CICLO DE CARBONO, ACUMULACIÓN A NIVEL DE BOSQUE E INDIVIDUO Y SU MEDICIÓN.

1.1 CICLO DEL CARBONO

El carbono es el componente fundamental de todos los compuestos orgánicos. Es lo que podría llamarse el elemento primario de la vida. Sin embargo, en nuestro mundo la cantidad de carbono es limitada, por lo cual tiene que reciclarse constantemente. El ciclo del carbono es complejo, aunque puede reducirse a la fijación del carbono atmosférico por la fotosíntesis de los organismos autótrofos y su liberación por la respiración de los seres vivos. Cuantificando su importancia, el C en forma de carbonato en los suelos se estima que contiene 940 Pg C (Eswaran et al., 2000), más que la cantidad de C atmosférico (740 Pg C) o que el contenido en el total de biomasa (550 Pg C) (Schlesinger, 1997).

El carbono está en constante circulación entre la materia muerta y la viva; las plantas verdes

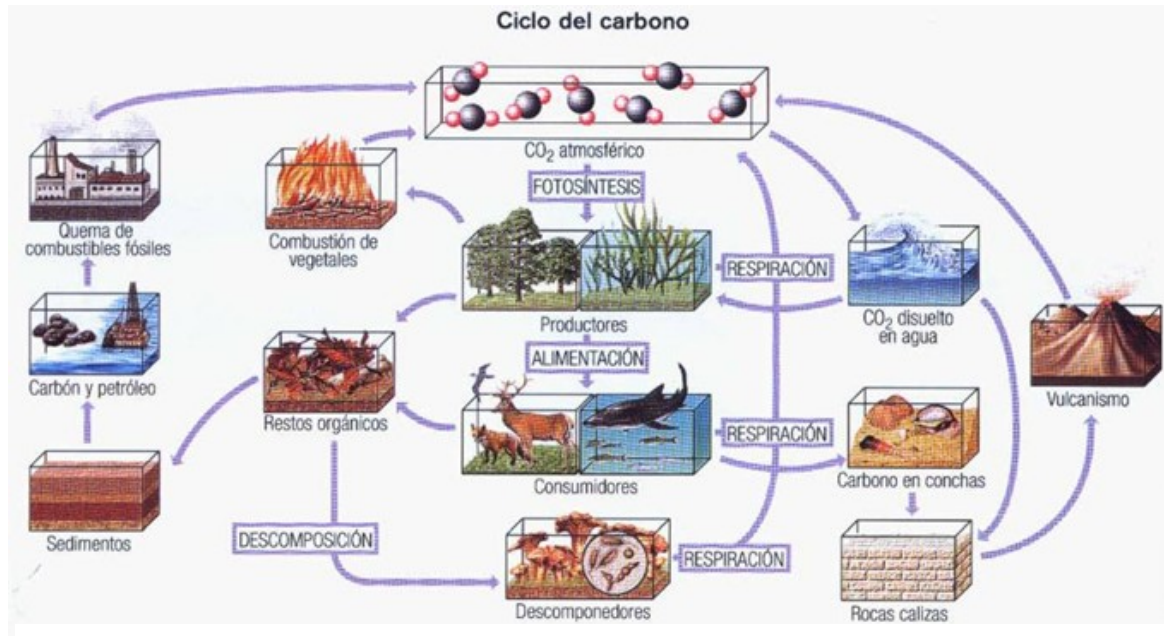


Figura 1.1.- Ciclo de Carbono, de Pedrinaci y Gil, 2003.

(los seres más significativos entre los autótrofos), fijan el carbono de la atmósfera que pasa a formar parte de su biomasa. La respiración de los bosques, el desfronde, el desprendimiento de los órganos reproductivos y la muerte de los árboles devuelven a la atmósfera parte del carbono absorbido mediante la fotosíntesis.

La existencia de vida en la Tierra depende de la circulación del carbono entre las diferentes partes constitutivas del planeta (biosfera, atmósfera, hidrosfera y litosfera). Este movimiento del carbono se conoce como ciclo del carbono ya que tarde o temprano cada átomo del elemento habrá pasado por todos los depósitos mencionados. En la Figura 1.1 se representa un esquema general del ciclo del carbono en el que se pone de manifiesto el papel central de los bosques. La efectividad en la captación de CO_2 de los humedales es también elevada, ya que, ocupando sólo una superficie del 5-8% (Mitsch y Gosselink, 2007), se calcula que almacenan entre el 20 y el 30% del C del suelo (Mitsch

et al., 2013). El problema es que se calcula que pueden emitir entre el 20-25 % del metano, con mayor impacto en la captación de radiación que el CO₂ (Brix et al., 2001).

Los tiempos de permanencia del ciclo del C son menores cuanto menor es el depósito de carbono y cuanto mayor es el flujo de intercambio entre los diferentes depósitos. En los ciclos rápidos los tiempos de permanencia varían entre uno y decenas de años, mientras que en los ciclos lentos varían entre centenares y miles de años (océanos profundos y litosfera). Esta discusión es importante para el estudio de los efectos de las emisiones humanas de CO₂ ya que éstas suelen hacerse en tiempos que suelen corresponderse con ciclos cortos (Rodríguez Murillo, 1999). Las rocas carbonatadas y los sedimentos constituyen la reserva más importante de C aunque su ciclo es tan lento que el flujo de C desde esta reserva resulta despreciable a escala humana. En este sentido, Serna-Pérez et al. (2006), mencionan que el carbonato es el segundo almacén de C terrestre y calcularon que los horizontes petrocálcicos son una fuente recalcitrante de C (no liberan CO₂ ni siquiera cuando la erosión los expone al contacto con la atmósfera). Por el contrario, el CO₂ atmosférico constituye una importante reserva de C aunque con un tiempo de residencia corto (Porta et al., 1994). Los tiempos de permanencia del carbono en los diferentes depósitos de la biosfera oscilan entre menos de un año en los órganos «verdes», flores, frutos y raicillas; alrededor de 50 años en la madera y hasta miles de años en el humus estable de los suelos.

Dentro de los suelos la distribución del carbono es aproximadamente la siguiente: 4% en residuos vegetales y animales no descompuestos y que pueden permanecer así durante varias decenas de años (FAO, 2005); 22% formando parte de los ácidos fúlvicos del suelo, que puede permanecer así durante más de 100 años dependiendo de las condiciones climáticas del lugar y estando el 74% restante integrado en los ácidos húmicos, pudiendo permanecer fijado más de 1.000 años. El carbono fijado en el suelo es la resultante del balance entre los aportes de los restos vegetales que se incorporan anualmente y las emisiones hacia la atmósfera, originadas por la descomposición y mineralización de la materia orgánica del suelo. La mineralización rápida de la MO no humificada (restos de plantas, animales y productos bioquímicos de síntesis) puede devolver en un año a la atmósfera como CO₂, entre un 60-80 % de ese C orgánico. El humus constituye un componente relativamente estable del suelo, con tasas de mineralización anual del orden del 2 -5 %, dependiendo de las condiciones del medio (Porta et al., 1993). Naturalmente estos tiempos son mucho menores en los ecosistemas tropicales y más largos en las regiones polares, donde las temperaturas son muy bajas (Rodríguez Murillo, 1999). Zimmermann y Bird (2012) cuantificaron la cantidad de C procedente de la materia orgánica que en condiciones óptimas se perdería por respiración en 3 suelos forestales tropicales, obteniendo valores entre 2,9 y 7,4% anual. En los climas fríos la aportación por desfronde suele ser mucho mayor que la descomposición y el resultado se traduce en una gran acumulación de carbono en el suelo, como sucede en la tundra y en la taiga, que se acumula en forma de grandes masas de turba. La mineralización de la materia orgánica produce cambios en la relación C/N a lo largo del tiempo (Alexander, 1980) hasta que se llega a un estado estacionario.

1.2 EL CARBONO Y LOS BOSQUES

Según la evaluación de los recursos forestales mundiales 2015 (FAO), en 1990 el mundo tenía 4.128 millones de hectáreas (ha) de bosque mientras que en 2015 esa área ha disminuido a 3.999 millones de ha (disminuyendo del 31,6 % al 30,6 % de la superficie mundial de tierras respectivamente). Por tanto, desde 1990 a 2015 ha habido una pérdida neta de unos 129 millones de ha de bosque

(natural y plantado), que representa una tasa anual de $-0,13$ por ciento y una superficie total del tamaño aproximado de Sudáfrica. Con todo, esta disminución se produce en un contexto específico: la tasa anual de pérdida ha disminuido de $-0,18$ por ciento en el decenio de 1990 a $-0,08$ por ciento durante el último quinquenio. Así, entre 2010 y 2015 hubo una pérdida anual de 7,6 millones de ha y una ganancia anual de 4,3 millones de ha por año, lo que equivale a una disminución neta anual del área de bosque de 3,3 millones de ha por año. La pérdida más grande de superficie de bosques ocurrió en los trópicos, especialmente en Sudamérica y en África, aunque la tasa de pérdida en esas regiones ha disminuido sustancialmente en los últimos cinco años. Por tanto, la deforestación (o conversión forestal), es un fenómeno más complicado de lo que la disminución pareciera indicar. A nivel mundial, las ganancias y pérdidas de bosque ocurren de manera continua y son muy difíciles de seguir exhaustivamente, incluso mediante imágenes de satélite de alta resolución. La dinámica del cambio de la superficie de los bosques naturales y de los bosques plantados es muy diferenciada y varía drásticamente en función de las circunstancias nacionales y de los tipos de bosque.

En 2015, alrededor del 30 por ciento de los bosques del mundo fueron bosques con función productiva, y esta proporción representa un leve aumento desde 1990 (28 %). Los bosques designados a uso múltiple pasaron del 23 % de la superficie de bosque total (1990) al 26 % (2015). El bosque de uso múltiple suministra madera, pastos, productos forestales no madereros, agua, lugares de recreo y condiciones para la gestión de la flora y fauna silvestres. Los incrementos proporcionales registrados se deben en parte a la estabilidad de la designación de la función y en parte a la disminución del área total de bosques.

La conservación de la biodiversidad constituye el objetivo principal de la gestión forestal en el 13 % de los bosques del mundo, y, desde 1990, a la categoría de conservación se han añadido 150 millones de ha de bosque. Los bosques destinados a la protección del suelo y el agua equivalen al 25 % de la superficie de bosque total. La reducción de las existencias del bosque es un fenómeno menos visible pero importante en muchos lugares del mundo. Durante los últimos 25 años las existencias mundiales de carbono en la biomasa forestal disminuyeron en casi 17,4 gigatoneladas (Gt). Esta reducción ha resultado fundamentalmente de la conversión de los bosques a otros usos y de la degradación de los mismos.

El progreso hacia la gestión forestal sostenible (GFS) ha sido importante a lo largo de los últimos 25 años. El 99 % de los bosques del mundo están regidos tanto por políticas como por una legislación que apoyan esa gestión a nivel nacional y subnacional. La mayor parte de los países ofrecen a las partes interesadas la oportunidad de aportar en los procesos de políticas nacionales de sostenibilidad, si bien no siempre con la misma eficacia. Los avances en este ámbito han sido mayores en las zonas templadas, pero muy dispares en los trópicos, donde la capacidad de aplicar las políticas relativas a la gestión sostenible sigue siendo insuficiente.

Se estima que aproximadamente el 80% del carbono contenido en la biomasa aérea de toda la vegetación mundial y un 40% del carbono contenido en raíces, residuos y suelos se encuentra en los ecosistemas forestales (Hall, 1991; Dixon et al., 1993; Melo, Foreiro, Mejia, 2009).

Una vez que el dióxido de carbono atmosférico es incorporado a los procesos metabólicos de las plantas mediante la fotosíntesis, pasa a formar parte importante de la composición de la madera y de todos los demás tejidos necesarios para el desarrollo de la planta. Los árboles en su crecimiento renuevan permanentemente parte de sus órganos a través del desfronde de hojas, ramas, flores,

frutos, corteza, etc. Esta dinámica libera carbono, una parte del cual se incorpora a la atmósfera en forma de CO₂ y el resto queda fijado en el suelo en forma de humus estable. Paralelamente a este proceso, se produce anualmente un aumento de las dimensiones del árbol (crecimiento) que se realiza a partir de la acumulación de carbono.

El balance entre el carbono acumulado en el árbol como resultado de su crecimiento y el liberado por el desprendimiento y descomposición de hojas, ramas, frutos, cortezas, etc., determina la fijación neta de carbono por el árbol. El mismo razonamiento puede hacerse cambiando el concepto de árbol por el de masa forestal, incluyendo aquí el balance neto de todas las especies vegetales que lo componen: árboles, arbustos, matorrales y herbáceas.

Al intervenir selvícilmente, se extraen diferentes fracciones de la biomasa que se acumulan en el bosque: madera, piñas, leñas y otros productos, cuyo aprovechamiento genera unos residuos. Una parte de ellos pueden ser extraídos del sistema, como las leñas y la madera, y otros, como ramillas finas y hojas, son quemados inmediatamente después, o dejados en el suelo para que se descompongan e incorporen lentamente a la materia orgánica.

Cada uno de los productos finales derivados de la madera tienen un tiempo de uso medio (vida media), después del cual se degradan aportando carbono al suelo y CO₂ a la atmósfera (Ordóñez, 1998). La selvicultura puede influir sobre la vida media de cada uno de los productos, mitigando o retardando más o menos la liberación de CO₂ y su incorporación al ciclo nuevamente. El tiempo durante el cual el carbono se mantiene formando, bien parte del árbol, bien parte de la madera de muebles, construcciones, papel, humus del suelo, etc., se considera que se encuentra almacenado («secuestrado») aunque una parte importante no esté ya en el ecosistema forestal.

El conocimiento preciso de la dinámica del flujo neto de carbono entre el bosque y la atmósfera, o lo que es lo mismo, la cuantificación del balance emisión-captura, es uno de los principales retos que se plantean si se quiere incorporar la fijación de carbono como un objetivo más de la gestión forestal.

Se quiere inducir con lo anterior que los procesos de captura-emisión de CO₂ en un bosque constituyen un complejo sistema con cuatro grupos generales de almacenamiento de carbono: biomasa aérea, biomasa radical, materia orgánica en descomposición y productos forestales almacenados fuera del bosque. Cada uno de estos stocks o reservorios tienen diferentes tiempos de residencia o vida media y diferentes rutas de incorporación como CO₂ atmosférico, lo que hace compleja su gestión a través de la selvicultura (Montero et al., 2004). En definitiva, se puede afirmar que los bosques actúan como sumideros, ya que almacenan grandes cantidades de carbono durante periodos prolongados en sus tejidos (madera), al incrementar su biomasa anualmente debido al crecimiento, y también son fuentes de emisión debido a las pequeñas perturbaciones, como la mortalidad natural, a las grandes perturbaciones como los incendios, al desfronde y a otros procesos como la descomposición y oxidación de productos forestales.

1.3 CRECIMIENTO, ACUMULACION DE BIOMASA Y CAPTURA DE CARBONO

El crecimiento a nivel de **árbol individual** o a nivel del bosque se puede expresar como la variación de los cambios que ocurren en las dimensiones y la morfología, a través del tiempo, generando acumulación de biomasa o materia seca (Lieberman and Lieberman 1987), como resultante de dos fuerzas opuestas interactuantes. La primera corresponde al componente positivo que

representa la tendencia innata de multiplicación exponencial (Sibly and Hone, 2002). Este componente está asociado con la actividad fotosintética de las especies autótrofas, con el potencial genético de las poblaciones, la oferta ambiental del entorno asociada a la disponibilidad de agua y nutrientes (Loescher, Powers y Oberbauer, 2002), lo mismo que la eficiencia de las especies para la utilización y movilización de los recursos, principalmente agua y carbono (Minchin y Lacoite, 2005). La fuerza de acción negativa corresponde a las restricciones impuestas por factores externos como la competencia tanto en las poblaciones como en las comunidades, los recursos limitados, la respiración y el estrés, lo mismo que los mecanismos autorreguladores y el envejecimiento, que corresponden a factores internos (Sayer y Newbery, 2003).

La **acumulación de biomasa** se describe con base en los incrementos, entre los cuales se conoce el Incremento Corriente Anual (ICA), que corresponde al crecimiento que se genera en los árboles en un año específico, el Incremento Periódico Anual (IPA), que corresponde al crecimiento para cualquier período específico de tiempo, el cual es dividido por el número de años en dicho período y el Incremento Medio Anual (IMA), que es el crecimiento total del individuo o del bosque dividido por la edad total. Estos incrementos se relacionan alométricamente con variables dasométricas tales como la altura total del árbol, el grosor del tronco, el área basal, el área foliar o la biomasa acumulada. Igualmente, se ha encontrado que dentro de un mismo bosque, dichos valores dependen del tipo de especie y estado de desarrollo del individuo (Bullock, 2000).

La acumulación de **biomasa de los árboles individuales**, está estrechamente relacionado con la disponibilidad de luz, su posición sociológica en el dosel del bosque y la arquitectura de la copa. La respuesta de dichas variables es afectada en mayor o menor proporción por la competencia y el grado de cobertura. En los bosques tropicales, en los que los individuos crecen con espaciamientos estrechos, el crecimiento en altura es una respuesta del individuo a las condiciones del sitio, tales como: la disponibilidad de nutrientes, humedad y profundidad del suelo. Una vez alcanzan el dosel, sus copas se expanden sobre la remanencia del bosque, generando un alto nivel de competencia. En las zonas templadas y en particular los bosques de coníferas, la arquitectura de las copas es posiblemente uno de los elementos de mayor importancia, relacionados con el crecimiento de los árboles individuales. Una vez éstos alcanzan el dosel, las copas conservan las características iniciales del individuo, generando menor competencia al interior de la comunidad (Kohyama, 1992; Gill y Biging, 2002). Por tanto, las conclusiones extraídas en bosques de coníferas no pueden extrapolarse a los bosques tropicales, pues sus patrones de crecimiento difieren.

A nivel de rodal, la acumulación de biomasa del bosque, está definida por las relaciones demográficas de la masa forestal, para lo cual se debe tener en cuenta el crecimiento de árboles sobrevivientes, que corresponde a la dinámica de los árboles presentes en dos inventarios sucesivos. La mortalidad, que se refiere al número de individuos que mueren periódicamente por factores endógenos o exógenos del bosque, tales como los incendios, la herbivoría, la competencia y las perturbaciones climáticas de escala, entre otros. Los ingresos, que definen el reclutamiento, corresponden al número de árboles que han crecido durante un período de tiempo, hacia las categorías de tamaño superiores del bosque. Finalmente, se consideran los árboles cortados que representan la biomasa del bosque extraída para un período de tiempo dado. (Davies 2001; Schneider, Zipp, Gaviria y Zizka, 2003; Lutz y Halpern, 2006).

Existen diferentes criterios para determinar la acumulación de biomasa tanto **a nivel de árboles individuales, como para el bosque total**, las cuales van desde las concepciones dasométricas

y silviculturales propiamente dichas, pasando por criterios ecológicos, hasta las evaluaciones funcionales del individuo basadas en su fisiología, puesto que el desarrollo y crecimiento de los individuos se inicia con el entendimiento funcional de la célula, cuya síntesis de protoplasma genera los cambios morfológicos, que posteriormente son cuantificados en el bosque, en el individuo o en un órgano en particular (Fageria, Baligar y Clarck, 2006).

Una forma práctica de estimar **a gran escala** el desarrollo de las masas boscosas ha sido por medio de extrapolación de las tasas de acumulación de biomasa. Sin embargo, por cuidadosas que sean las medidas, incluso bajo condiciones aparentes de uniformidad climática, el error en la muestra permanece relativamente alto debido a la variación a corto plazo en el contenido de agua en el tronco, lo mismo que los errores que contienen las medidas a largo plazo, a pesar que se disponga de parcelas permanentes bien establecidas para su monitoreo, más aun cuando se ha demostrado que las tasas de crecimiento declinan con la edad de los individuos (Vanclay, 1998; Ryan, Binkley, Fownes, Giardina y Senock, 2004).

Como se ha visto, existen múltiples métodos que permiten construir una idea clara de cómo están creciendo los árboles del bosque y cuál es el proceso de acumulación de biomasa en sus diferentes componentes, con sus ventajas y desventajas. Sin embargo, para tener una expresión que se acerque a la realidad de este proceso de desarrollo, se hace necesario incorporar e integrar los múltiples factores de las diferentes concepciones de evaluación, a estas aproximaciones se les conoce con el nombre de proceso de modelación. La modelación del crecimiento y la acumulación de biomasa involucra parámetros tanto fisiológicos, como ecológicos y silviculturales, que generan resultados sobre la productividad del bosque y el efecto que sobre ésta tienen la diversidad florística, la dinámica y la oferta ambiental del entorno, que depende de factores como la radiación, la temperatura y la humedad, expresada como el agua disponible tanto en el suelo como en la atmósfera (Bugmann y Solomon, 2000; Pretzsch. 2009).

Las primeras aproximaciones a la simulación de la dinámica de los bosques aparecen en la década de los 80. Es esta época se toman como base para el estudio del entorno ambiental de los claros del bosque y sus áreas adyacentes, principalmente: la arquitectura de las copas de las especies, la diversidad florística y sus requerimientos ambientales, tanto para árboles del dosel como para individuos juveniles, que crecen en el sotobosque (Kohyama, 1991; Kohyama, 1992; Bugmann 1996, Hilbert y Messier, 1996). En Nueva Zelanda, Hall y Hollinger (2000), determinaron el comportamiento de la biomasa de los bosques, para un conjunto de 72 especies nativas, incluidos algunos helechos arbóreos. El modelo fue una adaptación de los modelos de claros utilizados en los bosques templados de Norteamérica, que tienen como base la composición florística, el flujo de nutrientes entre el suelo y la planta, al igual que las alometrías que caracterizan la arquitectura de las especies y su cambio dimensional.

Moorcroft, Hurtt y Pacala (2001), proponen un modelo para la evaluación demográfica a nivel de ecosistema, el cual involucra parámetros de crecimiento, mortalidad y reclutamiento a nivel de árboles individuales, conjugado con parámetros a nivel de ecosistema como disponibilidad de luz, temperatura, agua y nutrientes. Se basa principalmente en el funcionamiento de la planta, en cuanto a la absorción de carbono a partir del área foliar, lo mismo que la absorción y movilización de agua y nutrientes por la rizosfera. Igualmente, se han implementado modelos de simulación que relacionan el crecimiento de los árboles con la densidad de la madera y la oferta ambiental, dándose un papel de

gran importancia la disponibilidad de agua y su movilización al interior del árbol, destacando la funcionalidad hidráulica como base del intercambio gaseoso de la planta (Roderick y Berry, 2001).

Dentro de los parámetros que más interés han despertado en la evaluación del crecimiento de las masas boscosas, están los relacionados con la productividad del ecosistema tales como la asimilación de carbono, la respiración y la acumulación de materia seca. Las estimaciones de éstos son los productos más frecuentes generados y se han convertido en la base para el entendimiento del cambio climático global y sus efectos en la biosfera. Igualmente, cobra gran importancia el monitoreo de la dinámica de los bosques amazónicos, por ser las mayores reservas de carbono a nivel global y su modificación y degradación, acentuarían los efectos del cambio climático (Phillips et al., 2000; Chambers et al., 2004). En las zonas templadas, los modelos basados en la funcionalidad del bosque son frecuentemente utilizados para entender como las variaciones ambientales afectan a la composición de las comunidades, la dinámica de las coberturas y la renovación de la biomasa. De esta manera se tiene una idea clara del estado de productividad del bosque bajo varios escenarios climáticos (Hickler et al., 2004).

A nivel regional, se han implementado modelos de simulación para examinar las respuestas, tanto de bosques naturales como de plantaciones forestales a: cambios ambientales, proyectados tanto a escala espacial y temporal (con parámetros claves como los flujos de CO₂ y agua; fenología y fisiología de la vegetación; biogeografía y dinámica de la vegetación; dinámica de la materia orgánica, flujo de nutrientes, humedad del suelo) y las catástrofes, tanto naturales como de causa antrópica. De esta manera, se pueden construir modelos para el manejo y administración de los recursos naturales, tanto local como regionalmente (Sykes, Prentice, Smith, Cramer y Venevsky, 2001; Zaehle et al., 2006).

Entre los modelos de simulación del crecimiento forestal más utilizados y que han generado gran expectativa para la toma de decisiones, se encuentran aquellos que combinan diferentes tipos de estrategias tanto fisiológicas, como ecológicas y relacionadas con la selvicultura. A estos modelos se les ha llamado híbridos, puesto que se derivan de la fusión de modelos de dinámica de claros, modelos de procesos ecosistémicos y modelos fisiológicos, basados en la fotosíntesis. Consideran que los individuos pierden agua permanentemente como efecto del proceso metabólico y además, distribuyen diferencialmente los asimilados fotosintéticos en términos anuales. Como resultado, estos modelos explican el comportamiento de la dinámica del bosque por grupos de especies, exponen con mucha precisión los valores de productividad primaria neta y exponen las condiciones de oferta ambiental requeridas para que el intercambio gaseoso sea exitoso para obtener una fotosíntesis máxima (Friend, Schugart y Running, 1993; Hickler et al., 2004).

BLOQUE II. EL PAPEL DE LOS BOSQUES EN EL CAMBIO CLIMÁTICO

1.4 CAMBIO CLIMÁTICO. CONTEXTO ACTUAL

El Grupo (Panel) Intergubernamental sobre Cambio Climático, más conocido por sus siglas en inglés (IPCC, International Panel of Climatic Change), fue establecido por la Organización Meteorológica Mundial y el Programa de Naciones Unidas sobre Medio Ambiente con objeto de evaluar la información científica, técnica y socioeconómica relevante para la comprensión del cambio climático, sus impactos potenciales y las opciones de adaptación y mitigación. Desde su creación, el IPCC ha preparado una serie de documentos técnicos, informes especiales e informes de evaluación que han puesto a disposición de la comunidad internacional, tanto responsables políticos como público en general, el conocimiento científico-técnico disponible sobre el cambio climático.

El Quinto informe de Evaluación del IPCC, conocido por sus siglas en inglés (AR5), proporciona una actualización del conocimiento sobre los aspectos científicos, técnicos y socioeconómicos del cambio climático. En comparación con informes anteriores, este Quinto Informe pone un mayor énfasis en la evaluación de los aspectos socioeconómicos del cambio climático y en sus implicaciones para el desarrollo y la gestión de los riesgos, así como en la puesta en común de respuestas de adaptación y mitigación. Igual que en entregas anteriores, el trabajo está compuesto por tres informes, elaborados por otros tantos grupos de trabajo:

1.4.1 Grupo I: Base de ciencia física

Aprobado en la XXXVI reunión plenaria (Estocolmo, 26 septiembre 2013), este informe incide en que el calentamiento es inequívoco. Desde 1950 se han observado cambios en el sistema climático que no tienen precedente, tanto si se comparan con registros históricos, que datan de mediados del siglo XIX, como si se comparan con registros paleoclimáticos referidos a los últimos milenios:

- ◊ La atmósfera y los océanos se han calentado.
- ◊ La cantidad y extensión de las masas de hielo y nieve han disminuido.
- ◊ El nivel del mar ha subido.
- ◊ Las concentraciones de gases de efecto invernadero han aumentado.

Se observa un aumento considerable de la temperatura media, sobre todo a partir de la década de los 70 (Figura 1.2.a), respecto a la temperatura media anual y global combinada del mar y de la tierra para el período comprendido entre 1850 y 2010. En 1.2.b) un aumento de la media anual y global del nivel del mar para el período 1900-2010 que empieza a ascender por encima del nivel medio, en 1.2.c) la concentración atmosférica de los gases de efecto invernadero: Dióxido de carbono (CO₂ en verde), Óxido nitroso(N₂O en rojo) y Metano (CH₄ en naranja), diferenciados por datos de cilindros de hielo (puntos) y datos atmosféricos (líneas), con un aumento considerable, asociado con el aumento de la temperatura, a partir de la década de los 70. Finalmente, en la Figura 1.2.d) las emisiones de CO₂ del bosque y otros usos del terreno frente a los combustibles fósiles, la producción de cemento y otras combustiones, con un aumento exponencial del uso de los combustibles fósiles, cemento y otras combustiones a partir de la década de los 50, y aumentando.

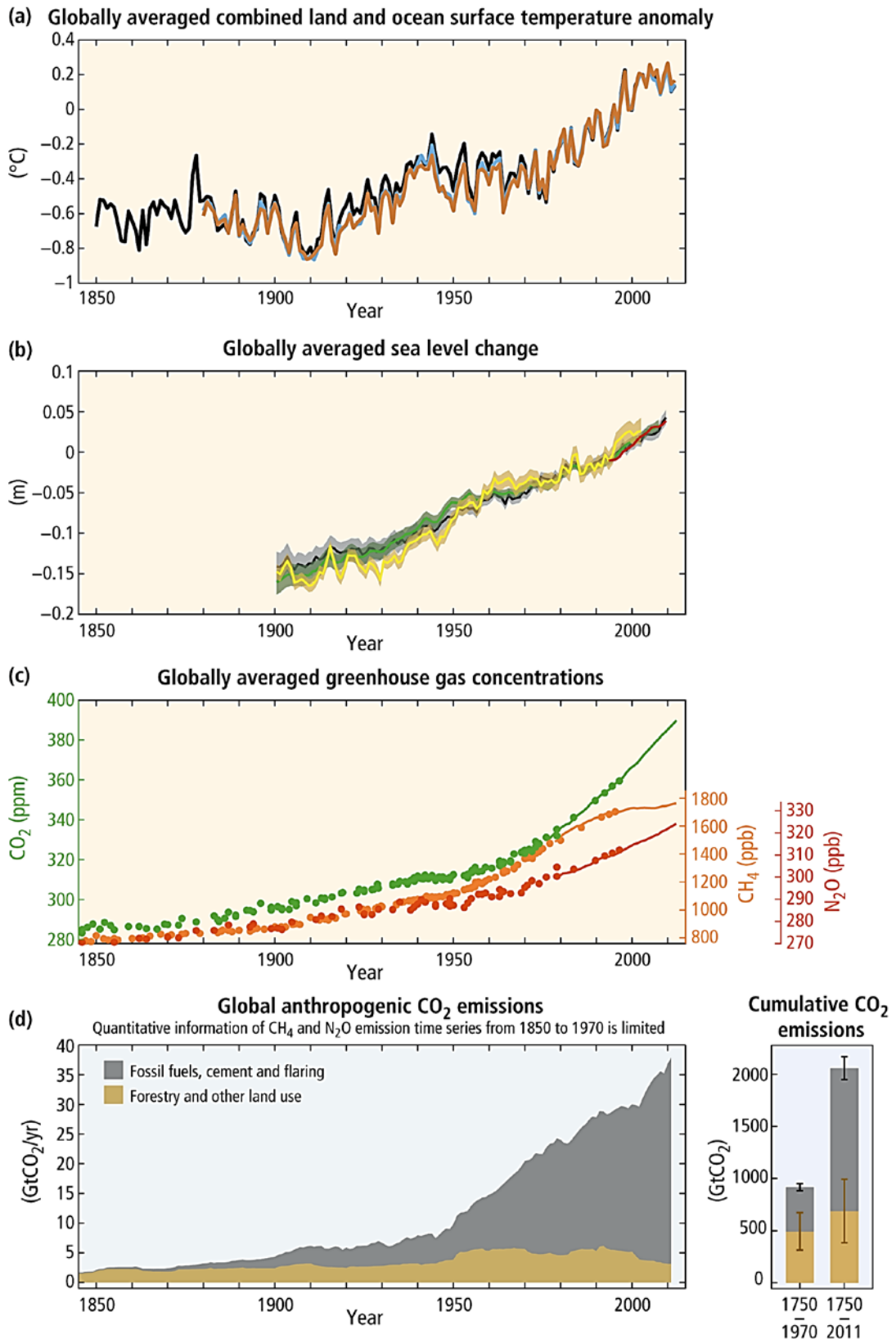


Figura 1.2.- a) media anual y global combinada de la temperatura del mar y de la tierra para un período comprendido entre 1850 y 2010, en b) una media anual y global del nivel del mar para el período 1900-2010, en c) la concentración atmosférica de los gases de efecto invernadero: Dióxido de carbono (CO₂ en verde), Óxido nitroso (N₂O en rojo) y Metano (CH₄ en naranja), diferenciados por datos de cilindros de hielo (puntos) y datos atmosféricos (líneas). Finalmente, en la Figura d) se observan las emisiones de CO₂ del bosque y otros usos del terreno frente a los combustibles fósiles, la producción de cemento y otras combustiones. Fuente: IPCC (2015)

En el AR5 se han definido cuatro nuevos escenarios de emisión, las denominadas Sendas Representativas de Concentración (RCP, de sus siglas en inglés). Éstas se identifican por su Fuerza Radiativa (FR) total para el año 2100 que varía desde 2,6 a 8,5 W/m² (medida acumulativa de las emisiones humanas de los GEI: gases de efecto invernadero de todas las fuentes, expresadas en W/m²). Los escenarios de emisión utilizados en el AR4 (denominados SRES, de sus siglas en inglés) no contemplaban los efectos de las posibles políticas o acuerdos internacionales tendentes a mitigar las emisiones, representando posibles evoluciones socio-económicas sin restricciones en las emisiones. Por el contrario, algunos de los nuevos RCP pueden contemplar los efectos de las políticas orientadas a limitar el cambio climático del siglo XXI.

Tabla 1.1.- Representación de los valores de Fuerza Radiativa (FR) en los diversos escenarios representados en el AR5, la tendencia de los valores de FR, así como la estimación para cada FR de la concentración de CO₂ para el año 2100. Fuente: IPCC (2015).

	FR	Tendencia del FR	CO ₂ en 2100
RCP 2.6	2,6 W/m ²	Decreciente en 2100	421ppm
RCP 4.5	4,5 W/m ²	Estable en 2100	538 ppm
RCP 6.0	6,0 W/m ²	Creciente	670 ppm
RCP 8.5	8,5 W/m ²	creciente	936 ppm

Cada RCP tiene asociada una base de datos de alta resolución espacial de emisiones de sustancias contaminantes (clasificadas por sectores), de emisiones y concentraciones de gases de efecto invernadero y de usos de suelo hasta el año 2100, basada en una combinación de modelos de distinta complejidad de la química atmosférica y del ciclo del carbono.

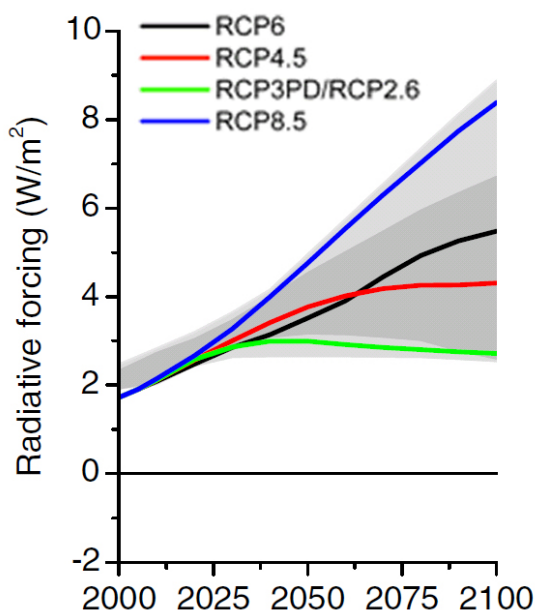


Figura 1.3.- Estimación de los valores de Fuerza Radiativa (FR) de las Sendas Representativas de Concentración (RCP) y su proyección temporal al año 2100: el área sombreada en gris claro representa el 98% del rango de los escenarios previos (AR4), y en gris oscuro el 90% del rango. Fuente: Van Vuuren et al. (2011).

Los modelos climáticos constituyen la mejor herramienta actualmente disponible para estimar como afectarán los cambios de las concentraciones de gases de efecto invernadero (GEI) en los

cambios en el clima. A medida que mejora el conocimiento de los procesos que tienen lugar en el sistema climático, mejora igualmente la habilidad para predecir los cambios climáticos que probablemente tendrán lugar.

Sin embargo, existen todavía incertidumbres asociadas a la evolución futura de las emisiones de GEI, a la concentración de dichos gases en la atmósfera, a la simulación de los procesos en el seno del sistema climático, a las técnicas de regionalización, etc. Los resultados que se presentan en la Figura 1.4, desarrollados por la Agencia Estatal de Meteorología (AEMET), están referidos a diferentes escenarios de emisión, diferentes modelos climáticos globales y diferentes modelos regionales y constituyen la más reciente fuente de proyecciones regionalizadas de cambio climático disponible en el contexto europeo.

La utilización de conjuntos de evoluciones permite estimar las incertidumbres asociadas tanto con la evolución proporcionada por los modelos globales como por la regionalización calculada con los modelos regionales anidados. En los resultados gráficos que se presentan los cambios esperados de las variables se refieren a un periodo de referencia.

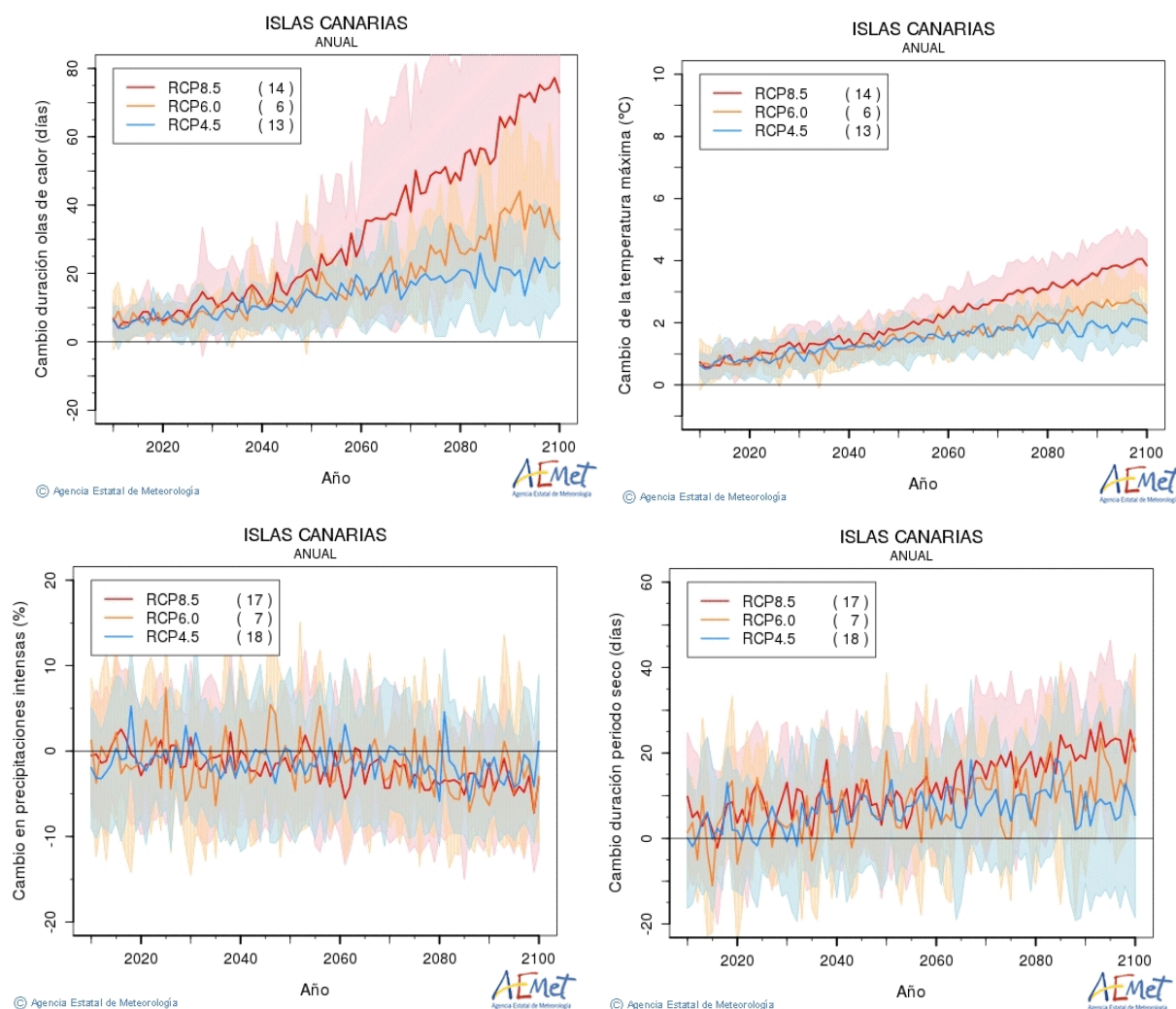


Figura 1.4.- Proyección regional para Canarias de previsión de cambio de duración de las olas de calor en días, evolución de las temperaturas máximas, el cambio de precipitaciones intensas y el cambio en la duración de los periodos secos, para 3 de los escenarios del AR%, RCP 4.5, 6.0 y 8.5. Fuente: Agencia estatal de Meteorología (AEMET).

En el ámbito de este trabajo, resulta imprescindible contar con estas herramientas de modelización de escenarios futuros, pues son la base para el establecimiento de hipótesis y estimación de variaciones climáticas, a partir de las cuales, poder evaluar la capacidad de captación de CO₂ de las especies objeto de estudio en virtud de la modificación de los parámetros climáticos.

Sobre la modificación de escenarios climáticos, pero en base al anterior Informe (AR4), se han realizado estimaciones de las distribuciones de los pisos de vegetación en Gran Canaria, según las temperaturas medias estimadas bajo 6 escenarios (Del Arco, M., Garzón Machado, V., 2011), y que pueden servir de base para estimación de superficies ocupadas por bosques de laurisilva y estimar así la capacidad de captación de CO₂ de las especies objeto de estudio y sus formaciones.

1.4.2 Grupo II: Impactos, adaptación y vulnerabilidad

El IPCC ha aprobado en su XXXVIII reunión plenaria (Yokohama, Japón, marzo de 2014) la contribución al Quinto Informe de Evaluación (AR5, de sus siglas en inglés) del Grupo de Trabajo II, dedicado a los impactos, la vulnerabilidad y la adaptación al cambio climático.

El volumen de la literatura científica disponible para la evaluación de impactos del cambio climático, adaptación y vulnerabilidad ha crecido significativamente en las últimas dos décadas. Los análisis bibliométricos realizados utilizando herramientas de búsqueda en diferentes bases de datos bibliográficas internacionales indican una evolución que va desde menos de 1.000 referencias de “cambio climático” publicadas en inglés entre 1970 y 1990, a más de 62.000 (y hasta 102.000, según la herramienta de búsqueda empleada) referencias publicadas hasta finales del año 2012. Entre 2005 y 2010 se ha duplicado el número total de publicaciones sobre el tema “impactos del cambio climático”, y lo mismo ha sucedido entre 2008 y 2010 con el tema “adaptación al cambio climático” (IPCC, 2015).

Los impactos producidos como consecuencia del cambio climático son generalizados y sustanciales. En las últimas décadas, el cambio climático ha afectado a los sistemas naturales y humanos en todos los continentes y en los océanos. Los impactos son más evidentes en los sistemas naturales (incluyendo la criosfera, los recursos hídricos, los sistemas costeros y los ecosistemas terrestres y marinos) pero también se han observado en los sistemas humanos.

Los impactos del cambio climático se observan en más lugares que antes, en todos los continentes y en todas las regiones oceánicas. Asimismo, en muchas regiones, vienen acompañados de otras fuertes presiones adicionales, como pueden ser la contaminación o el cambio en el uso de la tierra.

En Europa, se ha observado un calentamiento general que afecta a todas las estaciones del año, con una frecuencia decreciente de extremos fríos y un aumento de la frecuencia de episodios de calor extremo. Con respecto a las precipitaciones, la cuenca del Mediterráneo es cada vez más seca, mientras que las zonas del norte de Europa son más húmedas, con un aumento general en la frecuencia de eventos de lluvia extrema en toda la región. En el sur de Europa se ha observado un aumento de la superficie afectada por los incendios forestales.

El patrón global que emerge del mapa de los impactos observados del cambio climático en las distintas regiones se sintetiza en:

- ◊ En términos generales, el calentamiento ha sido más intenso en las latitudes más altas que en los trópicos. El patrón de cambios de precipitación es más complejo.
- ◊ Algunos impactos observados vienen motivados principalmente por el cambio climático; en otros casos, el cambio climático es un factor significativo, aunque no el principal.

En la Figura 1.5 se observan los patrones globales de los impactos observados en los últimos decenios atribuidos al cambio climático.

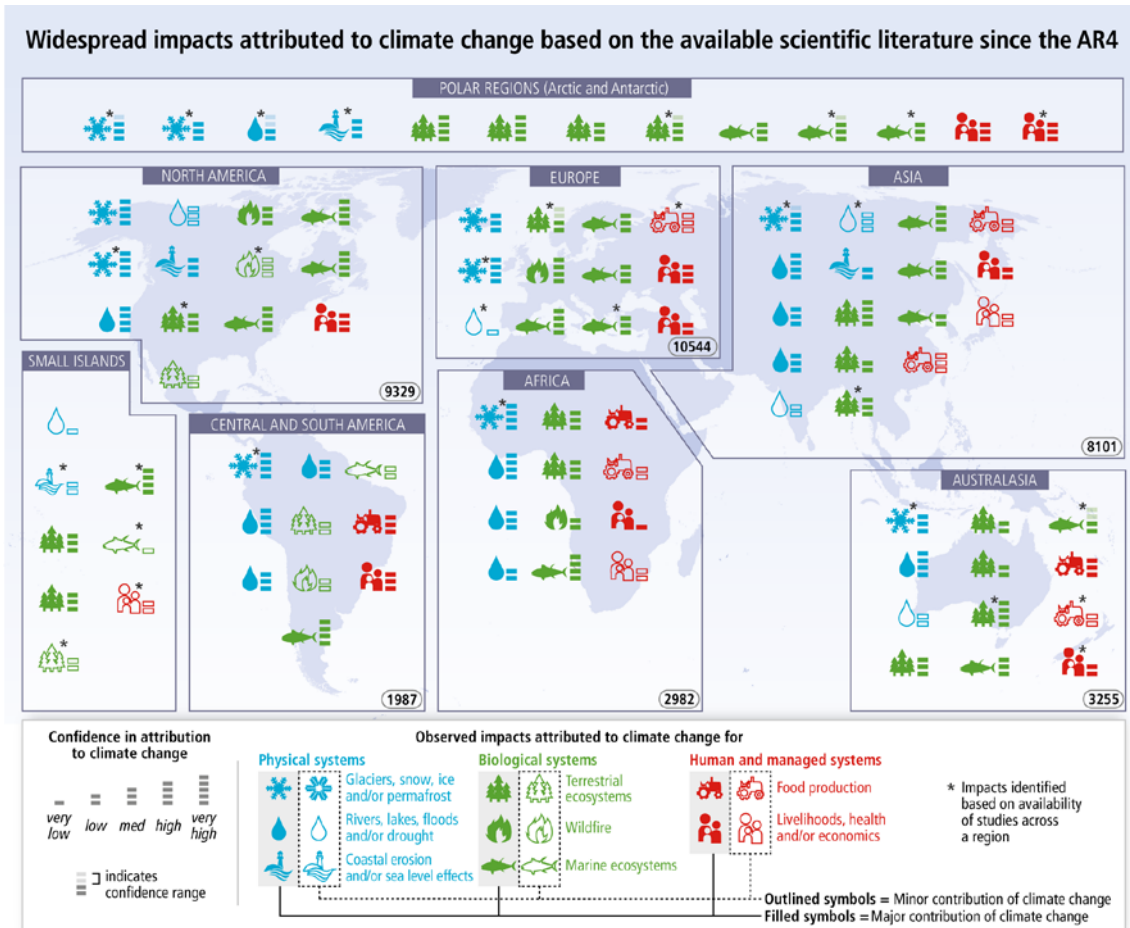


Figura 1.5.- Patrones globales de los impactos observados en los últimos decenios atribuidos al cambio climático. Los impactos más localizados se indican con símbolos en el mapa, colocados en el área aproximada de su ocurrencia. Los símbolos rellenos de color indican sistemas dónde se han observado impactos en los que el cambio climático ha jugado un papel importante, mientras que aquellos con impactos en los que el cambio climático ha tenido un papel de menor importancia se muestran con símbolos "huecos". Los impactos sobre sistemas físicos se representan en azul, sobre sistemas biológicos en verde y sobre sistemas humanos en rojo. También se indica el grado de confianza en la atribución. Fuente: IPCC (2015).

Respecto a los riesgos futuros asociados al cambio climático, el calentamiento global incrementa la probabilidad de impactos severos, generalizados e irreversibles. Algunos riesgos del cambio climático son considerables para un calentamiento de 1 o 2°C por encima de los niveles preindustriales. Los riesgos del cambio climático son altos o muy altos para aumentos de la temperatura media global iguales o superiores a 4°C, e incluyen impactos severos y generalizados en sistemas únicos y amenazados, extinciones sustanciales de especies y grandes riesgos para la seguridad alimentaria mundial y regional.

Los niveles de cambio climático que llevarían a superar determinados puntos de inflexión (umbrales que disparan cambios abruptos e irreversibles) siguen siendo inciertos, pero sí es claro que el riesgo de traspasar múltiples puntos de inflexión, en el conjunto del sistema planetario o en sistemas humanos y naturales interrelacionados entre sí, aumenta con el ascenso de la temperatura.

Respecto a los riesgos regionales, a lo largo del siglo XXI se proyecta que los impactos del cambio climático mermen el crecimiento económico, dificulten la reducción de la pobreza, amenacen aún más la seguridad alimentaria y generen nuevas bolsas de pobreza, particularmente en zonas urbanas y en focos emergentes de hambrunas. Los riesgos asociados al cambio climático varían a través del tiempo en todas las regiones, dependiendo de multitud de factores. En la Figura 1.6 se presenta una selección de riesgos clave para la región europea.

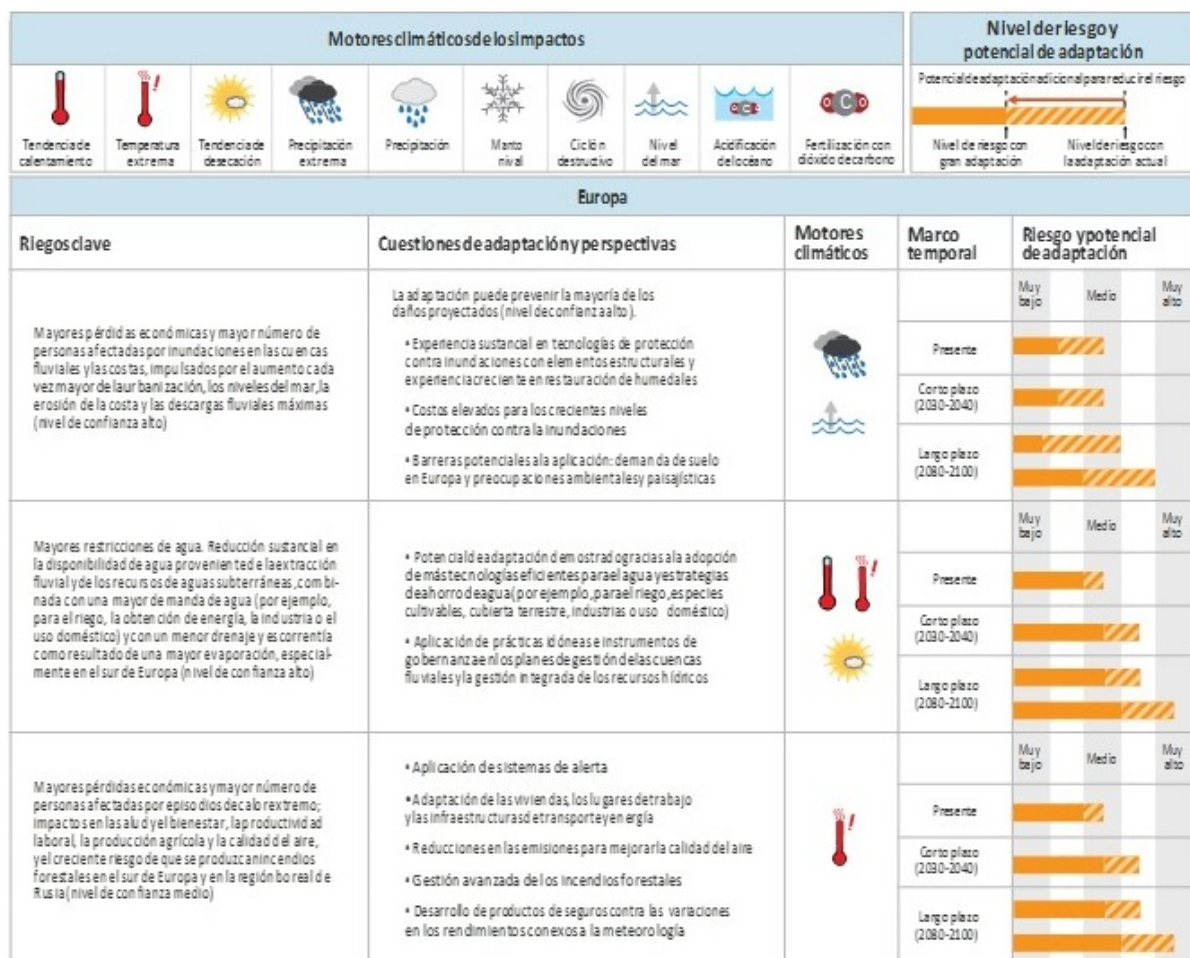


Figura 1.6.- Para cada riesgo clave se evalúan tres horizontes temporales distintos: el presente, el corto plazo y el largo plazo, contemplando en este último un calentamiento medio global de 2°C y 4°C sobre los niveles preindustriales. El nivel de riesgo, a su vez, se estima para un grado de adaptación similar al actual y para un escenario de alta adaptación, lo que refleja por un lado el potencial y por otro los límites de la adaptación. Fuente: IPCC (2015).

En el ámbito de la adaptación y vulnerabilidad y respecto a la gestión del suelo y la gestión avanzada de los incendios forestales, según aconseja el IPCC en el AR5 como cuestiones de adaptación, es importante el conocimiento de la capacidad de captación de CO₂ por las especies de laurisilva. Este conocimiento es importante ya que, mientras que está demostrado que la fotorrespiración y la respiración se incrementará proporcionalmente al incremento de las temperaturas, la asimilación neta

de C se incrementará en mayor o menor medida como resultado del aumento de CO₂ atmosférico. Sin embargo, esta respuesta al incremento del CO₂ puede estar atenuada tanto por: (1) la regulación de la capacidad fotosintética, que presenta una respuesta específica relacionada a su vez con una reducción del contenido de la enzima Rubisco o del N en hoja (Thomas y Strain, 1991), que resultará en una reducción en torno al 10% en la velocidad de carboxilación, no afectando a la capacidad de transporte de electrones (Ainsworth y Long, 2005), como por (2) la aclimatación de la conductancia estomática (gs), que se reducirá entre el 12% y el 20% (Ainsworth y Long, 2005) mucho más difíciles de cuantificar, ya que dependen de otros muchos factores entre los que también hay que considerar la sequía (Flexas et al., 2014). Las especies de laurisilva, y en referencia a su capacidad de adaptarse no sólo al cambio climático sino también como generadoras de cambios en la estructura vegetal donde abundan especies invasoras como la caña (*Arundo donax*), la zarza (*Rubus idaeus*) u otras especies, sobre todo en cultivos, bancales y zonas abandonadas, por especies menos pirófitas y que aunque generan menores tasas captación de CO₂, mejoran la defensa del suelo contra posibles avenidas, la captación de agua de escorrentía, la biodiversidad y otras ventajas que ofrecen estas especies frente a especies invasoras.

La respuesta de la adaptación las especies a largo plazo a los cambios en la concentración de CO₂ atmosférico puede ser modelizada con ecuaciones sencillas derivadas de estudios a corto plazo (Franks et al., 2013).

1.4.3 Grupo III: Mitigación del cambio climático

El Grupo de trabajo III contribuye al Quinto Informe de Evaluación (AR5, de sus siglas en inglés) analizando la literatura existente sobre los aspectos científicos, tecnológicos, ambientales, económicos y sociales de la mitigación del cambio climático. El informe recoge las opciones de mitigación, en diferentes sectores económicos y las implicaciones de las diferentes políticas de mitigación, pero sin prescribir cuáles en concreto deben adoptar los diferentes gobiernos.

Este grupo de trabajo propone para cada sector una serie de medidas. El apartado que compete al contenido de esta tesis se denomina Agricultura, silvicultura y otros usos del suelo (AFOLU), e indica que este sector causó el 24% de las emisiones de GEI, si bien las emisiones de este sector se han estabilizado desde el anterior informe de evaluación (AR4). El flujo total anual medio de GEI del sector fue 10-12 GtCO₂eq en el periodo 2000-2010, con emisiones globales de 5,0-5,8 GtCO₂eq/año provenientes de la agricultura y alrededor de 4,3-5,5 GtCO₂eq/año provenientes de la silvicultura y otros usos del suelo.

En general, las emisiones de AFOLU de los países desarrollados están dominadas por las actividades agrícolas, mientras que en los países en desarrollo están determinadas por la deforestación y degradación de bosques.

Las oportunidades de mitigación en el sector AFOLU son las siguientes:

- ◊ La reducción de las emisiones derivadas de cambios de uso de la tierra mediante reducción de la deforestación y la gestión de los cultivos y la ganadería, es secuestro de carbono en los suelos y en la biomasa.

- ◊ La sustitución de combustibles fósiles por biomasa para la producción de energía.

◊ La aplicación de nuevas tecnologías no evaluadas en el AR4, como el biocarbón o los productos de madera sustitutivos de materiales de construcción intensivos en consumo energético.

◊ Los cambios en la dieta humana y la reducción de residuos en la cadena de suministro de alimentos. Las barreras a su aplicación incluyen la resistencia cultural y social para el cambio de comportamiento. Sin embargo, en países con un alto consumo de proteínas de origen animal, los beneficios del cambio de dieta incluyen impactos positivos en la salud.

Las iniciativas de mitigación en el sector AFOLU deberían promover la innovación y los avances tecnológicos que aumentan la eficiencia en la agricultura y la silvicultura, y reducen la vulnerabilidad frente al clima, mejorando la resiliencia. Se sugieren como alternativa a los sistemas actuales, los sistemas multifuncionales.

Para reducir las emisiones han sido eficaces los incentivos económicos (por ejemplo, las líneas de crédito especiales para la agricultura de bajas emisiones de GEI, las prácticas agrícolas y forestales sostenibles, los créditos negociables y el pago por los servicios de los ecosistemas) y los enfoques normativos (por ejemplo, el cumplimiento de la legislación ambiental para proteger las reservas forestales de carbono mediante la reducción de la deforestación, las políticas de retirada de tierras en producción y el control de la contaminación del agua y del aire reduciendo la carga de nitratos y de las emisiones de N₂O).

La bioenergía ofrece muchas opciones de mitigación pero debe potenciarse el uso de residuos agrícolas y biocombustibles de segunda generación para mitigar los impactos adversos sobre el uso del suelo y la producción de alimentos. Los sistemas que utilizan bioenergía a pequeña escala, destinados a satisfacer las necesidades rurales, proporcionan sinérgicamente beneficios de mitigación y de acceso a la energía. La implantación de la bioenergía se deberá valorar realizando un completo análisis de ciclo de vida.

Tanto el potencial de mitigación como la sostenibilidad dependen de manera crucial de la protección del carbono terrestre (ecosistemas de carbono de alta densidad), la aplicación cuidadosa de fertilizantes, la buena gestión del territorio y de los recursos hídricos.

BLOQUE III. MACARONESIA Y LA LAURISILVA: CONCEPTO, ORIGEN, HISTORIA, DISTRIBUCIÓN Y ESTADO ACTUAL.

1.5 LA MACARONESIA

La Macaronesia o Islas Afortunadas (Makarón Nesoí) es el nombre geográfico, y para algunos también biogeográfico, conferido al conjunto de archipiélagos orientales del Atlántico Norte formado por las Azores, Madeira, Canarias y Cabo Verde. Se hallan ubicadas entre los paralelos 10 y 40º N y los meridianos 13 y 32º W de Greenwich. Todos ellos tienen origen volcánico y subvolcánico y su actividad todavía es visible en algunos. Sunding (1979) englobó en esta región biogeográfica la franja de la costa noroeste africana que va desde Agadir en Marruecos a Nouadhibou en Mauritania, así como los valles y “uadis” —cauces secos o estacionales de los ríos— de la cadena montañosa del Anti-Atlas.

A la hora de determinar las sucesivas circunscripciones de Macaronesia, que se considera sobre todo una región fitogeográfica, se ha puesto especial énfasis en la flora endémica de plantas vasculares cuyos elementos constituyen una parte sustancial del total de la misma: el 44,3% en Canarias, el 34,0% en Azores, el 29,4% en Cabo Verde y el 14,9% en Madeira (Whittaker y Fernández-Palacios 2007).

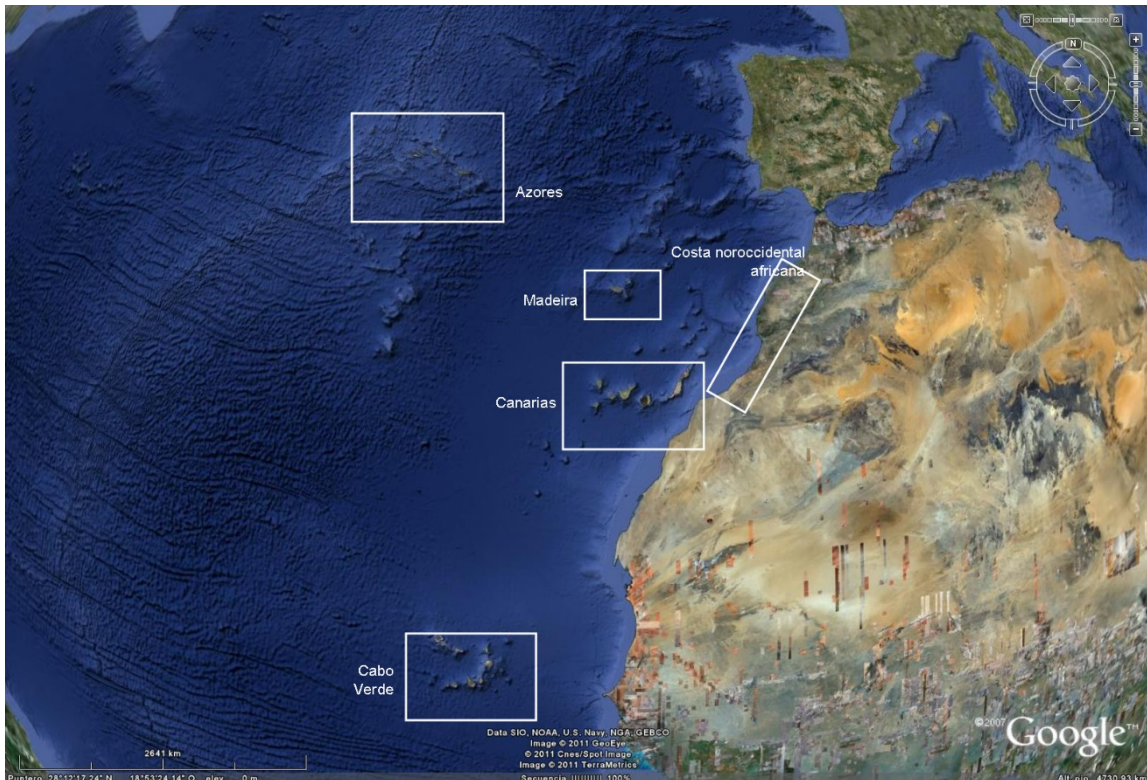


Figura 1.7.- Entorno actual de la Macaronesia. Fuente: GoogleEarth.

Las Islas Canarias representan el archipiélago con mayor extensión superficial (7.170 km²) cuya área es equivalente a la suma de los otros tres: Azores (2.400 km²), Madeira (870 km²) y Cabo Verde (4.030 km²) que constituyen la Macaronesia (14.440 km²). Canarias es también el que tiene un número

más elevado de especies nativas y naturalizadas (1.786), así como el mayor número de endemismos exclusivos del archipiélago (623), que casi triplican a los particulares del resto de la Macaronesia: Azores (63), Madeira (123), Cabo Verde (81). Su mayor riqueza florística y endémica se debe no sólo a su tamaño y antigüedad sino a otras causas como: su cercanía a las costas africanas, apenas 100 km entre Cabo Juby en el sur de Marruecos y la Península de Jandía en Fuerteventura [Azores: 1.300 km desde Lisboa., Madeira: 700 km desde las costas de Marruecos y Cabo Verde: 500 km desde Senegal), su latitud subtropical centrada (equidistante entre el Trópico de Cáncer y el paralelo 35° N que limita la cintura subtropical), a que posee la mayor altitud regional en el pico del Teide (3.717 m) de la isla de Tenerife y, sobre todo, su variado macrobioclima mediterráneo, regido por los vientos alisios del norte y la corriente fría de Canarias, que de forma invariable, con pocas modificaciones, fluyen desde hace miles de años. Todo ello ha permitido una especiación gradual insular continua en géneros, subgéneros y secciones favorables de este proceso en las Canarias: *Aeonium*, *Argyranthemum*, *Echium*, *Lotus*, *Micromeria*, *Monanthes*, *Pericallis*, *Sideritis*, *Sonchus* y *Teline*. Cabe destacar que sólo estos 10 géneros poseen 275 táxones endémicos no híbridos en las Canarias, lo que representa el 44 % del total de los endemismos canarios, así como un importante incremento de los sintáxones en el territorio, sobre todo de comunidades permanentes (Greenovio-Aeonietea) (Santos, 1999).

Como se describe en Santos (1999), las relaciones de la vegetación y de la flora (actuales y pretéritas) con el territorio geobotánico Mediterráneo Afroeuropeo de referencia son grandes y evidentes. Lo primero que se advierte, si tenemos en cuenta el conjunto de la vegetación potencial insular, tanto la climatófila sucesional (sigmetos) como la permanente o asucesional vivaz (permasigmetos), es que no pudo haber sincronía en los procesos de neocolonización desde el continente, habida cuenta las diferentes exigencias bioclimáticas de sus clases de vegetación: *Kleinio Euphorbietea canariensis* (tabaibales, cardonales infra-termomediterráneos áridos y semiáridos canarios), *Oleo cerasifonnis-Rhamnetea crenulatae* (microbosques abiertos y altifruticedas esclerófilas), *Chamaecytisos-Pinetea canariensis* (pinares canarios y retamares del Teide mesooromediterráneos seco-subhúmedos canarios), *Pruno hixae-Lauretea novocanariensis* (bosques planipereonifolios lauráceos infra-mesomediterráneos seco-húmedos y termo-supratemplados submediterráneos húmedo-ultrahiperhúmedos), Greenovio aureae –Aeonietea (comunidades rupícolas rosulado-suculeotas de crasuláceas comofíticas y casmo-comofíticas infra-supramediterráneas árido-húmedas), *Crithmo-Limonietaea* (comunidades rupícolas crasifolias, arrosetadas, pulvioliformes) y cespitosas (haloanemógenas litorales infra-mesomediterráneas árido-subhúmedas y termo-mesotempladas mediterráneas y atlánticas europeas); en Canarias *Frankenio ericifoliae-Astydamion latifoliae* (comunidades rupícolas casmofíticas mediterráneas, tropicales, templadas y boreales hipermicrotérnico-macrotérmicas árido-ultrahiperhúmedas cosmopolitas).

La llegada de diásporas de plantas vasculares desde el continente a los archipiélagos, como es lógico, se inició cuando empezaron a emerger algunas islas, al parecer las primeras en el Oligoceno (30 Ma), en cualquier caso mucho antes de la existencia del actual macrobioclima mediterráneo, cuya antigüedad máxima se cifra en 8 Ma. De los tiempos antiguos y del Mioceno (24,6-5,1 Ma), parece saberse poco sobre las plantas vasculares que poblaron la Macaronesia entonces emergida, salvo conjeturas más o menos verosímiles como, que antes de la desecación del Mediterráneo en el Mesiniense (6,1-5,1 Ma) debieron existir bosques subtropicales lauráceos precursores de las actuales laurisilvas, que a su vez tuvieron diversas conexiones interinsulares, al menos ornitócoras que no pudieron evitar la especiación selectiva en cada archipiélago, más acusada en las Azores por sus determinantes latitud y macrobioclima templado hiperoceánico. Otro tipo de vegetación canaria,

que probablemente tiene también origen anterior al Mesiniense y por ende premediterráneo, son los tabaibales y cardenales áridos y semiáridos endémicos de las Islas Canarias pertenecientes a la clase *Kleinio-Euphorbia canariensis*.

La vegetación canaria de linajes claramente mediterráneos y paleomediterráneos que tuvo afinidades bioclimáticas con la continental afroeuropea durante algunos millones de años, corresponde a las de las clases *Rhamno crenulatae-Oleetea cerasiformis* (altifruticadas y microbosques esclerófilos y micrófitos semiárido-secos canario-madeirenses) y *Chamaecytisos-Pinetea canariensis* (pinares y retamares o reinos seco-subhúmedos canarios), cuyas relaciones florísticas y sinecológicas con los territorios mediterráneos afroeuropeos son evidentes; ya que existen táxones comunes con la clase de vegetación austroeuropa y norteafricana de los bosques y prebosques esclerófilos mediterráneos *Quercetea ilicis*, algunos de ellos en proceso avanzado de especiación como: *Asplenium onopteris*, *Arisarum simorrhinum*, *Daphne gnidium*, *Osyris quadripartita*, *Phillyrea angustifolia*, *Pistacia lentiscus*, *Ruscus aculeatus*, *Smilax aspera*, etc., si bien, en algún caso de dudoso estatus nativo en las islas.

Las Canarias ubicadas en la franja latitudinal subtropical (27° 38' N-29° 25' N) tienen unos bioclimas: mediterráneo pluviestacional, xérico y desértico oceánicos genuinos, con los meses de mayor aridez anual ($P < 2T$), que corresponden invariablemente a los meses de día largo, es decir los situados entre el equinoccio de primavera y el de otoño, circunstancia que se mantiene incluso en los territorios desérticos de ombrotipo hiperárido de las Canarias Orientales. Los vientos dominantes son los alisios del norte, que provocan nieblas abundantes a barlovento en los relieves, sobre todo en las islas centrales y orientales entre los 300 y 1.300 m. Este efecto se produce incluso muchos días por la mañana durante el verano, pero las criptoprecipitaciones nebulosas estivales se disipan con rapidez sin llegar a humectar el suelo a causa de la baja humedad relativa del aire en esas épocas (Ritter et al., 2015). Por todo ello, las nieblas y criptoprecipitaciones solamente tienen un efecto conservador y amortiguador de la evapotranspiración (Ritter et al., 2009) del monte verde durante el largo verano canario, que en los territorios de laurisilva potencial (*Pruno hixae-Lauretalia novocanariensis*) persiste de 4 a 5 meses consecutivos con $P < 2T$, de los cuales al menos dos su ombrotipo es árido o biperárido ($P < T$).

1.6 LA LAURISILVA

La laurisilva es considerada un bioma disyunto (Alcaraz, 2012) muy fragmentado, propio de zonas con lluvias invernales, no expuestas a sequía pronunciada y con inviernos suaves, sin heladas (Figura 1.8). La laurisilva son bosques propios de áreas subtropicales húmedas influidas por vientos alisios y monzónicos, así como zonas templadas lluviosas condicionadas por vientos marítimos del Oeste: las de partes orientales de continentes afectadas por alisios y/o monzones y las occidentales sometidas a regímenes de vientos marítimos de poniente.

La flora que lo compone es de origen tropical antiguo, presentando un elevado número de paleoendemismos. El clima de las laurisilvas es suave, sin grandes oscilaciones térmicas anuales (hiperoceánico), con precipitaciones uniformemente distribuidas a lo largo del año, con heladas ausentes o escasas (Alcaraz, 2012). Actualmente los bosques de laurisilva crecen en las Islas Canarias en zonas subtropicales (27–29 °N), en elevaciones entre 500 y 1400 m sobre el nivel del mar y están dominados por especies endémicas siempreverdes, en microclimas tipo húmedo mediterráneo (Perez de Paz, 1990).

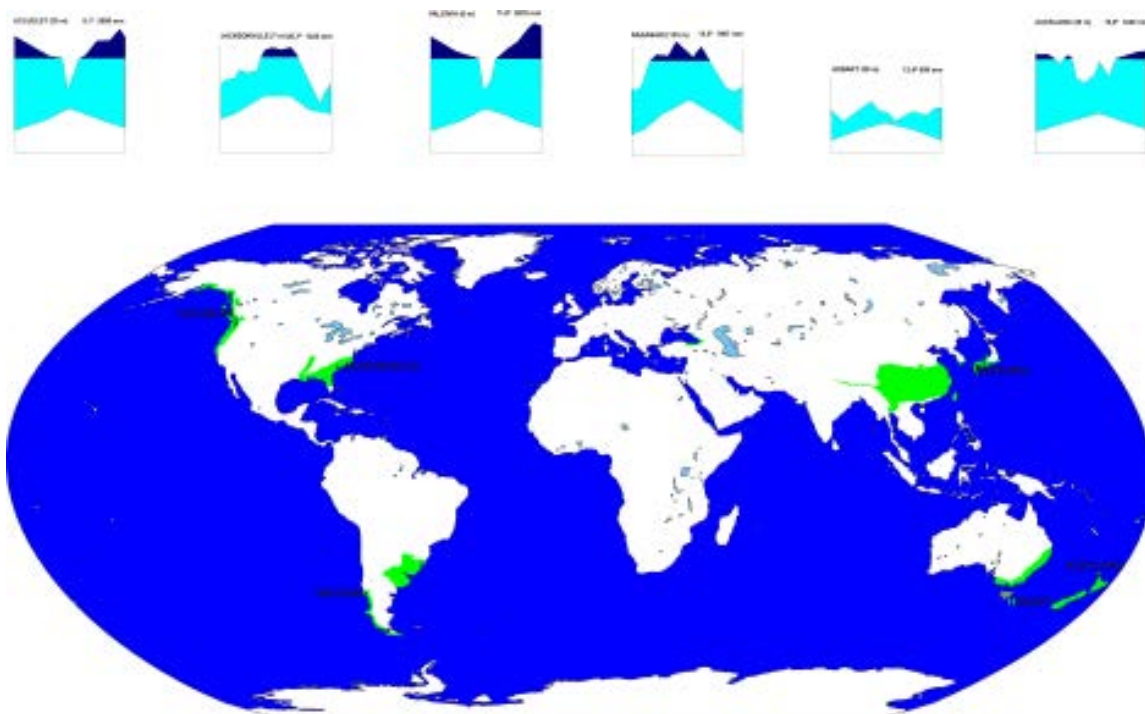


Figura 1.8.-. Distribución de laurisilvas en la Tierra y diagramas ombrotérmicos representativos. Fuente: Alcaraz (2012)

Respecto a los suelos, son muy diversos, aunque suelen presentar procesos de edafogénesis rápidos, muy condicionados por la geomorfología y el material original: si es sobre basaltos: ferrisoles y nitrosoles, sobre rocas volcánicas recientes: andosoles y sobre arenas cuarcíticas: podzoles). En las zonas tropicales y subtropicales a menudo son ricos en sesquióxidos, presentando los suelos volcánicos altos niveles de Al y Fe activos, lo que les confiere una elevada fijación del P (Iglesias-Jimenez et al., 1993). De hecho, la elevada retención de aniones (> 85%), que es una de las propiedades que se utiliza para definir estos suelos, convierte a menudo al fósforo en un nutriente que actúa como limitante, siendo sus principales fuentes los complejos aluminio-fosfato y orgánico-Al-P (Negrín et al., 1996). Los materiales ándicos confieren a los suelos buenas propiedades físicas, especialmente alta retención y transmisividad del agua y estabilidad estructural (Hernandez-Moreno et al., 2004). La laurisilva canaria es capaz de depositar grandes cantidades de hojarasca sobre el suelo, bajo la cual puede desarrollarse una gran actividad microbológica. Esta vegetación también es responsable del alto contenido en materia orgánica a nivel superficial y confiere a los suelos un carácter hidrofóbico que disminuye la infiltración (Regalado et al., 2003). Además, una baja densidad aparente (< 0,9 t/m³), unida a que la gran estabilidad estructural favorece la buena conductividad hidráulica (Armas-Espinel et al., 2004). Un estudio reciente demuestra que existe gran variabilidad incluso dentro del suelo de una misma zona de laurisilva, encontrándose diferencias significativas para todas las propiedades del suelo

(excepto para el Al y Mg intercambiables) entre las áreas de infiltración bajo la copa. También concluyen que la *Morella falla* induce modificaciones significativas en las propiedades del suelo respecto a las otras especies arbóreas estudiadas (Aboal et al., 2015). Por tanto, los suelos ándicos sobre los que se desarrolla la laurisilva presentan características particulares que condicionan la disponibilidad y absorción del agua y los nutrientes.

Son muy variadas las especies que caracterizan el estrato arbóreo de la laurisilva a nivel mundial. Debido a la fragmentación y dispersión del bioma, presenta una gran viabilidad fisionómica, distinguiendo bosques de laurisilva caracterizados por Alcaraz (2012):

- ❖ Planoperennifolios: laurifolios, con hojas con superficies lisas y cutículas brillantes, algunas con cutículas engrosadas y cierto grado de esclerofilia, verdes todo el año.
- ❖ Coníferas: lugares más fríos, con algunas heladas, hojas lineales y aplanadas.
- ❖ Mixtas: con caducifolios, pinos y laurifolios.

Respecto a la estructura del bosque, presenta complejidad estructural, variada composición de formas vivas y abundancia de lianas y epífitos. Árboles a veces con troncos cilíndricos y rectos, con árboles emergentes que no forman estrato continuo. La competencia por la luz en estos bosques es intensa y constituye uno de los procesos clave en la organización de la estructura vegetal.

En la siguiente Tabla 1.2, se presentan características de algunas de las masas presentes a lo largo de la geografía mundial.

Tabla 1.2. - Biomasa y producción en laurisilvas: (1), (2) y (3) toposecuencia de bosques de Nothofagus betuloides en la Isla Grande la Tierra del Fuego (Argentina), de menor a mayor altitud. En las partes media (2) y alta (3) la única especie arbórea es Nothofagus betuloides; en las zonas bajas (1), el bosque es mixto, con Maytenus magellanica y Drimys winteri en el sotobosque, pero los datos sólo se refieren a N. betuloides. (4) Laurisilva de Nothofagus. (5) Laurisilva de Castanopsis en Okinawa. (6) Laurisilva de la cuenca hidrográfica Coweeta. Fte: Alcaraz (2012).

	Selva magallánica			Nueva Zelanda	Japón	Sureste EE.UU.
	1	2	3	4	5	6
Edad del bosque	465	628	339	300/400	55	
Densidad (árboles /Ha)	251	1361	2692	1110	2900	
Área basal (m ² /Ha)	75,5	62,75	107,7	67	47,93	
Altura	< 32	< 19	< 15			
LAI (m ² / m ²)	3	2,48	4,45	7	5,99	6,2
B aérea total (t/Ha)	468	246,6	311,7	318,4	193,29	139,9
B hojas (t/Ha)	5,2	4,41	7,74	9,3	7,7	5,6
B restos (t/Ha)				62		51,4
PPN aérea (t/Ha y año)	8,31	4,89	8,3	11,2	13,68	8,4
PNN hojas (t/Ha y año)	2,4	2,17	3,44			
Troncos caídos	24	146	23			

1.7 LAURISILVA EN CANARIAS

1.7.1 Concepto

Numerosos estudios caracterizan el clima de las Islas Canarias, destacando los de: Huetz de Lempis, 1969; Kämmer, 1974 y Hernández-Abreu, 1977, concluyendo (entre otros aspectos) que la estructura térmica vertical de la atmósfera en la región macaronésica se caracteriza por un aumento de la temperatura con la altura. Como se describe en Ritter et al. (2015), la inversión de temperatura, junto con el levantamiento orográfico de masas de aire húmedo, impulsada por los vientos alisios hacia las islas de mayor relieve, es responsable de la creación de una capa de estratocúmulos estable entre 900 y 1500 msnm en las Islas Canarias (España). Font Tullot (1956), utilizando un conjunto de datos de 40 años de la isla de Tenerife, estableció que la capa de inversión variaba estacionalmente desde 1600 m snm (normalmente en invierno) y 1.200 m snm, en verano. Estudios utilizando los datos de radiosondeo regulares confirmaron estos resultados (Rodríguez, 1999). Esto conduce a la presencia de nubes bajas frecuentes o niebla, principalmente en las laderas de barlovento de las Islas Canarias occidentales.

Estas son las características principales que permiten la supervivencia de los bosques de laurisilva en el archipiélago. Según Wildpret de la Torre y Martín Osorio (1997) las características que definen a la laurisilva canaria son:

1. Dominancia de especies arbóreas siempreverdes, con hojas enteras y coriáceas y con una textura brillante y lustrosa.
2. Las yemas en las especies arbóreas se encuentran desnudas o parcialmente protegidas.
3. Presencia de varias especies de lianas, que dan un aspecto suntuoso a este bosque.
4. Presencia de epífitos creciendo sobre los troncos y las ramas.

En general, la laurisilva confinada a las islas macaronésicas es considerada como una “paleoflora viviente” (Ciferri, 1962; Meusel, 1965), vegetación fósil, relicto del terciario (Oberdorfer, 1965; Walter, 1968). El bosque europeo del Terciario presumiblemente tuvo una apariencia y una ecología bastante similar al que actualmente encontramos en el bosque de laurisilva de las Islas Canarias.

1.7.2 Origen

Según Ehrendorfer (1994) durante el Terciario inferior (Paleoceno, Eoceno y Oligoceno) predominaba en la Tierra un clima (sub)tropical extraordinariamente cálido y uniforme. Incluso en las zonas hoy templadas del hemisferio boreal preponderaban las pluvisilvas siempre verdes tropicales-subtropicales con lauráceas, moráceas, juglandáceas primitivas, palmeras, helechos tropicales, etc. Irradiaciones de estas floras tropicales llegaron incluso hasta lo que ahora es la región ártica de Alaska, Groenlandia, etc.

En el Terciario superior (Mioceno y Plioceno) todo el planeta sufre un enfriamiento progresivo, que alcanza su máximo en los períodos glaciales del Cuaternario. Además, la formación de montañas (Alpes, Himalaya, Cordilleras del Nuevo Continente, etc.), la reducción o desecación de masas de agua marinas y límnicas, etc., condujeron a una continentalización generalizada de los climas. Por ello se produjo un desplazamiento de las zonas florísticas y de vegetación hacia el sur, la extinción de casi

todas las estirpes tropicales y también de muchas de las artoterciarias termófilas (p. e. géneros *Ginkgo*, *Sequoia*, *Magnolia*, ...), y la formación de grandes hiatos en la distribución de muchas especies holárticas del bosque planifolio en el espacio continental del Asia media y en el oeste de América del Norte.

La posterior aparición de climas calurosos continentales, secos en verano, en las zonas (sub)meridionales (por ejemplo, en los países mediterráneos, en el oeste de América del Norte y también en el hemisferio austral, como en Chile) condujo a la transformación de las floras locales, pluvisilvas siempreverdes, en floras de esclerófilos.

El origen de la flora esclerófila está bien documentado en las floras fósiles oligocenas y miocenas de Hungría que contienen, por ejemplo, precursores de las especies actuales de *Laurus*, *Arbutus*, *Ceratonia*, *Pistacia*, etc., y también en el oeste de América del Norte. Sin embargo, algunos restos de la flora siempreverde quedaron relegadas a ciertos enclaves, que por una circunstancia u otra, permanecieron ajenos a dichos cambios climáticos. Este fue el caso de Canarias, Madeira y Azores. En la actualidad, algunas especies pertenecientes a la flora subtropical húmeda se encuentran presentes en la península Europea, principalmente en los bosques húmedos mixtos de alcornoques en el sur de la Península Ibérica, como pueden ser *Prunus lusitanica*, *Woodwardia radicans*, *Calcita macrocarpa*, *Davallia canariensis*, *Umbilicus heylandianus*, y algunas otras (Wildpret de la Torre y Martín Osorio 1997).

Más tarde los espacios particularmente estables en el aspecto geológico de la Península Ibérica y del noreste de África, así como del sudeste de Asia, fueron decisivos para el desarrollo de la actual flora mediterránea.

1.7.3 Historia de la laurisilva

La transformación del paisaje natural de las Islas comenzó con la llegada de los primeros aborígenes (guanches), que pudieron ocupar las islas hace 2000-3000 años antes de la llegada de los conquistadores Hispánicos a finales del siglo XV (Del Arco et al., 1997; Machado et al., 1997; De Nascimento et al., 2008). Estos primeros colonizadores, generalmente considerados de forma modesta en la literatura, parece actualmente que tuvieron un mayor impacto que lo establecido inicialmente, de acuerdo con los datos interpretados a partir de los datos recolectados en los sedimentos de La Laguna, en Tenerife (De Nascimento et al. 2008). Aunque no utilizaran el hierro ni herramientas sofisticadas, usaban el fuego para generación de cultivos y la introducción de cabras, ovejas, cerdos, los cuales tuvieron bastante efecto sobre la vegetación natural, llegando incluso a la extinción de algunas especies (Del Arco 1993; Fernández-Palacios et al. 2008).

En Gran Canaria, hoy solo encontramos unos pocos relictos. Hace más de 30 años destacados autores, como Kunkel y Bramwell, coincidían en que la superficie ocupada por la laurisilva en la isla se había reducido a un 1% de la masa original. A principios de los noventa Carlos Suárez (1994), otro gran investigador de la flora de Canarias, consideraba que “la situación global de los fragmentos de monte verde en Gran Canaria es más desoladora de lo que ya estimaba Kunkel”.

Por su interés se reproduce el estudio de García C. (2008) sobre la historia de la desaparición de las masas de laurisilva en Gran Canaria, que se puede dividir en dos fases. La primera coincide con la etapa azucarera, iniciada prácticamente el día que finalizó la conquista, y la segunda en el tránsito del antiguo al nuevo régimen, a fines del S. XVIII y principios del XIX, cuando la presión demográfica

que soportaba Gran Canaria provocó una desaforada “hambre de tierras” que dio lugar a la práctica desaparición de todas las masas arboladas que aún quedaban en las medianías del norte.

Al comienzo de la Era, cuando los antiguos canarios arriban a la isla, los ecosistemas se encuentran en una situación climática, es decir con todas las condiciones óptimas para su normal desarrollo y evolución. Hoy conocemos cuáles eran las “áreas de vegetación potencial” y donde se ubicaba la laurisilva grancanaria, pero no sabemos cuál fue el impacto que durante cientos de años causó la sociedad aborigen sobre este ecosistema. Sin embargo, hay datos suficientes para afirmar que, en contraposición a lo que ocurrió en otras zonas de la isla -especialmente en la costa- los antiguos canarios no eligieron el monteverde para instalar sus principales poblados. Se puede afirmar que la existencia de yacimientos arqueológicos de habitación es excepcional en este ecosistema umbroso, que era utilizado preferentemente como área ganadera y de recolección. Como confirman los datos aportados por la arqueología y las fuentes etnohistóricas, la presión producida por la sociedad aborigen en las masas de laurisilva fue insignificante frente a la que se produciría a finales del S. XV, tras finalizar la conquista.

El azúcar era un gran negocio a fines del “quatrocento”, pero para su producción se necesitaban importantes cantidades de recursos en el proceso de elaboración. Las islas contaban con un clima propicio para la instalación del cultivo y, además, existían grandes masas de laurisilva, frondosos bosques que podrían proveer de madera y leña a los ingenios, así como numerosas aguas corrientes que servirían para regar las cañas y como fuente de energía para mover los molinos donde éstas serían trituradas, primer paso en la elaboración del azúcar.

A fines del siglo XV se distingue un período de “instalación” del cultivo que se inicia al finalizar la conquista. Rápidamente llegan desde Madeira los esquejes de las cañas y con ellos una amplia gama de especialistas, principalmente lusos, imprescindibles para impulsar la producción. De forma vertiginosa, la industria sacarosa se adapta a la geografía insular. Así, en los montes canarios de laurisilva se repetían las experiencias adquiridas en los archipiélagos portugueses desde hacía décadas para el mejor aprovechamiento y rentabilización de los recursos imprescindibles -agua y madera- en las tareas de los “ingenios”.

En esta primera fase de la colonización se entra “a jecho” (a hecho) en las masas forestales, desde el bosque termófilo que existía en la Cuenca del Guinguada hasta el monteverde en las Vegas (Sta. Brígida-San Mateo), también en el Pinar de la Ciudad y en el Palmeral de Tamaraceite, que van siendo “desmontados” aceleradamente. A la par, se van implantando “ojeros” en la laurisilva de Teror y Firgas, en terrenos próximos a los ingenios de Tenoya y Arucas, así como en Moya, en el en el Palmital de Guía, en el Pinar de Gáldar o en el Valle de Agaete.

Carlos Suárez, en su libro “Estudio de los relictos actuales del monte verde en Gran Canaria” (1994) analiza la historia de la laurisilva en Gran Canaria, parte del cual se reproduce por su interés:

A principios del S. XVI se instalan nuevos ingenios. A partir de entonces podemos estimar el inicio de una segunda fase que se corresponde con un período de expansión del cultivo de la caña y por tanto de constante deforestación de la laurisilva, que continúa desapareciendo de forma acelerada. El impacto ya es de tal magnitud que en 1518 se emite una Real Cédula dirigida a “remediar el desorden en la explotación de los montes y en la que se manda, para evitar daños futuros, elegir lugares adecuados para proceder a la repoblación forestal y a que se conservasen con el mayor cuidado los árboles existentes.” Sin embargo, en la práctica, esta disposición no sirvió para nada pues las

influencias de los “señores de los ingenios”, muy acreditados -si no presentes- en el poder insular, lograron dilatar en el tiempo las diligencias previstas para amortiguar la repercusión que la industria azucarera ejercía sobre la foresta.

En la década de los veinte del XVI se pueden contabilizar más de 25 ingenios funcionando en la isla. La presión que ejerce la industria azucarera, junto al propio proceso de colonización, sobre los montes de laurisilva es de tal envergadura que, solo cincuenta años después de la conquista, había que importar madera de las otras islas para mantener la actividad de los ingenios. Al iniciarse la década de los treinta la industria azucarera se encuentra con grandes problemas para encontrar recursos madereros.

Ya en la década de los treinta entramos en el período de consolidación del modelo azucarero que abarca unas tres décadas, prolongándose hasta los años sesenta/setenta del S. XVI. El negocio es floreciente y lo pertinente es controlar adecuadamente el uso de los recursos lo que en cierta medida parece que se consigue. En efecto, parece que a partir de las Ordenanzas de Melgarejo se frenan las actividades “desordenadas” que hasta entonces venían imperando en los montes propiedad de la Corona. A partir de su promulgación, el uso y aprovechamiento de los montes estaba condicionado a licencias que concedía el Concejo lo que, al parecer, limitó bastante la explotación arbitraria del monte.

Desde el último cuarto del S. XVI se percibe un paulatino abandono del cultivo de la caña y la merma en la producción de azúcar es muy clara, aun así a fines del siglo existen grandes extensiones de cultivos de cañas que son tratadas en 7 u 8 ingenios. Es indudable que los ingenios siguen consumiendo “monte” y cuando se produce el ataque de Van der Does, en 1599, algo más de cien años después de finalizada la conquista, el monteverde en Gran Canaria ya ha sufrido una transformación radical. El Laurel en Teror y el Pinar de la Ciudad han sido arrasados. En Valsendero y en el Palmitar de Guía los desmontes son considerables y solo en los términos de la Montaña de Doramas se mantienen algunas zonas indemnes.

A mediados del XVII el azúcar es prácticamente marginal en la economía insular, ya que hacía décadas que había comenzado a producirse una profunda diversificación en la producción agrícola. La industria azucarera en un siglo y medio contribuyó a desmontar una parte sustancial de la laurisilva Gran Canaria. Testimonios recogen la referencia del ingenio de Arucas, activo hasta avanzado el siglo XVII (1652), cesando pocos años después el trabajo de la industria azucarera que dio paso a la implantación del cultivo de la vid.

De todos modos el crecimiento sostenido de la población a lo largo del siglo XVI y los dos primeros tercios del siglo XVII, motivó un hambre de tierras que sólo se vio atenuado con la ocupación de áreas boscosas. Esta ocupación fue propiciada legalmente por la Corona de Castilla, que cedió terrenos dentro de la zona comunal de la Montaña Alta. Sin embargo, en este siglo la vegetación potencial aún conserva gran parte de su integridad, como queda reflejado en las numerosas descripciones de este período. En 1634, D. Cristóbal de la Cámara, obispo de Gran Canaria, atravesó el bosque en toda su extensión y lo que escribió en sus sinodales prueba que en aquella época era aún muy notable:

“Es pues aquella Montaña de Doramas de las grandiosas cosas que España: muy cerrada de variedad de árboles, que mirarlos a lo alto casi se pierden de vista, y puestos a trechos en unas profundidades y unas peñas, que fue singular obra de Dios criarlos allí. Hay mucho arroyo, y nacimiento de frescas aguas y están los árboles tan ocupados que el mayor sol no baja a la tierra”

Durante la segunda mitad del siglo XVIII, se intentó llevar a cabo algunas reformas en la estructura agraria, procediendo a los repartos de tierras de propiedad de los municipios y las tierras y aguas realengas entre los campesinos. Pero la existencia de profundas diferencias de clase en la sociedad agraria de la época hacía que, junto al deseo del campesinado por acceder a una pequeña parcela, el sector de propietarios aspirase a mayores extensiones (Bethencourt Massieu et al., 1977).

En 1780, Viera y Clavijo recorrió la Montaña dejándonos de ella varias descripciones, donde refleja la situación del entorno del monte Doramas, en la que se recoge esta muy prolija en su Diccionario de Historia Natural:

“Extiéndase entonces Doramas cosa de seis millas. Casi nada era comparable en el mundo a esa espesura, lozanía, verdor y deliciosas frondosidad. La robusta, descollada y numerosa arboleda que la poblaba tenía el raro privilegio de componerse la mayor parte, de árboles y arbustos indígenas, esto es, de vegetales propios y privativos del país. Tales eran el paloblanco, el barbuzano, el viñátigo, el follado, la llamada haya, el escobón, la jinja, la mocanera, el drago, el poleo de montaña, etc; sin contar los innumerables laureles y otros árboles apreciables.”

La imperiosa necesidad de atenuar la conflictividad social del campesinado y aumentar la producción destinada al abastecimiento interior conlleva a realizar el repartimiento de la Montaña Doramas en 1804-1805. En total se reparten 137 suertes entre 149 vecinos de los pagos de Guía, Moya y Firgas (Bethencourt Massieu et al., 1977). A la par se realizaban estos repartimientos se continuaban concediendo terrenos a grandes propietarios, como es el caso de la cesión en 1812 a D. Miguel González Corvo de una suerte de 5 fanegadas (Alzola, 1973), con el consiguiente revuelo de los convecinos que veían como los terrenos realengos escapaban de sus verdaderos beneficiarios.

Como final de este proceso, durante la tercera década se conceden las dos últimas datas en la Montaña. Una de ellas al General Morales, con 904 fanegadas que ocupan todo el sector central de la Montaña, y otra que se concedió en 1832 a su yerno, el Brigadier Delgado, con 480 fanegadas.

Durante la segunda mitad del siglo XIX, consolidada la privatización definitiva del bosque, se sucede su progresiva desmantelación con una fuerte sobreexplotación maderera y la roturación de todos sus terrenos para cultivos de papas, maíz y trigo.

Queda reseñar que aún mantenían cierta integridad los terrenos que en el Barranco de la Virgen mantenía la Iglesia, a través de la Cofradía de la Basílica del Pino de Teror, con unas 200 fanegadas de terrenos, en su mayor parte montuoso. Sin embargo, el proceso desamortizador, iniciado en 1836, hace que todas estas fincas pasen a manos particulares en el año 1866.

Durante el siglo XX, se acaba de configurar el actual paisaje de esta zona. El inicio de la I Guerra Mundial hace que, desde 1914 a 1919, especialmente las arboledas del núcleo central de la data del General Morales, sucumbiera bajo el empuje de las hachas. La leña era transportada por arrieros en caballos y mulas hasta el Barranco de Azuaje, lugar hasta donde llegaba en aquel tiempo la carretera y desde donde se cargaba en carros hasta Las Palmas de Gran Canaria.

Con la finalización de la contienda mundial y el mayor control que llevaba a cabo la administración forestal sobre las zonas boscosas, especialmente sobre los Tilos de Moya, decayó la corta de leña en esta zona. En 1919 se instaló una serrería en la Montaña, siendo posiblemente en este período cuando se iniciaron las plantaciones de eucalipto en los lomos deforestados de la Montaña.

En la década de los 30, hay que resaltar la labor de plantación de frutales y otras especies maderables en las propiedades de la Heredad de Aguas de Arucas y Firgas, especialmente en las laderas del Barranco de la Virgen, siendo principalmente castaños y manzanos las especies introducidas (Riskallal Santana, 1990).

En 1940 se creó el Patrimonio Forestal del Estado, que más tarde se transformó en ICONA. El 18 de diciembre de 1953, uno de los Decretos de Repoblación Forestal Obligatoria en fincas de Canarias, dictado por el Ministerio de Agricultura, afectaba a una gran porción del territorio incluido dentro del dominio potencial de monte verde. Este Decreto, que declaraba obligatoria y de reconocida urgencia la ejecución de obras de repoblación, incluía un total de 8.000 ha y afectaba a fincas en Gáldar, Guía, Moya, Valleseco, San Mateo y Valsequillo dentro del ámbito potencial de la laurisilva.

Otro de los sectores del ámbito del monte verde que son propiedad de la administración son los Tilos de Moya, adquiridos por el Cabildo Insular entre 1972-1978, afectando a cerca de 43 ha, consorciados con el ICONA para su repoblación. La finca de Osorio, con más de 200 ha es otra de las propiedades públicas en este ámbito, así como el Brezal del Palmital y otros terrenos adquiridos en el siglo XXI en el ámbito de la extensión forestal.

Tanto la Ley 12/1987, de Declaración de Espacios Naturales Protegidos, como el posterior Texto Refundido 1/2000, y la entrada en la Unión Europea con la declaración de Espacios Naturales y la entrada de estos espacios en la Red Natura 2000, han generado un nivel de protección que ha permitido tanto el mantenimiento como la recuperación de esta masa boscosa.

1.7.4 Distribución de la laurisilva en Canarias

Según Del Arco et al., (2010), fitosociológicamente, la laurisilva canaria pertenece a la clase Pruno hixae-Lauretea Novocanariensis. Es el ecosistema forestal más diverso de las islas y que presenta un estrato arbóreo pluriespecífico. La familia de las lauráceas con sus cinco especies arbóreas es la mejor representada (*Apollonias barbujana*, *A. ceballosii*, *Laurus novocanariensis*, *Ocotea foetens* y *Persea indica*), pero también está representado por especies de otras familias: *Aquifoliaceae* (*Ilex canariensis*, *I. perado* subsp. *lopezlilloi* y subsp. *platyphylla*), *Caprifoliaceae* (*Sambucus palmensis*, *Viburnum rigidum*), *Ericaceae* (*Arbutus canariensis*, *Erica arborea*, *E. platycodon*), *Euphorbiaceae* (*Euphorbia mellifera*), *Myricaceae* (*Myrica faya*, *M. rivas-martinezii*), *Myrsinaceae* (*Heberdenia excelsa*, *Myrsine canariensis*), *Oleaceae* (*Picconia excelsa*), *Rhamnaceae* (*Rhamnus glandulosa*), *Rosaceae* (*Prunus lusitanica* subsp. *hixa*), *Salicaceae* (*Salix canariensis*), *Sapotaceae* (*Sideroxylon marmulano*) y *Theaceae* (*Visnea mocanera*).

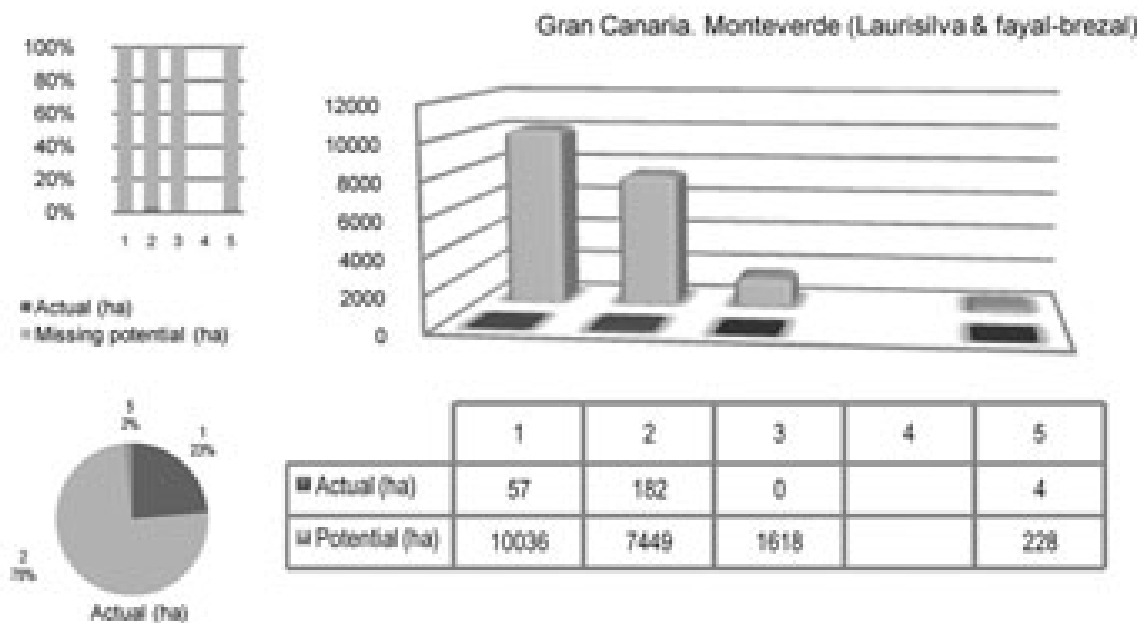


Figura 1.9.- Superficie actual y potencial para Gran Canaria, de cada una de las formaciones de monteverde: 1) Laurisilva seca, 2) Laurisilva húmeda, 3) Laurisilva fría, 4) Laurisilva de crestería y 5) Laurisilva higrófila. Fuente Del Arco et al., (2010).

Para toda la laurisilva a nivel regional, se estima que unas 10.181 ha. están bien conservadas, de las 86.624 ha (11,8%) que se consideran potenciales. Para la isla de Gran Canaria (Figura 9), solamente 165 de las 19.331 hectáreas potenciales, se encuentran en buen estado de conservación (Del Arco et.al, 2010).

La principal formación de sustitución de la laurisilva es la comunidad *Myrico fayae-Ericetum arboreae* (fayal-brezal), que actualmente ocupa 21.302 ha, de las cuales 20.655 se consideran de sustitución de la laurisilva. Parte de esta comunidad secundaria está bajo alguna figura de protección y en algunos lugares supera un alto grado de desarrollo en transición con el bosque maduro. Considerando todo el monteverde (laurisilva y fayal-brezal), la superficie total es de 30.836 ha, que supone el 35,6% de la zona potencial.

Se consideran las siguientes unidades o comunidades:

- ❖ Laurisilva seca (*Visneo mocanerae-Arbutetum canariensis*), que se desarrolla en cotas bajas entre 450-800 m, contiene las especies más termófilas. Las especies más características son: *Arbutus canariensis*, *Apollonias barbujana*, *Visnea mocanera* y *Picconia excelsa*. Actualmente solo 2.001 ha están ocupadas por esta formación, de las 33.287 (6%) potenciales. En Gran Canaria se presenta la mayor regresión, representada por un 0,2% de su potencial, el otro extremo es el Hierro, que conserva un 19,4%.
- ❖ Laurisilva húmeda (*Lauro novocanariensis-Perseetum indicae*), se presenta en cotas intermedias de 800-1250 m, en el área más nubosa y lluviosa, dominado por Laurel (*Laurus novananariensis*), Acebiño (*Ilex canariensis*) y Viñátigo (*Persea indica*). Actualmente persisten 6.703 de las 43.175 hectáreas potenciales (15,5%). Su reducción es más constatable en las Islas de EL Hierro (0,1%) y Gran Canaria (1,9%).
- ❖ Laurisilva fría (*Pericallido-Myricetum fayae*) es la comunidad de laurisilva que crece a mayores altitudes, 1.250-1.200 m, en esta zona las precipitaciones son inferiores

que en la zona húmeda. La faya (*Morella faya*) es la principal especie arbórea. Persisten 830,9 hectáreas de las 7.504 potenciales (11,1%).

- ❖ Laurisilva de crestería de *Erica platycodon* (*Ericetum platycodonis*), es la comunidad potencial ombrófila de zonas de crestería, muy ventosas y caracterizados por escarpes con nubosidad abundante. Aquí se presentan los valores pluviométricos mayores, principalmente derivados de la precipitación horizontal. La representación arbórea la tiene *Erica platycodon*, aunque son muy abundantes en esta zona las comunidades de briófitos y líquenes, sobre el arbolado y el suelo. Aunque ha sido muy explotado en el pasado para la obtención de carbón, actualmente se encuentra en buen estado de conservación, ocupando cerca del 92,5% de su área potencial. Esta formación no está presente en la isla de Gran Canaria.

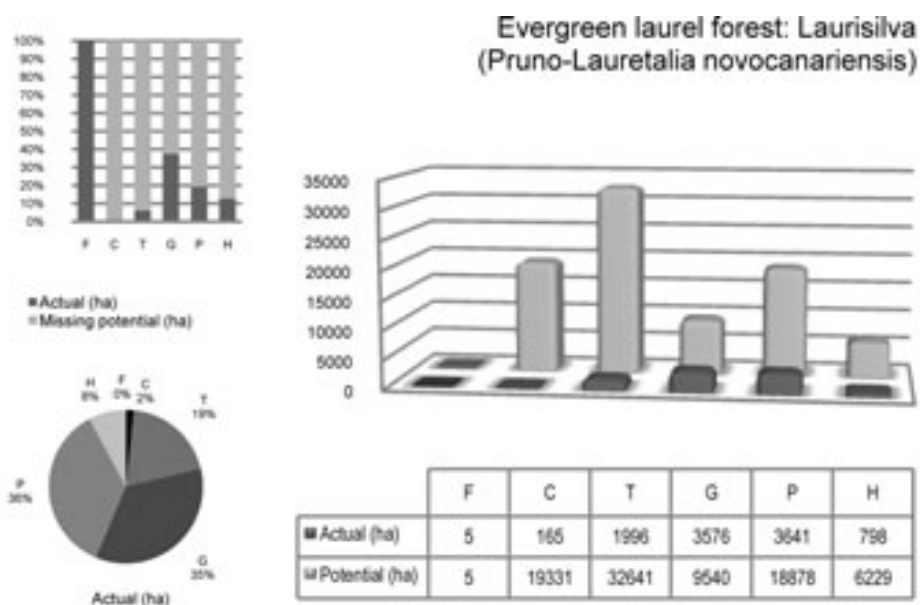


Figura 1.10.- Superficie actual y potencial de laurisilva (*Pruno-Lauretalia novocanariensis*), para cada una de las islas donde se presenta este ecosistema forestal: Fuerteventura (F), Gran Canaria (C), Tenerife (T), La Gomera (G), La Palma (P) y EL Hierro (H). Fuente: *Del Arco et al., (2010)*

- ❖ Laurisilva higrófila (*Diplazio caudati-Ocoteetum foetentis*), es la comunidad potencial de los barrancos y gargantas umbrófilas, los árboles más característicos son el Til (*Ocotea foetens*) y Viñatigo (*Persea indica*), y como vegetación acompañante en esas zonas con poca luz, una abundante comunidad de helechos. La deforestación y la explotación de los acuíferos han sido las principales amenazas de estas formaciones, cuya mejores representaciones están en las islas de La Palma y La Gomera, donde persisten un 15,1 y un 20,5% de su extensión potencial, respectivamente.

1.7.5 Situación actual en Gran Canaria

Recientemente la Consejería de Medio Ambiente y Emergencias ha encargado el estudio denominado “Inventario y evaluación de la dinámica selvícola, directrices de gestión forestal del piso de vegetación del monte verde en la Isla de Gran Canaria” (Guzmán Ojeda J., 2015).

El trabajo representa aproximadamente un 20% (2.500 ha) del territorio señalado como potencial u original para el monte verde de Gran Canaria. Establece un total de 4 conjuntos de unidades

según sus contenidos, variables y dinámicas de comportamiento frente al Monteverde, considerándose también las cubiertas negativas o regresivas:

GRUPO 1: CUBIERTAS DE MONTEVERDE

Las formaciones más genuinas de Monteverde: bosque dominante de Laurel, Fayal y Brezal. La superficie que alcanza esta agrupación es de 61,47 ha, en 78 localizaciones, de las que el 70% presenta dominancia de *Laurus novocanariensis* y el resto con *Erica arborea*. La presencia del Fayal es meramente testimonial mientras que no ha podido constatarse la mezcla original de Fayal-Brezal.

GRUPO 2: RESTAURACIÓN DE MONTEVERDE

Superficie repoblada con Monteverde tanto recientes como antiguas con mayor o menor grado de evolución. Las cubiertas reforestadas de Monteverde arrojan un total de 167,35 ha, uniendo tanto la repoblación convencional como bajo cubierta.

Las repoblaciones bajo cubierta no solo se han tenido en cuenta bajo cubierta nodriza, sino también bajo otras unidades previamente aclaradas como repoblaciones de Pino insignie (*Pinus radiata*), muchas veces mediante anillado y otras veces mediante tratamiento de choque de la masa tras el paso del incendio forestal. De esta superficie solo las repoblaciones de Osorio suponen aproximadamente el 65% incluyendo repoblación en mayor parte convencional pero también bajo cubierta.

GRUPO 3: OTRAS UNIDADES CON PRESENCIA DE MONTEVERDE

Este grupo aúna la unidad vegetal más abundante denominada: "Laurel-Escobón/Codeso", en las que suelen participar *Erica arborea* e *Hypericum canariense* y la unidad: "Laurel disperso sobre suelo agrícola" tratándose de una tipología más propia de las zonas antrópicas.

La superficie que, previsiblemente se encuentra más cercana a una conversión natural hacia el Monteverde -en ausencia de cubierta nodriza- , reúne una superficie de 155 has.

Además también se ha incluido las repoblaciones de coníferas que de manera espontánea presenta un alto grado de elementos de Monteverde en el sotobosque, tratándose más bien de pinares establecidos en dominio potencial del Monteverde, lejanos a la situación ecotónica del Pinar Húmedo. Este grupo aglutina tanto las cubiertas nodrizas puras como las mezclas por rodales entre Monteverde y rodales de caducifolias típicas de las cubiertas nodriza. La superficie ocupada por cubierta nodriza en mezcla con Monteverde supone 117 ha.

GRUPO 4: OTRAS UNIDADES

Las cubiertas potenciales incluyen la totalidad de la cubiertas denominadas como neutras, así como las mezclas entre las mismas, si bien como se ha aclarado anteriormente aquellas cercanas a núcleos de Monteverde suele presentar regeneración natural de la formación estudiada. Las cubiertas potenciales, nulas o más escasas en Monteverde, se distribuyen en una superficie de 75 has, sobre un total de 88 ubicaciones diferentes.

Tabla 1.3.- Representación de los grupos de formaciones de monte verde, con su denominación el número de unidades o teselas que la componen y la superficie agrupada (Guzmán Ojeda, J. 2015).

Grupo	Denominación	Uds.	Sup (ha)
Cubierta pura de monte verde	Bosque de laurel	44	44,23
	Fayal	1	0,37
	Brezal	33	16,87
Subtotal		78	61,47
Restauración de monte verde	Convencional	27	120,22
	Bajo Cubierta	6	47,13
Subtotal		33	167,35
Otras unidades con presencia de laurel	Laurel/Brezo disperso	72	155
	Laurel disperso en agrícola	78	103,75
	Monte verde bajo conífera	11	13,69
	Laurel con nodriza	89	121,70
	Nodriza con	6	1,52
Subtotal		256	394,96
Otras Unidades	Nodriza potencial	108	89,04
	Cubiertas arboladas	108	100,97
	Cubiertas estancas matorral	123	73,32
	Zona experimental	3	3,30
Subtotal		342	266,63
TOTAL		709	890,41

Cabe resaltar del estudio, las siguientes conclusiones:

- ❖ Se constata el alto grado de transformación de la que fuera la "Selva de Doramas" hasta el punto que casi un tercio del área de estudio seleccionada tiene un fuerte uso antrópico basado en la agricultura, la ganadería y la ocupación por asentamientos rurales y núcleos urbanos de pequeña entidad. Reforzamos esta conclusión con la cifra de aproximadamente 2.500 ha abarcadas el territorio forestal ocupa un 64 %. Desde un punto de vista de la dinámica se puede decir que solo un 25 % del territorio estudiado participa, de uno u otro modo, a la contribución y representación del actual Monteverde.
- ❖ Comparando las proporcionalidad entre el monte verde natural y el que se ha obtenido o se está obteniendo -incluyendo a las repoblaciones recientes- por reforestación vemos que es mayor la dimensión del monte verde reforestado. Este dato viene a confirmar el exiguo estado natural del monte verde original y la dependencia de la acción restauradora en la gestión forestal de este ecosistema. Para reforzar esta conclusión comparamos las 62 has de

Monteverde sin mezcla (incluido la formación de Brezales) con las 167 ha obtenidas por reforestación, es decir se ha llegado a triplicar la superficie del ecosistema mediante la acción reforestadora.

- ❖ Dinámica de monteverde es sinónimo de dinámica de Laurel y Brezo salvo muy casos muy puntuales. Aún existen situaciones muy diversas y en general no se siguen las pautas de la dinámica natural del Monteverde dada la ausencia de otras especies. El Laurel (*Laurus novocanariensis*) ha quedado prácticamente como el único elemento arbóreo que de forma natural participa en la dinámica evolutiva espontánea de recuperación de Monteverde. El Laurel se desarrolla muchas veces en un medio hostil imitando su comportamiento normal en la laurisilva, logrando sobrevivir gracias a la alta resistencia latente de sus plántulas. De manera más puntual puede observarse como a veces le acompaña el Barbuzano (*Apollonias barbujana*) y de manera casi testimonial el Viñatigo (*Persea indica*). El resto de especies arbóreas de Monteverde presentan una dinámica muy reducida o prácticamente nula. En la zona del Barranco de la Virgen se han observado individuos aislados de Til (*Ocotea foetens*) y Faya (*Morella faya*) sin ningún tipo de regeneración apreciable. En la misma zona también se sabe de la presencia de Hijas (*Prunus lusitanica subsp. hixa*) y Mocán (*Visnea mocanera*) prácticamente en la misma situación. Entre estos se echa de menos especialmente a la Faya (*Morella faya*) por su estrategia pionera persistente por fijación de nitrógeno.
- ❖ En un plazo de 30-60 años se habrá cuadruplicado (de 60 a 240 Ha), por autorregeneración, la cubierta actual espontánea de Monteverde. Dentro de 60-90 años la cubierta actual puede verse multiplicada por 10 (de 60 a 600 Ha), por autogeneración, mediante la conquista de matorrales actualmente dominados por leguminosas. Aun así existe aproximadamente 400 ha de difícil transformación en especial por escasez de suelo. Por otro lado es de suponer un Monteverde muy empobrecido respecto al original.

BLOQUE IV. FOTOSÍNTESIS: MEDICIÓN Y FACTORES.

1.8 RADIACIÓN Y FOTOSÍNTESIS

Se estima que la energía solar total que incide anualmente en la tierra equivale a $342 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$, reflejando la atmósfera al espacio exterior $107 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$ (aproximadamente el 31%), incidiendo en la superficie del planeta $235 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$, que corresponden a la cantidad de energía necesaria para garantizar el equilibrio de la vida (Landsberg y Gower, 1997).

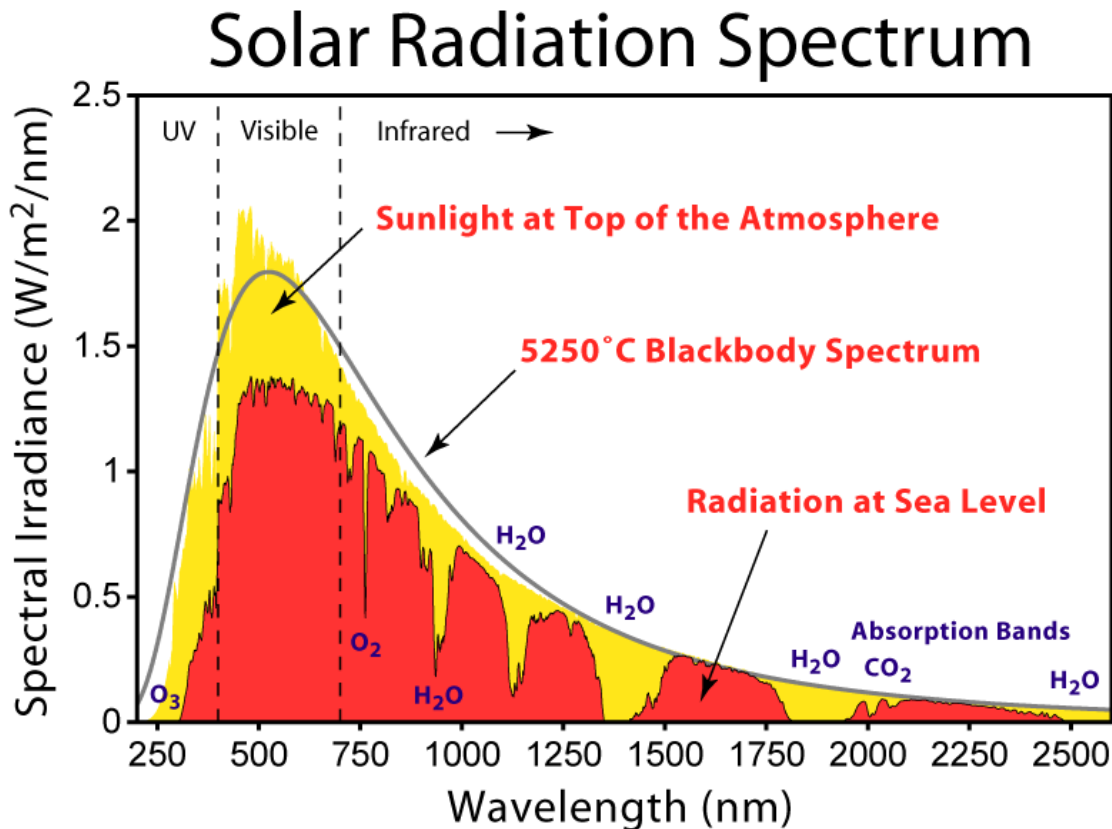


Figura 1.11.- Espectro de radiación solar total que incide anualmente en la tierra. Fuente: Landsberg y Gower, 1997

Esta energía incidente está organizada bajo diferentes longitudes de onda, denominada espectro lumínico, que se agrupa en tres agregados (Figura 1.11): luz ultravioleta o luz de alta energía, con longitudes de onda comprendidas entre 300 - 400 nm, luz visible con longitudes de onda comprendidas entre 400 - 700 nm y luz infrarroja o de baja energía comprendida entre 700 y 10.000 nm (Hopkins, 2006). Sin embargo, la energía necesaria para activar la fotosíntesis solo se ubica en el denominado espectro visible, que en términos más precisos se ubica entre los 380 y 710 nm (Figura 1.12). Por tanto, sólo entre el 21 al 46% de la energía total radiante pertenece a este espectro, que genera efectos altamente significativos en la fotosíntesis, la fotomorfogénesis y en la variación termal. Igualmente, este espectro lumínico tiene efectos significativos frente a procesos fotodestructivos, por los vegetales han desarrollado pigmentos que les protegen frente a sus efectos desfavorables (Strasburger, 1988). Los demás espectros lumínicos presentan un comportamiento inverso al descrito.

Por lo anterior, el rango visible de radiación capaz de activar la fotosíntesis en las plantas es denominado radiación fotosintéticamente activa RFA (Landsberg y Gower, 1997; Taiz y Zeiger, 2006).

De acuerdo con la primera ley de la conservación de la termodinámica, cuando un fotón con una cierta longitud de onda golpea una molécula de clorofila (cromóforo), que absorbe luz de su longitud de onda, la energía del fotón excita a los electrones a un nivel más alto de energía, por lo que la energía del cromóforo es incrementada por la energía del fotón, el cual resulta en un estado excitado de la molécula cromófora. Después de la absorción de la energía, un electrón del sistema conjugado es elevado a una órbita más alta y llevado a través de la cadena de transporte de electrones, para que actúen las clorofilas y las butadinas, quienes constituyen los cromóforos. Las clorofilas requieren tan solo de luz roja, mientras que las butadinas requieren luz ultravioleta que es de alta energía para su excitación (Allen, Gantt, Golbeck y Osmond, 2008).

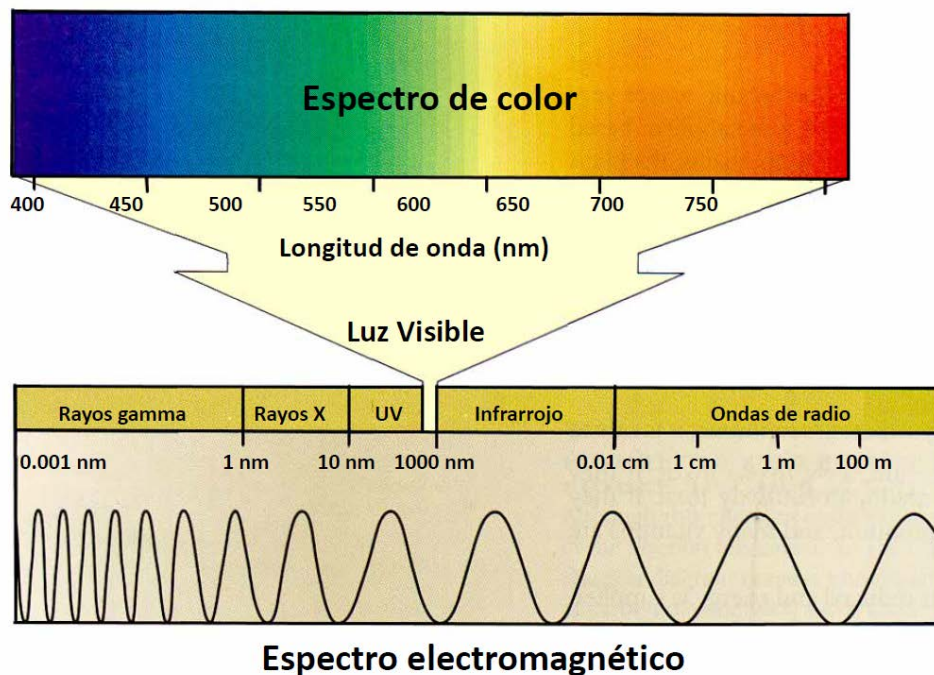


Figura 1.12.- Organización del espectro de absorción lumínico de acuerdo con sus longitudes de onda (Taiz y Zeiger, 2006).

Posteriormente, en una serie de reacciones, la energía se convierte en ATP y NADPH. El agua se descompone en el proceso, liberando oxígeno como producto secundario de la reacción. El ATP y el NADPH se utilizan para fabricar los enlaces carbono, en la etapa oscura de la fotosíntesis. En ésta, el anhídrido carbónico de la atmósfera, es capturado y modificado por la adición de hidrógeno para formar carbohidratos. La transformación del anhídrido carbónico en un compuesto orgánico se conoce como fijación del carbono (ciclo de Calvin). La energía para ello proviene de la primera fase de la fotosíntesis. Los sistemas vivos no pueden utilizar directamente la energía de la luz pero pueden, a través de una complicada serie de reacciones, convertirla en enlaces de carbono y esta energía puede ser luego liberada por la glicólisis y otros procesos metabólicos (Blanchard, 2002).

El fotosistema I usa la clorofila en una forma denominada P700. El Fotosistema II usa una forma de clorofila conocida como P680. Ambas formas "activas" de la clorofila funcionan en la fotosíntesis debido a su relación con las proteínas de la membrana de los tilacoides. El Ciclo de Calvin

se desarrolla en el estroma de los cloroplastos. El anhídrido carbónico es fijado en la molécula ribulosa 1,5 bifosfato (RuBP). La RuBP tiene 5 carbonos en su molécula. Seis moléculas de anhídrido carbónico entran en el Ciclo de Calvin y eventualmente, producen una molécula de glucosa. El primer producto estable del ciclo es el ácido 3- fosfoglicérico (PGA), molécula de tres carbonos. Globalmente 6 moléculas de RuBP (ribulosa bifosfato) se combinan con 6 de anhídrido carbónico y dan 12 de 3- fosfoglicérico. La enzima que cataliza esta reacción es la RuBP carboxilasa (la rubisco), posiblemente la proteína más abundante del mundo y se encuentra en la superficie de las membrana de los tilacoides (Held, 2005; Hopkings, 2006).

La energía del ATP y el NADPH generados por los fotosistemas, se usan para "pegar" fosfatos ("fosforilar") al 3-PGA y reducirlo a fosfogliceraldehido o PGAL, también de tres carbonos. Del total de 12 moléculas transformadas, dos moléculas de 3-PGAL salen del ciclo para convertirse en glucosa. Las moléculas restantes de PGAL son convertidas por medio del ATP en 6 moléculas de RuBP (5 carbonos), que recomienzan el ciclo (Taiz y Zeiger, 2006; Wilkinson, 2006).

La liberación de CO₂ por fotorrespiración se debe a la actividad oxigenasa de la Rubisco, que en vez de unirse a una molécula de CO₂ se une a una molécula de O₂, produciendo la liberación de CO₂. Si bien la afinidad de la Rubisco por el O₂ es inferior a la afinidad por el CO₂, la elevada concentración atmosférica de O₂ (21%) hace que la actividad de la Rubisco como oxigenasa implique una considerable pérdida de CO₂, como así también de amonio. Si la concentración de O₂ atmosférico se disminuye al 2%, se observa que la actividad oxigenasa de la Rubisco es nula, mientras que esta concentración de O₂ es suficiente para que se produzca la respiración mitocondrial. Como la fotorrespiración es un proceso mediado por la Rubisco, en ausencia de luz este proceso no ocurre, por lo tanto la emisión de CO₂ que tiene lugar en oscuridad se debe exclusivamente a la respiración. La pérdida de agua desde las hojas hacia la atmósfera (transpiración) está asociada al intercambio de CO₂ necesario para el crecimiento y desarrollo de la planta, siendo los estomas la principal vía de intercambio de carbono y agua entre la hoja y el ambiente (Brodribb y Holbrook, 2004; Zlatev et al., 2003; Medrano et al., 2002). Por lo tanto, el CO₂ se fija mediante la fotosíntesis, mientras que los procesos más importantes que liberan CO₂ son la fotorrespiración y la respiración.

En conclusión, dentro del proceso de la fotosíntesis hay que tener en cuenta la fotosíntesis neta, esto es, el balance entre el CO₂ fijado y el emitido (fotosíntesis neta = fotosíntesis - respiración - fotorrespiración).

La transpiración genera un flujo de agua, que transporta los minerales y nutrientes disueltos en ella, desde las raíces hasta las hojas en la parte superior de la planta, ya que en ésta zona se produce la mayor pérdida de agua. Si bien es necesaria, esta pérdida puede amenazar la supervivencia de la planta y su productividad, especialmente en climas muy secos y cálidos. Casi toda el agua se transpira a través de los estomas de las hojas y del tallo, por lo tanto, se debe lograr un equilibrio entre la absorción de CO₂ para la fotosíntesis y la pérdida de H₂O por transpiración. A su vez, gracias a la liberación de energía durante el proceso de evaporación del agua de los tejidos se produce la "refrigeración" de la misma. Así, la temperatura de la hoja puede llegar a ser hasta 15°C menor que la del aire circundante. Aunque el cierre estomático supone una gran ventaja a la hora de evitar pérdidas de agua, tiene como contrapartida una reducción en la captación de CO₂ y el calentamiento de la hoja. Esto puede conducir a un estado de "debilidad" de la planta por pérdida de reservas y/o producción de metabolitos secundarios, a daños en la estructura celular e incluso a la muerte del individuo (Bohnert y Jensen, 1996).

La presión selectiva del ambiente en las plantas, relacionado con el uso eficiente del agua, frente a la asimilación de CO₂, ha generado modificaciones en la estructura y la fisiología de las plantas, a tal punto que se han constituido tres rutas metabólicas, denominadas C3, C4 y CAM (Landsberg y Gower, 1997).

La ruta metabólica C3 (característica de las especies objeto de estudio), se encuentra en los organismos fotosintéticos como las cianobacterias, algas verdes y en la mayoría de las plantas vasculares. Las vías metabólicas C4 y CAM, se encuentran solo en plantas vasculares. De las especies estudiadas hasta el momento, aproximadamente el 89% son C3, el 10% son CAM y el restante 1% son C4. Adicionalmente, se conocen unas cuantas especies que son intermedias C3-C4 (Wilkinson, 2006).

La respuesta aparentemente, se relaciona con la presión selectiva que ejercen ciertos ambientes en cuanto a la relación CO₂ fijado vs. H₂O transpirada o Eficiencia en el Uso del Agua (EUA o WUE por sus siglas en inglés). Puede demostrarse, incluso bajo condiciones ambientales favorables, una planta C3 pierde por los estomas aproximadamente 100 moléculas de H₂O, por molécula de CO₂ que entra por ellos. En zonas con aporte constante de agua, este hecho no representa un problema pero en regiones áridas y semiáridas si llega a serlo (Sack y Holbrook, 2006).

Por otro lado, dado que la planta a través de la actividad estomática, responde finamente al balance entre CO₂ ganado/H₂O perdida, aquellas condiciones que lleven a un balance desfavorable como alta temperatura e irradiación, alto déficit de presión de vapor entre mesófilo y atmósfera, aporte limitado de agua por el suelo o conductividad eléctrica muy alta en la solución de agua del suelo, tenderán al incremento en la restricción difusiva del agua con el cierre estomático parcial o total. Sin embargo, dicho cierre estomático también impacta negativamente la difusión de CO₂, lo cual se traduce en aumento en la actividad fotorespiratoria de la planta (Niinemets, Sober, Kull, Hartung y Tenhunen 1999).

1.9 FACTORES QUE AFECTAN A LA FOTOSÍNTESIS

La fotosíntesis está influida por un gran número de factores ambientales, tales como cantidad de radiación, concentración de O₂ y CO₂ del aire, temperatura y agua (Strasburger, 1988). Otros autores (González Rodríguez, 1998) amplían a factores como: disponibilidad de agua en el suelo, salinidad, contaminación, aplicación de productos químicos, insectos, enfermedades y todas sus posibles interacciones. Además, determinadas prácticas en cultivos, como aclarado, poda, fertilización o irrigación, alteran las condiciones ambientales de las plantas y con ello se ve afectada la fotosíntesis. A corto plazo (de días a semanas), las condiciones ambientales influyen sobre la fotosíntesis mediante la regulación de la conductancia estomática y la actividad fotosintética. A largo plazo, la fotosíntesis también es regulada según las condiciones ambientales, a través de cambios en el área foliar.

Como en otros procesos fisiológicos sobre los que influyen numerosos factores se puede observar que, de entre todos ellos, aquél que en cada caso está en mínimo determina decisivamente el proceso, según la ley del mínimo de Liebig o de los factores limitantes (Strasburger, 1988). En este sentido, en las zonas semiáridas la baja disponibilidad de agua está considerada como el principal factor ambiental que limita el crecimiento de las plantas (Boyer, 1982).

Según se describe en (González Rodríguez, 1998), que estudia la fotosíntesis en el entorno de los bosques de laurisilva, los efectos principales de diferentes factores ambientales sobre la fotosíntesis son los siguientes:

Luz

La radiación fotosintéticamente activa (400-700 nm de longitud de onda), es la fuente de energía para el proceso fotosintético. Además, promueve los procesos de apertura estomática, influyendo en la tasa de difusión de CO₂. Los efectos de la luz sobre la fotosíntesis pueden modificarse por la interacción con otros factores ambientales. Así, por ejemplo, una alta intensidad luminosa puede producir daño en el aparato fotosintético (fotoinhibición), el cual puede aumentar bajo condiciones de sequía y temperaturas extremas (Powles, 1984).

En oscuridad no se realiza la fotosíntesis, se libera el CO₂ producido por la respiración. A medida que se produce un aumento de luz, la tasa de fotosíntesis se incrementa hasta llegar a un punto en el cual la toma de CO₂ por la fotosíntesis y la pérdida de CO₂ por la fotorrespiración (producida en los peroxisomas de las plantas C3) se equilibran, de manera que el intercambio gaseoso neto se hace cero (punto de compensación de CO₂). Si la intensidad luminosa sigue aumentando se alcanza un valor máximo de fotosíntesis a partir del cual ya no se produce un aumento en la captura CO₂ con la luz (punto de saturación luminoso). El punto de compensación de CO₂ varía entre las especies, genotipo, tipo de hoja (las hojas de sombra tienen puntos de compensación más bajos que las hojas de sol), edad de la hoja (las hojas jóvenes tienen puntos de compensación más altos que las hojas viejas), concentración de CO₂ y temperatura (Kozlowski et al., 1991). A medida que aumenta la temperatura se produce un aumento de la fotorrespiración mayor que el aumento de fotosíntesis, esto hace que se produzca un aumento del punto de compensación, alcanzándose valores muy altos por encima de 30°C (Larcher, 1995).

Temperatura

La fotosíntesis en los árboles tiene lugar en un rango de temperatura que va desde cerca del punto de congelación hasta temperaturas por encima de 40°C. El rango de temperatura específico depende de la especie, genotipo, edad de la planta, origen y época.

En la mayoría de las especies de las zonas templadas la fotosíntesis aumenta desde 0°C hasta alcanzar su máximo entre 15 y 25°C. En las especies tropicales la tasa de fotosíntesis disminuye a temperaturas por debajo de 15°C (Kozlowski y Pallardy, 1997). También hay que destacar que, un periodo de adaptación o aclimatación a determinadas condiciones puede producir una variación en el comportamiento de las plantas frente a la temperatura.

La temperatura tiene una influencia directa en la fotosíntesis por su control en la actividad de varias enzimas, pero también de modo indirecto, afecta a la fotosíntesis mediante la influencia en la tasa de difusión de CO₂, movimientos estomáticos, transporte de asimilados, etc. Por lo general, temperaturas superiores a 40°C producen la inactivación de las enzimas lo que provoca una disminución en la fotosíntesis. Además de la temperatura del aire, la temperatura del suelo también influye en la fotosíntesis pues afecta a la absorción los nutrientes (modifica su solubilidad, la resistencias a su transporte, etc.) que actúan sobre esta.

Concentración de O₂ y CO₂ del aire

Un aumento en la concentración de O₂ disminuye la fotosíntesis favoreciendo el proceso de fotorrespiración (efecto Warburg), por el contrario una disminución de su concentración favorecerá enormemente la fotosíntesis. Esto ha sido demostrado en condiciones experimentales modificando enormemente las concentraciones de O₂. Sin embargo, dado que la concentración a la que se

encuentra el O₂ en el aire (21%) es muy grande comparada con la de CO₂ (0,035%), cualquier pequeña oscilación, que en condiciones naturales se puede producir en su concentración, no afecta el funcionamiento del aparato fotosintético, mientras que una oscilación de la misma magnitud en la concentración de CO₂ produce cambios significativos. Así, la concentración de CO₂ en el aire influye de gran manera en la fotosíntesis y numerosos estudios han revisado los conocimientos adquiridos sobre este tema (Ainsworth y Long, 2005; Gerhart et al., 2010). Cuando la concentración de CO₂ aumenta, las plantas aumentan su fotosíntesis incluso dos o tres veces, con la excepción de las plantas C4 en las que apenas se nota este efecto.

En ausencia de viento el contenido de CO₂ fluctúa a lo largo del día, siendo en las primeras horas de la tarde cuando presenta los valores más bajos. La concentración de CO₂ a nivel de suelo, a menudo es mayor debido a los procesos de respiración de las raíces y a los procesos de putrefacción de la materia orgánica. Al mediodía, la concentración de CO₂ de un bosque puede descender una cuarta parte o más, debido al efecto de la fotosíntesis (Miller y Rüsck, 1960), sin embargo, a veces esta limitación de CO₂ es compensada por el cierre estomático de mediodía, debido a condiciones de alta transpiración y estrés hídrico.

En los días con niebla puede darse un aumento de la fotosíntesis si la luz no es limitante, porque el contenido en CO₂ del aire puede ser más alto que en días claros (Wilson, 1948). Aunque un aumento en la concentración de CO₂ produce un aumento en la fotosíntesis, en estudios realizados en el campo, invernaderos o bajo condiciones controladas, hay que tener una gran precaución porque no existe garantía de que este mismo efecto tenga lugar a escala global, ya que a este nivel interactúan otros factores como la deficiencia en el agua o en nitrógeno, los cuales inhiben la fotosíntesis (Kramer, 1981; Jarvis, 1986).

Disponibilidad de agua en el suelo

Tanto un déficit como un exceso de agua en el suelo afectan a la fotosíntesis. A corto plazo, la reducción de la fotosíntesis por la sequía se atribuye a un aumento en la resistencia a la difusión del CO₂ a los cloroplastos y a una reducción en la actividad fotosintética debida principalmente a un cierre estomático. El estrés hídrico que limita el crecimiento de las plantas está fundamentalmente causado por una reducción en el balance de carbono, balance que resulta del equilibrio entre la fotosíntesis y la respiración (Flexas et al., 2006). A largo plazo, reduce el área foliar con lo que se reduce la superficie fotosintética. También es importante considerar la fotosíntesis en relación con el déficit de presión de vapor de agua en la atmósfera. Así la exposición a un alto déficit de presión de vapor produce un cierre estomático en la mayoría de los árboles de las zonas templadas (Turner et al., 1984) y tropicales (Meinzer et al., 1984; Clough y Sim, 1989).

Nutrición mineral

La deficiencia de macro y micronutrientes, así como la falta de equilibrio en el balance de nutrientes, produce una disminución en la tasa de fotosíntesis. El efecto de la nutrición mineral sobre la fotosíntesis es complejo y puede ser debido a efectos directos o indirectos. Concretamente en las hojas, la deficiencia mineral produce una bajada en la tasa de fotosíntesis neta por diversos motivos: disminución en la síntesis de clorofila, disminución en la capacidad del transporte electrónico fotosintético, disminución en la actividad de carboxilación y de otras enzimas, descenso de la conductancia estomática y aumento en los procesos respiratorios (Kozlowsky y Pallardy, 1997).

Salinidad

La salinidad produce una influencia negativa sobre la fotosíntesis ya sea directa o indirectamente, siendo diferentes los mecanismos implicados a corto y largo plazo. La principal causa de inhibición de la fotosíntesis se atribuye a efectos no estomáticos (Long y Baker, 1986; Ziska et al., 1990). Cuando los niveles de salinidad son muy altos, la presencia de iones tóxicos, la rotura de membranas y un completo cierre estomático son los responsables de la reducción de la fotosíntesis (Pezeshki y Chambers, 1986). A corto plazo, la salinidad produce un descenso en la conductancia estomática que se refleja en una ligera disminución de la fotosíntesis. A largo plazo, la salinidad produce una fuerte disminución de la fotosíntesis. Los efectos de la salinidad a largo plazo son bastante complejos, ya que están implicados tanto efectos sobre el funcionamiento fotosintético, como modificaciones en el desarrollo del aparato fotosintético. Por último, debido a que la salinidad suprime el inicio de la formación de las hojas y su posterior expansión, también afecta a la cantidad de superficie fotosintética (Long y Baker, 1986). Por último, en las condiciones en las que se alcanza el umbral de salinidad de las distintas especies, éstas ven disminuida su capacidad de absorción del agua, lo que tiene un efecto directo sobre la fotosíntesis.

Contaminantes

La inhibición de la fotosíntesis debida a contaminantes generalmente tiene lugar antes de que se detecten daños visibles sobre la planta o a que se produzca reducción en el crecimiento. Así, altas dosis de dióxido de azufre (SO₂), dióxido de nitrógeno (NO₂) producen una merma en la capacidad fotosintética (Saxe, 1989). También el Al, óxido de magnesio, el óxido de hierro y los metales pesados producen una inhibición de la Fotosíntesis. En el caso del ozono (O₃), la reducción de la fotosíntesis tiene lugar a niveles relativamente bajos (Saxe y Murali, 1989).

Los contaminantes alteran la tasa de fotosíntesis por diferentes mecanismos: 1) obstruyendo el poro estomático, 2) alterando las propiedades ópticas de las hojas por cambios en la reflectancia y por disminución de la intensidad de luz que llega al interior de la hoja, 3) modificando el balance térmico de la hoja, 4) inhibiendo el proceso fotosintético por rotura de moléculas de clorofila, cambios en la actividad de las enzimas fijadoras de nitrógeno, de la tasa de fosforilación (González-Naranjo et al., 2014) y de la capacidad de tamponar el pH, 5) rompiendo la integridad de las membranas y la ultraestructura de los orgánulos y 6) induciendo cambios en la anatomía foliar (Kozlowsky y Pallardy, 1997).

En el caso del ozono la disminución de la tasa fotosintética se atribuye a una bajada en la eficiencia de la carboxilación, así como del rendimiento cuántico (Matyssek et al., 1995).

Aplicación de compuestos químicos

Un gran número de compuestos químicos produce efectos adversos sobre la fotosíntesis, especialmente cuando se aplican a dosis más altas de las recomendadas (Kozlowski y Constantinidou, 1986). Tales productos químicos incluyen insecticidas, fungicidas, herbicidas, antitranspirantes y sales utilizadas en el deshielo de las carreteras (Kramer y Kozlowski, 1979; Kozlowski 1986). La causa de la reducción de la tasa fotosintética debido a compuestos químicos está localizada principalmente a nivel de las hojas (Kozlowski et al., 1991).

Por tanto, para determinar el potencial productivo de la laurisilva es necesario caracterizar los suelos en los que ésta se desarrolla para detectar si algún factor está actuando como limitante de la fotosíntesis.

Factores intrínsecos de la planta que influyen en la fotosíntesis

La tasa de fotosíntesis varía no sólo con el ambiente, sino con diferentes factores propios de la planta como son: la tasa de fijación de CO₂ en el mesófilo, la anatomía de la hoja, la edad de la hoja, el tamaño de los estomas, la frecuencia estomática y el control de apertura estomática.

A bajas intensidades de luz, la superficie de la hoja puede influir sobre la tasa de fotosíntesis. Así por ejemplo, las hojas pubescentes de *Encelia* absorben sólo un 30 % de la radiación global, mientras que las hojas glabras, con el mismo contenido en clorofila, absorben un 84 % (Ehleringer et al., 1976).

La evolución de la fotosíntesis en función de la edad difiere según la especie y el género estudiado. Además, varía a lo largo del desarrollo. Así, la tasa de fotosíntesis en hojas jóvenes difiere de la de hojas adultas, y dentro de éstas se distinguen diferentes edades de adultos. Normalmente la tasa de fotosíntesis es baja en las hojas jóvenes y va aumentando hasta alcanzar un máximo cuando la hoja está totalmente desarrollada, disminuyendo de nuevo con la senescencia. El aumento de fotosíntesis durante la expansión foliar está relacionado con: el desarrollo de tejido foliar interno y de los estomas, la síntesis de clorofila, un aumento en la conductancia estomática, la capacidad de transporte de electrones y la fosforilación, la síntesis proteica y la actividad Rubisco, y un fuerte descenso en la actividad respiratoria mitocondrial (Dickmann et al., 1975; Kennedy y Johnson, 1981).

1.10 MEDICIÓN DE LA FOTOSÍNTESIS

1.10.1 Fotosíntesis a nivel de hoja

Las herramientas más comunes usadas para determinar en campo la tasa de fotosíntesis, el estado de los procesos fotoquímicos de la fotosíntesis y el contenido de pigmentos, son el IRGA (analizador de gases en infrarrojo), el fluorómetro y el medidor de clorofila *in situ* (SPAD), respectivamente.

Analizador de gases con infrarrojo (IRGA): puede ser estimada a partir de medidas de intercambio gaseoso a escala de hoja mediante un sistema compuesto por una cámara que encierra la hoja y el volumen de aire muestreado, junto con un analizador de gases en el infrarrojo (IRGA) a partir del cual se calcula el flujo de asimilación neta de CO₂. Estas medidas son frecuentemente utilizadas para modelizar el intercambio gaseoso a escala de planta (Linderson et al., 2012; Moriana et al., 2002), y se detallarán en el apartado Material y Métodos, pues es el aparato utilizado para la medición de la fotosíntesis de las especies objeto de estudio.

Fluorescencia de la clorofila: la energía de la luz en longitudes de onda de 400 a 700 nm es absorbida por la clorofila y puede seguir tres caminos: i) ser usada para dirigir la fotosíntesis (procesos fotoquímicos), ii) disipada como calor o iii) reemitida en pequeñas pero detectables cantidades de radiación de longitud de onda más larga (rojo/rojo lejano) (procesos no fotoquímicos), esta emisión de luz es llamada fluorescencia de la clorofila a. Los tres procesos se dan en competencia, así que incrementos en la eficiencia de alguno puede inducir decrecimiento en los otros dos. De esta manera

midiendo el rendimiento de la fluorescencia de la clorofila a se proporciona información sobre cambios en la eficiencia de la fotoquímica y la disipación de calor (Maxwell y Johnson, 2000).

Los sistemas más comunes de medición de la fluorescencia de la clorofila son el fluorómetro no modulado y el fluorómetro modulado, se basan en la concepción teórica anterior. El fluorómetro no modulado tiene como referencia los estudios de Kaustky y colaboradores en los años 60's, en donde los cambios en fluorescencia por iluminación de hojas preadaptadas a oscuridad están cualitativamente correlacionados con cambios en la asimilación de CO₂ y en la tasa fotosintética (Maxwell y Johnson, 2000; Baker, 2008).

Cuando la hoja es adaptada a oscuridad, las quinonas (QA) oxidadas al máximo y los centros de reacción del PSII están abiertos, es decir, están en capacidad de realizar reducciones fotoquímicas de QA, tras ser expuestas a un rayo de 0,1 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$ se produce un nivel mínimo de fluorescencia F_0 , un pulso de luz rojo lejano que excita preferiblemente al fotosistema II (PSII) y remueve electrones de QA, se aplica antes de la medición de F_0 ; luego la hoja es expuesta a pulsos cortos de luz actínica de alta densidad de flujo fotónico (cientos de $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$) de tal manera que QA llega a su máximo de reducción y máximo nivel de fluorescencia F_m . Los centros de reacción del fotosistema II (PSII) con la QA reducida están ahora "cerrados". La diferencia entre F_m y F_0 es definida como F_v , y la relación de F_v/F_m puede ser usada para estimar el rendimiento cuántico máximo de reducción de QA es decir de la fotoquímica del PSII. La relación F_v/F_m es un buen indicador de plantas expuestas a diversos estreses bióticos y abióticos cuando están en presencia de luz (Maxwell y Jonson, 2000; Baker, 2008).

El fluorómetro modulado se basa en que una hoja en continua luz actínica tiene un nivel de fluorescencia F' . El cual aumenta a un nivel máximo de fluorescencia cuando la hoja es expuesta a un corto pulso de luz saturante que reduce al máximo la QA. La diferencia entre F_m' y F' se denomina F_q' (aunque hay varias denominaciones como F_v'). La relación F_q'/F_m' es teóricamente proporcional al rendimiento cuántico de la fotoquímica del PSII y este es equivalente al rendimiento cuántico del flujo lineal de electrones de los centros de reacción del fotosistema II. Por otra parte y teniendo el cuidado necesario en las mediciones y características de la muestra a medir, se puede establecer una relación lineal entre la eficiencia de operación del PSII y el transporte lineal de electrones que utiliza la relación F_q'/F_m' para estimar la tasa de transporte de electrones no cíclico en el PSII. En ciertas circunstancias F_q'/F_m' es un buen indicador de cambios en el rendimiento cuántico de asimilación de CO₂ por la hoja (ϕ CO₂) pero no debe ser usada para estimar tasas absolutas de asimilación de CO₂ (Baker, 2008).

La fluorescencia de la clorofila a es una herramienta muy útil en la evaluación de la calidad fisiológica de plantas tanto en invernadero como en campo. La facilidad en el manejo de los equipos permite abarcar mediciones de muchas plantas, permite seleccionar genotipos, evaluar la variabilidad genética y la respuesta de las plantas a varios estreses ambientales y bióticos.

Medidor de clorofila "in situ": Actualmente se ha reportado que la cantidad de clorofila y de nitrógeno total determinados por los métodos cotidianos en gramíneas, leguminosas, frutales y algunas hortalizas presentan una alta correspondencia con las unidades SPAD medidas con el detector de clorofila Minolta SPAD-501 (Reeves *et ál.*, 1993). Turner y Jund (1991), con un modelo del detector de clorofila SPAD-502, mostraron que la "unidad SPAD" es un valor proporcional al contenido de nitrógeno en plantas de arroz. Posteriormente, el equipo SPAD-502 fue calibrado para el cultivo de maíz (Krugh *et ál.*, 1994), trigo (Fox *et ál.*, 1994), pasto (*Festuca*) (Kantety *et ál.*, 1996) con el fin de detectar posibles deficiencias de nitrógeno. Los valores SPAD se basan en el principio que parte de la

luz que llega a la hoja es absorbida por la clorofila y el resto que se refleja entra en contacto con la celda detectora del SPAD-502 y es convertida en una señal eléctrica. La cantidad de luz captada por la celda es inversamente proporcional a la cantidad de luz utilizada por la clorofila, la señal es procesada, y la absorbancia es cuantificada en valores dimensionales que van de 0 a 199, por lo que las unidades SPAD serán siempre las mismas de acuerdo con el tono verde de las hojas (Krugh *et. ál.*, 1994).

El contenido de clorofila y la absorción de nitrógeno se han correlacionado con las unidades SPAD en diversas condiciones ambientales de intensidad lumínica, temperatura, humedad relativa, plagas, densidad de población, fuente de nitrógeno, entre otros. (Piekielek y Fox, 1992).

Sin embargo, el SPAD provee sólo un índice simple del contenido de pigmentos de la hoja y la determinación de la composición de pigmentos requiere de valores de calibración con mediciones reales de pigmentos usando métodos destructivos. Las relaciones matemáticas entre los valores SPAD y el contenido de pigmentos varía entre especies o entre variaciones ambientales como la luz (Marenco *et ál.*, 2009).

1.10.2 Intercambio de CO₂

La **respiración del suelo** (flujos de CO₂ emitidos del suelo a la atmósfera) se corresponde con la suma de los procesos de descomposición de la materia orgánica presente en el suelo llevados a cabo por los microorganismos y la respiración de las raíces de las plantas (Janssens, I.A., 2003; Subke *et al.*, 2006). Ambos procesos, que ocurren simultáneamente, están determinados por dos tipos de factores: abióticos (temperatura, humedad del suelo, cantidad de CO₂ en el aire) y bióticos (microbiota edáfica, crecimiento radicular) (Davidson *et al.*, 1998; Granier *et al.*, 2007; Janssens *et al.*, 2003). Las técnicas que se utilizan para medir los flujos de CO₂ emitidos desde el suelo pueden agruparse en dos grupos.

1) Medidas continuas de la fracción molar de CO₂ a diferentes profundidades en un perfil de suelo (Sánchez-Cañete *et al.*, 2013) y parámetros de difusividad gaseosa en el material edáfico mediante la aplicación de la Ley de Fick (Kabwe *et al.*, 2002; Rayment y Jarvis, 1997). Sin embargo, diversos estudios han mostrado la dificultad en la caracterización de los parámetros de difusividad experimentalmente (Hutchinson y Livingston, 2002).

2) Medidas puntuales mediante el uso de cámaras de respiración de suelo. Estas constituyen la técnica más utilizada debido a que permiten la medida directa y puntual de los flujos de respiración de suelo en collares (cilindros de PVC insertados permanentemente en el suelo normalmente con una superficie de 78.5 cm²). Estas cámaras, pueden dividirse a su vez en cámaras estáticas y dinámicas. El funcionamiento de las cámaras estáticas se basa en la absorción pasiva de CO₂ mediante una solución alcalina a lo largo de 24 horas, siendo el método de menor precisión debido a las limitaciones que presenta el uso de materiales absorbentes (Steduto *et al.*, 2002). Por otra parte, las cámaras dinámicas se componen de un IRGA portátil acoplado a una cámara que encierra el volumen de aire en el que se mide el intercambio gaseoso suelo-atmósfera; la instalación de ventiladores garantiza la mezcla de aire en el interior de la cámara durante los 2-3 minutos de medida. Este último método presenta claras ventajas con respecto a las cámaras estáticas siendo mayor la precisión y menor la perturbación del medio muestreado debido a un menor periodo de medida.

Intercambio de CO₂ entre la atmósfera, la vegetación y el suelo se mide mediante la técnica **Eddy Covariance (EC)** siendo la única herramienta que permite cuantificar directamente el **Balance Neto de Carbono de un Ecosistema (BNCE)** (Friend, 2007) mediante la medida, de forma continua, de

flujos turbulentos próximos a la superficie, siendo necesaria la utilización de instrumentación con una alta frecuencia de muestreo (*i.e.* 10 Hz). La instalación de torres EC permite cuantificar los flujos de CO₂, de calor sensible y calor latente a distintas escalas temporales, pudiéndose realizar una integración a escala anual o a más largo plazo del BNCE (Wofsy et al., 1993). No obstante, esta técnica no es suficiente cuando el objetivo es comprender y/o cuantificar los procesos implicados en el BCNE, que se corresponden con procesos de fijación de CO₂ (*i.e.* fotosíntesis) y de emisión de CO₂ a la atmósfera (respiración del ecosistema, *Reco*, junto con otros procesos de carácter abiótico). En este sentido, las técnicas de partición permiten separar los procesos principales que intervienen en el BCNE (Lasslop et al., 2010; Reichstein et al., 2005), sin embargo, cuando existen fenómenos puntuales y poco estudiados como la ventilación subterránea (Kowalski et al., 2008; Sanchez-Cañete et al., 2011; Serrano-Ortiz et al., 2010), la aplicación de estas técnicas dan lugar a estimaciones erróneas (Pérez-Priego et al., 2013).

La estimación del BCNE a escala regional, continental o global sólo es posible mediante la modelización de los flujos de CO₂ que intervienen en el mismo. Actualmente podemos clasificar los modelos en dos grupos: modelos dinámicos de vegetación global (*Dynamic Global Vegetation Models, DGVM*) y modelos basados en imágenes de satélite. Por una parte, los DGVM están diseñados para predecir la dinámica temporal de la vegetación en un amplio rango de escalas temporales y espaciales (Friend et al., 2007). Ejemplos de DGVM son el modelo dinámico de vegetación global Sheffield (SDGVM) (Woodward y Lomas, 2004; Woodward et al., 1995), el modelo de Lund-Postdam-Jena (LPJ) (Sitch et al., 2003) o el modelo ORCHIDEE (Krinner et al., 2005). Todos estos modelos se basan en el cálculo de los flujos de C en relación a la vegetación y su dependencia con las condiciones ambientales, por lo que los datos obtenidos con la técnica Eddy Covariance (EC) son utilizados para la validación, evaluación y/o parametrización de estos modelos. Por otra parte, los modelos basados en imágenes de satélite utilizan, en la mayoría de los casos, los productos de MODIS (*Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer*) y permiten estimar la Producción Primaria Bruta (*Gross Primary Production, GPP*) en base al algoritmo propuesto por Monteith (1972) y Sellers (1987), la Producción Primaria Neta (*Net Primary Production, NPP*) mediante el Modelo de Eficiencia en la Producción (*Production Efficiency Model, PEM*) (Running et al., 2004) o el Intercambio Neto del Ecosistema (*Net Ecosystem Exchange, NEE*) mediante el Modelo de Fotosíntesis y Respiración de la Vegetación (*Vegetation Photosynthesis y Respiration Model, VPRM*) (Mahadevan et al., 2008), basado en índices espectrales derivados de imágenes de MODIS (*Enhanced Vegetation Index, EVI*, y *Land Surface Water Index, LSWI*), junto con datos de temperatura del aire y de radiación solar con una alta resolución temporal y espacial. Con respecto a este tipo de modelos, los datos obtenidos con torres EC se utilizan para la calibración y la validación de los mismos, e incluso, en el caso del modelo VPRM, estos datos son incorporados al modelo mediante la utilización de parámetros derivados de datos obtenidos con torres EC.

Hay procesos que intervienen en el BCNE que con las técnicas anteriormente descritas difícilmente podemos estudiar, como la respiración autotrófica que realizan las plantas y que está incluida en el término *Reco*, o los diferentes comportamientos fisiológicos que caracterizan las especies vegetales que componen un ecosistema. Para poder caracterizar estos procesos es necesario medir los flujos de CO₂ a una escala diferente a las anteriormente mencionadas. Las medidas del intercambio gaseoso entre una sola planta y la atmósfera permiten estudiar estos procesos y por tanto, son una herramienta potencial para la modelización del BCNE a diferentes escalas espacio-temporales. En este sentido, la asimilación y emisión de CO₂ (fotosíntesis y respiración, respectivamente) y la emisión de vapor de agua (transpiración) que realizan las plantas pueden medirse *in situ* mediante los sistemas de



Foto 1.- Cámara de cierre transitorio. (Ballesteros, A.L., 2013).

cámaras. En general, este tipo de técnica consiste en el registro, a alta frecuencia (i.e. 1 Hz), de las variaciones en la fracción molar de CO₂ y vapor de agua en un volumen determinado donde se encuentra la planta, mediante el uso de un IRGA. El valor de los flujos correspondientes a los procesos de fotosíntesis, transpiración o respiración, se calcula en base a estas variaciones, aplicando métodos de regresión lineal o polinómica (Breuninger et al., 2012). En la bibliografía podemos encontrar dos tipos de cámaras: cámaras de sistema continuo (Nie et al., 1992) y cámaras de cierre transitorio (CCT) (Pérez-Priego et al., 2010). Este último tipo presenta claras ventajas ya que las modificaciones sobre las condiciones ambientales en las que se encuentra la planta son menores. Por otra parte, la ventaja del uso de cámaras con respecto a las medidas a nivel foliar radica en que mediante el uso de cámaras podemos cuantificar los flujos de carbono y vapor de agua sin despreciar las estrategias fisiológicas de las especies muestreadas sin que sea necesario un alto número de muestras.

Los sistemas de cámaras son una técnica relativamente reciente, por lo que existen determinados aspectos metodológicos que aún están por definir y analizar. Existen trabajos que evalúan aspectos como la duración óptima de medida, método de cálculo (Teitel et al., 2011; Graf, 2013;) o las variaciones de las condiciones ambientales dentro de la cámara durante el tiempo de muestreo (Nie et al., 1992; Steduto et al., 2002). Sin embargo, hay otros aspectos, como la transmisividad del material con el que se construye la cámara o el efecto de dilución debido a la presencia de vapor de agua, que no han sido estudiados detalladamente en los trabajos citados anteriormente (Ballesteros, A.L. 2013).

1.11 OBJETIVOS

Como se desprende de la introducción, cada vez es mayor la relevancia del conocimiento sobre el comportamiento de las especies respecto a su capacidad de fijación de carbono (tanto a nivel fisiológico, como de árbol individual), como de masa y del ecosistema a nivel regional, nacional y trasnacional, sobre todo por las implicaciones derivadas sobre el cambio climático y la Gestión Forestal Sostenible (GFS).

Si bien existen estudios en este ámbito para casi todas las regiones, especies y ecosistemas, el estudio de la fotosíntesis en árboles de laurisilva es bastante limitado:

- Höllwarth y Kull (1979) realizaron algunas investigaciones sobre diferentes tipos de vegetación en la isla de Tenerife, incluyendo dos especies arbóreas de la laurisilva canaria (*Laurus novocanariensis* y *Morella faya*). En este trabajo se dio una primera aproximación de la respuesta de estas dos especies en condiciones naturales utilizando técnicas colorimétricas y en base a los datos obtenidos por el análisis de un sólo ciclo diario de medidas.
- Larcher et al. (1991) estudiaron algunas características fotosintéticas del Viñátigo (*Persea indica*) y fue el primer paso para abordar el conocimiento del comportamiento fotosintético de los árboles de la laurisilva, de una manera exhaustiva, sistemática y comparativa.
- Gonzalez Rodríguez, A. (1998), en su tesis y artículos científicos asociados (González Rodríguez et al., 2000, 2002a y 2002b), estudió los ciclos diarios de intercambio gaseoso a lo largo del año en tres especies arbóreas características de la laurisilva canaria (*Laurus novocanariensis*, *Persea indica* y *Morella faya*) en condiciones naturales y en árboles de más de 20 m de altura para, a partir de ahí, conocer sus características fotosintéticas.

El principal objetivo de este estudio es proporcionar valores de capacidad fijadora de C de varias especies de laurisilva: Acebiño, Faya, Laurel, Palo Banco y Viñátigo (las más representativas de las formaciones de laurisilva en Gran Canaria), de diferentes edades y para diferentes condiciones edafoclimáticas, para ser introducidos en los modelos a largo plazo. Para ello se relacionan entre si las variables ambientales, de intercambio gaseoso y fisiológicas obtenidas durante el proceso de obtención de datos.

TESIS DOCTORAL



MATERIAL Y MÉTODOS.

Departamento de Ingeniería de Procesos.

Título: Captación de CO₂ por especies de laurisilva en Gran Canaria

Luis Fernando Arencibia Aguilar

Las Palmas de Gran Canaria, a 13 de noviembre de 2015.

2 MATERIAL Y MÉTODOS

2.1 DESCRIPCIÓN Y DISTRIBUCIÓN DE LAS ESPECIES OBJETO DE ESTUDIO

Se procede a la descripción, caracterización y explicación de la distribución de las cinco especies de laurisilva objeto de estudio. Las descripciones y láminas de cada especie han sido obtenidas de Kunkel (1974).

2.1.1 Acebiño (*Ilex canariensis*)

Especie perteneciente a la Familia *Myricaceae* (miricáceas). Endemismo macaronésico: Madeira y Canarias. En nuestro archipiélago en todas las islas centrales y occidentales.

En el sector norte de la isla de Gran Canaria, hasta en la subcumbre. Algunas localizaciones de esta especie: El Brezal del Palmital; Los Tiles de Moya; Riscos de Guayedra (Riscos de Tamadaba).

Especie de laurisilva y del matorral adyacente que requiere cierto grado de humedad.

Árbol de porte medio (5 a 10m) o más grande dentro del bosque denso. Copa muy ramificada y oscura. Follaje siempreverde. Hojas alternas, pecioladas; lámina elíptico-ovaliforme y apiculada, coriácea, glabra, verde-oscura y lustrosa. Flores en posición subterminal, con pétalos blancos. Frutos esféricos, lustrosos, de color encarnado-oscuro.



Foto 2.1.- Acebiño, *Ilex canariensis*.

2.1.2 Faya (*Morella faya*)

Especie perteneciente a la Familia *Aquifoliaceae* (aquifoliáceas). Endémica del área Macaronésica; también en el sur de Portugal. Señalada para todas las islas mayores del archipiélago Canario, pero rarísima o ya extinguida en las islas orientales.

En Gran Canaria es un árbol casi exclusivo del sector norte de la isla, generalmente por encima de 500 m sobre el mar. También en algunos relictos boscosos del lado este y en el pinar. Localizaciones: Brezal del Palmital; Los Tiles de Moya; Monte Doramas; Pinar de Tamadaba.

Es una especie característica del fayal-brezal, esta asociación de tipo secundario de la laurisilva; común en la formación mixta entre la laurisilva (alta) y el pinar.

Arbolito de 4 a 8 (10) metros de altura que, dentro del bosque, puede alcanzar dimensiones aún mayores. Bastante ramificado, con ramas algo nudosas; siempreverde. Hojas simples, enteras u ondulado-crenadas, pecioladas, verde-lustrosas, de forma lanceolada y de consistencia subcoriácea; de 4 a 8 centímetros de largo y de 1 a 2 centímetros de ancho. Las inflorescencias son poco vistosas, situadas en racimos axilares; díóicas. Los frutos son drupáceos, globosos y carnosos, generalmente con 4 semillas. Estas semillas han sido utilizadas como sustitutivo del “gofio” de los canarios, es decir que son comestibles.



Foto 2.2.- Faya, *Morella faya*

2.1.3 Laurel o Loro (*Laurus novocanariensis*)

Especie de la Familia *Lauraceae* (lauráceas). Endemismo macaronésico: Canarias, Madeira y Azores. En Canarias todavía en todas las islas centrales y occidentales; probablemente extinguido en las islas orientales.

En Gran Canaria común en algunas localidades del sector norte de la isla (Brezal del Pamital, Los Tiles de Moya); con cierta frecuencia en relictos existentes (Valleseco, La Virgen, Teror, San Mateo, etc.) y (ejemplares solitarios) hasta en el centro y sur (sobre Ayacata, Montaña Horgazales, etc.).

Especie de la laurisilva resistente y hoy en día indicando la distribución original de tal tipo de bosque.

Árbol de 15 a 25 metros de altura con tronco recto y pronunciado; corteza grisácea, más o menos lisa. Copa densa; follaje siempreverde. Ramitas nuevas velludas. Hojas simples coriáceas, verde-oscuras, pecioladas, con margen llano o algo ondulado. Lámina ovado-lanceolada, hasta 12 (15) centímetros de largo y 4 (5) cm de ancho, con nervadura pronunciada y pequeñas glándulas en la base de los nervios principales. Flores agrupadas, pedunculadas, en situación subterminal (axilas foliares), de color crema-verdoso. Frutos carnosos (bayas), oblongo-elípticos, alcanzando 2cm de largo; casi negruzcos y lustrosos cuando maduros, cosa que, por intervención de las aves, rara vez ocurre.



Foto 2.3.- Laurel, *Laurus novocanariensis*

2.1.4 Palo Blanco (*Picconia excelsa*)

Especie de la Familia *Oleaceae* (Oleáceas). Endemismo macaronésico (Madeira y Canarias; la especie de Azores, semejante, ha sido determinada como *P. azorica*). En Canarias en todas las islas centrales y occidentales (también localizadas en Jandía y Fuerteventura).

En Gran Canaria sólo se da en el sector norte de la isla entre El Palmital y San Mateo; bastante rara. Otras localizaciones: Los Tiles; barranco de Moya; y La Virgen.

Especie de la laurisilva y en algunos riscos cubiertos por matorrales mesofíticos, entre 400 y 1000m sobre el mar.

Árbol de 10 a 15 m de altura, con tronco de 30 a 60 cm de diámetro; o arbustiforme, con varios troncos (más delgados). Corteza gris, muy áspera y verrucosa. Follaje siempreverde, ramas verrucosas. Hojas simples, pecioladas, estipuladas o no, coriáceas, aovado-elípticas; de 6 a 8 cm de largo y 3,5 a 4,5 cm de ancho. Inflorescencia racimosa, con flores blancas. Frutos subcarnosos que asemejan a los del olivo, hasta 2 cm de largo y 1-1,5 cm de diámetro, purpúreos cuando están maduros. Con una semilla cada fruto.



Foto 2.4.- Palo Blanco, *Picconia excelsa*.

2.1.5 Viñático o Viñátigo (*Persea indica*)

Especie de la Familia *Lauraceae* (lauráceas). Endemismo macaronésico (Canarias, Madeira y Azores). En Canarias en todas las islas centrales y occidentales.

Solamente en el sector norte de la isla de Gran Canaria entre 400 y 800 metros, aproximadamente; rara. Otras localizaciones: Los Tiles de Moya; Barranco La Virgen; Tafira a Los Hoyos (cultivados).

Especie de la laurisilva que, sin embargo, resiste al sol y ha sido introducida en algunos jardines del sur (Maspalomas, Puerto Rico).

Árbol de porte considerable (hasta 20 metros de altura). Tronco corto, recto; corteza gris-oscura y fisurada. Copa extendida, con ramas flexibles y algo nudosas. Follaje siempreverde. Hojas simples, enteras, verde-oscuras y lustrosas en la parte superior, verde-pálidas por debajo; pecioladas, con pecíolo amarillento. Nervadura pronunciada. Lámina oblongo-lanceolada, subcoriácea o hasta algo carnosa; aromática; hasta 20 centímetros de largo y 5 centímetros de ancho. Inflorescencia terminal, largamente pedunculadas, con flores de color blanquecino-verdoso. Frutos (bayas) carnosos, aovado-elípticos y de color purpúreo-negruzco y lustrosos.



Foto 2.5.- Viñátigo, *Persea indica*.

2.2 CARACTERIZACIÓN DE LA ZONA DE ESTUDIO

Los valores fitoclimáticos y diagramas ombrotérmicos para las estaciones de Moya y Valleseco se presentan en la Tabla 2.1 y el diagrama ombrotérmico de Moya la Figura 2.1 (Allue Andrade, 1990).

Tabla 2.1.- Valores fitoclimáticos de las estaciones de Moya y Valleseco, realizados sobre una serie histórica de 50 años. Siendo P: Precipitación total anual, Pe: Precipitación mensual estival mínima, TMF: Temperatura media mensual más baja, T: Temperatura media anual, TMC: Temperatura media mensual más alta, TMMF: Temperatura media de las mínimas en el mes de media más baja, F: Temperatura mínima absoluta del intervalo de años estudiados, Osc: Media anual de la oscilación diaria, TMMC: Temperatura media de las máximas del mes de media más alta y C: Temperatura máxima absoluta del intervalo de años utilizado.

	P	Pe	TMF	T	TMC	TMMF	F	OSC	TMMC	C
Moya	482	7	14,5	17,8	21,5	10,8	6,5	7,9	25,8	41,5
Valleseco	895	4	9,6	13,8	19,3	5,3	-1	10,6	25,9	41,5

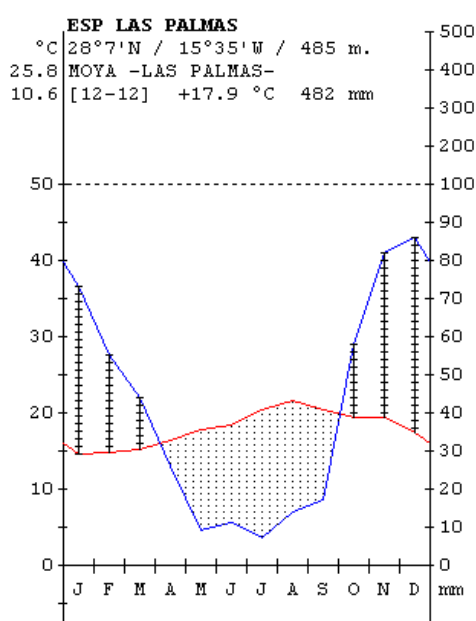


Figura 2.1.- Diagrama ombrotérmico de las estación de Moya.

Se observa que existe un periodo estival seco (aunque el efecto de la escasez de agua se atenúa por la presencia de precipitación horizontal, que, aunque no se registra en los pluviómetros tiene un efecto en la vegetación ya que disminuye sus necesidades hídricas). Por efecto de la altitud, la pluviometría de Moya es la mitad que la de Valleseco, y esta segunda presenta un exceso de agua en los meses invernales, aunque es muy escaso.

En la Foto 2.3 se presenta un mapa con la ubicación tanto de los lugares de estudio como de las estaciones meteorológicas utilizadas para la obtención de los datos de humedad relativa del aire, temperatura y precipitación. Todas las zonas de estudio se encuentran dentro de la zona potencial del monteverde.

Los datos climáticos para el año 2013, cedidos por la Agencia Estatal de Meteorología (AEMET), se han obtenido de la estación de Moya (C665K, para la precipitación), y de Teror-Osorio (C656V, para la temperatura).



Foto 2.6.- Imagen de la ubicación de las tres zonas de estudio (enumeradas del 1 al 3), así como la ubicación de las estaciones meteorológicas.

Para contrastar si 2013 fue un año medio, se presenta en la Figura 2.2 un gráfico comparativo con las medias históricas. Para el gráfico de la serie histórica, los datos de temperatura se obtienen de la estación de Valleseco (C665I, del período 1945-2013), y que no se utilizaron para caracterizar las temperaturas del año 2013 porque fue robada en el mes de mayo. Para la obtención de las medias históricas de precipitación, se usaron datos de la estación de Moya (C665K) con valores entre 1965-2013.

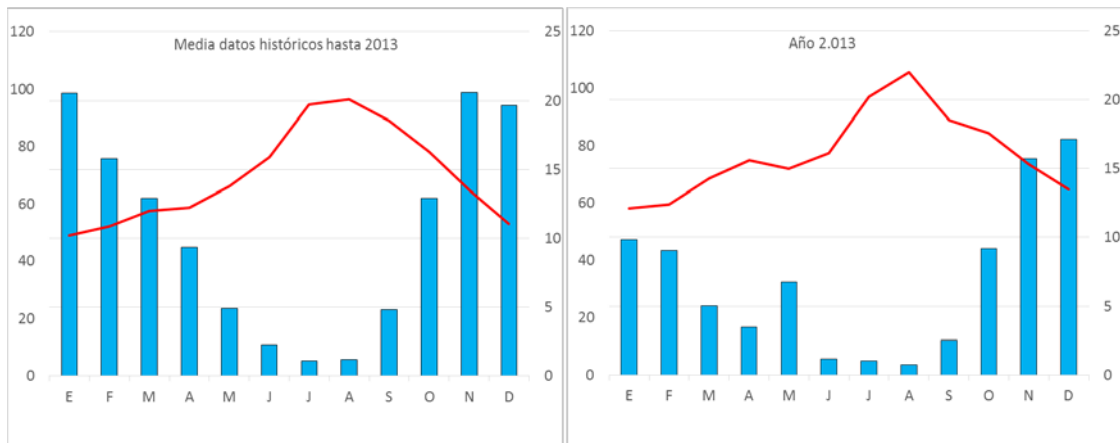


Figura 2.2.- Comparación de datos climáticos históricos medios, (1945-2013) para temperaturas (línea roja) y (1965-2013) para precipitaciones (barras azules), con los datos medios obtenidos en 2013. Fuente: AEMET.

De la Figura 2.2, se deduce que el año 2013 fue un año anormalmente seco, principalmente en la época de invierno, pues de enero a marzo, las precipitaciones se reducen casi a la mitad respecto a la media de datos históricos, siendo mayo el único mes en el que se superan los datos medios de precipitación respecto a la serie histórica. Entre los meses de junio y octubre sólo se registraron 70,3 mm, y a lo largo de todo el año 392 mm frente a los 613 mm de la media histórica. Así mismo, la temperatura

media en el año 2013 es algo superior a la observada en el período 1945-2013, casi todos los meses del año.

2.2.1 Firgas.

A pesar de denominarse Firgas, se encuentra en el Término Municipal de Moya, en el paraje denominado el Gusano, con coordenadas X. 439.201 Y. 3.103.842, y una cota de 1.085 metros. Bajo las laderas de la Caldera de los Pinos de Gáldar, fuertemente transformada por el pastoreo. Tras ser adquirida por el Cabildo de Gran Canaria, ha sido repoblada con especies de laurisilva a principios del presente siglo (2000-2005), tratándose de una repoblación de 10-15 años, caracterizada principalmente por: Madroño (*Arbutus canariensis*), Faya (*Morella faya*), Laurel (*Laurus novocanariensis*), Acebiño (*Ilex canariensis*), intercalando entre estas especies algunas agroforestales como castaños (*Castanea sativa*) y nogales (*Juglans regia*), en un marco de plantación de 5-7 metros, y con árboles que presentan alturas medias de 3-5 metros (Foto 2.7).

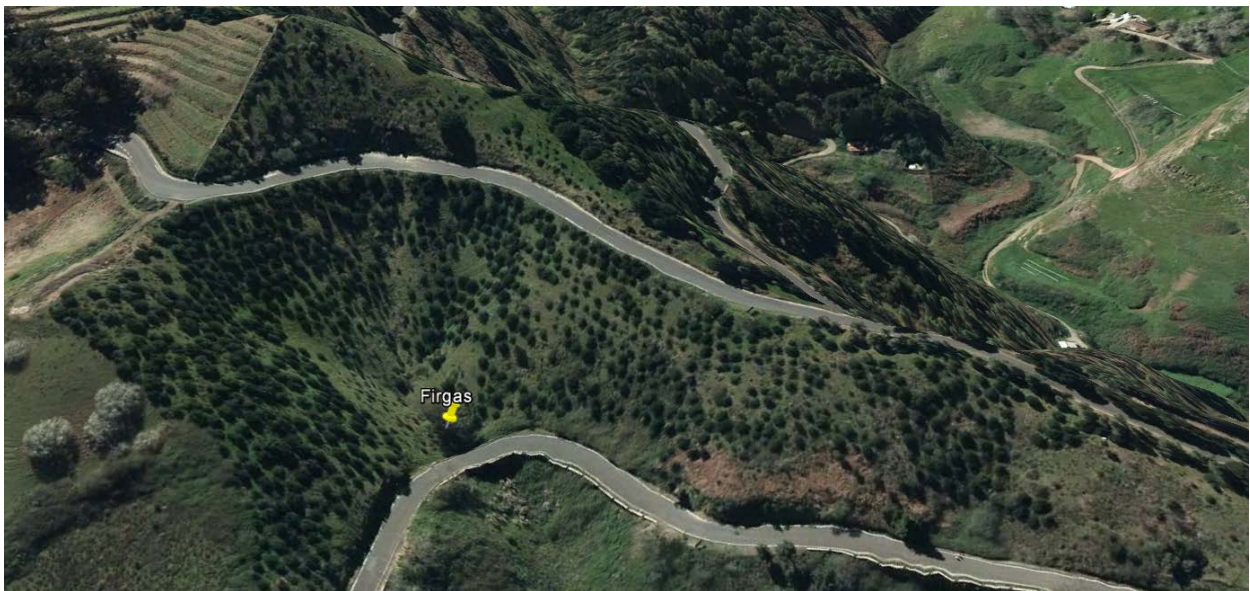


Foto 2.7.- Imagen aérea de la zona denominada Firgas, donde se puede apreciar el marco de plantación. Fuente: GoogleEarth

Geológicamente se extiende sobre la unidad volcánica mayoritaria de todo el Ciclo Post Roque Nublo, que ocupan una gran superficie de la Neocanaria, desde el límite superior del contacto con la Paleocanaria hasta el mar, compuesto por lavas basanítico–nefeliníticas, basálticas y basáltico olivínico-piroxénicas. Presenta apilamientos de coladas masivas de hasta 2 - 3 m de espesor individual. Muchas de ellas presentan una ligera disyunción columnar. Lo componen rocas oscuras, densas, de texturas porfídicas. El espesor de conjunto es variable, según sectores: desde 15 - 20 m hasta 100 - 150 m, o más. (IGM, 2010).

2.2.2 Osorio

La Finca de Osorio constituye una de las áreas agrícolas de mayor interés de las medianías de Gran Canaria. Está ubicada en el municipio de Teror, en las faldas del Pico de Osorio, resto desmantelado de los antiguos conos volcánicos pertenecientes a la Serie Basáltica II, característica de la zona.

Se extiende sobre materiales piroclásticos de gran espesor pertenecientes a esta formación, visible a través de algunos barrancos que la atraviesan encajados sobre los mismos. Otros materiales geológicos de la Finca son los pertenecientes a la Serie Fonolítica, de la cual afloran coladas de gran espesor.

La Finca de Osorio, con 250 ha de extensión, conserva áreas de gran interés forestal así como grandes posibilidades para la recuperación de una buena extensión del “monteverde”, que fueron adquiridas por el Cabildo de Gran Canaria en 1986 y donde se han realizado grandes esfuerzos de repoblación, con buenos resultados.

La parcela objeto de estudio se encuentra en una zona aledaña al vivero de la Finca de Osorio (X. 446.364, Y. 3.0105.595, y una altitud de 665 msnm), se trata de una zona repoblada hace unos 30-35 años, con una buena representación de todas las especies de laurisilva y una altura media de la masa de 8 metros.



Foto 2.8.- Plantas de dos savias en vivero de las tres especies estudiadas: Acebiño, Laurel y Viñátigo.

Además, dentro de la Finca de Osorio se encuentra el Vivero forestal que se encarga de producir la planta de laurisilva para repoblación. Se han medido en el Vivero de Osorio (Foto 2.8), los parámetros de fotosíntesis, de intercambio gaseoso y ambientales para Acebiño, Laurel y Viñátigo, en plantas que en el momento de la medición tenían 2 savias, con 4 individuos de cada especie.

2.2.3 Tilos de Moya

Los Tilos de Moya constituyen un enclave situado en el tramo medio superior del Barranco de Moya, entre las cotas 475 y 600 m., alcanzando sus laderas la cota de los 700 m.s.m. Es un tramo de barranco fuertemente encajado en laderas con pendiente que rozan los 90º en algunas zonas.

Lo caracterizan potentes coladas de la Serie Basáltica II estando, en su parte superior, cubierto con piroclastos de esta misma Serie (Hansen Machín, 1987).

Este relicto de laurisilva se sitúa en el borde inferior de la zona potencial del monte verde. Corresponde a uno de los lugares históricamente protegidos de la célebre Montaña Doramas, extenso bosque comunal que mantuvo una cierta integridad hasta mediados del siglo XIX, pero que después de la privatización de los últimos reductos boscosos y la cesión de las datas al General Morales y otros terratenientes, el incremento de las talas sistemáticas y la destrucción progresiva del bosque llevaron a su casi total desaparición (Santana, 1987). No obstante, la actitud fuertemente protectora de uno de los miembros de la familia Morales propició el hecho de poder contemplar en la actualidad este relicto boscoso.

En la zona de estudio se encuentra una formación de tiles (*Ocotea foetens*), la mayoría de los cuales sobrepasan los 20 metros de altura, con una cobertura del 90% a pesar de que la separación media entre los árboles es de 2-5 metros. Suelen ser ejemplares con áreas basales muy amplias, posiblemente pies secundarios de un viejo tronco principal (Foto 2.9), desgajado o talado en su época. El diámetro medio actual ronda los 30-50 cm. Estos tiles han sido afectados por el progresivo descenso del nivel freático de las aguas del barranco, debido a la sobreexplotación que realizan los pozos existentes en la parte superior de la cuenca. Casi todos presentan numerosas ramas superiores puntisecas. En estos fragmentos arbóreos del barranco, el estrato casi monoespecífico de los tiles se ve enriquecido en las áreas de borde con laureles (*Laurus novocanariensis*), barbusanos (*Apollonias babujana*), Viñátigos (*Persea indica*), faya (*Morella faya*), palo blanco (*Picconia excelsa*), peralillos (*Maytenus canariensis*), zonas donde se han realizado las mediciones para el estudio.



Foto 2.9.- Antigua postal de principios del pasado siglo en la zona de Moya. Fuente: <http://www.revistacanarii.com>.

La alta cobertura de los árboles crea un nivel muy umbrío en su interior, lo que unido a la dedicación casi exclusiva que tuvo durante muchos años a las actividades recreativas, hizo que el sotobosque fuera casi nulo. A partir del cierre del lugar a las actividades recreativas en 1980, se inició un proceso de recuperación del sotobosque, aumentando el grosor de la capa de mantillo creciendo numerosos brinzales de tiles, siendo más esporádica la presencia de *Dracunculus canariensis*, *Arisarum vulgare* y *Tamus edulis*. En el estrato arbustivo, destaca la abundancia de follaos (*Viburnum tinus* ssp. *Rigidum*), malfuradas (*Hypericum inodorum*), brezos (*Erica arborea*). Estos arbustos se ven recubiertos

por enredaderas como *Convolvulus canariensis* y *Rubia fruticosa* ssp. *Peryclimenum* muy abundante por algunas zonas, así como el vistoso bicácaro (*Canarina canariensis*).

La parcela objeto de estudio se ubica en las coordenadas UTM: X. 446.364, Y. 3.0105.595, y una altitud de 534 m.s.m.). Se trata de una zona naturalizada, que contiene repoblaciones intercaladas de hace unos 40-50 años, con una buena representación de todas las especies de laurisilva, con una altura media de la masa de 10 metros.

2.3 MEDIDA DE INTERCAMBIO GASEOSO

Usando un analizador de gases en infrarrojo (IRGA.- Infrared gas analyzer) se pueden determinar las concentraciones de CO₂ en mediciones casi instantáneas, el método se basa en que éste gas absorbe radiación en el rango del infrarrojo, para el CO₂ una región de fuerte absorción está entre 4,2 – 4,3 μm. El IRGA LCpro (ADC Bioscientific 2004), que se muestra en la Foto 2.10, para la medición de CO₂ usa un infrarrojo no dispersivo (NDIR), el CO₂ absorbe la energía en la región infrarroja en una proporción relacionada a la concentración del gas. La muestra de gas que va a ser medida pasa a través de un tubo o celda; una fuente infrarroja es dirigida hacia la celda, un detector colocado al final de la celda mide la amplitud de la señal infrarroja, la cual se reduce si hay CO₂ presente en la muestra de gas y tiene su máxima amplitud en “zero”. Entonces, el sensor lee el decrecimiento de la señal utilizando un filtro que permite el paso en la banda de 4,24μm. Los gases de referencia (que entra a la cámara) y de análisis (que sale de la cámara) son alternados con un gas “zero”. Durante el ciclo de medición el gas “zero” es generado pasando el aire a través de cal sodada la cual remueve todo el CO₂. El equipo permite entonces medir el contenido de CO₂ en los gases de referencia y de análisis (ADC Bioscientific 2004).



Foto.2.10.- Analizador de gases por infrarrojo (IRGA), sistema abierto de la marca LCPro (ADC Bioscientific, 2004).

El equipo LCpro+ está diseñado para el uso en campo y consta de una consola principal, una bomba de aire, un microprocesador, una tarjeta de almacenamiento y una cámara conectada a la consola. La cámara es equipada con control de temperatura y una unidad de luz artificial. La consola principal

suministra aire a la cámara que tiene CO₂ y H₂O controlables. Se miden las concentraciones de CO₂ y H₂O, y luego el aire se dirige sobre la superficie de la hoja; la descarga de aire que sale de la cámara también es analizada, esto genera un decrecimiento determinado en el contenido de CO₂ y un incremento en el contenido de H₂O. De las diferencias en la concentración del gas de referencia y de análisis, y la tasa de flujo de aire, se calcula la asimilación y la transpiración, esto es llamado “Sistema abierto de medición” por comparación con el “Sistema cerrado” donde se hace pasar el gas y se mide continuamente una muestra de gas en un tiempo y tasa establecidas. La medición del CO₂ se realiza por un analizador infrarrojo de gases (IRGA) y el agua se mide por dos sensores de humedad. El sistema también mide temperatura de la hoja, temperatura de la cámara, radiación fotosintéticamente activa y presión atmosférica. La temperatura de la cámara se obtiene con el uso de un termistor ubicado en el interior de la cámara. La temperatura de la hoja es calculada por otro pequeño termistor, que descansa sobre la hoja al cerrar la cámara. La radiación incidente (PAR-Photosynthetic active par radiation) se mide con un sensor piranométrico de silicona. El ratio del flujo de gases en el interior de la cámara se mide con un sensor de flujo de masa de aire (ADC Bioscientific 2004).

Se presenta en el Anejo Nº 1, los apéndices del Manual del LCPro (en inglés), donde da información detallada de los parámetros utilizados, especifica las escalas de los resultados, la forma de calcular los parámetros y las constantes que serán utilizadas posteriormente a lo largo del presente trabajo.

2.4 METODOLOGÍA DE TOMA DE DATOS

El trabajo ha consistido en la medición de parámetros ambientales, fisiológicos y de intercambio gaseoso que caracterizan la fotosíntesis, con un analizador de gases por infrarrojo (IRGA), de la marca LCPro (ADC Bioscientific, 2004), para cinco especies de laurisilva (Acebiño: *Ilex aquifolium*, Faya: *Morella faya*, Laurel: *Laurus novocanariensis*, Palo Blanco: *Picconia excelsa* y Viñátigo: *Persea indica*), tomando datos en árboles sanos en las cuatro localizaciones descritas: Firgas, Tilos de Moya y Osorio y, dentro de la finca de Osorio, en planta de vivero colocada en macetones. Las distintas ubicaciones no solo aportan variabilidad al diferenciarse tipos de suelo, fisiografía, condiciones de humedad y temperatura, a su vez, representan distintos estadios de las formaciones de laurisilva de Gran Canaria, representando la planta de Vivero un estado inicial de las especies, Firgas planta con una edad de 10-15 años en un marco de plantación abierto, Osorio planta con una edad de 30-35 años y Tilos de Moya una masa seminatural con una edad superior a los 40 años. Por tanto, el muestreo realizado engloba gran parte de la variabilidad natural de las formaciones de laurisilva en Gran Canaria.

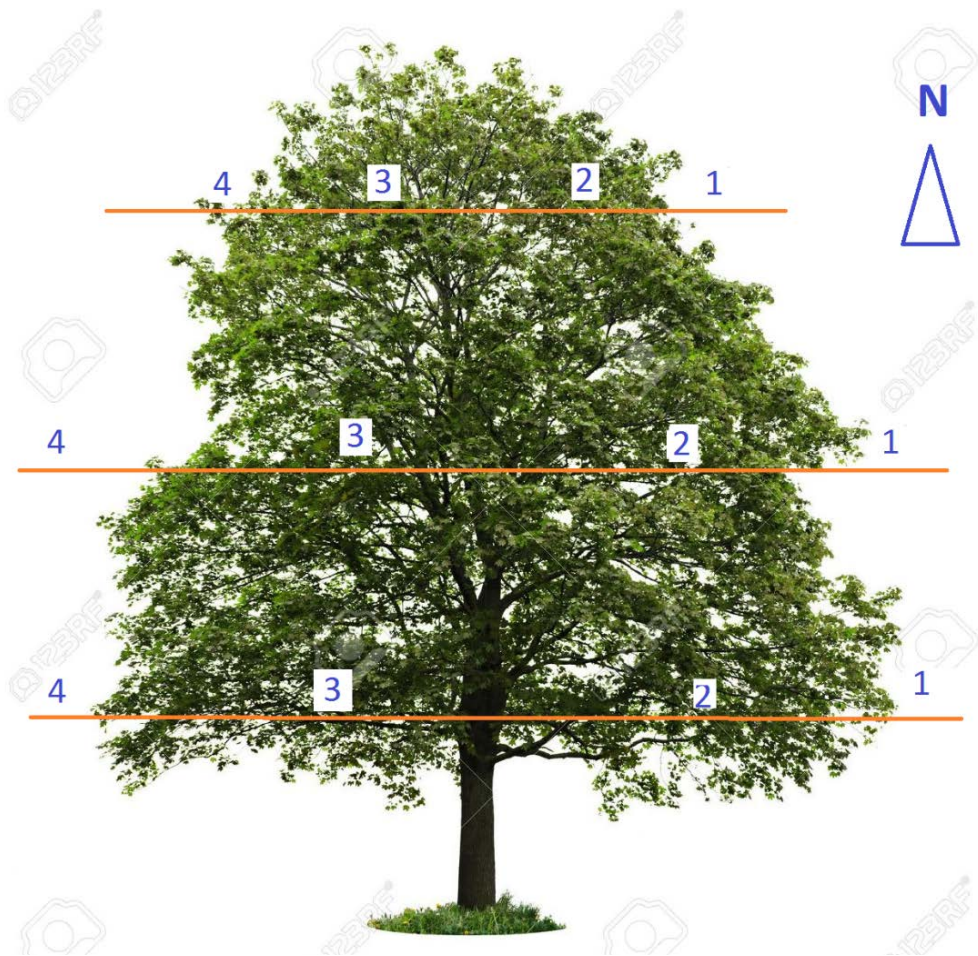


Foto 2.11.- Esquema de toma de datos con el LCPro, para cada altura: bajo, medio y alto, se toman datos de Este a Oeste (1 a 4) en cinco hojas sanas. Se muestrean 5 hojas por zona y altura, en total 20 hojas por altura, 60 hojas por árbol.

Las mediciones se han tomado a lo largo de los meses de febrero (representando la estación fría y húmeda) y julio u octubre (representando la estación cálida y seca) del año 2013, tratando de caracterizar las diferentes “estaciones” del año (los árboles se midieron, sectorizado cada árbol en 3 partes (Foto 2.11): una zona inferior, una zona intermedia y el tercio superior de la copa. Para cada altura se toman medidas en hojas desarrolladas y sanas en el exterior e interior de la copa (hojas de luz y de sombra), en dirección Este a Oeste, dividiendo en sectores: (Este exterior (1), Este interior (2), Oeste interior (3) y Oeste exterior (4)). Para cada una de las alturas y los sectores se toman medidas con el IRGA a cinco hojas, analizando un total de 60 hojas por árbol (20 por cada altura). Para las plantas de vivero, únicamente se toman 20 medidas, al no contar con copa y no poder diferenciar alturas ni zona interior ni exterior, siendo todas las hojas de sol. Para Palo Blanco y Viñátigo, se adquieren datos únicamente en la zona baja y exterior.

Tras analizar los datos y eliminar los erróneos y los fuera de rango (outliers), se contabilizan 1070 mediciones. El muestreo es asimétrico pues no se ha podido medir el Acebiño en los Tilos de Moya, la Faya en el Vivero, Palo Blanco ni Viñátigo en Fargas, y tampoco todas las especies en todas las épocas del año. Concretamente se han medido:

- **Febrero (del 11 al 21):** Acebiño en Fargas, Osorio y Vivero (137), Faya en Fargas, Osorio y Tilos de Moya (176), Laurel en todas las ubicaciones (197). Palo Blanco en Osorio y Tilos de Moya (57) y Viñátigo en Osorio, Tilos de Moya y Vivero (55), en total: 622 datos.
- **Julio (16 al 18):** Acebiño, Faya y Laurel en Fargas (178), Palo Blanco en Tilos de Moya (20) y Viñátigo en Tilos de Moya (16), en total: 214 datos.
- **Octubre (22 al 23):** Acebiño, Faya, Laurel Y Palo Blanco en Osorio (187), Laurel y Viñátigo en Vivero (47), en total: 234 datos.

Las variables nominales analizadas han sido: **Especie** (1: Acebiño, 2: Faya y 3: Laurel, 4: Palo Blanco, 5: Viñátigo), **Lugar** (1: Fargas, 2: Osorio, 3: Tilos de Moya, 4: Vivero), **Orientación** (1: Este, 2: Oeste, 0: plantas de vivero), **Luz** (1: Exterior, 2: Interior), **Altura** (1: Bajo, 2: Medio, 3: Alto) y **Fecha** (1: Febrero, 2: Julio, 3: Octubre). Para la elaboración de algunos gráficos se han agrupado como variables nominales, la **Radiación ($\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$)** (1: <500, 2: 500-1.154, 3: >1.154) y la **Temperatura ($^{\circ}\text{C}$)** (1: <18, 2: 18-30, 3: >30).

Respecto a las variables numéricas, el LCPro, analiza, calcula y devuelve las siguientes variables:

- **Eref** Presión parcial del H_2O , **mBar**
- **ê** Presión parcial del H_2O , corrección por dilución, **mBar**
- **Cref** CO_2 de referencia, **ppm**
- **^c** CO_2 analizado, corrección por dilución, **ppm**
- **Qleaf** Radiación incidente sobre la hoja, **$\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$**
- **Tch** Temperatura en el analizador, **$^{\circ}\text{C}$**
- **Tleaf ó TI** Temperatura en la superficie de la hoja, **$^{\circ}\text{C}$**
- **U** Masa de aire que pasa por el medidor, **$\mu\text{mol}/\text{sg}$**
- **P** Presión atmosférica, **mBar**
- **Ci** CO_2 subestomático, **ppm ó $\mu\text{mol}/\text{mol}$**
- **E** Tasa de transpiración, **$\text{mmol}/\text{m}^2 \text{ s}$**
- **gs** Conductancia estomática, **$\text{mol}/\text{m}^2 \text{ s}$**
- **gsx100** Conductancia estomática en **$\text{mmol}/\text{m}^2 \text{ s}$**
- **A** Tasa fotosintética, **$\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$**
- **WUE=A/E** Eficiencia del uso del agua, **$\mu\text{mol}/\text{mol}$**

Por tanto, con el uso del analizador de gases por infrarrojos se obtienen valores de variables ambientales (Qleaf y TI), fisiológicas (Ci y gs) y de intercambio gaseoso (E, A y WUE). Además, y para tener en cuenta el déficit de presión de vapor de agua en la atmósfera (variable con mucha influencia sobre la apertura estomática), se toman valores horarios de humedad de la de Teror-Osorio (AEMET). El cálculo de la presión de vapor de saturación, la presión de vapor actual y la diferencia entre hoja y atmósfera (VPD, déficit de presión de vapor), se calculó utilizando la fórmula de Tetens (Campbel y Norman, 1998).

Para poder acceder a las hojas de la parte media y del tercio superior de la copa (Foto 2.12) y tomar medidas con el LCPro se utilizó una escalera metálica plegable de 4 metros de altura.



Foto 2.12.- Medición sobre escalera con el LCPro de hojas del tercio superior de la copa de un Laurel en los Tilos de Moya.

2.4.1 Variables independientes relacionadas con la meteorología

Las variables independientes radiación y temperatura se han medido en un amplio rango que representa las condiciones naturales de las zonas ocupadas por laurisilva a lo largo del año. A continuación se presentan los histogramas de dichas variables a nivel general (para todas las ubicaciones y en todas las fechas).

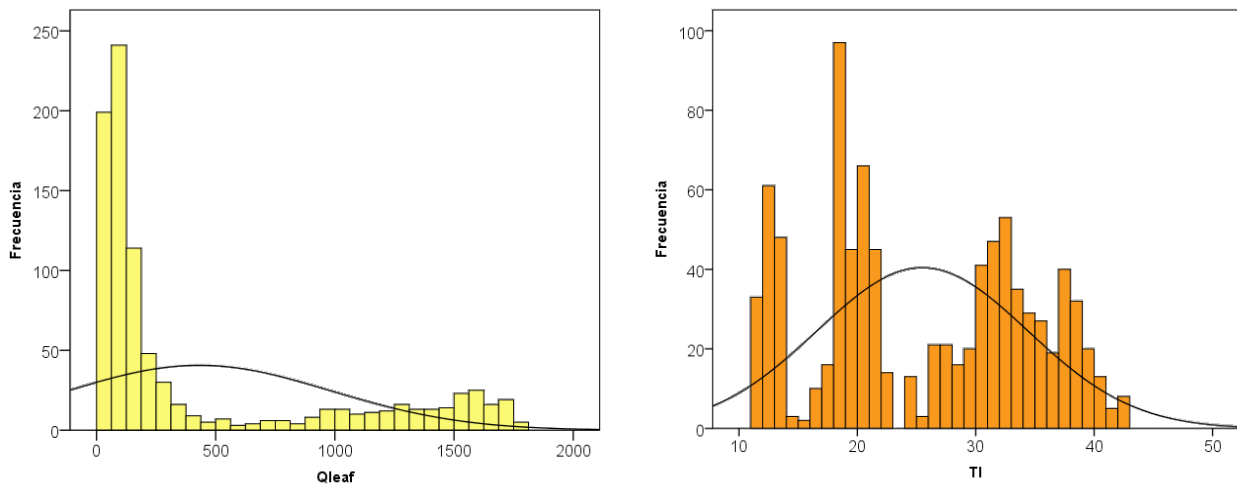


Figura 2.3.- Histograma de frecuencias de las variables independientes: radiación incidente (Q_{leaf} , $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$) y temperatura en la hoja (T_{leaf} , $^{\circ}\text{C}$).

Se han medido valores de radiación indicente (Q_{leaf}) entre 0 y 1800 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$, con más lecturas en el rango de radiaciones bajas ($<500 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$), y en una rango de temperaturas entre 11 y 42,5 $^{\circ}\text{C}$.

La Figura 2.4 presenta los rangos de la radiación incidente para cada uno de los lugares y estaciones del año. En todas las fechas se ha medido en condiciones de baja radiación, pero tanto en julio como en octubre se toman también valores con radiaciones altas.

Respecto al rango de valores de radiación para los distintos lugares, se observa una baja frecuencia de datos en el rango entre 500 y 750 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$ salvo para Osorio. En los Tilos de Moya las radiaciones incidentes fueron inferiores a 400 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$.

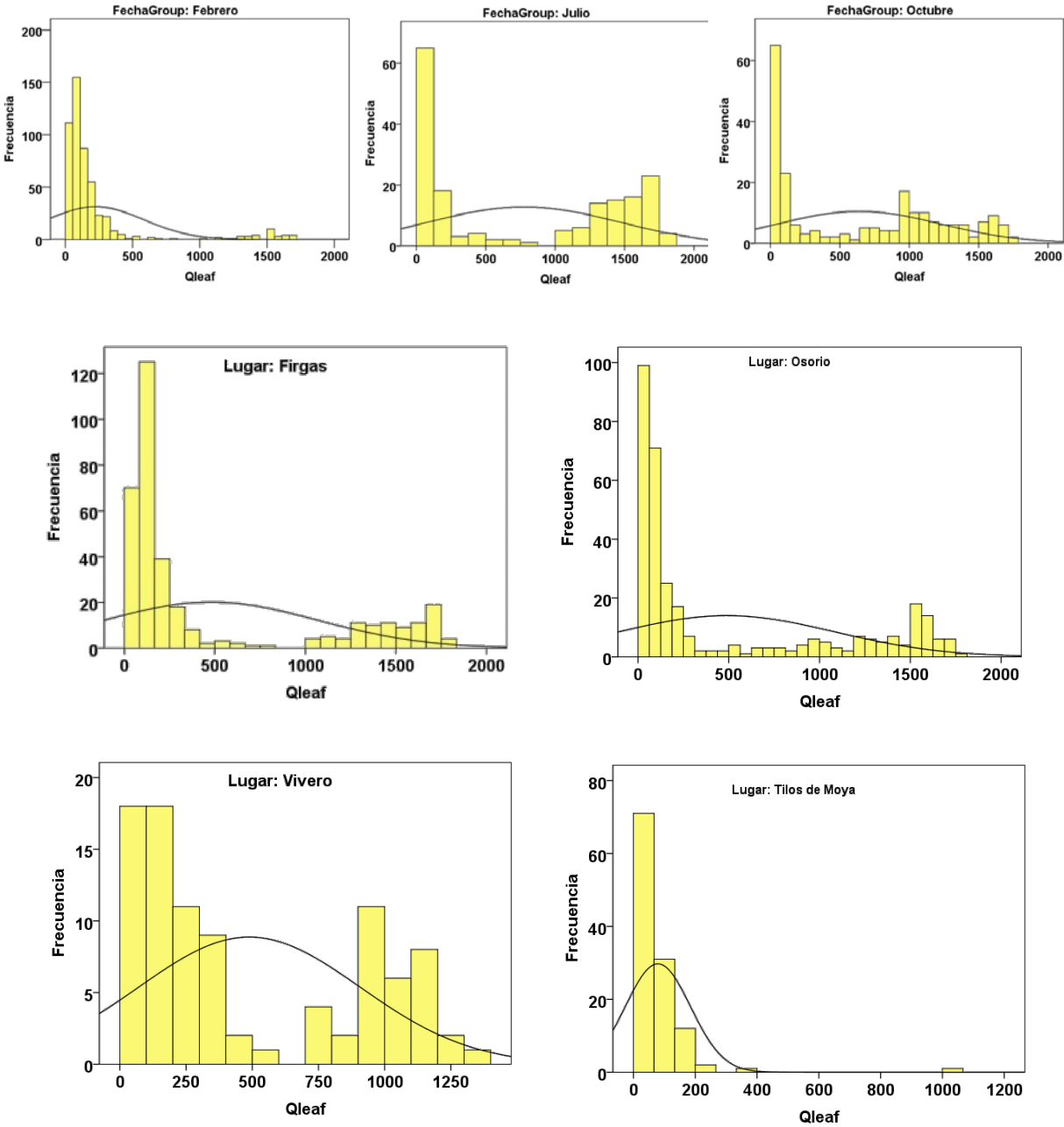


Figura 2.4.- Histograma de frecuencias de radiaciones incidentes (Qleaf en $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$). Las tres primeras imágenes separadas por fechas y las siguientes por lugar. Los rangos del Eje X en Vivero y Tilos de Moya son diferentes.

Las Figura 2.5 presenta los rangos de temperatura en hoja para cada uno de los lugares y estaciones del año. Se observan temperaturas para el mes de febrero en un rango de 26-35°C, aunque

existen muchos datos entre 11 y 22°C. Las temperaturas en los días en los que se realizaron lecturas en el mes de julio oscilaron entre 30 y 43°C. También para el mes de octubre, la frecuencia máxima de temperaturas observadas se sitúa en un valor próximo a los 32°C, aunque el rango presentado es de 24 a 38°C.

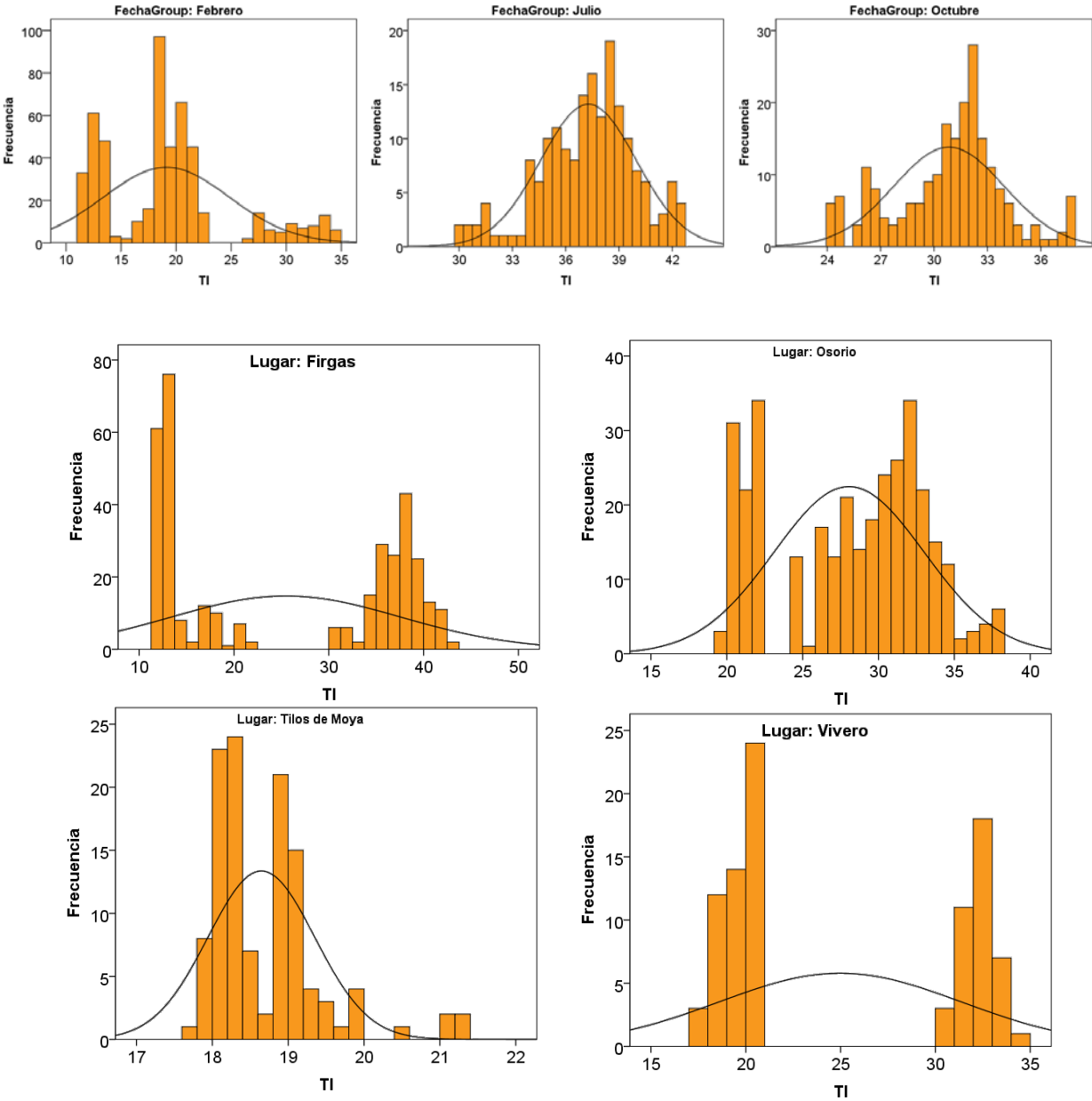


Figura 2.5.- Histograma de frecuencias de temperaturas (TI, en °C). Las tres primeras imágenes separadas por fechas y las siguientes por lugar. Los rangos del Eje X son distintos en todas las gráficas.

Respecto al rango de valores de temperatura para los distintos lugares (Figura 2.5), en Fargas se observan dos grupos de temperaturas, una de 11 a 21°C correspondiente a las mediciones del mes de febrero, y otro de 30 a 43°C, medidos en julio. La misma tendencia se observa para el Vivero, diferenciándose las medidas del mes de febrero (17 a 21°C), respecto a octubre (30 a 35°C). Los valores relativamente bajos observados en Moya (18 a 21°C) se corresponden con mediciones realizadas exclusivamente en el mes de febrero. Finalmente, para Osorio, las temperaturas próximas a 20°C se

corresponden con las medidas realizadas en febrero y las más elevadas con las mediciones realizadas en octubre.

Se observan temperaturas anormalmente elevadas para el mes de febrero (en un rango de 26-35°C), aunque existen muchos datos entre 11 y 22°C, rango de temperaturas propio de la zona de estudio. Las temperaturas en los días en los que se realizaron lecturas en el mes de julio (entre 30 y 43°C) fueron anormalmente elevadas (Figura 2.2, de medias históricas). También para el mes de octubre, la frecuencia máxima de temperaturas observadas se sitúa en un valor próximo a los 32°C, aunque el rango presentado es de 24 a 38°C, que también son valores muy elevados para esta época del año.

Respecto a las humedades (Figura 2.6), y al igual que se observó con las temperaturas en el mes de febrero, se presentan unos rangos anormalmente bajos para este mes (20-40%), que se corresponden con humedades bajas medidas en Osorio y Tilos de Moya. Estos valores coinciden con un período de calima o intrusión de aire Sahariano ocurrido en las Islas Canarias desde el 15 al 17 de febrero. El episodio

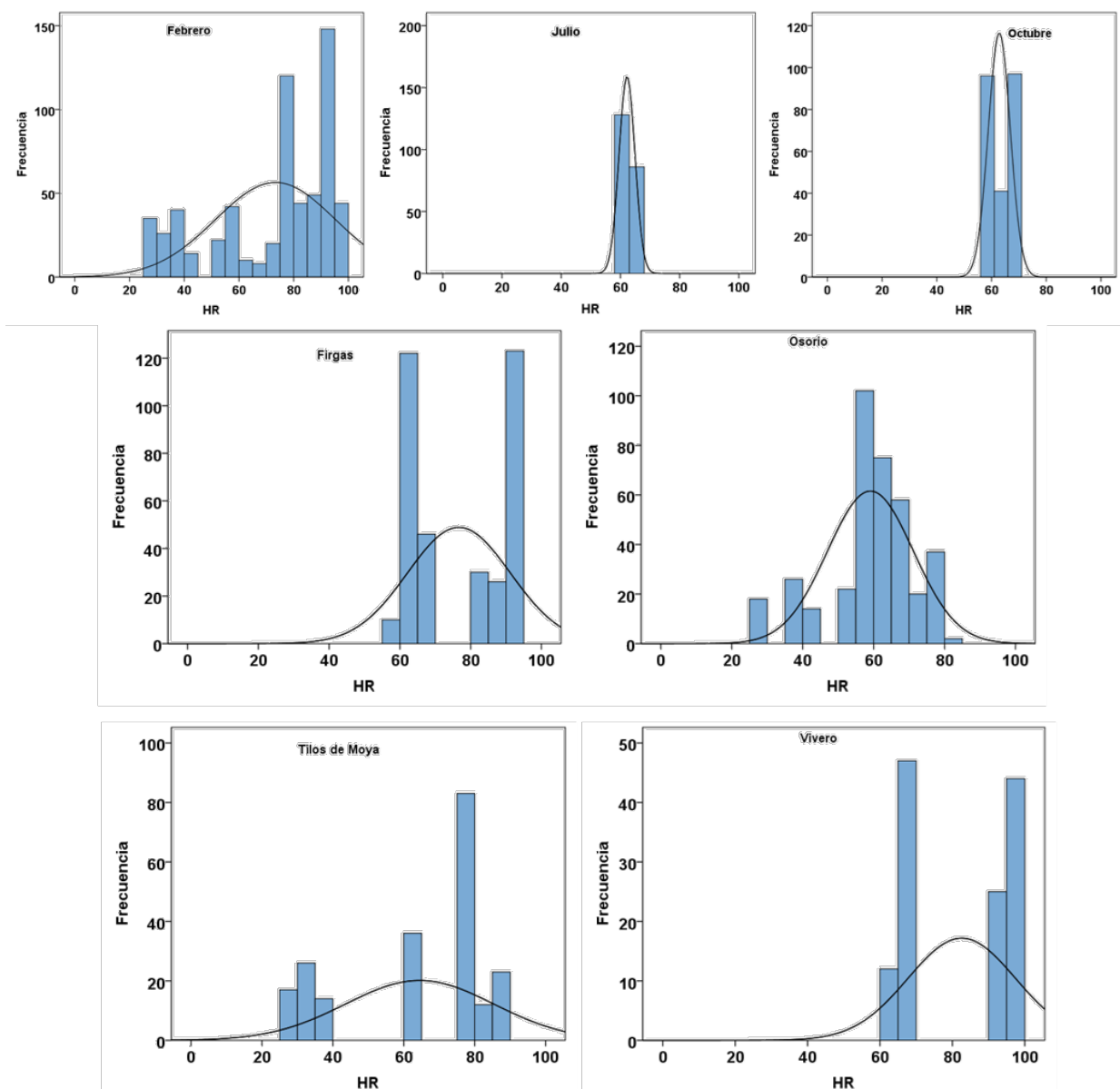


Figura 2.6.- Histograma de frecuencias de Humedades Relativas (HR %). Las tres primeras imágenes separadas por fechas y las siguientes por lugar.

fue tan intenso que han sido recogidos por la Dirección General de Calidad y Evaluación Ambiental (DGCEA), del Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente, suministrados como fruto del "Acuerdo de Encomienda de Gestión entre el Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente y la Agencia Estatal Consejo Superior de Investigaciones Científicas para la realización de trabajos relacionados con el estudio y evaluación de la contaminación atmosférica por material particulado y metales en España", y cuya documentación se adjunta como Anejo N°2

Consecuencia de las elevadas temperaturas y bajas humedades registradas esos días, la tendencia se observa también en los valores de déficit de presión de vapor (VPD), de la Figura 2.7.

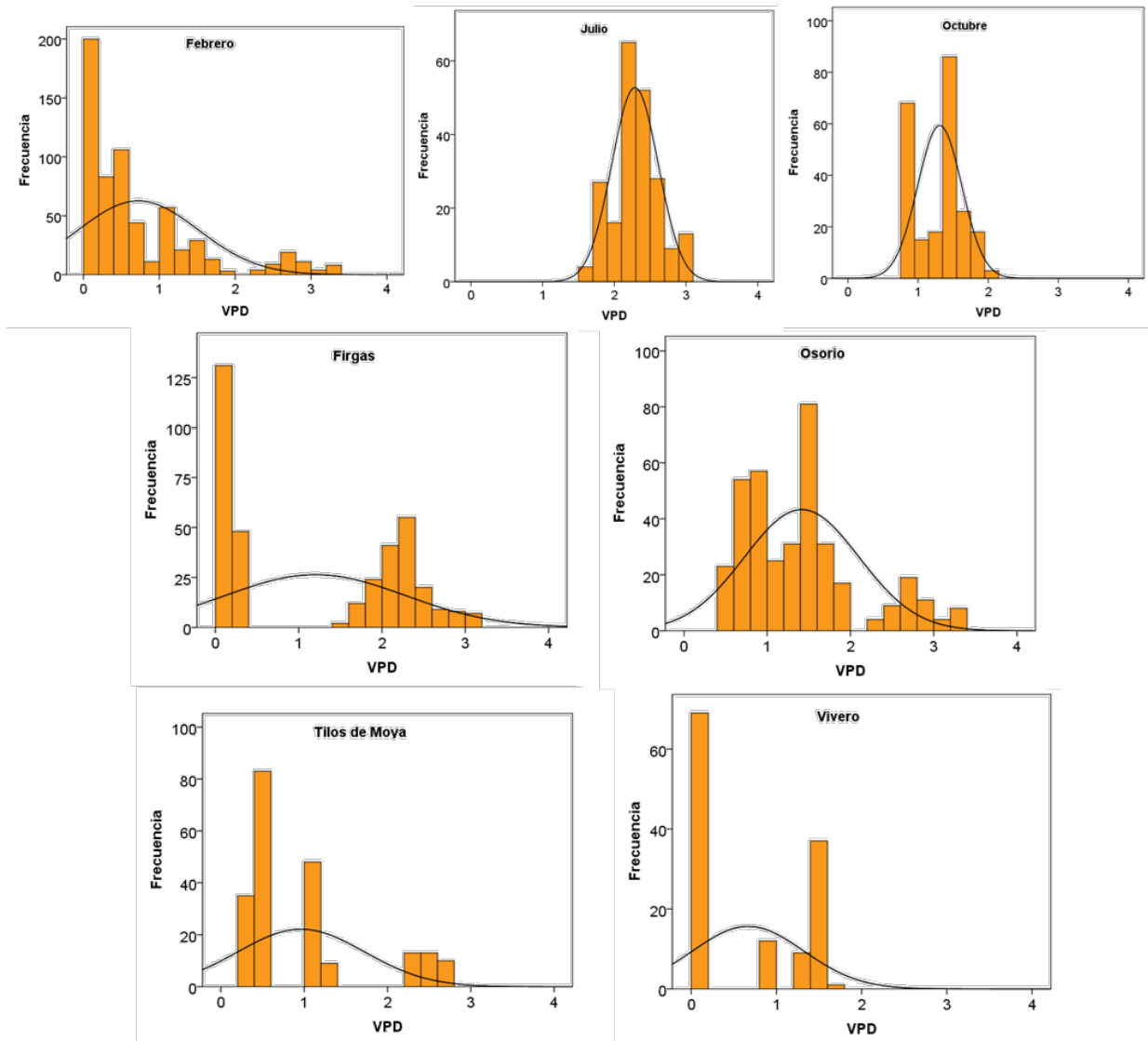


Figura 2.7.- Histograma de frecuencias de los valores de déficit de presión de vapor (VPD, en KPa). Las tres primeras imágenes separadas por fechas y las siguientes por lugar.

Se observa que, para el mes de febrero, casi todas las frecuencias se concentran en valores de VPD < 2KPa, pero aparece una agrupación de valores superiores a 2KPa, que se corresponde con los datos de los días 15 y 16 de febrero. Para julio y octubre, se repite esta tendencia (VPD entre 1 y 3,5 KPa).

2.5 CARACTERIZACIÓN DEL SUELO

Para caracterizar el suelo se recogen en el mes de febrero tres muestras a unos 20 cm de profundidad en tres puntos de cada una de las zonas de estudio (Osorio, Fargas y Tilos de Moya), eliminando de dicha capa el mantillo orgánico existente. Dicha muestra es remitida al laboratorio agroalimentario del Cabildo de Gran Canaria para que se determinen los parámetros de suelo: Materia Orgánica (MO), pH, Conductividad Eléctrica (CE), y macro y micronutrientes (N, P, K, Ca, Mg, Na, B, Cl, Mn, Zn, Fe y Cu).

La MO y el nitrógeno total se determinan por combustión seca con el LECO CNS 2000. La CE se estima a partir de una solución suelo-agua 1:5. EL nitrato y sulfato se determinan mediante extracción con Cloruro de calcio 0,01M y se analizan por cromatografía iónica. Para la determinación del fósforo asimilable se utiliza la metodología Olsen (1954). Los cationes intercambiables se extraen con una solución de acetato amónico a pH 7 y posteriormente se analizan por ICP (Integrated coupled plasma). El Boro se extrae en agua caliente (Berger and Troug, 1939) y como el resto de los micronutrientes, se analiza por ICP.

2.6 ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Para el estudio estadístico se ha utilizado el programa SPSS v.22, utilizando distintos paquetes. Se realizan los siguientes análisis.

2.6.1 Análisis estadístico de los parámetros de suelo

Utilizando los datos de los parámetros de suelo se realizó el estudio de ANOVA multivariante (GLM, Generalized Lineal Model) para MO, pH, CE 1:5, N, P, K, Ca, Mg, Na, B, Cl, Mn, Zn, Fe y Cu, determinando si las diferencias de los parámetros entre las localizaciones son significativas. Posteriormente se aplicó el test de comparación de medias posthoc de Tukey b.

2.6.2 Análisis descriptivo de las variables

Se realiza un estudio descriptivo de los datos obtenidos en campo con el medidor LCPro, en el que se separan los resultados para las distintas fechas de muestreo. Se obtienen los diagramas boxplot para las variables Ci, Gs, A, E y WUE, considerando el lugar y la especie.

2.6.3 Estudio de la influencia de la arquitectura de la planta

Utilizando los datos medidos o calculados de las variables para las tres localizaciones en las que se desarrollan plantas adultas (Fargas, Osorio, Tilos de Moya) de cada una de las tres especies en las que se realiza el muestreo zonificado (Acebiño, Faya y Laurel), se realizó el estudio de ANOVA multivariante de los factores altura (Alto, Medio y Bajo), luz (Exterior e Interior de la copa) y orientación (Este:E y Oeste:W) para las variables: Qleaf, Tleaf, Ci, E, Gs, A y WUE. Para proporcionar mayor claridad se presentan separadamente en los anexos los ANOVA univariantes para cada variable. Se determina el cumplimiento de la condición de homocedasticidad mediante el test de Levene y si se cumple dicha condición, el test de comparación de medias posthoc de Tukey b. En caso de incumplimiento se analizan los datos mediante pruebas no paramétricas, utilizando para el análisis post hoc las pruebas U de Mann-Whitney (para menos de 3 grupos), y la de Kruskal-Wallis (3 o más grupos).

Como el marco de plantación de Firgas (repoblación de menos de 10 años) presenta una estructura más abierta que en Osorio y Tilos de Moya, se analiza la influencia de la exposición (Exterior e Interior) separadamente para cada uno de los tres lugares, aplicando la misma metodología descrita en el párrafo anterior, con el objetivo de analizar si esta estructura influye de forma determinante en la radiación recibida en las hojas muestreadas y en la tasa de fijación fotosintética de los árboles.

2.6.4 Estudio de correlación de variables

Se realiza un análisis de correlación para las variables ambientales (Q_{leaf} , TI , HR y VPD), fisiológicas (C_i y g_s) y las de intercambio gaseoso (E , A y WUE), mediante el análisis de correlaciones bivariadas de Pearson (bilaterales), especificando las correlaciones significativas tanto al 1% como al 5%.

2.6.5 Estudio de Análisis de varianza

Se analiza la influencia de los factores fijos fecha, lugar y especie en los valores de Q_{leaf} , T_{leaf} , C_i , E , G_s , A y WUE .

Utilizando los datos de Febrero y para cada una de las cinco especies estudiadas se realizó el estudio de ANOVA multivariante para las variables ambientales, fisiológicas y de intercambio gaseoso: Q_{leaf} , T_{leaf} , C_i , E , G_s , A y WUE , determinando la significación de las diferencias para cada especie de laurisilva entre las localizaciones, (que indirectamente se corresponden con edades de las plantas y similares condiciones de suelo), excepto para el Vivero. Además se aplicó el test de comparación de medias posthoc de Tukey b. Previamente a la realización del ANOVA se comprueba el cumplimiento de la condición de homocedasticidad mediante el test de Levene. En caso de incumplimiento se analizan los datos utilizando pruebas no paramétricas, el posterior análisis post hoc se realiza mediante las pruebas U de Mann-Whitney (para menos de 3 grupos), y la de Kruskal-Wallis (3 o más grupos).

Además, con los valores tomados en Firgas, Osorio y Tilos de Moya, se realizó el estudio de ANOVA multivariante las variables (Q_{leaf} , T_{leaf} , C_i , E , G_s , A y WUE) con el fin de estudiar la influencia de las condiciones ambientales (febrero y julio para Firgas y Tilos de Moya y febrero y octubre para Osorio) en las especies de laurisilva, aplicando el mismo test de Tukey-b de comparación de medias y de cumplimiento de condiciones (Levene). En caso de no cumplirlas, se aplican test no paramétricos con sus análisis post-hoc (U de Mann-Whitney y Kruskal-Wallis).

Dada la singularidad del comportamiento de las especies en vivero se realizaron por separado los análisis descritos anteriormente para esta localización. Se dispone de datos de medidas en febrero y octubre para el Laurel y el Viñátigo; y solamente febrero para Acebiño.

2.6.6 Estudio de la influencia de las variables continuas en cada especie

Una vez realizado el análisis de correlación de variables y conocidas las que mejor se correlacionan, se procede a realizar un análisis gráfico para estudiar en profundidad las relaciones entre las variables ambientales, fisiológicas y de intercambio gaseoso.

2.6.7 Regresiones

Con el objeto de estimar la tasa fotosintética teniendo en cuenta exclusivamente parámetros meteorológicos (disponibles en las estaciones) y sin tener en cuenta las variables de intercambio gaseoso ni las fisiológicas (cuyos datos no están disponibles por lo que habría que medirlos experimentalmente),

se realizó una regresión tomando A como variable dependiente y las variables atmosféricas Qleaf, Tch (temperatura en el interior de la cámara del IRGA), VPD y HR como variables independientes, separando los resultados por especies. Se comprobó el cumplimiento de las condiciones de independencia de errores (Durbin- Watson), colinealidad y homogeneidad de varianzas u homocedasticidad, presentándose estos datos en la correspondiente tabla, así como la bondad del ajuste (R^2) calculadas para cada caso. Al igual que para en Análisis Multivariante, dadas las diferencias presentadas por las plantas cultivadas en Vivero, se realiza el estudio separando los datos de dichas plantas.

TESIS DOCTORAL



RESULTADOS.

Departamento de Ingeniería de Procesos.

Título: Captación de CO₂ por especies de laurisilva en Gran Canaria

Luis Fernando Arencibia Aguilar

Las Palmas de Gran Canaria, a 13 de noviembre de 2015.

3 RESULTADOS

3.1 CARACTERIZACIÓN DE LOS SUELOS

En la Tabla 3.1 se presentan los valores obtenidos en los diferentes parámetros utilizados para la caracterización química del suelo de la parcela.

Tabla 3.1.- Valores medios (Med) para los diferentes parámetros utilizados en la caracterización físico/química de los suelos de las zonas de estudio. Valores con distinta letra son significativamente diferentes ($p < 0,05$).

Var	Lugar	Med	Var	Lugar	Med	Var	Lugar	Med
pH	Osorio	7,21a	NO ₃ (mg/kg)	Osorio	44,00	B (mg/kg)	Osorio	0,94
	Moya	6,92b		Moya	46,67		Moya	3,07
	Firgas	6,28c		Firgas	48,33		Firgas	1,02
CE μmol m-2s-1	Osorio	0,07	P (mg/kg)	Osorio	73a	Cu (mg/kg)	Osorio	1,02b
	Moya	0,12		Moya	49,33ab		Moya	1,4a
	Firgas	0,09		Firgas	26,33b		Firgas	1,18b
Na meq/100g	Osorio	0,53	K (meq/100 g)	Osorio	0,90	Fe (mg/kg)	Osorio	16,33
	Moya	0,37		Moya	1,33		Moya	25,83
	Firgas	0,47		Firgas	0,90		Firgas	17,83
MO %	Osorio	4,86	Ca (meq/100 g)	Osorio	14,40	Mn (mg/kg)	Osorio	8,63b
	Moya	18,02		Moya	26,60		Moya	29,9a
	Firgas	11,04		Firgas	12,07		Firgas	7,53b
N %	Osorio	0,26	Mg (meq/100 g)	Osorio	3,57	Zn (mg/kg)	Osorio	2,03
	Moya	0,57		Moya	7,53		Moya	5,28
	Firgas	0,44		Firgas	6,77		Firgas	1,34
C/N	Osorio	10,97						
	Moya	17,00						
	Firgas	14,40						

Los suelos de las tres localizaciones (Tabla 3.1) presentan un pH ligeramente ácido a neutro. El contenido en sales solubles es muy bajo (consistente con las condiciones del medio: vegetación arbórea, pluviometría) con muy elevados valores de MO, altos contenidos de Nitrato (no es esperable que éste nutriente actúe como limitante), relaciones C/N que denotan una estabilización de la materia orgánica (Osorio 11 y Firgas 14) o en algunos casos una ligera ralentización de la mineralización (17 en Moya). Los contenidos de P son bajos o moderados considerando que se trata de suelos ándicos en los que la retención de este nutriente supera el 85% (Iglesias-Jimenez et al., 1993). Algunas muestras presentan valores de B anormalmente elevados (suelo de Tilos de Moya), que podrían inducir fitotoxicidad en caso de ser especies sensibles aunque hay poca bibliografía respecto a sensibilidad al B para las especies de laurisilva. De todas formas, el carácter ándico de los suelos permite pensar que este nutriente estará en condiciones de baja asimilabilidad.

Los parámetros que resultan significativamente distintos entre los lugares de toma de muestra son: pH, MO, Polsen y Mn. Los resultados del análisis estadístico se presentan en el Anejo N° 3. Se observa que el suelo de Firgas es ligeramente ácido (pH 6,2), y tiene un contenido de P 26 mg/kg y Mn

más bajo (7,5 mg/kg). El pH ligeramente ácido incrementa la biodisponibilidad de estos nutrientes, factor importante dada la elevada capacidad de retención de los suelos ándicos. Por otro lado, el bajo contenido de estos nutrientes puede condicionar la capacidad fijadora de los árboles que se desarrollan en estos suelos, por lo que su asociación con micorrizas será fundamental. Los altos valores de MO (11%) y la relación C/N (14,4) nos permiten esperar que esta asociación funcionará adecuadamente. El suelo de los Tilos de Moya, con un pH neutro (6,92 e intermedio entre los otros dos lugares) presenta contenidos significativamente superiores de Cu y Mn, y superiores aunque no significativos de Fe y Zn, así como de MO, C/N, Ca y B. El valor muy alto de MO se debe probablemente a la presencia de mucha materia orgánica fresca, poco humificada (parte del mantillo), que tiene una C/N alta. Los elevados valores de Fe y Mn pueden atribuirse a la disolución de oxi-hidróxidos de Fe y Mn poco cristalinos abundantes en los suelos estudiados (Sanchez Diaz, 1975). La escasez de precipitaciones del año 2013, permite pensar que la humedad de los suelos resultó un factor limitante para las especies medidas tanto en julio como en octubre.

3.2 ANÁLISIS DESCRIPTIVO DE LAS VARIABLES

En la Anejo N° 4 se presentan los rangos obtenidos (mínimo, máximo y número de registros) de las variables: Q leaf, TI, Ci, E, gs, A y WUE.

Se presentan los gráficos boxplot para cada una de las fechas, describiendo en el eje Y la distribución de las variables (media y desviación típica), así como los valores fuera de rango (outliers, exceden 2 desviaciones típicas), expresando en el eje X los lugares y separando los valores para las distintas especies (por colores).

El CO₂ subestomático (Ci) oscila, para todas las especies, entre valores de 0 y 395 $\mu\text{mol CO}_2/\text{mol}$ aire (ppm), con valores medios que van desde 91 a 377 ppm. Es destacable que todas las especies presentan algún valor de 0 $\mu\text{mol}/\text{mol}$, obteniéndose en un total de 68 ocasiones, siendo el Acebiño la especie que presenta más valores nulos (31 registros). Se observan valores medios más altos en febrero que en julio y octubre. En febrero los valores de Ci son inferiores en Osorio que en el resto de las ubicaciones. En octubre los valores medios de Ci presentan diferencias notables. Estas diferencias se analizan posteriormente mediante análisis de varianza.

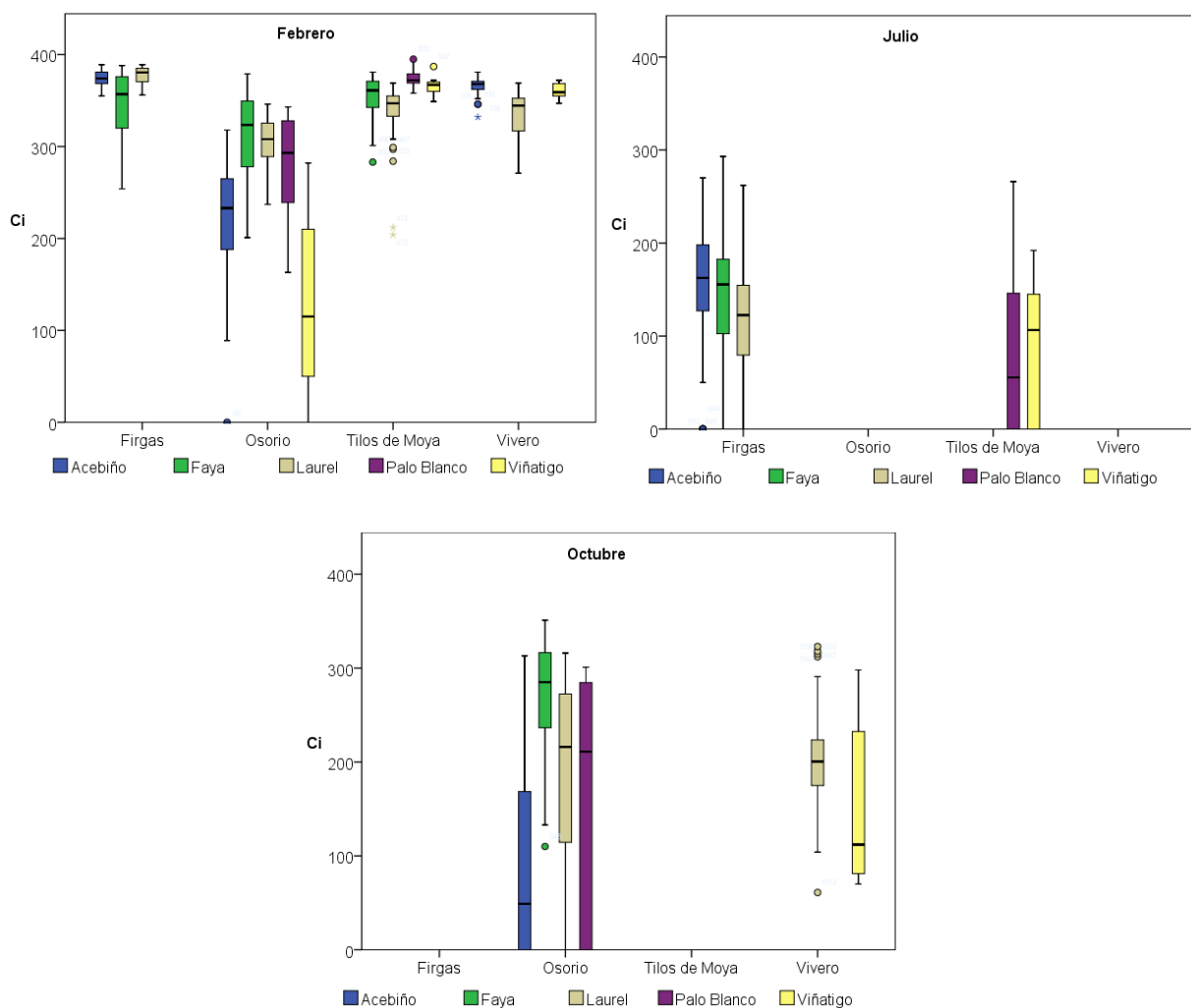


Figura 3.1.- Boxplot del CO₂ subestomático (Ci, en $\mu\text{mol CO}_2/\text{mol}$ aire) para cada una de las fechas. En el eje Y figura la distribución de los valores (media, desviación típica y fuera de rango), con los lugares en el eje X y las especies identificadas por colores.

El Acebiño presenta un rango de Ci entre 0 y 389 ppm, con el valor máximo en febrero en Firgas. En la Faya los valores oscilan entre 0 y 381 ppm, para julio en Firgas y febrero en Moya respectivamente. El rango para los valores en Laurel oscila entre 0 y 389 ppm, con el mínimo y máximo en julio y febrero respectivamente, ambos en Firgas. Se calculan valores de 0 en julio en Moya y octubre en Osorio para el Palo Blanco, con un máximo de 374 ppm en febrero en Tilos de Moya. Para el Viñátigo los valores nulos se calculan en febrero en Osorio y julio en Tilos de Moya, y el máximo para febrero en Tilos de Moya (387 $\mu\text{mol/mol}$).

La tasa de transpiración (E) con valores entre 0 y 3 $\text{mmol/m}^2 \text{s}$ (raramente se exceden los 3,2 $\text{mmol/m}^2 \text{s}$), presenta valores medios entre 0,006 y 1,68 $\text{mmol/m}^2 \text{s}$. La distribución de los valores es similar en las tres fechas estudiadas, presentando diferencias entre las especies (Figura 3.2). Estas diferencias se analizan posteriormente mediante análisis de varianza.

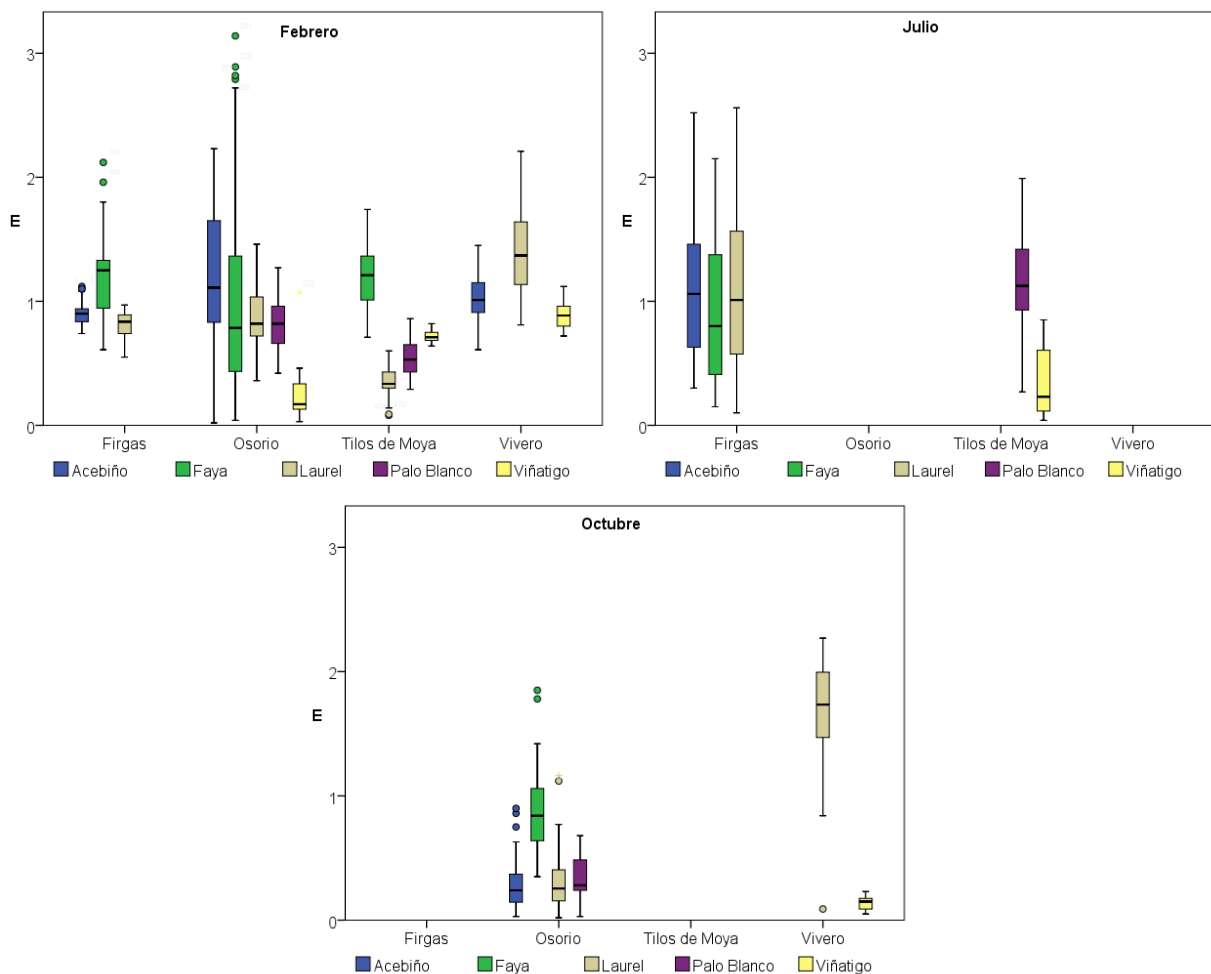


Figura 3.2.- Boxplot de la tasa de transpiración (E, en $\text{mmol/m}^2 \text{s}$) para cada una de las fechas. En el eje Y figura la distribución de los valores (media, desviación típica y fuera de rango), con los lugares en el eje X y las especies identificadas por colores.

Para el Acebiño el valor mínimo de 0,02 ($\text{mmol/m}^2 \text{s}$) se registró en febrero en Osorio y el máximo en Firgas en julio (2,52 $\text{mmol/m}^2 \text{s}$). En la Faya, tanto el mínimo (0,04 $\text{mmol/m}^2 \text{s}$) como el máximo (3,14 $\text{mmol/m}^2 \text{s}$) se registraron en febrero en Osorio. Los valores mínimo y máximo para el Laurel fueron tomados en octubre en Osorio y en julio en Firgas (0,02 y 2,56 $\text{mmol/m}^2 \text{s}$, respectivamente). El Palo Blanco presentó un rango de 0,03 $\text{mmol/m}^2 \text{s}$ (octubre en Osorio) y 1,99

mmol/m² s en julio en Tilos de Moya. Por último, el mínimo para el Viñatigo se tomó en febrero en Osorio (0,03 mmol/m²s), mientras que el máximo fue de 1,12 mmol/m²s en febrero en el Vivero.

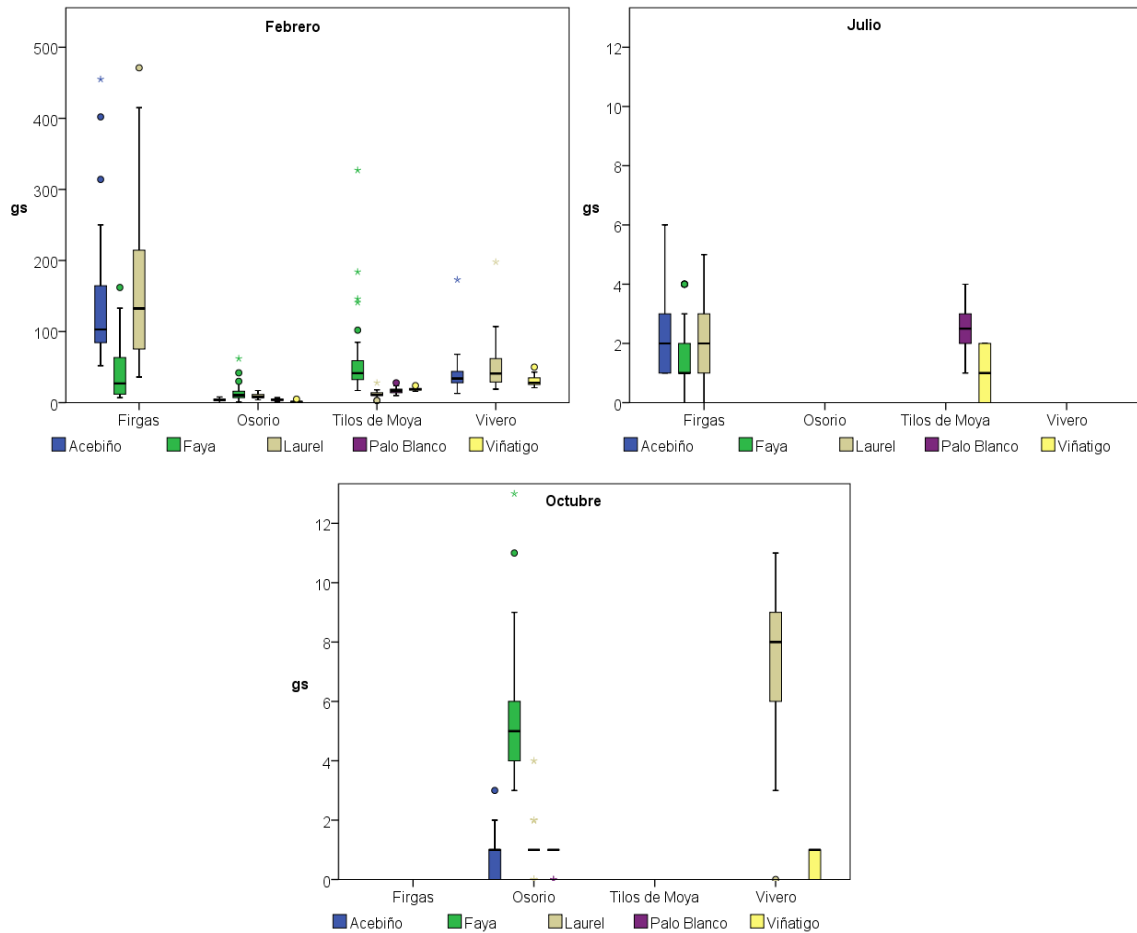


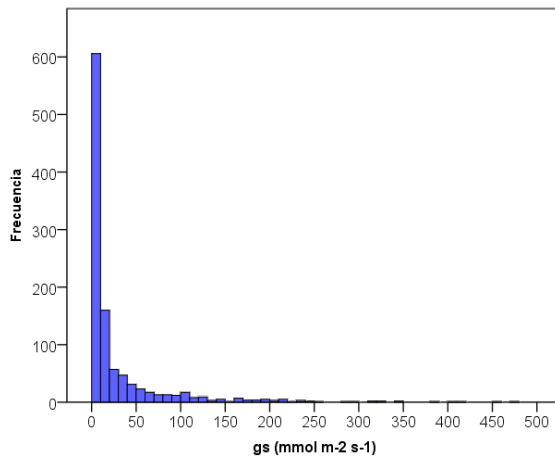
Figura 3.3.- Boxplot de la conductancia estomáca (gs, en mmol/m²s) para cada una de las fechas. En el eje Y figura la distribución de los valores (media, desviación típica y fuera de rango), con los lugares en el eje X y las especies identificadas por colores. Observar que el rango en el Eje Y varía entre febrero (0-500 mmol/m²s) y julio-octubre (0-12 mmol/m²s).

La pérdida de agua del Laurel en Vivero (único lugar que dispone de riego) es superior a la del resto de las especies y lugares. Paradójicamente, los valores de E en Vivero en octubre para el resto de las especies son anormalmente bajos.

La conductancia estomáca (gs) no sigue una distribución normal, lo que se observa en la Figura 3.4 que representa la distribución de frecuencias para la gs y el test de normalidad. De hecho, el 58,8 % de los valores presentan una gs < 10 mmol/m² s.

En la Figura 3.3 se observa que la conductancia estomáca (gs) presenta valores muy superiores en febrero (hasta 471 mmol/m²s) que en julio (6 mmol/m² s) y octubre (13 mmol/m² s). A su vez, en febrero se observan mayores valores en Firgas que en el resto de las ubicaciones. Las diferencias que presenta gs entre fechas, ubicaciones y especies se analizan posteriormente mediante análisis de varianza.

Todas las especies presentan al menos algún valor nulo, cifra que se calculó en 56 ocasiones. Para el Acebiño el valor mínimo de 0 (mmol/m²s) se obtuvo en febrero en Osorio y el máximo en febrero en Fargas (455 mmol/m²s). En la Faya, el mínimo se calculó para julio en Fargas y el máximo (327 mmol/m²s) en febrero en Moya. El rango de gs para el Laurel osciló entre 0 y 471 mmol/m²s en julio y febrero respectivamente, ambos en Fargas. El Palo Blanco presentó un rango entre 0 mmol/m²s (octubre en Osorio) y 28 mmol/m²s en febrero en Tilos de Moya. Finalmente, en febrero se calcularon tanto el mínimo como máximo de gs para el Viñátigo (0 y 5 mmol/m²s) en Osorio y Vivero respectivamente.



Pruebas de normalidad						
	Kolmogorov-Smirnov ^a			Shapiro-Wilk		
	Estadístico	gl	Sig.	Estadístico	gl	Sig.
gs	,307	1070	,000	,527	1070	,000

a. Corrección de significación de Lilliefors

Figura 3.4.- Boxplot de la conductancia estomática (gs, en mmol/m² s) para cada una de las fechas. En el eje Y figura la distribución de los valores (media, rango y fuera de rango), con los lugares en el eje X y las especies identificadas por colores

Se observa que la tasa fotosintética (A) ha variado desde valores de próximos a cero hasta valores que raramente exceden de 13 μmol /m² s, con medias entre 1 y 7 μmol /m² s. La distribución de los valores es diferente para las tres fechas estudiadas, los lugares y las especies (Figura 3.5). Estas diferencias se analizan posteriormente mediante análisis de varianza.

Para el Acebiño el valor mínimo de 0,24 (μmol/m²s) se registró en octubre en Osorio y el máximo en Fargas en julio (10,64 μmol/m² s). El mínimo medido en Faya fue de 0,26 μmol/m²s en Fargas en julio y el máximo 12,6 μmol/m²s en Fargas en febrero. Los valores mínimo y máximo para el Laurel fueron tomados en octubre en Osorio y Vivero (0,2 y 10,25 μmol/m² s respectivamente). El Palo Blanco presentó un rango de 0,13 μmol/m² s (febrero en Moya) y 8,87 μmol /m² s en julio en el mismo lugar. Finalmente, para el Viñátigo los valores máximo y mínimo se midieron ambos en febrero en Osorio: 0,25 y 4,59 μmol/m²s respectivamente.

Es destacable que los valores de A medidos en febrero, tanto en Palo Blanco como en Viñátigo, son inferiores a los obtenidos para el resto de las especies. Estos resultados se deben relacionar con la presencia de calima cuando se tomaron los datos, ya que la humedad relativa durante el muestreo de Palo Blanco y casi siempre para el Viñátigo descendió a valores del 40%, generando una reducción de la VPD y fomentando el cierre estomático, lo que afecta a la fijación fotosintética. De hecho, los valores de A para el Palo Blanco en julio son más elevados que los de febrero, pese a tratarse de un mes más seco.

Al igual que ocurría para E, los valores medidos para Laurel en Vivero son superiores a los del resto de las especies y lugares. Esto no se cumple para el Viñátigo, que presenta valores superiores en febrero que en octubre y dentro de febrero valores superiores que para el resto de las localizaciones.

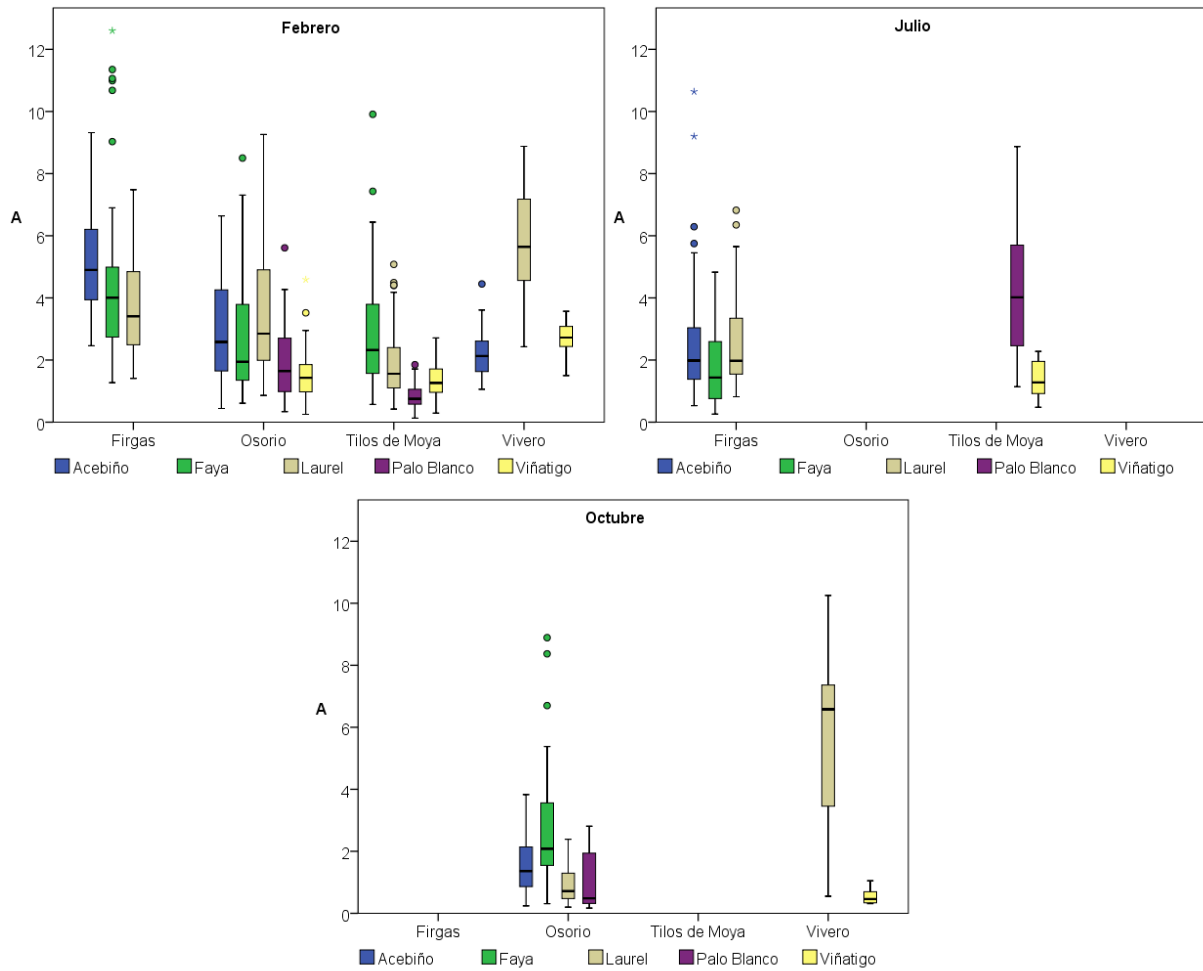


Figura 3.5.- Boxplot de la tasa fotosintética (A, en $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \text{s}$) para cada una de las fechas. En el eje Y figura la distribución de los valores (media, desviación típica y fuera de rango), con los lugares en el eje X y las especies identificadas por colores.

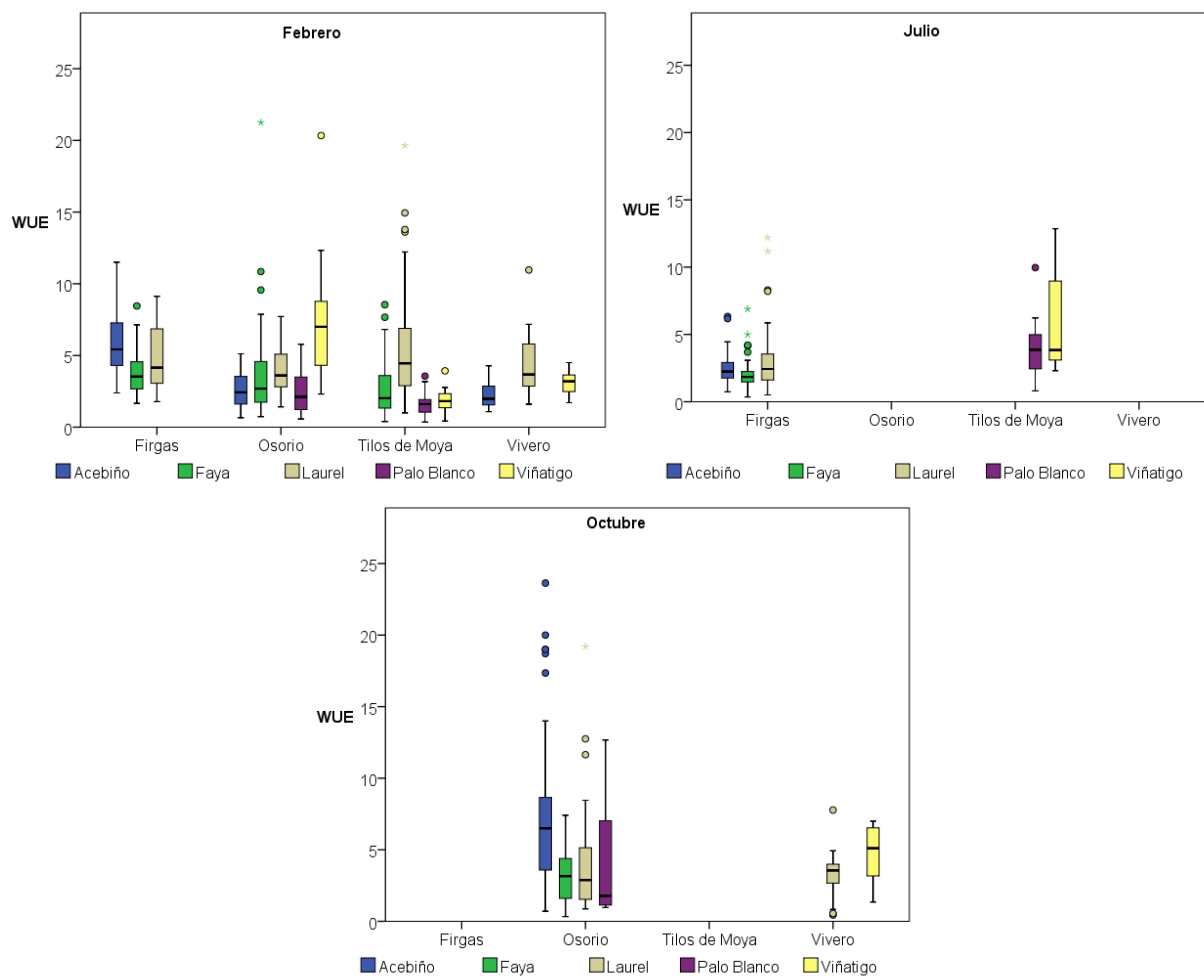


Figura 3.6.- Boxplot de la eficiencia del uso del agua (WUE, en $\mu\text{mol}/\text{mmol}$) para cada una de las fechas. En el eje Y figura la distribución de los valores (media, desviación típica y fuera de rango), con los lugares en el eje X y las especies identificadas por colores.

La eficiencia en el uso del agua (WUE) presenta muchos valores fuera de rango, lo que demuestra una gran dispersión de los datos. La WUE varió desde 0,33 a 38,60 $\mu\text{mol}/\text{mmol}$ (este valor extremo no aparece en la gráfica), con medias entre 2 y 7,7 $\mu\text{mol}/\text{mmol}$. A priori no se observan diferencias en la distribución de valores entre las distintas fechas ni lugares pero si entre las distintas especies. Estas diferencias se analizan posteriormente mediante análisis de varianza.

Para el Acebiño tanto el valor mínimo como el máximo de WUE se calculan en Osorio (0,66 y 38,60 $\mu\text{mol}/\text{mmol}$) para febrero y octubre respectivamente. Así mismo, para la Faya tanto el valor mínimo como el máximo se calculan en Osorio (0,33 y 21,25 $\mu\text{mol}/\text{mmol}$) para octubre y febrero respectivamente. Los valores mínimo y máximo para el Laurel fueron tomados en octubre (0,44 y 44,50 $\mu\text{mol}/\text{mmol}$) en Vivero y Osorio respectivamente. El Palo Blanco presentó un mínimo de 0,36 $\mu\text{mol}/\text{mmol}$ (febrero en Moya) y un máximo de 12,67 $\mu\text{mol}/\text{mmol}$ en octubre en Osorio. Finalmente, para el Viñatigo los valores máximo y mínimo se midieron ambos en febrero en Tilos de Moya y Osorio (0,43 y 20,33 $\mu\text{mol}/\text{mmol}$), respectivamente.

Paralelamente a lo que ocurría con A, en febrero se calculan valores inferiores de WUE para el Palo Blanco. La presencia de calima en esta fecha con la consecuente reducción de HR incrementa la tasa de transpiración que no puede ser compensada con un incremento de A, reduciendo los valores

de WUE. De hecho, los valores de A para el Palo Blanco en julio son más elevados que los de febrero, pese a tratarse de un mes más seco.

3.3 ESTUDIO DE LA INFLUENCIA DE LA ARQUITECTURA DE LA PLANTA

Con los datos experimentales obtenidos se analiza la influencia de la arquitectura de la planta (altura, exposición de la hoja y orientación) sobre las variables de estudio. Se presentan exclusivamente los resultados más relevantes para los objetivos del presente estudio: Qleaf y A. Además, dadas las diferencias que presenta la estructura de la masa forestal en las distintas ubicaciones, se exponen los resultados del análisis de la influencia de la ubicación sobre Qleaf y A.

3.3.1 Resultados para Qleaf

En las Tablas 3.2 a 3.4 se presentan los resultados obtenidos tras aplicar los análisis estadísticos correspondientes para determinar la influencia de la arquitectura de la planta sobre la cantidad de radiación recibida en las hojas.

Tabla 3.2.- Resultados de test ANOVA o no paramétricos para la influencia de la altura sobre la radiación recibida (Qleaf, $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$) por las hojas. Las diferentes letras expresan diferencias significativas ($p < 0,05$).

Especie	Levene	ANOVA	No param.	Medias		
				Alto	Medio	Bajo
Acebiño	0,114	0,085	-	688a	492a	505a
Faya	0,000	-	0,000	491a	435a	211b
Laurel	0,131	0,523	-	408a	323a	374a

Estudiando la influencia de la altura de muestreo sobre la radiación recibida, el test de Levene (Tabla 3.2) muestra el incumplimiento de la condición de homogeneidad de varianzas para la Faya, por lo que para esta especie se aplica la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis. Aplicando el ANOVA para el Acebiño y el Laurel, no se obtienen diferencias significativas de radiación para las zonas Alta, Media y Baja. Una vez aplicados los test no paramétricos, los valores de Qleaf en función de la altura resultan significativamente distintos para la Faya (los valores de Qleaf para las zonas alta y media son mayores que la para la zona baja). Por tanto, la radiación recibida por las hojas de la parte alta y media de los árboles es superior a la recibida en la zona baja, aunque las diferencias sólo resultan significativas para la Faya.

Tabla 3.3.- Resultados de test ANOVA o no paramétricos para la influencia de la exposición sobre la radiación recibida (Qleaf, $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$) por las hojas. Las diferentes letras expresan diferencias significativas ($p < 0,05$).

Especie	Levene	ANOVA	No param.	Medias	
				Exterior	Interior
Acebiño	0,014	-	0,880	583a	534a
Faya	0,014	-	0,000	432a	326b
Laurel	0,816	0,553	-	387a	350a

Se observa la misma tendencia a recibir más radiación en las hojas del exterior que en el interior (Tabla 3.3), aunque las diferencias sólo resultan significativas para la Faya.

Tabla 3.4.- Resultados de test ANOVA o no paramétricos para la influencia de la orientación sobre la radiación recibida (Qleaf, $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$) por las hojas. Las diferentes letras expresan diferencias significativas ($p < 0,05$).

Especie	Levene	ANOVA	No param.	Medias	
				Este	Oeste
Acebiño	0,600	0,918	-	555a	564a
Faya	0,000	-	0,005	292b	469a
Laurel	0,000	-	0,000	536b	204a

La influencia de la orientación sobre la radiación recibida (Tabla 3.4) no presenta una tendencia homogénea para las distintas especies. La hora de muestreo puede estar influyendo en las diferencias, por lo que para cuantificar la influencia de este factor hubiera sido necesario sistematizar la hora de muestreo. No obstante, no se considera un factor determinante para este estudio.

3.3.2 Resultados para A

En las Tablas 3.5 a 3.7 se presentan los resultados obtenidos para estudiar la influencia de la altura, exposición y orientación sobre la tasa fotosintética tras aplicar los análisis estadísticos correspondientes.

Tabla 3.5.- Resultados de test ANOVA o no paramétricos para la influencia de la altura sobre la tasa fotosintética (A en $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$). Las diferentes letras expresan diferencias significativas ($p < 0,05$).

Especie	Levene	ANOVA	NO param.	Medias		
				Alto	Medio	Bajo
Acebiño	0,014	-	0,131	3,52a	3,05a	2,65a
Faya	0,003	-	0,000	3,43a	3,43a	2,10b
Laurel	0,085	0,044	-	2,84a	2,44ab	2,23b

El test de Levene (Tabla 3.5) muestra el incumplimiento de la condición de homogeneidad de varianzas para Acebiño y Faya, por lo que para ambas especies se aplica la prueba no paramétrica Kruskal-Wallis. Aplicando el ANOVA para el Laurel, se obtienen valores significativamente mayores de A para las zonas Alta y Media que para la Baja. Una vez aplicados los test no paramétricos, los valores de A en función de la altura solamente resultan significativamente distintos para la Faya (los valores de A para las zonas alta y media son mayores que la para la zona baja). Para el Acebiño, la tendencia de obtener valores mayores en la zona alta se conserva, a pesar de no resultar significativo. Por tanto, y como era de esperar, la mayor tasa fotosintética medida para las zonas altas y medias de los árboles se corresponde con los mayores valores de radiación recibida (de hecho la A y la Qleaf se correlacionan positivamente, lo que se demuestra en la tabla de correlaciones bivariadas que se presenta en el apartado correspondiente).

Tabla 3.6.- Resultados de test ANOVA o no paramétricos para la influencia de la exposición sobre la tasa fotosintética (A, en $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$). Las diferentes letras expresan diferencias significativas ($p < 0,05$).

Especie	Levene	ANOVA	NO param.	Medias	
				Exterior	Interior
Acebiño	0,005	-	0,995	3,17a	2,95a
Faya	0,002	-	0,000	3,42a	2,48b
Laurel	0,000	-	0,000	2,97a	2,04b

La influencia de la exposición sobre la tasa fotosintética (Tabla 3.6), muestra diferencias significativas para la Faya y el Laurel siendo, como cabe esperar, mayores las respuestas de A en las hojas exteriores que en las del interior de la copa. La tendencia observada en el Acebiño es la misma aunque las diferencias no resulten significativas.

Tabla 3.7.- Resultados de test ANOVA o no paramétricos para la influencia de la orientación sobre la tasa fotosintética (A, en $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$). Las diferentes letras expresan diferencias significativas ($p < 0,05$).

Especie	Levene	ANOVA	NO param.	Medias	
				Este	Oeste
Acebiño	0,620	0,153	-	2,86a	3,26a
Faya	0,829	0,146	-	2,77a	3,14a
Laurel	0,000	-	0,001	2,97a	2,05b

Finalmente, para la orientación (Tabla 3.7), solo resultan significativamente mayores los valores medidos en el Este para el Laurel. Probablemente, la variabilidad de horarios en los que se han tomado muestras (desde las 9:30 hasta las 16:30) habrá disminuido la influencia de este factor sobre la tasa fotosintética.

3.3.3 Influencia de la estructura de la masa forestal: efecto de la ubicación

Se presentan los resultados del estudio de la influencia de la exposición (Exterior e Interior) segregando los datos para cada uno de los tres lugares, sobre la radiación recibida y la tasa fotosintética (Tablas 3.8 y 3.9, respectivamente). Se comprueba que, aunque la Q recibida en las hojas del exterior sólo es significativamente mayor en unas pocas ocasiones (Laurel y Acebiño en Osorio y Faya en Fargas), la A es significativamente superior en el exterior que en el interior para todas las especies y ubicaciones, excepto para Fargas. Este hecho demuestra que, aunque relacionadas, la luz no

Tabla 3.8.- Resultados de test ANOVA o no paramétricos separados por especie y ubicación, para la influencia de la radiación sobre la exposición. Las diferentes letras expresan diferencias significativas al 0,05

Especie	Lugar	Levene	ANOVA	NO param.	Exposición	
					Exterior	Interior
Acebiño	Fargas	0,000	-	0,029	245b	521a
	Osorio	0,006	-	0,000	974a	556b
Faya	Fargas	0,001	-	0,002	607a	345b
	Osorio	0,910	0,993	-	426a	425a
	Moya	0,118	0,903	-	96a	100a
Laurel	Fargas	0,414	0,782	-	556a	588a
	Osorio	0,300	0,307	-	356a	271a
	Moya	0,000	-	0,000	88a	32b

es el único factor que condiciona la fotosíntesis. Además, y como se mencionó en la introducción, los árboles repoblados en Firgas presentan un marco de plantación amplio, y por lo tanto, el efecto de la masa forestal no tiene un efecto tan directo sobre la atenuación de la radiación en esta ubicación, hecho que justifica que no existan diferencias para este lugar.

Tabla 3.9.- Resultados de test ANOVA o no paramétricos separados por especie y ubicación, para la influencia de la exposición sobre la tasa fotosintética.

Especie	Lugar	Levene	ANOVA	NO param.	Exposición	
					Exterior	Interior
Acebiño	Firgas	0,010	-	0,605	3,95a	3,84a
	Osorio	0,090	-	0,012	2,28a	1,97b
Faya	Firgas	0,030	-	0,635	3,73a	2,51a
	Osorio	0,183	0,052	-	3,12a	2,40b
	Moya	0,895	0,099	-	3,38a	2,57a
Laurel	Firgas	0,000	-	-	3,66	2,59
	Osorio	0,017	-	0,016	2,5a	1,85b
	Moya	0,000	-	0,001	2,49a	1,32b

Analizando la correlación entre las variables de intercambio gaseoso, la eficiencia del uso del agua (calculada mediante la relación A/E), presenta correlación positiva con A y negativa con E .

Con este análisis se demuestra que, tanto los parámetros ambientales y de intercambio gaseoso medidos en campo, como los fisiológicos (calculados a partir de datos obtenidos de éstos), se relacionan entre ellos como cabría esperar en el ámbito de la fotosíntesis para las cinco especies de laurisilva. Todas las variables han sido medidas en un amplio rango de condiciones tanto ambientales como de intercambio gaseoso (como se expuso en el análisis descriptivo de las variables), por lo que en este estudio se ha caracterizado la gran variabilidad que se produce en las condiciones naturales.

3.5 ANÁLISIS DE VARIANZA DE LAS VARIABLES

3.5.1 Estudio del efecto del lugar y la especie en las variables fisiológicas y de intercambio gaseoso

Una vez analizadas las diferencias derivadas de la arquitectura de los árboles, se presentan los resultados del análisis multivariante para cada especie, estudiando la influencia del lugar (todas las ubicaciones salvo vivero, que se realiza un análisis aparte), sobre las variables: Ci, E, gs, A y WUE, utilizando los datos tomados durante el mes de febrero.

Análisis del CO₂ subestomático (Ci)

Los valores de Ci para Acebiño y Laurel en Firgas son significativamente superiores a los medidos en Faya (Figura 3.7). En Osorio, Faya, Laurel y Palo Blanco son significativamente superiores al Acebiño, mientras que el Viñátigo presenta valores significativamente inferiores al resto. En Tilos de Moya el Palo Blanco y el Viñátigo presentan valores de Ci significativamente superiores a la Faya y ésta superiores que el Laurel.

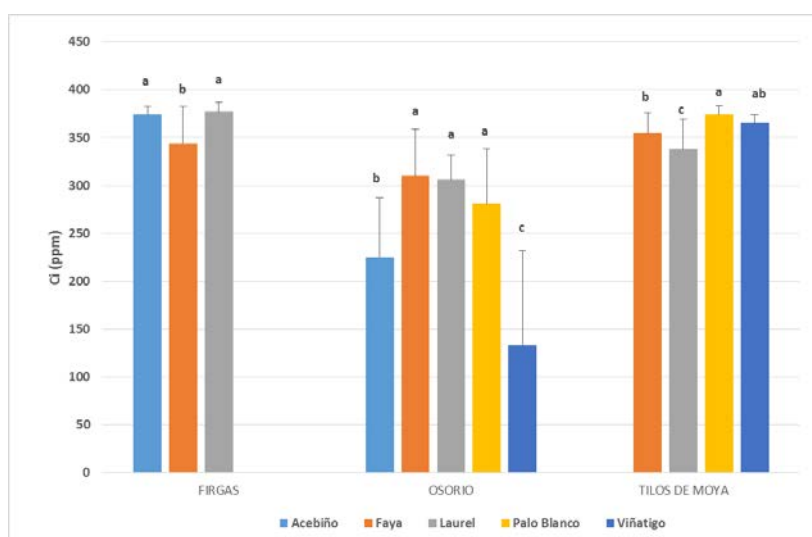


Figura 3.7.- Resultados del análisis de varianza para la cantidad de CO₂ subestomático (Ci, $\mu\text{mol/mol}$) de febrero, agrupado por ubicación y para cada una de las especies. Las letras a, b y c indican diferencias significativas entre las especies para cada localización.

Análisis de la tasa de transpiración (E)

En la Tabla 3.11, se presentan los resultados que analizan la influencia de la localización sobre la eficiencia de la tasa de transpiración para cada especie.

Tabla 3.11.- Resultados de test ANOVA o no paramétricos para la influencia del lugar en la tasa de transpiración (E, $\text{mmol/m}^2\text{s}$) para cada especie. Las diferentes letras griegas (α y β) expresan diferencias significativas ($p < 0,05$).

Especie	Levene	ANOVA	No param.	Medias		
				Firgas	Osorio	Tilos de Moya
Acebiño	0,000	-	0,006	0,9 β	1,16 α	-
Faya	0,000	-	0,000	1,18 α	1,02 β	1,19 α
Laurel	0,000	-	0,000	0,81 α	0,87 α	0,36 β
Palo Blanco	0,088	0,000	-	-	0,82 α	,55 β
Viñátigo	0,002	-	0,000	-	0,26 β	0,72 α

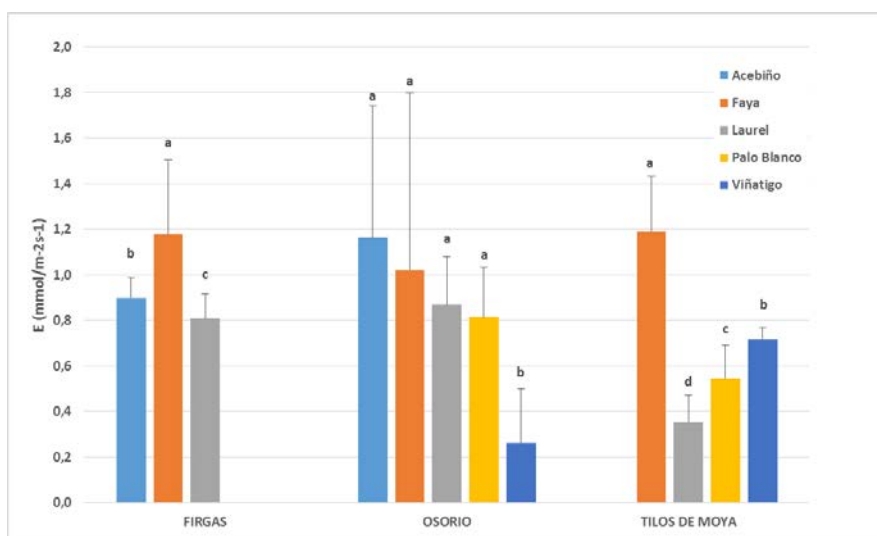


Figura 3.8.- Resultados del análisis de varianza para la tasa de transpiración (E $\text{mmol}/\text{m}^2\text{s}$) de febrero, agrupado por ubicación y para cada una de las especies. Las letras a, b, c y d indican diferencias significativas entre las especies para cada localización

El test de Levene (Tabla 3.11) muestra el incumplimiento de la condición de homogeneidad de varianzas para todas las especies excepto para el Palo Blanco, aplicándose en ese caso las pruebas no paramétricas Kruskal-Wallis para Faya y Laurel y U-Mann Whitney para Acebiño y Viñátigo. Aplicando el ANOVA para el Palo Blanco, se obtienen valores significativamente mayores de E en Osorio que en Tilos de Moya. La tasa de transpiración para el Acebiño en Osorio es significativamente superior que en Fargas. Al contrario ocurre con la Faya, que presenta mayores E en Tilos de Moya y Fargas que en Osorio. Las pérdidas de agua en Laurel en Fargas y Osorio son mayores que en Tilos de Moya, ocurriendo lo contrario en Viñátigo. Es destacable que para este parámetro no exista una respuesta homogénea entre las especies y las ubicaciones en las que están creciendo, lo que muestra no solo la variabilidad de condiciones en las que se han medido, sino también la diferencia de comportamiento de las distintas especies frente a la pérdida de agua.

Los valores de E (Figura 3.8) medidos en Fargas permiten diferenciar las tres especies, la Faya es significativamente superior al Acebiño y ésta superiora la medida en el Laurel. En Osorio únicamente el Viñátigo es significativamente inferior al resto. En Tilos de Moya la tasa de transpiración de todas las especies es significativamente distinta (Faya > Viñátigo > Palo Blanco > Laurel), destacando la baja tasa del Laurel y la elevada de la Faya.

Análisis de la conductancia estomática, (gs)

En la Figura 3.9 se observa que los valores medios de conductancia estomática (gs , $\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$) medidos en Fargas son muy superiores a los de las otras ubicaciones, coincidiendo con lo observado para la tasa fotosintética, hecho esperable ya que dichas variables se correlacionan positivamente. Los valores tan bajos medidos en Osorio se relacionan con las altas temperaturas registradas en el momento de la medición, como se puede comprobar en la Figura 2.5.

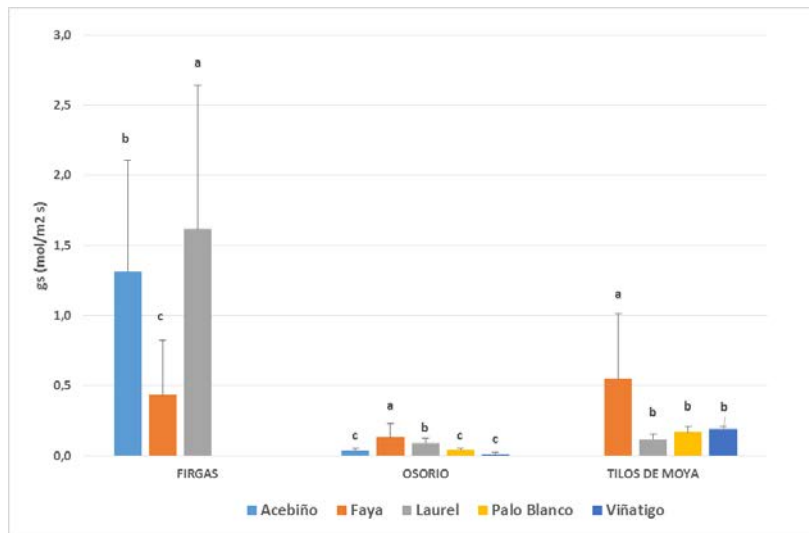


Figura 3.9.- Análisis de varianza para la conductancia estomática para el mes de febrero, agrupado por ubicación y para cada una de las especies. Las letras a, b y c indican diferencias significativas entre las especies para cada localización

En Fargas, los valores de g_s son significativamente superiores en el Laurel, Acebiño y Faya, respectivamente, mientras que en Osorio la Faya es la especie que presenta mayor g_s , seguida del Laurel, no presentando el resto de las especies diferencias entre ellas. En los Tilos de Moya también la Faya es la especie con mayor valor medio de g_s , mientras que no se encuentran diferencias significativas entre el resto de las especies. Los bajos valores de g_s calculados para Osorio y Tilos de Moya se corresponden con moderadamente bajas radiaciones y elevadas presiones de vapor de agua. En los Tilos de Moya las moderadas temperaturas generan una reducción de la presión de vapor de agua y, consecuentemente, valores mayores de g_s a los obtenidos en Osorio.

Análisis de la tasa fotosintética (A)

En la Tabla 3.12, se presentan los resultados obtenidos por especies para estudiar la influencia de la localización sobre la tasa fotosintética.

Tabla 3.12.- Resultados de test ANOVA o no paramétricos para la influencia del lugar en la tasa fotosintética (A), para cada especie. Las diferentes letras griegas (α y β) expresan diferencias significativas ($p < 0,05$).

Especie	Levene	ANOVA	No param.	Medias		
				Firgas	Osorio	Tilos de Moya
Acebiño	0,871	0,000	-	5,18 α	2,87 β	-
Faya	0,563	0,000	-	4,48 α	2,82 β	2,97 β
Laurel	0,000	-	0,000	3,76 α	3,46 α	1,88 β
Palo Blanco	0,000	-	0,001	-	1,97 α	0,86 β
Viñatigo	0,053	0,456	-	-	1,58 α	1,37 α

El test de Levene muestra el incumplimiento de la condición de homogeneidad de varianzas para Laurel y Palo Blanco, por lo que para ambas especies se aplican las pruebas no paramétricas Kruskal-Wallis y U-Mann Whitney, respectivamente. Aplicando el ANOVA para Acebiño y la Faya, se obtienen valores significativamente mayores de A para Fargas que para Osorio y Tilos de Moya, no encontrándose diferencias significativas para el Viñatigo, aunque sí se conserva la tendencia de valores mayores en Fargas. Una vez aplicados los test no paramétricos, los valores de A en función de la

localización resultan significativamente distintos para la Laurel y Palo Blanco, resultando los mayores en Firgas y los menores en Tilos de Moya. Por tanto, y como era de esperar, la mayor tasa fotosintética se obtiene en Firgas, localización en la que los árboles más jóvenes y con menor densidad de plantación, permiten una mayor captación de radiación en toda la copa.

En la Figura 3.10, se presentan los resultados que analizan la diferencia de capacidad fotosintética entre las distintas especies dentro de una misma localización (mismas condiciones de suelo para todas las especies). Las letras romanas describen las diferencias significativas entre las especies para una misma localización, mientras que las letras griegas muestran la significación de las diferencias entre las ubicaciones para una misma especie. Se deduce que el Acebiño y la Faya tienen una capacidad superior de fijación de Carbono para todos los lugares. El Laurel resulta igualmente productivo que las especies anteriores únicamente en Osorio. El Palo Blanco y el Viñatigo, tanto en Osorio como en Tilos de Moya presentan tasas fotosintéticas inferiores al resto de las especies. En ambas especies el resultado está condicionado por las variables meteorológicas existentes en el momento de la medición ($Q < 300 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$ y $\text{HR} < 40\%$ en Tilos de Moya), lo que no permite inferir conclusiones para las condiciones meteorológicas más frecuentes en esta época del año.

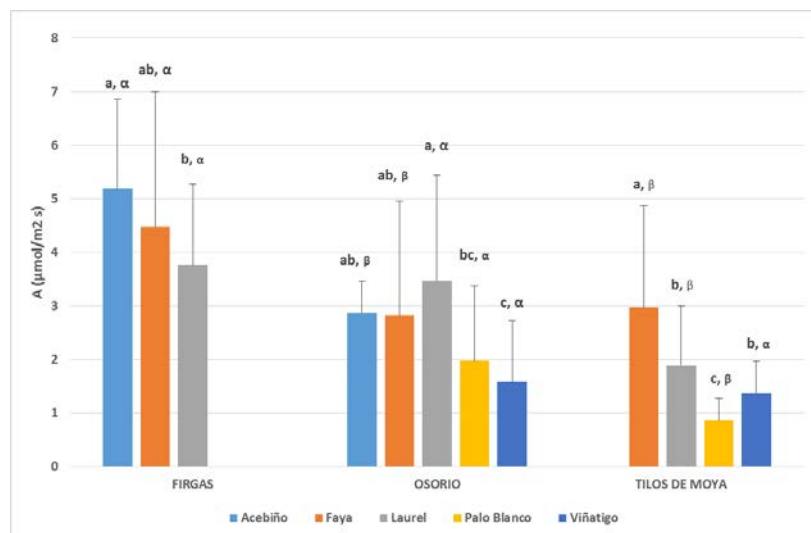


Figura 3.10.- Análisis de varianza para la tasa fotosintética (A , $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$) para el mes de febrero, agrupado por ubicación y para cada una de las especies. Las letras a, b y c indican diferencias significativas entre las especies para cada localización y α y β muestran diferencias significativas entre los lugares para cada especie.

Análisis de la eficiencia del uso del agua (WUE)

En la Tabla 3.13, se presentan los resultados que analizan la influencia de la localización sobre la eficiencia del uso del agua para cada especie.

Tabla 3.13.- Resultados de test ANOVA o no paramétricos para la influencia del lugar en la eficiencia del uso del agua (WUE, $\mu\text{mol}/\text{mmol}$) para cada especie. Las diferentes letras (α y β) expresan diferencias significativas ($p < 0,05$).

Especie	Levene	ANOVA	No param.	Medias		
				Firgas	Osorio	Tilos de Moya
Acebiño	0,956	0,000	-	5,9 α	3,26 β	-
Faya	0,013	-	0,000	3,73 α	3,63 $\alpha\beta$	2,73 β
Laurel	0,000	-	0,019	4,78 $\alpha\beta$	3,78 β	6,52 α
Palo Blanco	0,000	-	0,095	-	2,43 α	1,59 α
Viñátigo	0,001	-	0,000	-	7,23 α	1,89 β

El test de Levene muestra el cumplimiento de la condición de homogeneidad de varianzas únicamente para el Acebiño, por lo que para el resto de las especies se aplican las pruebas no paramétricas Kruskal-Wallis para Faya y Laurel y U-Mann Whitney para Palo Blanco y Viñátigo. Aplicando el ANOVA para Acebiño, se obtienen valores significativamente mayores de WUE para Firgas que para Osorio, lo que coincide con lo que ocurría para la tasa fotosintética. Una vez aplicados los test no paramétricos, los valores de WUE en función de la localización resultan significativamente superiores en la Faya en Firgas, que en Osorio y en Moya, respectivamente. En los Tilos de Moya, el Laurel utiliza el agua de forma más eficiente que en las otras localizaciones, aunque la diferencia es sólo significativamente inferior en Osorio. Para el Palo Blanco, no se encuentran diferencias significativas entre lugares. Para el Viñátigo, la WUE es significativamente inferior en los Tilos de Moya, lo que se explica por una mayor tasa de transpiración, puesto que no existían diferencias significativas para la tasa fotosintética.

En la Figura 3.11, se presentan los resultados que analizan la diferencia de la eficiencia del uso del agua entre las distintas especies dentro de una misma localización (mismas condiciones de suelo para todas las especies). Como en los anteriores gráficos, las letras romanas describen las diferencias significativas entre las especies para la misma localización, mientras que las letras griegas (Tabla 3.13) muestran la significación de las diferencias entre las ubicaciones para una misma especie. Se deduce que en Firgas, la especie más eficaz en el uso del agua es el Acebiño, con valores de WUE significativamente superiores que el Laurel y la Faya, respectivamente. En Osorio, la especie más eficaz utilizando el agua es el Viñátigo, pese a presentar la tasa fotosintética significativamente más baja. Esto ocurre porque la tasa de transpiración es también significativamente más baja. Finalmente, lo mismo ocurre en los Tilos de Moya, pero para el Laurel (baja tasa fotosintética, compensada con una menor E, significativamente inferior a la del resto de las especies). Luego el factor que parece condicionar en mayor medida la eficacia en el uso del agua para el Laurel y el Viñátigo, es la tasa de transpiración.

Una vez determinado que existe una marcada influencia del lugar sobre las variables fisiológicas y de intercambio gaseoso, se segrega el análisis para cada uno de los lugares determinando la influencia de la época del muestreo.

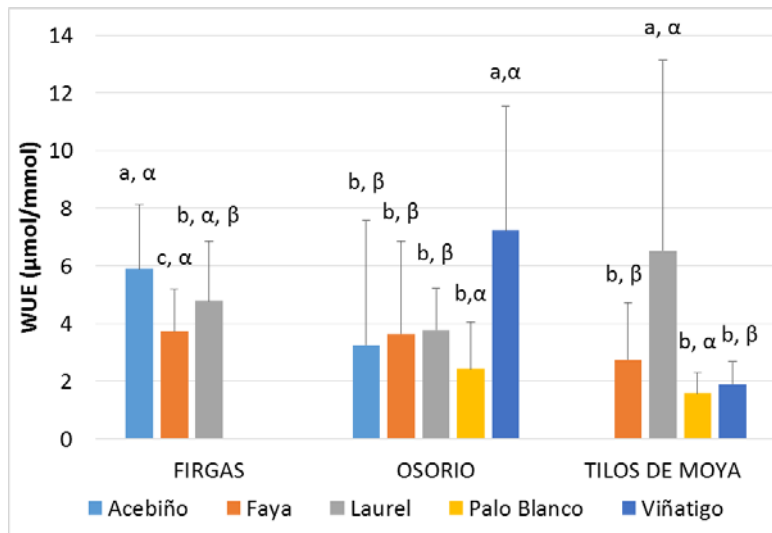


Figura 3.11.- Análisis de varianza para la eficiencia en el uso del agua (WUE, $\mu\text{mol}/\text{mmol}$) para el mes de febrero, agrupado por ubicación y para cada una de las especies. Las letras a, b y c indican diferencias significativas entre las especies para cada localización y α y β muestran diferencias significativas entre los lugares para cada especie.

3.5.2 Estudio del efecto de la fecha de muestreo en las variables fisiológicas y de intercambio gaseoso

En la Tabla 3.14 se presentan los resultados del análisis multivariante de las variables (Ci, E, Gs, A y WUE) con el fin de estudiar la influencia de las condiciones ambientales (febrero y julio para Firgas y Tilos de Moya y febrero y octubre para Osorio) en las especies de laurisilva.

Las excepciones se producen tanto en Palo Blanco como en Viñátigo, especies que fueron medidas en el mes de febrero durante un evento de calima, que generó una reducción de la humedad ambiental y que provocó una fuerte respuesta en los árboles, por lo que los datos de febrero son significativamente inferiores que los de julio para las variables A y WUE.

Como se mencionó anteriormente en el apartado 3.5.1, la tasa de transpiración (E) es muy variable por lo que no muestra diferencias significativas entre febrero y julio u octubre tanto para Acebiño como para Faya, en Osorio y Firgas respectivamente. Tampoco se muestran diferencias significativas entre los valores de A y WUE medidos en Faya en Osorio.

Tabla 3.14.- Análisis de varianza para todas las variables, especies y ubicaciones. Para cada variable, marca la significación ($p < 0,05$) de la diferencia entre los meses de febrero y julio o febrero y octubre, según corresponda.

	Variable	Fecha	Media	Desv. Est.	Levene	Anova	No Param.
Acebiño	Ci	Febrero	374,0a	6,63	0,000	0,000	0,000
		Julio	146,45b	6,69			
	E	Febrero	0,90a	0,05	0,000	0,000	0,251
		Julio	1,09a	0,05			
	gs	Febrero	1,32a	0,07	0,000	0,000	0,000
		Julio	0,02b	0,07			
	A	Febrero	5,18a	0,23	0,497	0,000	-
		Julio	2,58b	0,23			
	WUE	Febrero	5,90a	0,23	0,000	0,000	0,000
		Julio	2,51b	0,23			
Osorio	Ci	Febrero	225,38a	12,67	0,000	0,000	0,000
		Octubre	91,07b	11,06			
	E	Febrero	1,16a	0,06	0,000	0,000	0,009
		Octubre	0,29b	0,05			
	gs	Febrero	0,04a	0,00	0,000	0,000	0,000
		Octubre	0,01b	0,00			
	A	Febrero	2,87a	0,19	0,000	0,000	0,000
		Octubre	1,54b	0,17			
	WUE	Febrero	3,26a	0,86	0,004	0,000	0,000
		Octubre	7,68b	0,75			

	Variable	Fecha	Media	Desv. Est.	Levene	Anova	No Param.		
Faya	Ci	Febrero	344,02a	7,21	0,002		0,000		
		Julio	144,10b	7,21					
	E	Febrero	1,18a	0,06	0,000		0,000		
		Julio	0,96b	0,06					
	gs	Febrero	0,43a	0,04	0,000		0,000		
		Julio	0,02b	0,04					
	A	Febrero	4,48a	0,25	0,002		0,000		
		Julio	1,77b	0,25					
	WUE	Febrero	3,73a	0,16	0,009		0,000		
		Julio	2,04b	0,16					
	Osorio	Ci	Febrero	309,93a	7,15	0,395	0,000	-	
			Octubre	272,32b	7,15				
		E	Febrero	1,02a	0,08	0,000		0,532	
			Octubre	0,88a	0,08				
		gs	Febrero	0,13a	0,01	0,000		0,000	
			Octubre	0,06b	0,01				
		A	Febrero	2,81a	0,26	0,081	0,768	-	
			Octubre	2,71a	0,26				
WUE		Febrero	3,63a	0,35	0,083	0,393	-		
		Octubre	3,21a	0,35					
Laurel		Faya	Ci	Febrero	377,27a	5,74	0,000		0,000
				Julio	115,28b	5,74			
			E	Febrero	0,81b	0,07	0,000		0,048
				Julio	1,13a	0,07			
			gs	Febrero	1,62a	0,09	0,000		0,000
				Julio	0,02b	0,09			
			A	Febrero	3,76a	0,19	0,203	0,000	
				Julio	2,49b	0,19			
	WUE		Febrero	4,78a	0,28	0,237	0,000		
			Julio	3,04b	0,28				
	Osorio		Ci	Febrero	305,89a	9,34	0,000		0,000
				Octubre	191,82b	9,26			
			E	Febrero	0,87a	0,03	0,593	0,000	
				Octubre	0,31b	0,03			
			gs	Febrero	0,09a	0,00	0,000		0,000
				Octubre	0,01b	0,00			
			A	Febrero	3,46a	0,19	0,000		0,000
				Octubre	0,90b	0,19			
WUE		Febrero	3,78a	0,68	0,002		0,161		
		Octubre	4,98a	0,67					

		Variable	Fecha	Media	Desv. Est.	Levene	Anova	No Param.
Palo Blanco	Tilos de Moya	Ci	Febrero	374,16a	8,50	0,000		0,000
			Julio	81,65b	11,56			
		E	Febrero	0,55a	0,05	0,000		0,000
			Julio	1,17b	0,06			
		gs	Febrero	0,17a	0,01	0,000		0,000
			Julio	0,03b	0,01			
	A	Febrero	0,86b	0,21	0,000		0,000	
		Julio	4,17a	0,28				
	WUE	Febrero	1,59b	0,22	0,000		0,000	
		Julio	3,87a	0,30				
	Osorio	Ci	Febrero	281,20a	20,57	0,000		0,004
			Julio	164,83b	26,55			
		E	Febrero	0,815a	0,05	0,721	0,000	
			Julio	0,34b	0,06			
		gs	Febrero	0,04a	0,00	0,001		0,000
			Julio	0,01b	0,00			
	A	Febrero	1,97a	0,29	0,485	0,000		
		Julio	1,10b	0,37				
WUE	Febrero	2,43a	0,66	0,000		0,659		
	Julio	4,18a	0,85					
Viñátigo	Tilos de Moya	Ci	Febrero	365,25a	11,17	0,000		0,000
			Julio	88,5b	12,49			
		E	Febrero	0,72a	0,04	0,000		0,000
			Julio	0,36b	0,05			
		gs	Febrero	0,19a	0,00	0,052	0,000	0,000
			Julio	0,01b	0,00			
	A	Febrero	1,37a	0,13	0,843	0,921		
		Julio	1,39a	0,15				
	WUE	Febrero	1,89b	0,59	0,000		0,000	
		Julio	6,03a	0,66				

3.5.3 Estudio del efecto de la fecha de muestreo en las variables fisiológicas y de intercambio gaseoso en Vivero

Dada la singularidad del comportamiento de las especies en Vivero se analizan separadamente los resultados para esta localización. En la Tablas 3.15 y 3.17 se presentan los resultados del análisis estadístico que muestra la significación de las diferencias entre febrero y octubre para las variables Ci, E, gs, A y WUE, para el Laurel y Viñátigo respectivamente.

Tabla 3.15.- Efecto de la fecha de muestreo en las variables fisiológicas y de intercambio gaseoso en Vivero para Laurel. Las letras α y β muestran diferencias significativas entre las fechas para cada especie

Var.	Fecha	Media	Desviación		ANOVA	No Param
			estándar	Levene		
Ci	Febrero	336,90 α	24,855	0,035	-	0,008
	Octubre	206,75 β	55,464			
E	Febrero	1,43 α	0,367	0,551	0,035	-
	Octubre	1,68 β	0,443			
gs	Febrero	0,55 α	0,409	0,000	-	0,000
	Octubre	0,07 β	0,024			
A	Febrero	5,75 α	1,926	0,064	0,660	-
	Octubre	5,46 α	2,617			
WUE	Febrero	4,41 α	2,313	0,014	-	0,183
	Octubre	3,28 α	1,403			

Del análisis multivariante se desprende que para el Laurel, Ci y gs son significativamente superiores en febrero que en octubre, mientras que lo contrario ocurre con E. Para explicar este resultado se realiza un estudio de correlaciones para esta ubicación (Tabla 3.16), comprobando que la E no tiene correlación significativa ni con Ci ni con gs en esta ubicación, pese a que si la presentaba cuando se realizaba el análisis para el resto de las ubicaciones (tabla general de correlaciones, apartado 3.4). Para las variables A y WUE no se observan diferencias significativas aunque se conserva la tendencia a obtener valores medios superiores en febrero que en octubre.

Tabla 3.16.- Correlaciones bivariadas de las variables fisiológicas y de intercambio gaseoso para el Laurel en Vivero ($p < 0.01$).

	Ci	E	gs	A	WUE
Ci	1	-0,147	,625**	-,324*	-0,241
E		1	0,162	,480**	-,349**
gs			1	0,042	-0,036
A				1	,600**
WUE					1

** . La correlación es significativa en el nivel 0,01 (2 colas).

* . La correlación es significativa en el nivel 0,05 (2 colas).

Tabla 3.17.- Efecto de la fecha de muestreo en las variables fisiológicas y de intercambio gaseoso en Vivero para Viñátigo. Las letras α y β muestran diferencias significativas ($p < 0.05$) entre las fechas para cada especie

Variable	Fecha	Media	Desviación estándar	Levene	ANOVA	No Param
Ci	Febrero	360,50 α	7,806	0,000	-	0,000
	Octubre	158,14 β	94,836			
E	Febrero	0,89 α	0,111	0,183	0,000	-
	Octubre	0,14 β	0,064			
gs	Febrero	0,31 α	0,081	0,003	-	0,000
	Octubre	0,01 β	0,005			
A	Febrero	2,67 α	0,565	0,118	0,000	-
	Octubre	0,56 β	0,278			
WUE	Febrero	3,08 α	0,854	0,001	-	0,118
	Octubre	4,70 α	2,210			

Todas las variables son significativamente superiores en febrero que en octubre, salvo para la WUE. A diferencia de lo que ocurría con las correlaciones para el Laurel, la E para del Viñátigo está fuertemente correlacionada con el resto de las variable, aunque inversamente con la WUE.

Siendo las temperaturas y radiación en el mes de octubre más elevadas que en el mes de febrero, y a pesar de que los árboles se riegan en esta localización, el efecto de cierre estomático sobre el descenso de la fotosíntesis neta explica los valores obtenidos.

Tabla 3.18.- Correlaciones bivariadas de las variables fisiológicas y de intercambio gaseoso para el Viñátigo en Vivero ($p < 0.01$).

	Ci	E	gs	A	WUE
Ci	1	,900**	,826**	,752**	-,797**
E		1	,974**	,831**	-,601**
gs			1	,763**	-,568**
A				1	-0,217
WUE					1

** La correlación es significativa en el nivel 0,01 (2 colas).

En la Figura 3.12 se presentan los gráficos de respuesta de las variables Ci, E y WUE para las especies presentes en Vivero. Sólo para Laurel en febrero se observa un valor de Ci significativamente inferior y significativamente superior de E para ambas fechas, que para el resto de las especies. La misma tendencia que para el E (mayores valores para el mes de febrero para el Laurel) se observa para la WUE.

Analizando la interacción entre las especies y las fechas se observa que el Laurel es la especie con mayor eficacia fotosintética y mayor conductancia estomática (Figura 3.13), no encontrándose

diferencia entre el resto de las especies (Acebiño y Viñatigo). Similares resultados se obtienen para la conductancia estomática, aunque las diferencias no son significativas para g_s en Acebiño.

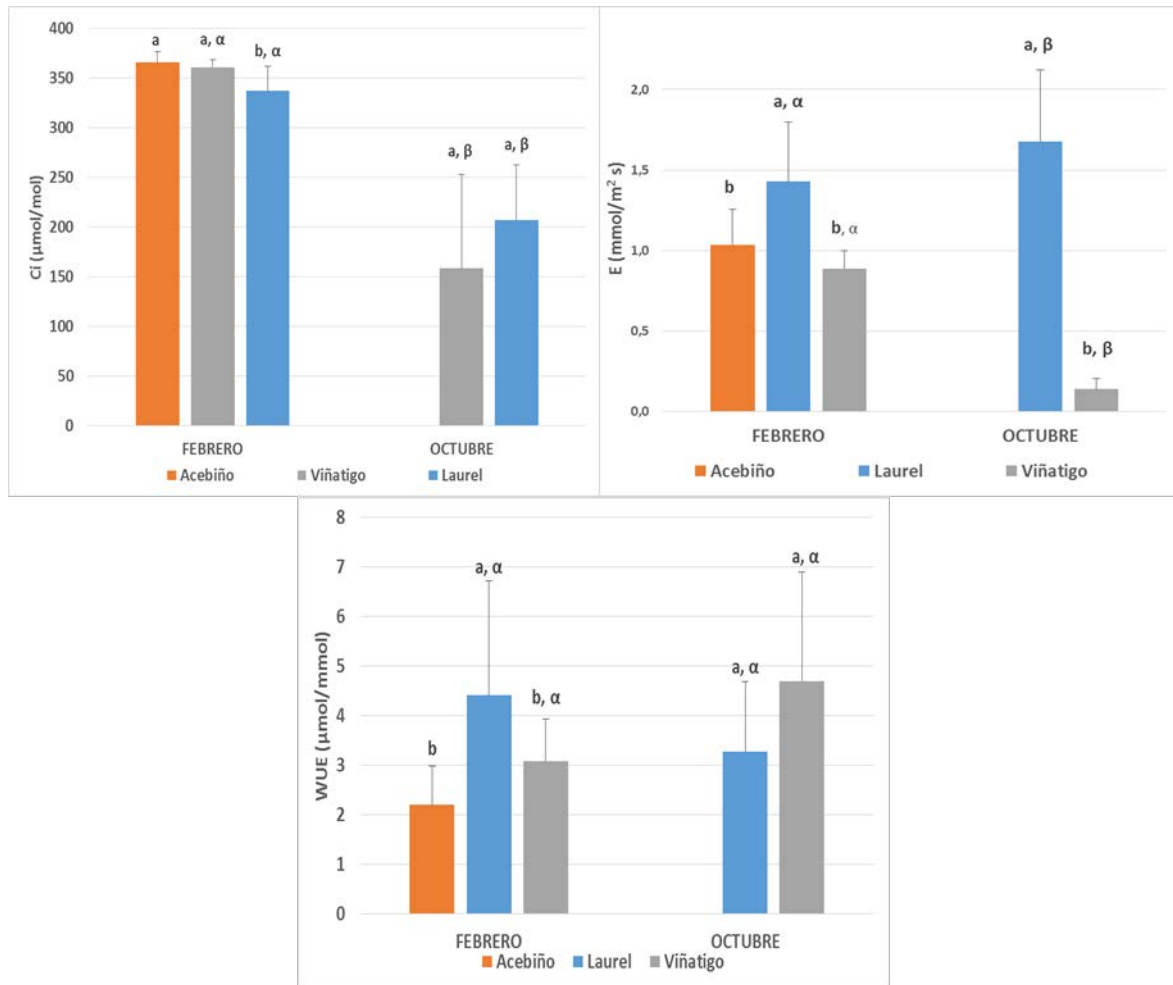


Figura 3.12.- Efecto de la fecha del muestreo en las variables A y g_s para las especies presentes en el Vivero. Las letras a y b muestran diferencias significativas entre las especies para cada fecha y las letras α y β muestran diferencias significativas ($p < 0,05$) entre las fechas para cada especie.

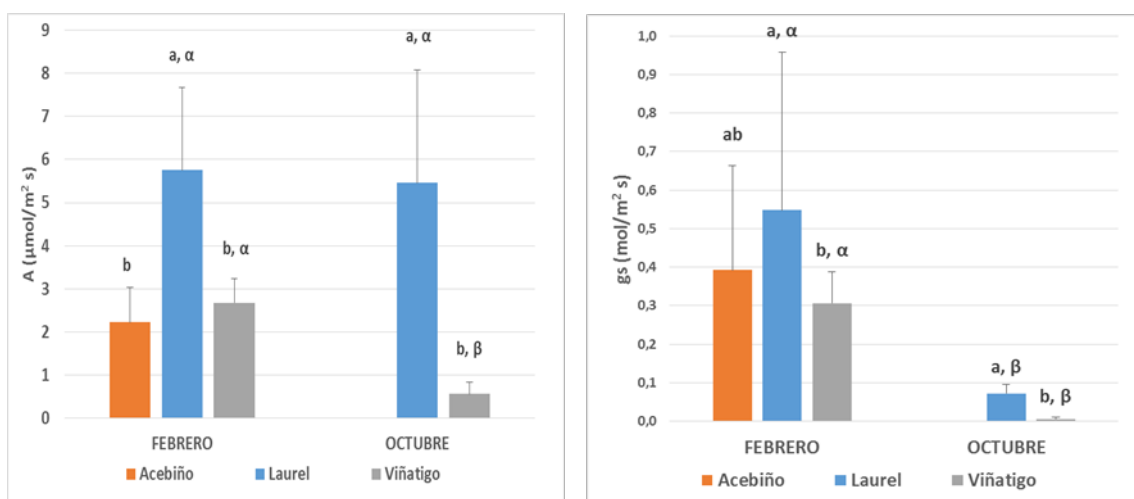


Figura 3.13.- Efecto de la fecha de muestreo en las variables C_i , E y WUE para las especies presentes en Vivero. Las letras a y b muestran diferencias significativas entre las especies para cada fecha y las letras α y β muestran diferencias significativas ($p < 0,05$) entre las fechas para cada especie.

3.6 ANÁLISIS GRÁFICO DE LA INFLUENCIA ENTRE LAS ESPECIES

Una vez demostrado que existen diferencias significativas entre los lugares, especies y fecha de muestreo, se analizan gráficamente las relaciones entre las variables ambientales, fisiológicas y de intercambio gaseoso con correlación significativa ($p < 0,01$, apartado 3.4).

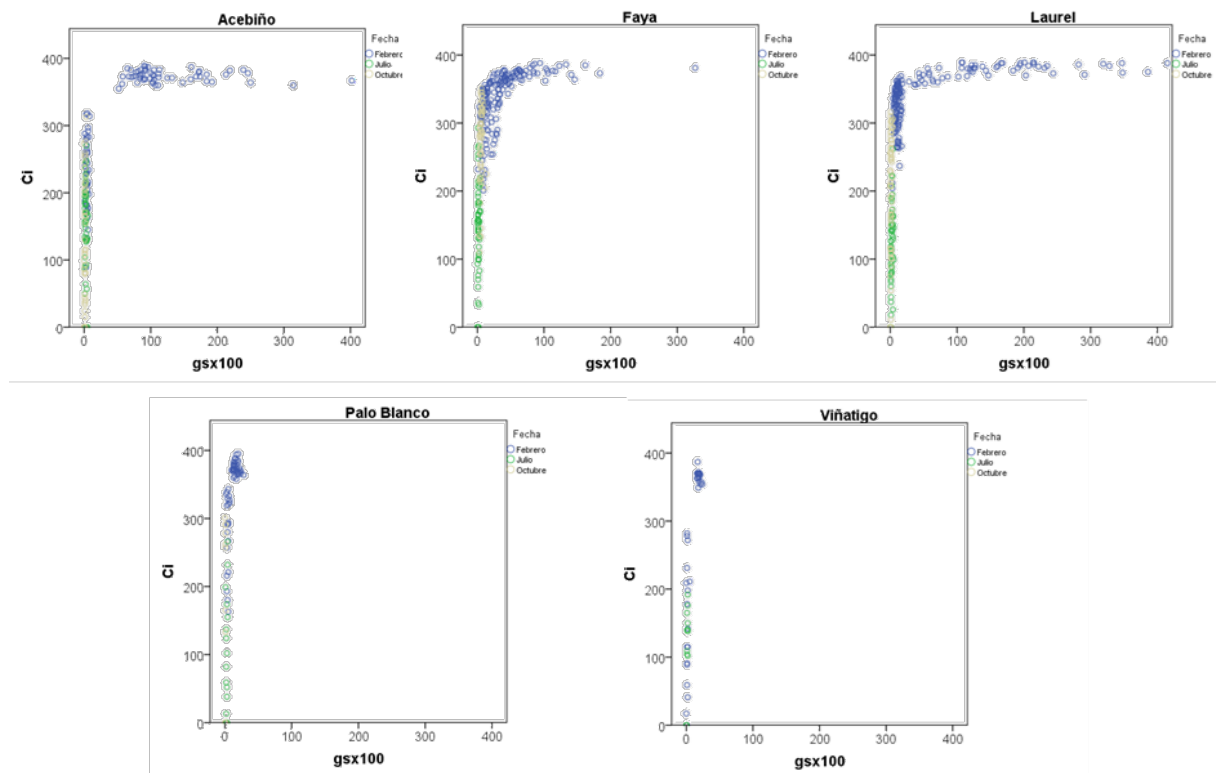


Figura 3.14.- Relaciones entre las variables fisiológicas, $gsx100$ ($mmol/m^2s$) en el Eje X y C_i ($\mu mol/mol$), en el Eje Y. Se presentan los datos separados por especies, representando las fechas en distintos colores

En la Figura 3.14, se observa que en el rango de valores de conductancia estomática muy bajos ($gs < 10 mmol/m^2 s$), pequeñas diferencias de esta variable suponen diferencias muy grandes en C_i . Así, en la época seca (julio y octubre), todas las especies presentan los estomas casi cerrados y sin embargo, un amplio rango de C_i . Para el Palo Blanco y el Viñatigo no se midieron valores de gs altos, al coincidir el episodio de calima con su toma de datos durante el mes de febrero. Con el aumento de gs (apertura estomática), se llega a un máximo cercano al del carbono atmosférico (que únicamente se mide en febrero). La asíntota indica que, aunque la apertura estomática aumente, no aumenta la concentración de carbono subestomático, lo que podrá suponer un gasto de agua no traducido en incremento de captura de carbono.

De la relación entre gs y A (Figura 3.15), se desprende que los máximos valores de A (entre 10 y 12), que se alcanzan para Laurel y Faya, se han medido con conductancias estomáticas relativamente bajas (gs cercano a 20). Valores superiores de gs no se traducen en incrementos de actividad fotosintética, lo que demuestra la influencia de otros factores, pues en febrero la radiación actuó como limitante ($Q < 500 \mu mol/m^2s$).

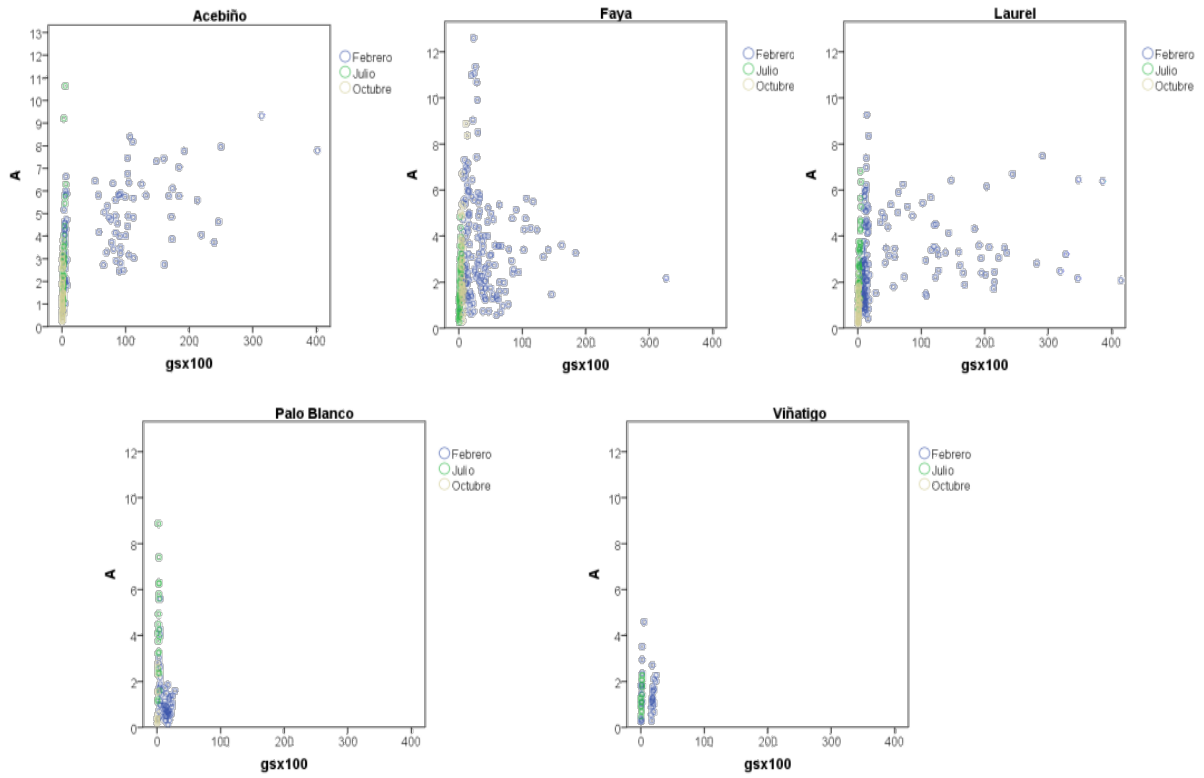


Figura 3.15.- Relaciones entre la variables ambiental, VPD (kPa), en el Eje X y gs (mmol/m²s) en el Eje Y, en el Eje Y. Se presentan los datos separados por especies, representando las fechas en distintos colores.

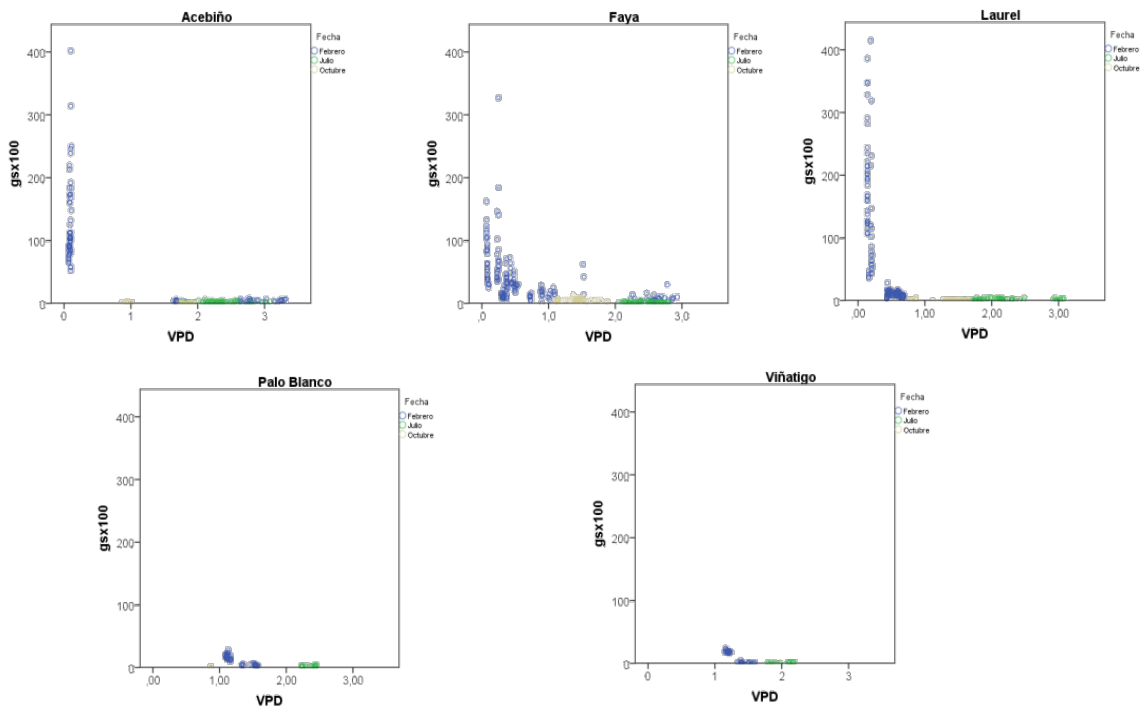


Figura 3.16.- Relaciones entre la variable fisiológica gs (mmol/m²s), en el Eje X, y la variable de intercambio gaseoso, A (µmol/m²s), en el Eje y. Se presentan los datos separados por especies, representando las fechas en distintos colores.

Los valores de VPD inferiores a 1,5 KPa generan una respuesta fisiológica de reducción de conductancia estomática en todas las especies (Figura 3.16). Con valores próximo a 0 Kpa la conductancia alcanza máximos valores (gs cercano a 400 mmol/m²s) reduciéndose paulatinamente a

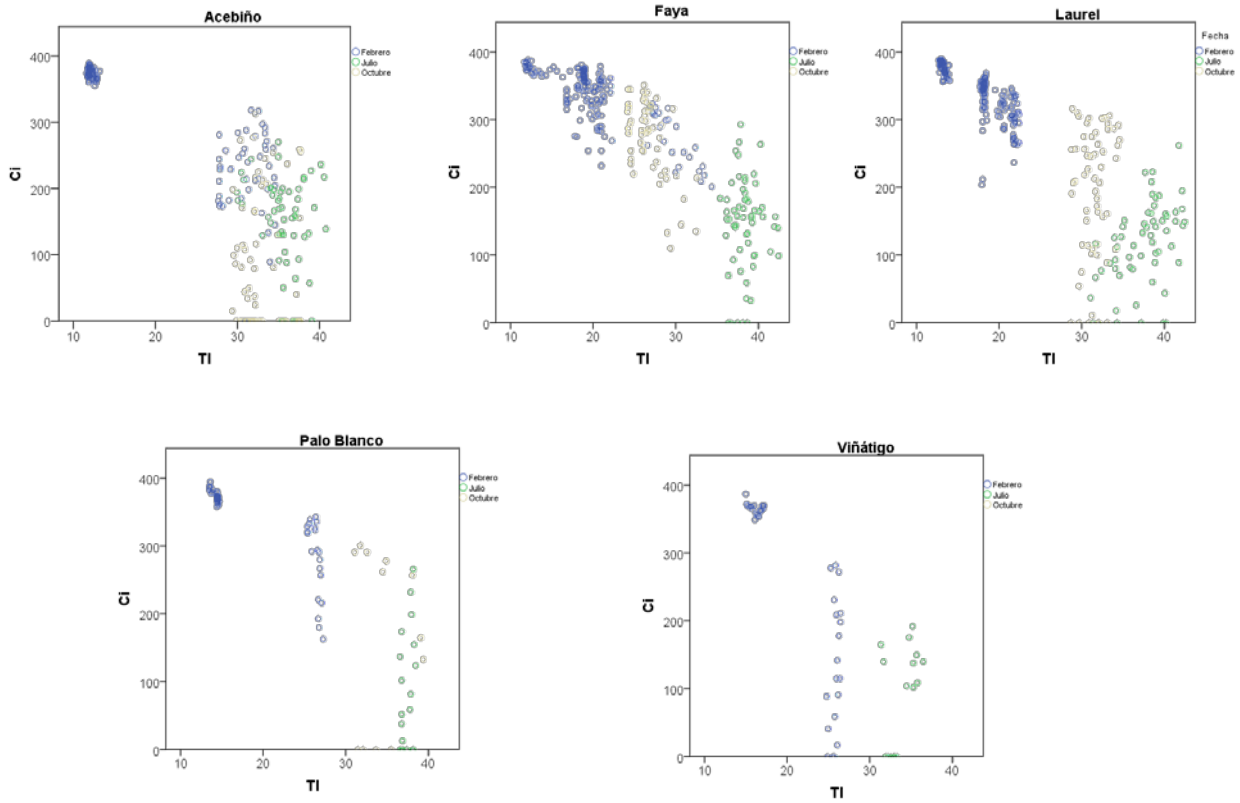


Figura 3.17.- Relaciones entre la variable meteorológica TI (°C), en el Eje X, y la variable fisiológica, Ci (μmol/m²s) en el Eje y. Se presentan los datos separados por especies, representando las fechas en distintos colores.

medida que aumenta la presión de vapor de agua. Para julio y octubre, casi todos los valores de VPD condicionaron la conductancia estomática.

Con valores de Temperatura próximos a 12°C para Acebiño, Faya y Laurel, y de 15°C para Palo Blanco y Viñátigo, se observa una acumulación de CO₂ subestomático. A partir de los 20°C, se reducen los valores de Ci indicando una mayor actividad fotosintética o la reducción de la conductancia estomática (Figura 3.17). El Ci va disminuyendo a medida que se incrementa la temperatura, observando que con temperaturas próximas a los 40°C, la Ci se reduce a la mitad (Ci < 200 μmol/mol), como respuesta al cierre estomático.

Las relaciones entre radiación y eficacia fotosintética (Figura 3.18), muestran la conocida respuesta de incremento de eficacia con la radiación incidente, hasta un valor máximo (punto de saturación lumínica, PSL), variable para cada especie, que una vez superado la A se mantiene constante o se reduce. Cuando la radiación incidente es baja (Q < 400 μmol/m²s), todas las especies presentan una elevada respuesta de tasa fotosintética a pequeños incrementos de radiación. Para el Acebiño y la Faya en el mes de febrero, con valores crecientes en el rango de las radiaciones altas (Q > 1200 μmol/m²s), se observa ya una disminución de la A (que indica que se ha superado el óptimo de radiación), pudiendo estimarse el PSL entre los 800 y 1200 μmol/m²s para el Acebiño y próximo a 1200 μmol/m²s para la Faya. En Laurel, Palo Blanco y Viñátigo, no existen datos que nos permitan estimar

el óptimo de radiación, pues los valores de radiación altos sólo se tomaron en los meses secos. La tasa fotosintética del Viñátigo es muy inferior a la del resto de las especies para los meses secos.

En la Figura 3.19 se observa que el óptimo térmico se produce en Faya y Laurel en un rango de temperaturas entre 20 y 22°C. Para el Acebiño, no se registraron datos en ese rango de temperaturas y tanto el Palo Blanco como el Viñátigo, se midieron en unas condiciones de humedad relativa y radiación bajas, lo que no permite establecer el óptimo para estas especies.

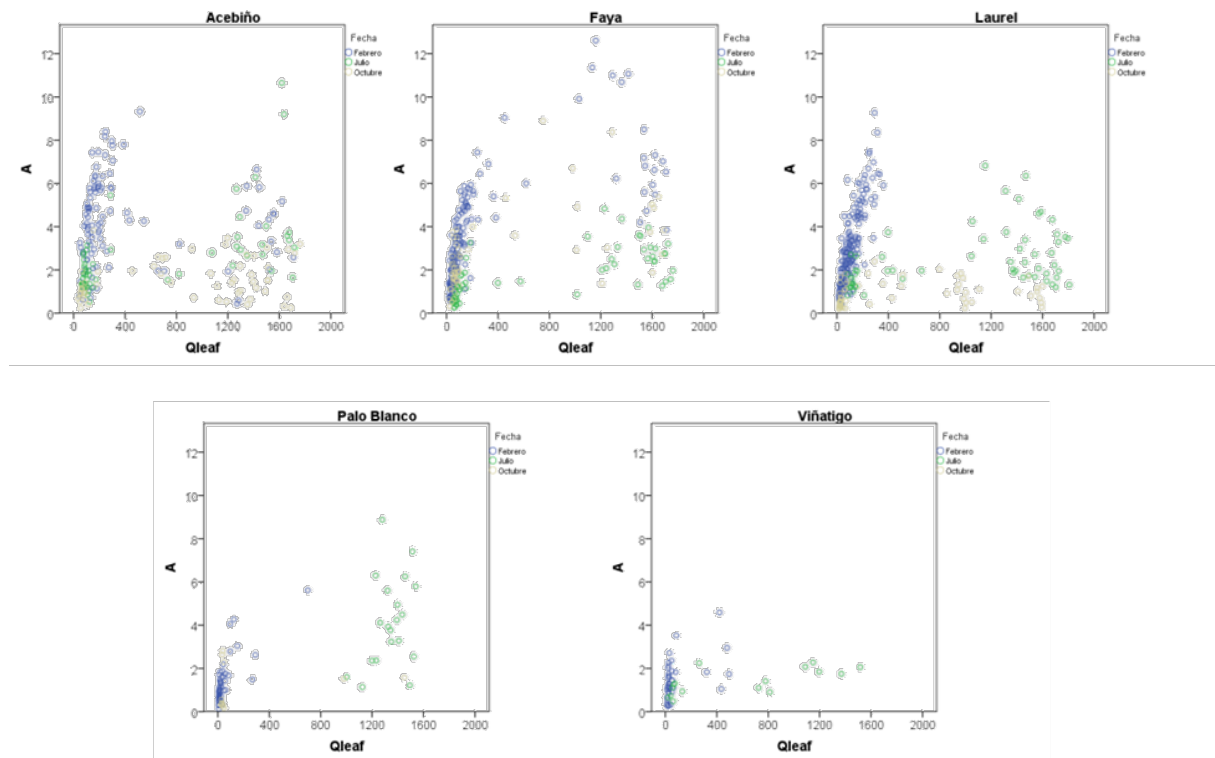


Figura 3.18.- Relaciones entre la variable meteorológica Q_{leaf} ($\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$), en el Eje X, y la variable de intercambio gaseoso, A ($\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$) en el Eje Y. Se presentan los datos separados por especies, representando las fechas en distintos colores.

Cuando se relacionan las variables A y E (Figura 3.20), se observa que tanto para el Acebiño como para el Laurel, los mejores valores de A (próximos a $10 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$) se obtienen con valores de tasa de transpiración próximos a $1 \text{ mmol}/\text{m}^2\text{s}$. Sin embargo para la Faya, el máximo valor de A ($12 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$) se alcanza con tasas de transpiración entre $1,5$ y $2 \text{ mmol}/\text{m}^2\text{s}$. La misma tendencia se observa al relacionar la tasa de transpiración con la conductancia estomática, que aumenta drásticamente para valores próximos a $1 \text{ mmol}/\text{m}^2\text{s}$ en Acebiño y Laurel, mientras que en la Faya lo hace entre $1,5$ y $2 \text{ mmol}/\text{m}^2\text{s}$.

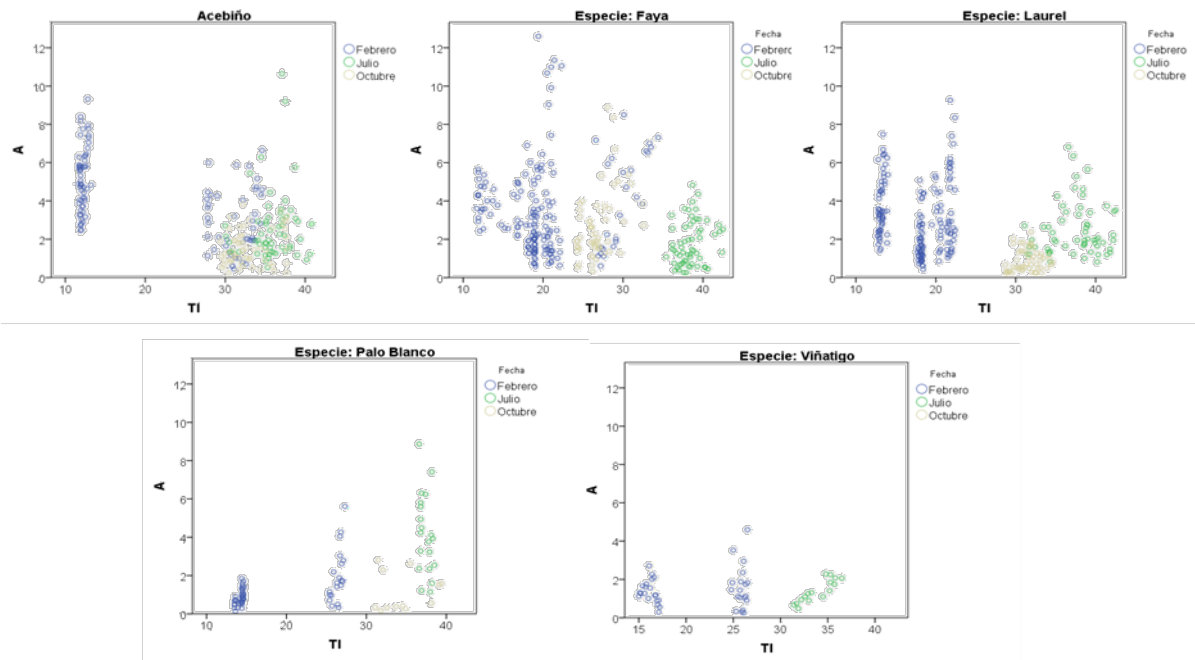


Figura 3.19.- Relaciones entre la variable meteorológica TI ($^{\circ}\text{C}$), en el Eje X, y la variable de intercambio gaseoso, A ($\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$) en el Eje Y. Se presentan los datos separados por especies, representando las fechas en distintos colores.

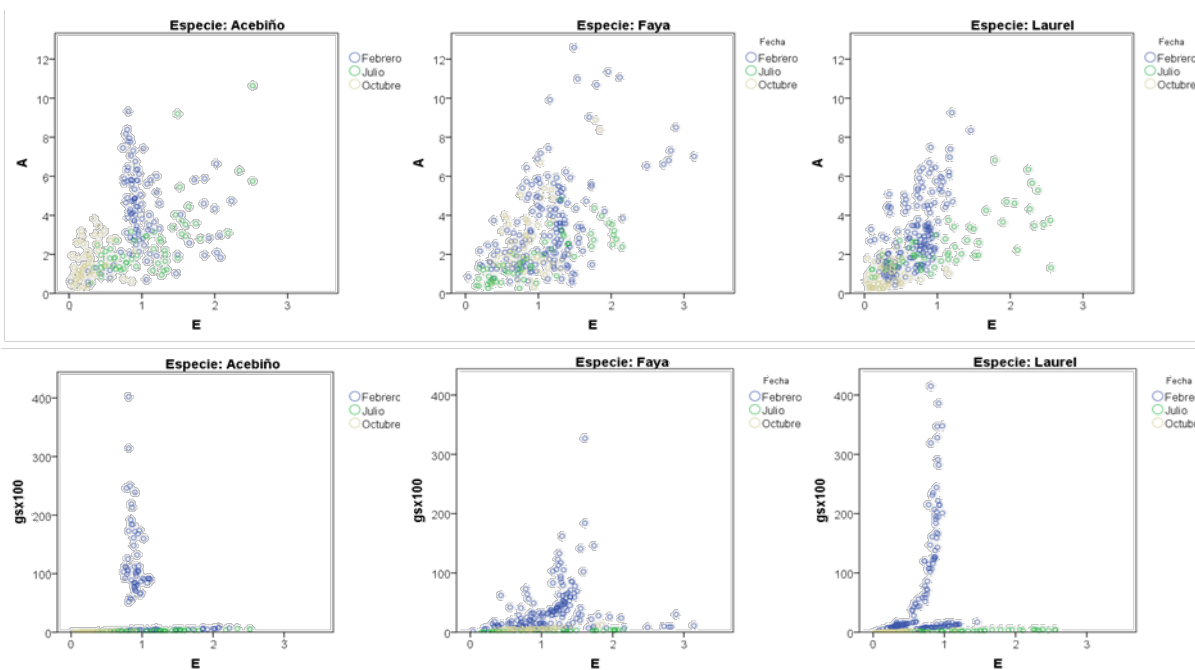


Figura 3.20.- Relaciones entre la variable de intercambio gaseoso, tasa de transpiración, E ($\text{mmol}/\text{m}^2\text{s}$) en el Eje X, y las variables de intercambio gaseoso A y fisiológica gs en el Eje Y. Se presentan los datos separados por especies y por fecha.

3.7 REGRESIONES

La Tabla 3.19 muestra los resultados del análisis de regresión tomando A como variable dependiente y las variables atmosféricas Qleaf, Tch (temperatura en el interior de la cámara del IRGA), VPD y HR como variables independientes, separando los resultados por especies. Se presentan las variables incluidas por el modelo paso a paso, la bondad del ajuste (R^2), el test de Durbin-Watson (la independencia de los errores es aceptable para valores entre 1 y 3, siendo óptimo el 2) y el análisis de colinealidad (las variables deben mostrar una colinealidad < 10). La homogeneidad de varianzas u homocedasticidad se comprueba gráficamente. Los resultados de estos análisis se presentan en el Anexo N°5.

Tabla 3.19.- Resultados del análisis de regresión: variables introducidas por el modelo paso a paso, R^2 , test de Durbin-Watson (D-W) y colinealidad, para las distintas especies, separando los datos por fechas (febrero de julio y octubre). También se presentan separadamente los datos obtenidos en Vivero.

	Fecha o Lugar	Variabes	R2	D-W	Colinealidad
Acebiño	Febrero	Qleaf, T	0,434	1,50	1,45
	Julio/octubre	Qleaf, T	0,252	1,56	1,05
	Vivero	Qleaf, VPD	0,402	1,98	1,17
Faya	Febrero	Qleaf, T, VPD	0,634	1,01	5,21
	Julio/octubre	Qleaf, T	0,398	1,96	1,12
	Vivero	-	-	-	-
Laurel	Febrero	Qleaf	0,700	1,76	1,00
	Julio/octubre	Qleaf, T, HR	0,415	1,07	1,10
	Vivero	Qleaf, VPD	0,335	2,07	2,07
Palo Blanco	Febrero	Qleaf, VPD	0,625	1,83	1,40
	Julio/octubre	HR	0,430	2,03	1,00
	Vivero	-	-	-	-
Viñátigo	Febrero	Qleaf	0,207	1,60	1,00
	Julio/octubre	T	0,800	1,91	1,00
	Vivero	VPD	0,807	2,52	1,00

En una etapa preliminar se incluyeron los valores de A medidos en todas las fechas, comprobándose que para ninguna de las especies se obtenían buenos ajustes. Este hecho denota que estas variables meteorológicas no son suficientes para explicar la variabilidad de A lo largo de todo el año, existiendo variables externas al modelo que no se han tenido en cuenta y que habría que incluir (posiblemente relacionadas con la humedad del suelo, que actúa como limitante en las épocas secas). Cuando se separan los datos obtenidos por fechas (la época húmeda, febrero separado de la época seca, julio y octubre), los ajustes mejoran.

De los resultados de la Tabla 3.19 se desprende que las estimaciones obtenidas para febrero permiten predecir la A en función de condiciones meteorológicas, cuyos datos están disponibles y posibilitan la realización de estimaciones. La radiación es la variable independiente que se utiliza en todas las regresiones para el mes de febrero, siendo la única variable necesaria para estimar la A de Laurel (proporcionando buen ajuste) y el Viñátigo (aunque su ajuste no es bueno). Además, el modelo utiliza la T para el Acebiño (aunque no se consigue un buen ajuste), la T y la VPD para la Faya y, la VPD para el Palo Blanco, especies en las que se obtiene un buen ajuste. Para la estación seca (julio/octubre)

Los ajustes obtenidos no son buenos. La Figura 3.21 muestra resultados por especie del análisis de regresión para el mes de febrero. En el eje Y se representa el valor pronosticado ajustado y en el X la variable medida (A). Los valores de bondad del ajuste (R^2) figuran la Tabla 3.19.

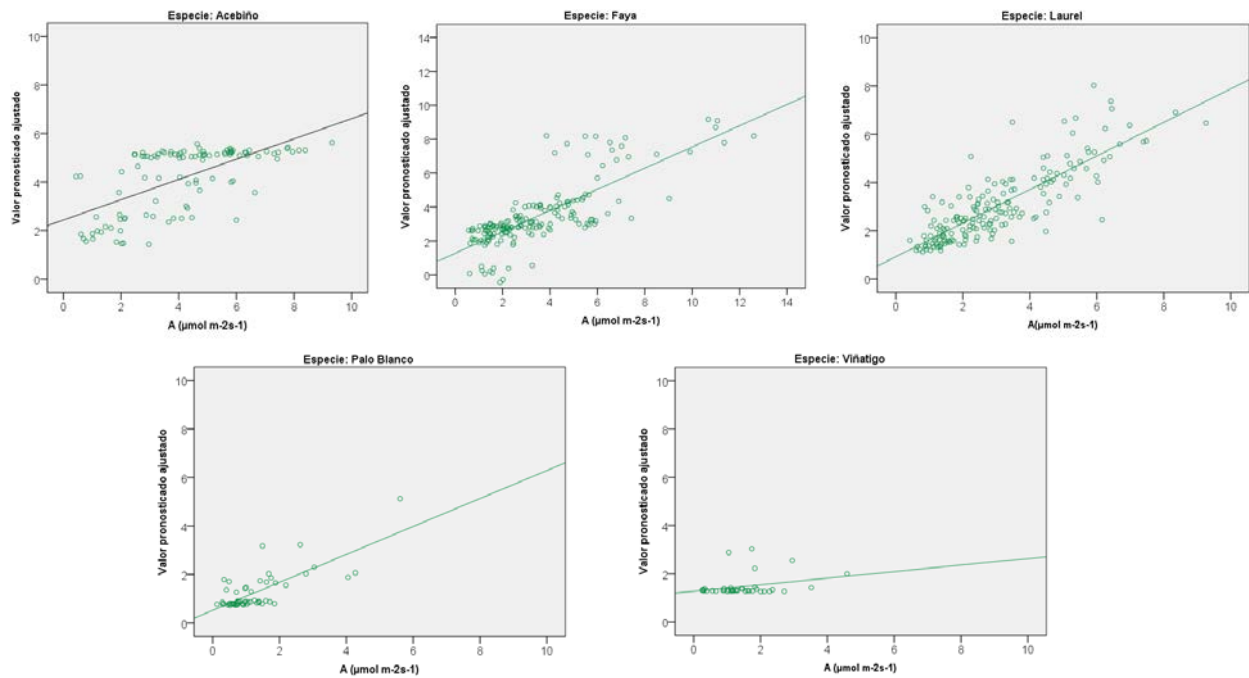


Figura 3.21.- Representación de los resultados por especie del análisis de regresión para el mes de febrero. En el eje Y se representa el valor pronosticado ajustado y en el X la variable medida (A). Los valores de bondad del ajuste (R^2) se figuran en el interior.

Los ajustes obtenidos para Faya y Laurel son buenos y se ha incluido en el modelo un amplio rango de valores de A. Para la Faya, especie en la que se han obtenido valores muy elevados de eficacia fotosintética, ha sido necesario ampliar el rango de los ejes. Aunque el ajuste obtenido para el Palo Blanco es bueno, se incluyeron en el modelo valores de A anormalmente bajos, al ser medidos en condiciones de radiación inferiores a $300 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$ y humedades relativas siempre inferiores al 60%. Lo mismo ocurre para el Viñatigo (radiaciones $< 500 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$ y $\text{HR} < 60\%$), pero además para esta especie el ajuste es muy malo.

TESIS DOCTORAL



DISCUSIÓN.

Departamento de Ingeniería de Procesos.

Título: Captación de CO₂ por especies de laurisilva en Gran Canaria

Luis Fernando Arencibia Aguilar

Las Palmas de Gran Canaria, a 13 de noviembre de 2015.

4 DISCUSION

El incremento de la concentración de CO₂ atmosférico aumenta la actividad fotosintética (Ainsworth y Long, 2005; Gerhart et al., 2010) aunque, como se mencionará más adelante, se trata de una respuesta que depende de múltiples factores. Según el IPCC (2015) la concentración de CO₂ atmosférico entre 1990 y 2010 se ha incrementado de 350 a 390 ppm, valor que se prevé siga incrementándose. De hecho, esta concentración ha sido superada en nuestras mediciones, obteniéndose valores máximos de CO₂ atmosférico de 405 (μmol/mol, equivalente a ppm), mientras que González-Rodríguez et al. (2000) midieron concentraciones de CO₂ atmosférico entre 345 μmol/mol por la mañana y 340 μmol/mol al mediodía. De este incremento se deduce que los valores de CO₂ subestomático (395 μmol/mol) medidos en este estudio sean superiores a los citados para la laurisilva canaria por González-Rodríguez (1999).

El aumento de la fotosíntesis como respuesta al incremento del CO₂ puede estar atenuado tanto por la regulación de la capacidad fotosintética (que responde a su vez a factores externos como la radiación recibida por las hojas), como por la aclimatación de la conductancia estomática (gs), que se reducirá entre el 12% y el 20% (Ainsworth y Long, 2005) como respuesta a otros muchos factores. Determinando experimentalmente la fotosíntesis neta en condiciones reales de campo para diversas condiciones ambientales, se pueden proporcionar datos con los que simular la adaptación las especies a largo plazo a los cambios en la concentración de CO₂ atmosférico, ya que dicha respuesta puede ser modelizada con ecuaciones sencillas derivadas de estudios a corto plazo (Franks et al., 2013).

En esta tesis se ha demostrado la influencia de la arquitectura del árbol sobre la radiación que incide sobre las hojas y, consecuentemente, sobre la tasa fotosintética medida en diferentes zonas del árbol. Estos resultados coinciden con González-Rodríguez (1999), que encontraba valores superiores de tasa fotosintética en las hojas de sol (7,6; 8 y 8,5 μmol/m²s para Faya, Laurel y Viñátigo, respectivamente), que en hojas de sombra (4 a 5 μmol/m²s para las tres especies). Así, en este estudio se han medido tasas fotosintéticas máximas en el exterior (hojas de sol) de 12,6; 9,3 y 4,6 μmol/m²s; y para Faya, Laurel y Viñátigo y 10,6 y 8,9 μmol/m²s para Acebiño y Palo Blanco respectivamente, y para las hojas del interior (hojas de sombra): 9,9; 6,3; 2,3; 7,8 y 6,3 μmol/m²s respectivamente. Por tanto, los valores máximos de este estudio son superiores a los citados por González-Rodríguez (1999), tanto para hojas de sol como para hojas de sombra, hallazgo que coincide con los incrementos de CO₂ atmosféricos medidos. Esta autora consideraba hojas de sol y sombra mientras que aquí se ha analizado también la influencia de la altura, encontrándose que, en general en las zonas medias (pero sobre todo en las bajas), la radiación incidente es inferior que en las zonas altas (Tabla 3.2).

La excepción se encuentra para los resultados del Viñátigo, cuyas tasas fotosintéticas son inferiores a las medidas por González-Rodríguez (1999), al medirse en días de bajas luminosidad y humedad relativa, coincidiendo con (Flexas et al., 2014) que mencionan menores tasas fotosintéticas en respuesta a múltiples factores ambientales. En Canarias, normalmente la inversión de temperatura, junto con el levantamiento orográfico de masas de aire húmedo, impulsada por los vientos alisios es responsable de la creación de una capa de estratocúmulos estable entre 900 y 1500 msm (Ritter et al., 2015). Sin embargo un cambio en los vientos dominantes provoca eventos de llegada de polvo en suspensión "calima" asociados con humedades relativas excepcionalmente bajas y uno de estos eventos coincidió con las medidas realizadas en el Viñátigo, lo que explica las bajas A obtenidas.

La media de los valores máximos de A para Faya, Laurel y Viñátigo de este estudio se presenta en un rango entre 8,9 y 12 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$ para hojas de sol y entre 6,3 y 9,9 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$ para hojas de sombra, que coincide con los valores mencionados por Larcher (1995) para hojas de sol de siempreverdes de hoja ancha en las zonas subtropicales y templadas (6 a 12 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$) y son inferiores a los medidos por este autor en las hojas de sol de bosques lluviosos tropicales (10 - 16 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$) y en los árboles siempreverdes de hoja ancha de las zonas tropicales y templadas (20 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$) pero son superiores a los mencionados por este autor para hojas de sombra de las regiones subtropicales y templadas (2 a 4 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$), para las especies arbóreas tropicales (5 - 7 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$) y para los bosques lluviosos tropicales (4 - 5 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$). Los valores máximos de A de este estudio superan a los valores máximos obtenidos por Zhang et al. (2006) para 3 especies alpinas del género *Cypripedium* (7-8 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$) pero se encuentran en el rango de valores mencionados por Schulze et al. (1994) para bosques caducos de hojas aciculares (12 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$), bosques siempreverdes de hoja ancha (12,7 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$) y son inferiores a los valores medidos para bosques lluviosos tropicales (15,6 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$), bosques tropicales de hoja ancha (18,2 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$) bosques aciculares siempreverdes (21,6 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$), bosques caducos de hoja ancha (21,7 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$) y especies cultivadas regadas (36,4 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$).

Además los resultados han demostrado que, tanto la edad de los árboles como la estratificación de la masa y densidad del arbolado, influyen sobre la radiación recibida. En este sentido, Firgas (repoblación de 10 a 15 años en un amplio marco de plantación) es el único lugar en el que la radiación media recibida en el interior del Acebiño y Laurel (521 y 588 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$) es superior a la recibida en el exterior (245 y 566 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$), aunque no se traduce en diferencias significativas en la tasa fotosintética entre el interior y el exterior (Tabla 3.6). Por tanto, si se pretende tomar datos que representen la variabilidad natural de un árbol completo en condiciones naturales, es necesario tener en cuenta el efecto de la arquitectura del árbol (altura y exposición a la luz), la densidad y la estratificación de la masa arbórea. Puede concluirse que, para calcular tasas medias de fotosíntesis neta que sirvan para alimentar los modelos, es necesario que los valores se obtengan de árboles completos viviendo en las condiciones de su entorno natural.

En un interesante trabajo que analiza las medias de máximos de A en hojas de sol y con altos valores de radiación (1000-1500 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$) para 34 especies arbóreas de un bosque subtropical en China (Zhu et al., 2013), en distintos estados de sucesión ecológica, se presentan valores medios de 15, 11 y 7 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$ como media de A las especies que representan estados pionero, intermedio y maduro, respectivamente. Este resultado coincide con el rango de valores de A máxima para Osorio y Tilos de Moya (bosques en estado de madurez) con Acebiño, Faya y Laurel (que son los árboles para los que se tomaron datos en buenas condiciones ambientales), ya que la media de máximos para las tres especies en ambos lugares fue de 8,3 y 7,5 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$. En Firgas el valor calculado para la media de A máxima para las tres especies (10,6 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$) fue superior, lo que refuerza la hipótesis de la influencia de la edad de los árboles pues ya se ha demostrado que las tasas de crecimiento declinan con la edad de los individuos (Vanclay, 1998; Ryan, Binkley, Fownes, Giardina y Senock, 2004), afectando también el estado de madurez de la masa.

Las temperaturas que permitieron una tasa fotosintética máxima para Faya y Laurel oscilaron en un rango entre 20 y 22°C, no siendo posible determinarlo para el resto de las especies (Figura 3.19). Estas temperaturas se encuentran dentro del amplio rango de los óptimos citados para estas especies por González-Rodríguez et al. (2001, 2002), que fueron 15-35°C y 15-26°C, respectivamente.

Los puntos de compensación lumínica PCL se han calculado a partir de la curva optimizada de A/Q. Para su cálculo se ha asumido el criterio de utilizar sólo los valores obtenidos con condiciones de temperatura de la hoja y conductancia estomática no limitantes, temperaturas que generan una reducción de la A inferior al 50% y g_s que permiten alcanzar hasta un 80% de la máxima A, según se establece en González-Rodríguez (1999). Siguiendo estos criterios se han obtenido una temperatura foliar óptima entre 11 y 35°C (valor mínimo superior a los 15°C mencionado por Kozłowski y Pallardy, 1997, para especies tropicales), y valores de $g_s > 100 \text{ mmol/m}^2\text{s}$ para el Acebiño y Laurel y de $g_s > 15 \text{ mmol/m}^2\text{s}$ para la Faya, valores que no coinciden con los óptimos descritos por la mencionada autora (TI entre 14 y 33,5°C y $g_s > 200 \text{ } \mu\text{mol/m}^2\text{s}$). Se obtienen así valores de PCL: 17, 12, 12 $\mu\text{mol/m}^2\text{s}$ para Faya, Laurel y Viñátigo muy inferiores a los valores obtenidos por esta autora (108, 50 y 75 $\mu\text{mol/m}^2\text{s}$) para estas mismas especies aunque similares a los mencionados por Larcher (1995) para bosques tropicales (15-25 $\mu\text{mol/m}^2\text{s}$) y para árboles siempreverdes planifolios no tropicales (10-30 $\mu\text{mol/m}^2\text{s}$). No se han podido obtener los PCL para Palo Blanco y Viñátigo pues no se obtuvieron datos en condiciones optimizadas para estas especies. Estos resultados son coherentes con las variaciones en el PCL mencionados por (Kozłowski et al., 1991) que cita que varía entre las especies, genotipo, tipo y edad de hoja edad de la hoja, concentración de CO_2 y temperatura. En este sentido Larcher (1995), expone que a medida que aumenta la temperatura se produce un aumento de la fotorrespiración mayor que el aumento de fotosíntesis, por lo que el punto de compensación alcanza valores muy altos por encima de 30°C, lo que no se ha encontrado en nuestro estudio.

El punto de saturación lumínica (PSL) se sitúa entre 800 y 1200 $\mu\text{mol/m}^2\text{s}$ para el Acebiño y próximo a 1200 $\mu\text{mol/m}^2\text{s}$ para la Faya, valores superiores a los 750 $\mu\text{mol/m}^2\text{s}$ considerado por González-Rodríguez (1999) y similares a los estimados por Larcher (1995) para los bosques tropicales (600-1500 $\mu\text{mol/m}^2\text{s}$) y los bosques siempreverdes planifolios no tropicales (600-1000 $\mu\text{mol/m}^2\text{s}$), pero superiores a los estimados por el mismo autor para bosques lluviosos tropicales (250-370 $\mu\text{mol/m}^2\text{s}$). No se dispone de datos para realizar esta estimación de PSL en Laurel, Palo Blanco y Viñátigo. Para la Faya, los valores de PSL superiores a los mencionados por González-Rodríguez (1999) corresponden con la obtención de tasas fotosintéticas más elevadas en este trabajo (12 frente a 9,5 $\mu\text{mol/m}^2\text{s}$).

Los valores de C_i de la curva optimizada A/ C_i para Acebiño y Laurel se mantienen en un rango entre 360 y 390 $\mu\text{mol/m}^2\text{s}$, lo que supone entre un 90% y un 98% de los valores de CO_2 atmosférico (C_i/C_a) en el momento de la toma de datos, valor superior al descrito por González-Rodríguez (1999), que mencionaba un C_i entre 250 y 300 $\mu\text{mol/m}^2\text{s}$ (que suponía entre un 74% y 89% del CO_2 atmosférico). En esta tesis se obtiene para la Faya un rango más amplio de C_i (250 y 390 $\mu\text{mol/m}^2\text{s}$), que supone entre un 80% y 98% del CO_2 atmosférico. Como se mencionó en los resultados, las temperaturas próximas a 12°C para Acebiño, Faya y Laurel se relacionan con una acumulación de C_i , incluyéndose estos valores para el cálculo de la curva optimizada ya que existían valores altos de A con estas temperaturas. En este sentido alguno autores (Mesinger et al., 2006 y Echer y Roselen, 2015) describen que esta acumulación puede ser resultado de una reducción de la fijación de CO_2 o de un aumento de la conductancia en el mesofilo.

De hecho, en la curva optimizada A/Ci (Figura 4.1), se observa para Acebiño, Faya y Laurel una tendencia lineal decreciente que refleja una disminución de la tasa fotosintética a medida que los valores de CO₂ subestomático se aproximan al CO₂ atmosférico (triángulos rojos). Elevados valores de Ci en la curva optimizada para Acebiño y Laurel se corresponden con bajos valores de iluminación, ya que a partir de 150 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$ se obtiene el 80% de la máxima tasa fotosintética (que se alcanza a partir de 250 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$). Este hecho muestra la gran capacidad de estas especies para aprovechar bajas iluminaciones. Sin embargo, los valores de la curva optimizada para la Faya se producen con iluminaciones elevadas (próximas a 1200 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$) y bajas conductancias estomáticas ($g_s > 15 \text{ mmol}/\text{m}^2\text{s}$). Mayores contenidos de N en hoja se asocian a una mayor actividad fotosintética (Thomas y Strain, 1991), hecho que explica el comportamiento diferencial de la Faya. Esta especie es capaz de fijar N a través de la formación de nódulos (Turner y Vitousek 1987), lo que incrementa la mineralización y nitrificación en su rizosfera, pudiendo incluso aportar N suplementario la actividad de los microorganismos de la corteza (Whitford et al., 1997). De hecho, Aboal et al. (2015) han detectado concentraciones de N significativamente superiores en los suelos bajo cubierta de Faya, que bajo la cubierta del resto de las especies de laurisilva. Se observa que estas curvas están desplazadas hacia la derecha frente a las obtenidas por González-Rodríguez (1999), que puede ser consecuencia los ya mencionados valores de CO₂ atmosférico más elevados.

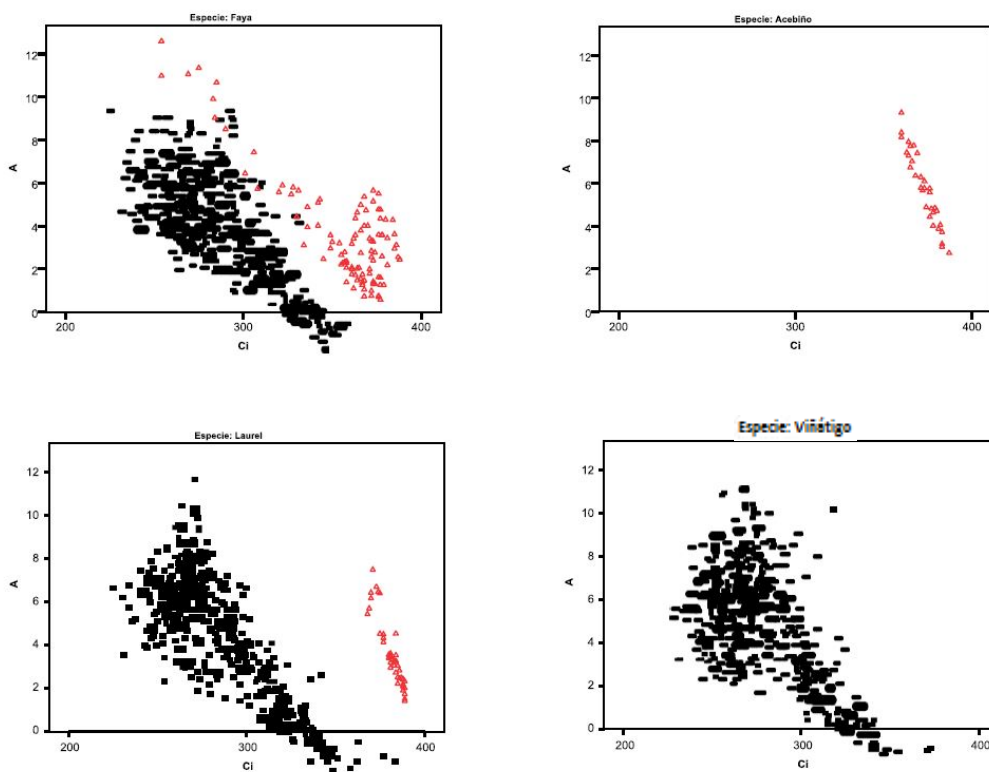


Figura 4.1.- Comparación entre las curvas A/Ci para Laurel y Faya obtenidas por González-Rodríguez (1999), rectángulos negros y este trabajo (triángulos rojos). Observar que el Acebiño, Viñátigo y Palo Blanco no se han podido comparar

Los máximos absolutos (curva sin optimizar) de la relación Ci/Ca fueron de 97%, 99%, 98%, 99% y 98%, para Acebiño, Faya, Laurel, Palo Blanco y Viñátigo respectivamente, rango muy superior al descrito por Lloyd et al. (1992) para algunas especies de los géneros Citrus y Eucalyptus, Beyschlag et al. (1987) para el arbusto esclerófilo mediterráneo *Arbutus unedo*, Ishida et al. (1996) para bosques

húmedos tropicales y Arena et al. (2008) en un estudio para la especie mediterránea *Laurus nobilis* en tres épocas del año (58%, 42% y 30% para febrero, mayo y julio, respectivamente). Elevados valores de Ci/Ca (entre 86 y 90%) han sido descritos por Zegbe y Behboudian (2008) en manzanos regados con riego por goteo parcial de raíces y por goteo convencional respectivamente.

Por el contrario durante la estación seca, con temperaturas en hoja superiores a 30°C, o en febrero durante un episodio de calima, se midieron en todas las especies 68 datos con un valor de 0 en el porcentaje de Ci/Ca, coincidiendo con gs próximas a 0. Estos valores proporcionan una idea sobre la gran variabilidad de condiciones atmosféricas a lo largo de la campaña de toma de datos y sugieren que estas especies de laurisilva son capaces de mostrar un gran control estomático en condiciones subóptimas.

La tasa de transpiración máxima medida para Faya, Laurel y Viñátigo (3,1, 2,6 y 1,1 mmol/m²s, respectivamente) son inferiores a los obtenidos por González-Rodríguez (1999) para estas mismas especies (6, 4 y 4 mmol/m²s). Estas diferencias pueden ser debidas a que sus datos fueron tomados en primavera, mientras que en el presente estudio siempre existió algún factor limitante de la evaporación: presencia de calima o bajas temperaturas en febrero y elevadas temperaturas pero falta de agua en el suelo (al tratarse de un año muy seco) en julio y octubre, que favorece el cierre estomático y la consecuente reducción de E. Los valores máximos de tasa de transpiración medidos en Acebiño y Palo Blanco fueron 2,5 y 2,0 mmol/m²s respectivamente.

El estudio de González-Rodríguez (1999) nombra que Höllwarth y Kull (1979) encontraron valores significativamente superiores de E para Laurel que para Faya en la estación seca, no siendo significativa la diferencia para la estación húmeda, que no coincidió con los resultados de su estudio ni del realizado por Zöhlen et al. (1995). Tampoco coinciden nuestros resultados ya que, tanto en Firgas como en Osorio se encontraron valores superiores de E para la Faya que para el Laurel en la época húmeda, no observándose diferencias para la estación seca (Tabla 3.14). En los diversos lugares de laurisilva estudiados en Gran Canaria, la tasa de transpiración medida para Faya fue significativamente superior a la medida para el Laurel, tanto en Firgas como en Tilos de Moya, conservándose la tendencia (aunque sin mostrarse significativa) en Osorio.

Cuando se comparan los resultados de la eficiencia del uso del agua (WUE), con los obtenidos por González-Rodríguez (1999) se observa la misma tendencia para los valores de Osorio, donde el Viñátigo utiliza más eficazmente el agua que el Laurel y la Faya. Sin embargo, los valores obtenidos en todos los casos son muy superiores a los mencionados por esta autora. Así los rangos de WUE medidos en esta tesis fueron de 0,33 a 44,5 mientras que los de González-Rodríguez (1999) oscilaron entre 0,8 y 1,4 mmol de CO₂ /mol H₂O. Comparando los rangos de WUE medios obtenidos para las diferentes localizaciones: 8,1 a 14,0; 6,7 a 9,0; 9,0 a 16,0; 3,9 a 5,9 y 4,6 a 17,7 g CO₂/KgH₂O, para Acebiño, Faya, Laurel, Palo Blanco y Viñátigo, se observa que están en el orden de magnitud que los mencionados por otros autores para varias especies: *Fagus sylvatica* 8,2 g CO₂/Kg H₂O (Schulze, 1970); *Acer campestre* 17,1 g CO₂/Kg H₂O (Küppers, 1984); *Ceiba pentandra* 6,5 g CO₂/Kg H₂O (Zotz y Winter, 1994); *Malus domestica* 50 y 110 g CO₂/Kg H₂O, en dos condiciones de riego por goteo (Zegbe et al., 2008); *Pinus halepensis* 5,6 g CO₂/Kg H₂O (Grünzweig et al., 2003). Por tanto estas especies, pese a ser especies características de laurisilva húmeda, utilizan el agua de forma eficiente pues con reducidas tasas de transpiración son capaces de mantener la fotosíntesis activa, incluso a bajas radiaciones. Este hecho contrasta con las conclusiones obtenidas por González Rodríguez (1995) que mencionaba que los bajos valores de WUE para Acebiño, Faya y Laurel reflejaban las altas tasas de transpiración y el bajo control

estomático de estas especies. En los resultados de la presente tesis, en la relación de las variables fisiológicas con las variables de intercambio gaseoso (A, E y WUE), la variable que resulta más influyente es la apertura estomática (correlación significativa, $p < 0,01$, tanto para A como para E).

Analizando los valores de g_s se encuentra que para árboles maduros (Osorio y Tilos de Moya), la Faya es la especie que alcanza valores máximos más altos de este parámetro, mientras que Laurel y Acebiño presentaron g_s más elevados de entre los árboles repoblados. Además se observaron valores nulos de g_s que coincidían con radiaciones moderadamente bajas y elevadas presiones de vapor de agua, mientras que los valores altos (hasta 470 mmol/m²s) coincidían con elevadas temperaturas. Esta respuesta múltiple de la conductancia estomática a los factores ambientales ya fue descrita por Jarvis (1976), que describió un modelo empírico o fenomenológico. La principal limitación de su modelo es que necesita obtener datos en el amplio rango de variación de este parámetro, por lo que es preciso disponer de un amplio rango de condiciones ambientales (Buckley y Mott, 2013), como las que sea han utilizado en este trabajo. Los modelos capaces de predecir la conductancia estomática son muy útiles para entender los factores que determinan la productividad y el uso del agua, tanto en sistemas naturales como agrícolas y, de esta manera, poder manipular los factores de manejo de los recursos para conseguir los objetivos propuestos (Buckley y Mott, 2013).

El déficit de presión de vapor (VPD) fue el parámetro más determinante sobre la conductancia estomática, encontrando para todas las especies que valores superiores a 1,5 kPa se asocian con una drástica reducción de g_s (covarianza de -0,49 significativa a $p < 0,01$). Aunque Fernández et al. (1997) y Giorio et al. (1999) no encontraron evidencias de la existencia de esta relación (g_s /VPD) en olivo, los resultados de esta tesis coinciden con los obtenidos por diversos autores (Mariana et al., 2002; Lloyd y Farquhar, 2008).

Como la escasez de agua generalmente disminuye tanto la productividad primaria bruta como la fijación de carbono de los bosques (Ciais et al., 2005; Granier et al., 2007; Pereira et al., 2007), la sequía tiene una amplia relevancia en la determinación de las variaciones estacionales e interanuales del intercambio de C entre la atmósfera y en los ecosistemas. Así, el estrés hídrico en las regiones áridas y semiáridas es el principal factor que controla el secuestro de C por las plantas debido a las limitaciones que induce el cierre estomático sobre la fotosíntesis (Farquhar y Sharkey, 1982) y la evapotranspiración. En nuestro caso, para casi todas las variables, los valores son significativamente superiores en febrero que en julio y octubre, y lo son para todas las especies y ubicaciones, demostrando que el déficit hídrico para julio y octubre (año anormalmente seco) fue determinante sobre las variables fisiológicas, meteorológicas y de intercambio gaseoso, coincidiendo con los resultados expuestos en múltiples referencias: Tenhunen et al. (1985) y Pereira et al. (1986) en *Quercus coccifera* y *Eucalyptus globulus* de Portugal; Lebaube et al. (2000) y Granier et al. (2008), en un hayedo francés y McCaughey et al. (2006), en un bosque mixto en Canadá.

Una vez discutidas las relaciones entre las variables atmosféricas, fisiológicas y de intercambio gaseoso, en la Figura 4.2 se presenta el modelo conceptual de la relación entre las mencionadas variables definido por Mengistu et al., (2011). Se presentan las variables sobre las que no se ha podido estudiar su correlación en cajas con líneas discontinuas (nutrientes y contenido de agua del suelo y potencial hídrico en hoja) y mediante flechas las relaciones causa efecto (positivo o negativo). Los resultados presentados en este modelo coinciden con los obtenidos en este estudio para todas las variables excepto para la relación entre la radiación ("light") y la g_s , que en nuestros datos correlaciona

negativamente. Todas las correlaciones son significativas menos la relación entre A y C_i , por lo que se marca dentro de un triángulo.

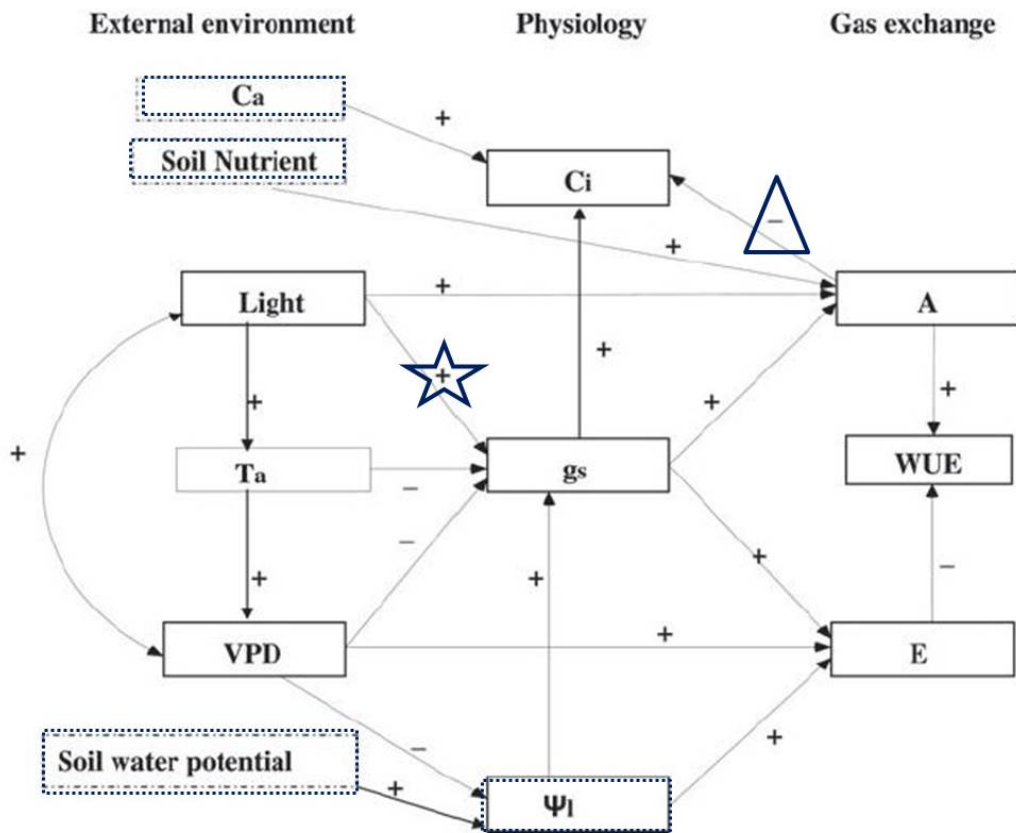


Figura 4.2.- Modelo conceptual que relaciona las variables atmosféricas, fisiológicas y de intercambio gaseoso definido por Mengistu et al., (2011). Las variables en cajas con líneas discontinuas (nutrientes y contenidos de agua del suelo y potencial hídrico en hoja) son aquellas sobre las que no se ha podido estudiar su correlación. Las flechas marcan las relaciones causa efecto (positivo o negativo). La relación entre la radiación ("light") y la g_s se presenta dentro de una estrella ya que, a diferencia de lo obtenido por Mengistu, en nuestros datos correlaciona negativamente. Todas las correlaciones son significativas ($p < 0,01$) menos la relación entre A y C_i , por lo que se marca dentro de un triángulo.

Del árbol y día en el que se midió el máximo valor de A para cada especie, se extraen los valores de A medidos en todas sus hojas. A partir de dichos valores se calcula la A media de todas las hojas de ese ejemplar, que se utiliza como valor representativo de la tasa fotosintética para cada especie. Así mismo, se realizaron las medias para el resto de los parámetros (Tabla 4.1). Se observa que ninguno de los árboles se mide en óptimas condiciones, por lo que este valor se puede tomar como valor representativo para calcular la productividad de cada especie.

A partir de estas estimaciones de A, y para transformar los valores de tasa fotosintética en productividad por unidad de superficie, es necesario conocer el Índice de Área Foliar (LAI). No se pudo determinar con valores experimentales, por lo que se toma el valor de 7,8 estudiado previamente para la laurisilva en Agua García (Tenerife) por otros autores, (Morales et al., 1996 y González-Rodríguez, 2001). Este valor coincide con el obtenido para bosques de hoja ancha y siempreverdes de Japón (Kawanabe 1977), es casi el mismo (8,0) que se obtuvo en un bosque lluvioso virgen de tierras bajas en Malasia (Yoda 1974).

Tabla 4.1.- Valores medios del árbol tipo para cada especie

	A	C fijado	Qleaf	TI	Ci	E	gs	WUE	VPD
	$\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$	t C/ha año	$\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$	$^{\circ}\text{C}$	$\mu\text{mol mol}^{-1}$	$\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$	$\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$	$\mu\text{mol mmol}^{-1}$	kPa
Acebiño	5,18	17,66	177	12,20	374	0,90	131,60	5,9	0,09
Faya	5,04	15,35	340	18,60	313	1,04	13,87	4,5	0,33
Laurel	3,76	11,45	153	13,21	377	0,81	161,60	4,78	0,16
Palo Blanco	4,17	12,70	1341	37,41	81	1,17	2,50	3,87	2,33
Viñátigo	1,59	4,81	146	25,80	133	0,26	1,26	7,23	1,45

Otro parámetro necesario para estimar el secuestro de carbono a partir de valores de tasa fotosintética son las pérdidas por respiración nocturna. Algunos autores consideran que son variables y que dependen de la radiación diaria (Kosugi et al., 2003). Griffis et al. (2003) concluyen que la diferencia entre la asimilación neta y la respiración presenta pocas diferencias entre las especies siempreverdes, y han calculado una tasa de respiración nocturna para especies de bosques boreales que supone el 50% del C fijado durante el día. Por tanto en este estudio, para calcular la productividad anual de cada especie, se ha considerado que las pérdidas por respiración nocturna suponen el 50 % del carbono fijado durante el día. Finalmente, se consideran 5 horas de luz efectiva como media de las horas para cada día del año. Los resultados obtenidos para todas las especies excepto para el Viñátigo, especie para la que nunca se obtuvieron valores en buenas condiciones (Tabla 4.1) son superiores a los estimados por González Rodríguez (1999) para la laurisilva en Tenerife (2,6 kg CO₂/m² año, lo que equivale a 7,07 t C/ha año), *Quercus ilex* (6,6 t C/ha año) por Valentini et al. (2000), *Ceiba pentandra* (6,6 t C/ha año) Zotz y Winter (1994). Kruger y Volin (2006) concluyeron que existe una relación empírica inequívoca entre la fotosíntesis de la hoja y la tasa de crecimiento relativa, que es consistente en un amplio rango de especies vegetales y ecosistemas, que permitiría estimar adecuadamente el crecimiento de las plantas; sin embargo esta relación está muy condicionada por las covariables LAI y la tasa de masa foliar. Las diferencias entre nuestras estimaciones y las realizadas por otros autores pueden estar condicionadas por alguna de estas covariables.

Las variables meteorológicas utilizadas para generar estimaciones de A mediante regresión lineal múltiple, para los datos recogidos en febrero han sido Qleaf, T y VPD. De entre estas tres variables, la radiación es la variable independiente incluida en todas las regresiones siendo la única variable necesaria para estimar la A de Laurel (proporcionando buen ajuste) y el Viñátigo (aunque su ajuste no es bueno). Además, el modelo incluye la T para el Acebiño (aunque no se consigue un buen ajuste), la T y la VPD para la Faya y, la VPD para el Palo Blanco, especies en las que se obtiene un buen ajuste. Los ajustes obtenidos para Faya y Laurel son buenos y se ha incluido en el modelo un amplio rango de valores de A. Tanto las variables incluidas en el modelo como la bondad de los ajustes, coinciden con los realizados por Rodrigues et al. (2011) que estimó la productividad primaria bruta mensual de una plantación de *Eucalyptus globulus* con datos obtenidos mediante Eddy Covariance entre 2002 y 2006, mediante una regresión que incluía la VPD y Q, con R² de 0,49.

4.1 CONCLUSIONES

- Las tasas fotosintéticas máximas de las especies de laurisilva Acebiño, Faya, Laurel, Palo Blanco y Viñátigo han sido: 10,6; 12,6; 9,3; 4,6 y 8,9 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$, respectivamente. Tasas superiores a las calculadas en estudios anteriores, y que pueden atribuirse entre otros factores, al aumento de la concentración de CO_2 atmosférico.

- Las temperaturas que permitieron una tasa fotosintética máxima para Faya y Laurel oscilaron en un rango entre 20 y 22°C, no siendo posible determinarlo para el resto de las especies. El punto de saturación lumínica (PSL) se sitúa entre 800 y 1200 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$ para el Acebiño y próximo a 1200 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$ para la Faya.

- Los valores medios de la eficiencia del uso del agua (WUE) para cada especie han oscilado entre: 8,1 a 14,0; 6,7 a 9,0; 9,0 a 16,0; 3,9 a 5,9 y 4,6 a 17,7 g $\text{CO}_2/\text{KgH}_2\text{O}$, para Acebiño, Faya, Laurel, Palo Blanco y Viñátigo. Esos valores muestran que estas especies, a pesar de ser características de laurisilva húmeda, utilizan el agua de forma eficiente, pues con reducidas tasas de transpiración son capaces de mantener la fotosíntesis activa, incluso a bajas radiaciones.

- Se demuestra que, tanto la edad de los árboles como la estratificación de la masa y densidad del arbolado, influyen sobre la radiación recibida y la respuesta fisiológica de la planta. Por tanto, si se pretende tomar datos que representen la variabilidad de un árbol completo en condiciones naturales, es necesario tener en cuenta el efecto de la arquitectura del árbol (altura y exposición a la luz), la densidad y la estratificación de la masa arbórea. Así, para calcular tasas medias de fotosíntesis neta que sirvan para generar modelos de predicción de productividad, es necesario que los valores se obtengan de árboles completos en las condiciones de su entorno natural.

- La amplia variación entre de las variables fisiológicas, meteorológicas y de intercambio gaseoso entre el mes húmedo (febrero), y los meses secos (julio y octubre), ponen de relieve la influencia de condiciones subóptimas sobre la productividad de estas especies.

- Las variables meteorológicas utilizadas (Qleaf, TI y VPD) para generar estimaciones de A mediante regresión lineal múltiple, permitieron obtener buenos ajustes para Faya y Laurel en el mes de febrero. Las condiciones en las que se midieron el resto de las especies, limitaron la capacidad de predicción de estos modelos. Sería interesante poder mejorar estos ajustes, y poder así realizar estimaciones del comportamiento de estas especies a medio y largo plazo.

- Se corroboran con este estudio las correlaciones y el marco conceptual existente entre las variables meteorológicas, de intercambio gaseoso y fisiológicas que influyen sobre las especies de laurisilva.

- Como herramienta para analizar la cantidad de carbono secuestrado por las especies de laurisilva, en función de los valores de A, es conveniente mejorar las estimaciones de la tasa fotosintética, bien mejorando el cálculo de las covariables que influyen (LAI y tasa de masa foliar), bien realizando análisis en todas las zonas del árbol, a lo largo de todo el año y en días completos (incluso por la noche), para poder conocer la tasa de respiración nocturna y estimar con mayor precisión las tasas de fotosíntesis y extrapolar los valores a nivel de bosque.

TESIS DOCTORAL



BIBLIOGRAFÍA.

Departamento de Ingeniería de Procesos.

Título: Captación de CO₂ por especies de laurisilva en Gran Canaria

Luis Fernando Arencibia Aguilar

Las Palmas de Gran Canaria, a 13 de noviembre de 2015.

5 BIBLIOGRAFÍA

- Aboal, JR., Saavedra, S. y Hernández Moreno, JM. (2015). Edaphic heterogeneity related to below canopy water and solute fluxes in a Canarian laurel forest. *Plant and Soil*, 2015, 387:177-282.
- ACD Bioscientific (2004). Lci Portable Photosynthesis System. Instruction Manual. Copyright ADC BioScientific Ltd. Hoddesdon, Herts, EN11 0DB.
- Ainsworth, E.A. y Long, S.P. (2005). What have we learned from 15 years of free-air CO₂ enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO₂. *New Phytologist* 165: 351–371.
- Alcaraz Ariza, F.J. (2012). *Geobotánica, Tema 26. Laurisilvas*. Universidad de Murcia, España.
- Alexander (1980). *Introducción a la microbiología del suelo*. AGT. Editor, S.A. 491 pp México.
- Allen, J.F.; Gantt, E.; Golbeck, J.F. y Osmond, B. (2008). *Photosynthesis. Energy from the sun*. 14th International Congress on Photosynthesis. Springer. Berlin. 1640 p.
- Alzola, J.M. (1973). D. Chavo Corvo. *Crónica de un jardinero y su jardín*. 110 pp. Excmo. Cabildo Insular de Gran Canaria. Las Palmas de Gran Canaria.
- Armas-Espinel, S., Regalado, C.M. y Hernández Moreno, J.M. (2004). Response of physical properties of Andisols and andic soils from Tenerife to saline and sodic treatments. En: *Rala Report nº 114. Volcanic soil resources in Europe*. Páginas: 117-118.
- Backer, N.R. (2008). Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis in vivo. *Annu Rev Plant Biol.* 2008:59: 89-113.
- Ballesteros, A.L. (2013). Evaluación de la transmisividad y el efecto de dilución en sistemas de cámaras de medida de intercambios de CO₂ en plantas. Trabajo Fin de Máster. En *Geofísica y Meteorología*. Universidad de Granada. 32 pp.
- Berger, K.C. y Troug, E. (1939). Boron determination in soils and plants. *Ind. Eng. Chem. Anal. Ed.* 11, 540–545.
- Bethencourt Massieu, A., Macías Hernández, A. (1977). Expansión del cultivo y conflictos sociales en Gran Canaria en el tránsito del Antiguo al Nuevo Régimen: una aproximación histórica. In Millares Torres (ed): *Historia General de las Islas Canarias*. Tomo IV: 237-249. Las Palmas de Gran Canaria.
- Beyschlag, W., Lange, O.L. y Tenhunen, J.D. (1987). Diurnal patterns of leaf internal CO₂ partial pressure of the sclerophyll shrub *Arbutus unedo* growing in Portugal. In *Plant Response to Stress. Functional Analysis in Mediterranean Ecosystems*. Eds. J.D. Tenhunen, F.M. Catarino, O.L. Lange and W.C. Oechel. Springer-Verlag, Berlin, pp 355–368.
- Blanquenship, R.E. (2002). *Molecular mechanisms of photosynthesis*. Blackwell Publishing. Oxford. U.K. 321 p.
- Bohnert, H.J., Jensen, R.G., (1996). Strategies for engineering water-stress tolerance in plants. *Trends Biotechnol.* 14: 89-96.
- Boyer, JS. (1982). Plant productivity and environment. *Science* 218: 443–448.
- Breuninger, C., Oswald, R., Kesselmeier, J. y Meixner, F.X. (2012). The dynamic chamber method: Trace gas exchange fluxes (NO, NO₂, O₃) between plants and the atmosphere in the laboratory and in the field. *Atmospheric Measurement Techniques*, 5(5): 955-989.

- Brix, H., Sorrell, B.K. y Lorenzen, B. (2001). Are Phragmites-dominated wetlands a net source or net sink of greenhouse gases?. *Aquat. Bot.*, 69(2–4), 313–324.
- Brodribb, T.J. y Holbrook, N.M. (2004). Stomatal Protection against Hydraulic Failure: A Comparison of Coexisting Ferns and Angiosperms. *New Phytol.* 162: 3 663-670.
- Bugmann, H.K.M. (1996). A simplified forest model to study species composition along climate gradients. *Ecology* 77(7), p. 2055-2074.
- Bugmann, H. y Solomon, A.M., (2000). Explaining forest composition and biomass across multiple biogeographical regions. *Ecol. Applications* 10: 95-114.
- Bullock, S.H. (2000). Developmental patterns of tree dimensions in a neotropical deciduous forest. *Biotropica* 32(1), p 42-52.
- Campbell, G.S. y Norman, J.M. (1998). An introduction to environmental biophysics, 2nd edn. Springer, New York.
- Chambers J.Q., Tribuzy E.S., Toledo, L.C., Crispim, B.F., Higuchi, N., Dos Santos J., Araújo, A.C., Kruijt, B., Nobre, A.D., Trumbore, S.E. (2004). Respiration from a tropical forest ecosystem: partitioning of sources and low carbon use efficiency. *Ecological Applications* 14(4), p. 572-588.
- Ciferri, R. (1962). La Laurisilva Canaria: una paleoflora viviente. *Ricerca Scientifica. Ser. 2*, 32(1): 111-134.
- Clough, B.F. y Sim, R.G. (1989). Changes in gas exchange characteristics and water use efficiency of mangroves in response to salinity and vapour pressure deficit. *Oecologia* 79: 38-44.
- Davidson, E.A., Belk, E. y Boone, R.D. (1998). Soil water content and temperature as independent or confounded factors controlling soil respiration in a temperate mixed hardwood forest. *Global Change Biology*, 4(2): 217-227.
- Davies S.J. (2001). Tree mortality and growth in 11 sympatric macaranga species in Borneo. *Ecology* 82(4), p. 920-932.
- De Nascimento, L., Willis, K., Fernández-Palacios, J.M., Criado, C., Whittaker, R. (2008). The long-term ecology of the lost forests of La Laguna, Tenerife (Canary Islands). *J Biogeogr* 36:499–514.
- Del Arco, M. (1993) Recursos vegetales en la prehistoria de Canarias. OACIMC, Cabildo de Tenerife, SC de Tenerife.
- Del Arco, M., Atienzar, E., Atoche, P., del Arco, M.C., Martín, M. (1997) Dataciones absolutas en la prehistoria de Tenerife. In: Atoche P, Millares A, Lobo M (eds) Homenaje a Celso Martín Guzmán (1946–1994). Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, Las Palmas de Gran Canaria, pp 65–77.
- Del Arco, M., González González, R., Garzón Machado, V., Pizarro Hernández, B. (2010). Actual and potential natural vegetation on the Canary Islands and its conservation status. *Biodiversity Conservation* 19:3089-3140.
- Del Arco, M., Garzón Machado, V. (2011). Estudio predictivo de los pisos de vegetación en Tenerife y Gran Canaria, para diferentes escenarios de cambio climático. Proyecto Clima-Impacto (MAC/3/C159).
- Dickmann, D.I., Gjerstad, D.H. y Gordon, J.C. (1975). Developmental patterns of CO₂ exchange, diffusion resistance and protein synthesis in leaves of *Populus euramericana*. In: Environmental and Biological Control of Photosynthesis. Marcelle R., ed. Junk, The Hague, pp. 171-181.
- Ehleringer, J., Björkman, O. y Mooney, H.A. (1976). Leaf pubescence: effects on absorptance and photosynthesis in a desert shrub. *Science* 192: 376-377.

- Ehrendorfer, F. (1994). Historia de las floras y de la vegetación. In: Strasburger. Tratado de Botánica. Capítulo IV. 8ª Ed. Sitte P., Ziegler H., Ehrendorfer F. y Bresinsky A., eds. Editorial Marin S.A., Barcelona, pp. 943-958.
- Eswaran, H., P.F. Reich, J.M. Kimble, F.H. Beinroth, E. Padmanabhan, and P. Moncharoen. (2000). Global carbon sinks. p. 15–26. In R. Lal.
- Fageria, N. K., V. C. Baligar, R. B. Clarck. (2006). Physiology of crop production. FPP.London. 345 p.
- FAO (2005). Situación de los bosques del mundo. FAO, Roma, 166 pp.
- FAO (2015). Evaluación de los recursos forestales mundiales. FAO, Roma2015, 56pp. ISBN 978-92-5-308821-8
- Fernández-Palacios, J.M., de Nascimento, L., Willis, K.J., Whittaker, R.J. (2008) El impacto de los aborígenes sobre la naturaleza canaria. Makaronesia 10:66–79.
- Flexas, J., Bota, J., Galmés, J., Medrano, H., Ribas-Carbó, M. (2006). Keeping a positive carbon balance under adverse conditions: responses of photosynthesis and respiration to water stress. *Physiologia Plantarum* 127: 343–352.
- Flexas, J., Carriquí, M., Coopman, E., Gago, J., Galmés J., Martorell, S., Morales, F. y Diaz-Espejo, A. (2014). Stomatal and mesophyll conductances to CO₂ in different plant groups: Underrated factors for predicting leaf photosynthesis responses to climate change? *Plant Science* 226: 41–48.
- Font Tullot (1956), I. El tiempo atmosférico de las Islas Canarias. In Publicaciones del Servicio Nacional de Meteorología; Serie A (Memorias No. 26); Servicio Meteorológico Nacional (INM): Madrid, Spain: 15–23.
- Fox, R.H., Piekielek, W.P., Macneal, K.M. (1994). Using a chlorophyll meter to predict nitrogen fertilizer needs of winter wheat. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*. Volume 25, Issue 3-4.
- Franks, P.J., Adams M.A., Amthor J.S., Barbour, M.M., Berry J.A., Ellsworth D. S., Farquhar G.D. , Ghannoum O. Lloyd, J. McDowell N, Norby R.J., Tissue, D.T. and von Caemmerer, S. (2013). Sensitivity of plants to changing atmospheric CO₂ concentration: from the geological past to the next century. *New Phytologist* 197: 1077–1094
- Friend, A.D., Schugart, H.H., Running, S.W. (1993). A physiology-based gap model of forest dynamics. *Ecology* 74(3), p. 792-797.
- Friend, A. D., Arneth, A., Kiang, N. Y., Lomas, M., Ogée, J., Rödenbeck, C., Runninf, S. W., Santaren, J.-D., Sitch, S., Viovy, N., Woodward, I. y Zaehle, S. (2007). FLUXNET and modelling the global carbon cycle. *Global Change Biology*, 13(3): 610-633.
- García, C. (2008). Evolución del medio natural canario: La primera destrucción de la laurisilva. *Revista canarii*: www.revistacanarii.com.
- Gaussen, H. (1955): Détermination des climats par la méthode des courbes ombrothermiques. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 240: 642-644.
- Gerhart, LM, Ward, J.K. (2010). Plant responses to low [CO₂] of the past. *New Phytologist* 188: 674–695.
- Gill, S.J., Biging, G.S. (2002). Autoregressive moving average models of conifer crown profiles. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics* 7(4), p. 558-573.
- González-Naranjo, V., Boltos, K., de Bustamante, I. y Palacios-Díaz, MP (2014). Environmental risk of combined emerging pollutants in terrestrial environments: Chlorophyll a fluorescence analysis *Environ Sci Pollut Res*.

- 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.
- González Rodríguez, A.M., Morales, D., Soledad Jiménez, M. (2001). 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., Soledad Jiménez, M. (2002). Leaf gas Exchange Canarian laurel forest tree species [*Persea indica* (L.) K.Spreng] under natural conditions. *J.Plant Physiology* 159: 695-704.
- González Rodríguez, A.M., Morales, D., Soledad Jiménez, M. (2002). Leaf gas Exchange characteristics in relation to Leaf Canopy Position of *Myrica faya* in its Native Environment. (Teneife, Canay Islands). *Plan Biol.* 4: 576-583.
- Graf, A. (2013). Validation of a minimum microclimate disturbance chamber for net ecosystem flux measurements. *Agricultural and Forest Meteorology*, 174-175: 1-14.
- Granier, A. (2007). Evidence for soil water control on carbon and water dynamics in European forests during the extremely dry year: 2003. *Agricultural and Forest Meteorology*, 143(1-2): 123-145.
- Guzmán Ojeda, J. (2015). Inventario y evaluación de la dinámica selvícola, directrices de gestión forestal del piso de vegetación del monteverde en la Isla de Gran Canaria. Sin publicar.
- Hall G.M.J., Hollinger D.Y. (2000). Simulating New Zealand forest dynamics with a generalized temperate forest gap model. *Ecological Applications* 10(1), p. 115-130.
- Hansen Machín, A. (1987). Los volcanes recientes de Gran Canaria. Excmo. Cabildo Insular de Gran Canaria. 151 pp. Las Palmas de Gran Canaria.
- Held, H. W. (2005). *Plant biochemistry*. Third Edition. Elsevier Academic Press. New York. 630 p.
- Hernández-Abreu J.M. (1977). Estudio agroclimático de la isla de Tenerife. *Anales del Instituto Nacional de Investigaciones Agrarias (Spain)*. Serie General 5: 113-181.
- Hernández-Moreno, J.M., Tejedor, M., Jiménez, C. (2007). Effects of land use on soil degradation and restoration in the Canary Islands. In: Arnalds, O., et al. (Eds.), *Soils of Volcanic Regions of Europe*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 565–580.
- Hickler, T., Smith, B., Sykes, M.T., Davis, M.B., Sugita, S., Walker K. (2004). Using a generalized vegetation model to simulate vegetation dynamics in northeastern USA. *Ecology* 85(2), p. 519-530.
- Hilbert, D.W., Messier, C. (1996). Physical simulation of trees to study the effects of forest light environment, branch type and branch spacing on light interception and transmission. *Functional Ecology* 10(6), p. 777-783.
- Holdrige, L.R. (1967). *Life zone ecology*. 206 pp. San José.
- Höllwarth M. y Kull U. (1979). Einige ökophysiologische Untersuchungen auf Tenerife (Kanarische Inseln). *Botanisches Jahrbuch für Systematic* 100(4): 518-535.
- Hopkins, W. G. (2006). *Photosynthesis and respiration*. Chelsea House publishers. New York. 169 p.
- Huetz de Lemps, A. (1969). *Le climat des Iles Canaries*. CNRS, SEDES, Paris.
- Hutchinson, G.L. y Livingston, G.P. (2002). Soil–Atmosphere Gas Exchange. *Methods of Soil Analysis*, pp. 1159-1182.
- Iglesias-Jimenez, E., Pérez-García, V., Espino, M. y Hernández-Moreno, JM. (1993). City refuse compost as a phosphorus source to overcome the P-fixation capacity of sesquioxide-rich soils *Plant and Soil* 148: 115-127.

- Ishida, A., Toma, T., Matsumoto, Y., Yap, S.K. y Maruyama, Y. (1996). Diurnal changes in leaf gas exchange characteristics in the uppermost canopy of a rain forest tree, *Dryobalanops aromatic* Gaertn. f. *Tree Physiol.* 16:779–785.
- Janssens, I.A., (2003). Europe's terrestrial biosphere absorbs 7 to 12% of European anthropogenic CO₂ emissions. *Science*, 300(5625): 1538-1542.
- Jarvis P.G. (1986). Coupling of carbon and water interactions in forest stands. *Tree Physiology* 2: 347-368.
- Kimble, J.M., Eswaran, H. y Stewart H. (1999) *Global climate change and pedogenic carbonates*. CRC Press, Boca Raton, FL. ISBN 84-7114-468-9.
- Kämmer, F. (1974). *Klima und Vegetation auf Tenerife, besonders im Hinblick auf den Nebelniederschlag*. *Scripta Geobotanica* 7: 1-78.
- Kantety, R.V., Santen, V.E., Woods, F.M. y Wood, C.W. (1996). Chlorophyll meter predicts nitrogen status of tall fescue. *Journal of plant nutrition.* 19: 881-899.
- Kennedy, R.A. y Johnson, D. (1981). Changes in photosynthetic characteristics during leaf development in apple. *Photosynthesis Research* 2: 213-223.
- Kohyama T. (1992). Size-structured multi-species model of rain forest trees. *Functional Ecology* 6(2), p. 206-212.
- Köppen, W. (1918): *Klassifikation der Klimate nach Temperatur, Niederschlag und Jahreslauf*. *Petermanns Geogr. Mitt.* 64: 193-203, 243-248.
- Köppen, W. (1936). *Grundriss der Klimakunde*. 2 Aufl. 388 pp + 9 tables. Berlin & Leipzig.
- Kowalski, A.S. (2008). Can flux tower research neglect geochemical CO₂ exchange? *Agricultural and Forest Meteorology*, 148(6-7): 1045-1054.
- Kozłowski, T.T. y Constantinidou, H.A. (1986). Responses of woody plants to environmental pollution. Part I. Sources, types of pollutants, and plant responses. *Forest Abstracts* 47: 5-51.
- Kozłowski, T.T., Kramer, P.J. y Pallardy, S.G. (1991). *The Physiological Ecology of Woody Plants*. Academic Press, San Diego.
- Kozłowski, T.T. y Pallardy, S.G. (1997). *Physiology of Woody Plants*. Academic Press, San Diego. 411 pp.
- Kramer, P.J. y Kozłowski, T.T. (1979). *Physiology of Woody Plants*. Academic Press, New York.
- Kramer, P.J. (1981). Carbon dioxide concentration, photosynthesis, and dry matter production. *BioScience* 31:29-33.
- Krinner, G. (2005). A dynamic global vegetation model for studies of the coupled atmosphere-biosphere system. *Global Biogeochemical Cycles*, 19(1): 1-33.
- Krugh, BW, Bickham, L., Miles, D. (1994). The solid-state chlorophyll meter: a novel instrument for rapidly and accurately determining the chlorophyll concentrations in seedling leaves. *MNL* 68:25-27.
- Kunkel, G. (1974). *Flora de Gran Canaria, Vol.I.: árboles, y arbustos arbóreos – enredaderas, trepadoras y rastreras*. ISBN.978-84-8103-741-8. Reeditado 2015.
- Landsberg, J.J. y Gower, S. T. (1997). *Applications of physiological ecology to forest management*. Academic Press. New York. 354 p.
- Larcher, W. (1995). *Physiological Plant Ecology*. Springer-Verlag. Berlin-Heidelberg-New York, 5rd ed. 506 pp.
- Lasslop, G., Reichstein, M., Papale, D., Richardson, A.D., Lrneth, A., Barr, A., Stoy, P. Wohlfahrt, G. (2010). Separation of net ecosystem exchange into assimilation and respiration using a light

response curve approach: critical issues and global evaluation. *Global Change Biology*, 16(1): 187-208.

- Lieberman, D., Lieberman, M. (1987). Forest tree growth and dynamics at la Selva, Costa Rica (1969-1982). *Journal of Tropical Ecology* 3(4), p. 347-358.
- Linderson, M.L., Mikkelsen, T.N., Ibrom, A., Lindroth, A. (2012). Up-scaling of water use efficiency from leaf to canopy as based on leaf gas exchange relationships and the modeled in-canopy light distribution. *Agricultural and Forest Meteorology*, 152(0): 201-211.
- Lloyd, J., Syvertsen, J.P., Kriedemann, P.E. y Farquhar, G.D. (1992). Low conductances for CO₂ diffusion from stomata to the sites of carboxylation in leaves of woody species. *Plant Cell Environ.* 15:873–899.
- Loescher, H.W., Powers, J.S., Oberbauer, S.F. (2002). Spatial variation of throughfall volume in an old-growth tropical wet forest, Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 18(3), p. 397-407.
- Long, S.P. y Baker, N.R. (1986). Saline terrestrial environments. In: *Photosynthesis in Contrasting Environments*. Baker N.R. & Long S.P., eds. Elsevier, New York, pp. 63-102.
- Lutz, J.A. y Halpern, C.B. (2006). Tree mortality during early forest development: a long-term study of rates, causes, and consequences. *Ecological Monographs* 76(2), p. 257-275.
- Machado, M.C., del Arco, M., Vernet, J.L. y Ourcival, J.M. (1997) Man and vegetation in northern Tenerife (Canary Islands, Spain) during the prehispanic period based on charcoal analyses. *Veget Hist Ar-cheobot* 8:187–195.
- Marengo, R.A., S.A, Antezana-Vera., H.C.S, Nascimento. (2009). Relationship between specific leaf area, leaf thickness, leaf water content and SPAD-502 readings in six Amazonian tree species. *Photosynthetica*. 47, 184-190.
- Matyssek, R., Reich, P., Oren, R. y Winner, W.E. (1995). Response mechanisms of conifers to air pollutants. In: *Ecophysiology of Coniferous Forests*. Smith W.I. & Hinckley T.M., eds. Academic Press, San Diego, pp. 255-308.
- Maxwell K., Johnson G.N. (2000). Chlorophyll fluorescence - a practical guide. *J Exp Bot* 51: 659-668
- Medrano, H., Escalona, J.M., Bota, J., Gulías, J., Flexas, J. (2002). Regulation of photosynthesis of C₃ plants in response to progressive drought: the interest of stomatal conductance as a reference parameter. *Annals of Botany*. 89:895-905.
- Meinzer, F.C., Goldstein, G. y James, M. (1984). The effect of atmospheric humidity on stomatal control of gas exchange in two tropical coniferous species. *Canadian Journal of Botany* 62: 591-595.
- Melo, O. A., Forero, C. y Mejia, K. (2009). Modelos de biomasa y carbono, para la especie neotropical *Cordia alliodora*, para Colombia. En: XIII Congreso Forestal Mundial. FAO. Buenos Aires. Memorias del Congreso, p. 405-406.
- Meusel, H. (1965). Die Reliktvegetation der Kanarischen Inseln in ihren Beziehungen zur süd- und mitteleuropäischen Flora. In: *Gesammelte Vorträge über moderne Probleme der Abstammungslehre*, 1. Gersch M. ed., Jena, pp. 117-136.
- Miller, R. y Rüşh, J. (1960). Zur Frage der Kohlensäureversorgung des Walder. *Forstwiss. Centralbl.* 79: 42-62.
- Minchin, P.E.H. y Lacointe, A. (2005). New understanding on phloem physiology and possible consequences for modelling long- distance carbon transport. *New Phytologist* 166(3), p. 771-779.

- Mitsch, W. J., y Gosselink. J.G. (2007). *Wetlands*, edited, John Wiley, Hoboken, N. J., Mitsch, W., B. Bernal, A. Nahlik, Mander, L. Zhang, C. Anderson, S. Jorgensen, y Brix, H. (2013), *Wetlands, carbon, and climate change*, *Landscape Ecol.*, 28(4), 583–597.
- Monteith, J. L. (1972). Solar radiation and productivity in tropical ecosystems. *Journal of Applied Ecology*, 9, 747–766.
- Montero, G., Muñoz, M., Donés, J. y Rojo, A. (2004). Fijación de CO₂ por *Pinus sylvestris* L. y *Quercus pirenaica* Willd. en los montes «Pinar de Valsaín» y «Matas de Valsaín». *Invest Agrar: Sist Recur For* 13(2), 399-415.
- Moorcroft, P.R., Hurtt, G.C., Pacala, S.W. (2001). A method for scaling vegetation dynamics: the ecosystem demography model (ED). *Ecological Monographs* 71(4). p. 557-585.
- Moriana, A., Villalobos, F.J. y Fereres, E. (2002). Stomatal and photosynthetic responses of olive (*Olea europaea* L.) leaves to water deficits. *Plant, Cell and Environment*, 25(3): 395-405.
- Negrin, M.A., Espino Mesa, M. y Hernandez-Moreno, J.M. (1996). Effect of water: soil ratio on phosphate release: P, aluminium and fulvic acid associations in water extracts from Andisols and Andic soils. *European Journal of Soil Science* Volume 47, Issue 3, pages 385–393.
- Nie, D., He, H., Mo, G., Kirkham, M.B. y Kanemasu, E.T. (1992). Canopy photosynthesis and evapotranspiration of rangeland plants under doubled carbon dioxide in closed-top chambers. *Agricultural and Forest Meteorology*, 61(3–4): 205-217.
- Niinemets, U., Sober A., Kull, O., Hartung, W. y Tenhunen J.D. (1999). Apparent Controls on Leaf Conductance by Soil Water Availability and via Light-Acclimation of Foliage Structural and Physiological Properties in a Mixed Deciduous, Temperate Forest. *International Journal of Plant Sciences* 160 (4), p. 707-721.
- Oberdorfer, E. (1965). *Pflanzensoziologische Studien auf Teneriffa und Gomera (Kanarische Inseln)*. *Beitr. Naturk. Forsch. SW-Deutschl* 24: 47-104.
- Olsen, S.R., Cole, C.V., Watanabe, S., Dean, L.A. (1954). Estimation of Available Phosphorous on Soils by Extraction with Sodium Bicarbonate. *USDA Circ. No. 939*. U.S. Gov. Print. Office, Washington, DC.
- Ordoñez, A. (1998). Estimación de la captura de carbono en un estudio de caso para bosque templado: San Juan Nuevo, Michoacán. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias. UNAM, Ciudad de México.
- Pedrinaci, E. y Gil, C. (2003). *Biología y Geología: Proyecto Exosfera*. Ed. S.M. Madrid.
- Perez de Paz, P.L. (1990). *Parque Nacional de Garajonay, Patrimonio Mundial*. Excmo. Cabildo Insular de La Gomera Instituto Nacional para la Conservación de la Naturaleza, Spain.
- Pérez-Priego, O., Testi, L., Orgaz, F. y Villalobos, F.J. (2010). A large closed canopy chamber for measuring CO₂ and water vapour exchange of whole trees. *Environmental and Experimental Botany*, 68(2): 131-138.
- Pérez-Priego, O., Serrano-Ortiz, P., Sánchez-Cañete, E.P., Domingo, F. y Kowalski, A.S. (2013). Isolating the effect of subterranean ventilation on CO₂ emissions from drylands to the atmosphere. *Agricultural and Forest Meteorology*, 180: 194-202.
- Pezeshki, S.R. y Chambers, J.L. (1986). Effect of soil salinity on stomatal conductance and photosynthesis of green ash (*Fraxinus pennsylvanica*). *Canadian Journal of Forest Research* 16: 569-573.
- Phillips, O.L., Baker, T.R., Arroyo, L., Higuchi, N., Killeen, T.J., Laurance, W.F., Lewis, S.L., Lloyd, J., Malhi, Y., Monteagudo, A., Neill, D.A., Núñez, V.P., Silva, J.N.M., Terborgh, J., Vásquez Martínez, R., Alexiades, M., Almeida, S., Brown, S, Chave, J., Comiskey, J.A., Czimczik, C.I., Di

- Fiore, A., Erwin, T., Kuebler, C., Laurance, S.G., Nascimento, H.E.M., Olivier, J., Palacios, W., Patiño, S., Pitman, N.C.A. y Quesada, C.A. (2004). Pattern and process in Amazon tree turnover, 1976-2001. *Philosophical Transactions: Biological Sciences* 359(1443), p. 381-407.
- Piekielek, W.P., y Fox, R.H. (1992). Use of a chlorophyll meter to predict sidedress nitrogen requirements for maize. *Agron. J.* 84:59-65.
 - Porta, J., Lopez-Acevedo, M. y Roquero, C. (1994). *Edafología para la agricultura y el medio ambiente*. Ed. Mundi Prensa. 84-7114-468-9. Pp 907
 - Powles S.B. (1984). Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light. *Annual Review of Plant Physiology* 35: 15-44.
 - Pretzsch, H. (2009). *Forest Dynamics, growth and yield. From measurement to model*. Ed. Springer. ISBN 978-3-540-88307-4
 - Rayment, M.B. y Jarvis, P.G. (1997). An improved open chamber system for measuring soil CO₂ effluxes in the field. *Journal of Geophysical Research D: Atmospheres*, 102(D24): 28779-28784.
 - Reeves, D.W., Mask, P.L., Wood, C.W., y Delaney, D.P. (1993). Determination of wheat chlorophyll with a hand one held chlorophyll meter: influence of management practices. *Journal of Plant Nutrition*. 16 (5): 781 – 796.
 - Regalado, C.M., García-Santos, G., Hernández Moreno, JM., Pérez Buenafuente, A. y Socorro, A.R. (2003). Caracterización de la Zona no Saturada de un bosque maduro de Laurisilva en el Parque Nacional del Garajonay: Hidrofobicidad e implicaciones hidrológicas. *Estudios de la Zona No Saturada del Suelo Vol. VI*. 193-199. J. Álvarez-Benedí y P. Marinero.
 - Reichstein, M., Falge E., Baldocchi, D., Papale, D., Aubinet, M., Berbigier, P., Bernhofer, C., Buchmann, N., Gilmanov, T., Granier, A., Grunwald, T., Havrankova, K., Ilvesniemi, H., Janous, D., Knohl, A., Laurila, T., Lohila ,A., Loustau, D., Matteucci, G., Meyers, T., Miglietta, F., Ourcival, J. M., Pumpanen, J., Rambal, S., Rotenberg, E., Sanz, M., Tenhunen, J., Seufert, G., Vaccari, F., Vesala, T., Yakir, D., y Valentini, R. (2005). On the separation of net ecosystem exchange into assimilation and ecosystem respiration: review and improved algorithm. *Global Change Biology*, 11(9): 1424-1439.
 - Riskallal Santana, E. (1990). *Función social de la Heredad de Aguas de Arucas y Firgas a través de su historia*. 130 pp. Ed. Fund. Mapfre Guanarteme. Las Palmas de Gran Canaria.
 - Ritter, A., Regalado, C.M y Aschan, G. (2009) Fog reduces transpiration in tree species of the Canarian relict heath-laurel cloud forest (Garajonay National Park, Spain). *Tree Physiol* 29 (4): 517-528.
 - Ritter, A., Regalado, C.M., Guerra, J.C. (2015). Quantification of Fog Water Collection in Three Locations of Tenerife (Canary Islands). *Water*, 7, 3306-3319.
 - Rivas-Martínez, S., A. Penas y T.E. Díaz, (2004), *Bioclimatic y Biogeographic Maps of Europe*. University of León, E-24071, Spain. ISBN 84-9773-276-6 / Depósito Legal LE-1110/06
 - Rivas-Martínez, S., Rivas S., Penas, A. (2011). Worldwide bioclimatic classification system. *Global Geobotany* 1: 1- 634.
 - Rivas-Martínez, S. y Rivas-Sáenz, S. (2015). *Sistema de Clasificación Bioclimática Mundial, 1996-2009*. Centro de Investigaciones Fitosociológicas, España. <http://www.ucm.es/info/cif>.
 - Roderick, M.L. y Berry, S.L. (2001). Linking wood density with tree growth and environment: a theoretical analysis based on the motion of water. *New Phytologist* 149(3), p. 473-485.
 - Rodríguez, S. (1999). *Comparación de las Variaciones de Ozono Superficial Asociadas a Procesos de Transporte Sobre y bajo la Inversión de Temperatura Subtropical en Tenerife*. MSc Dissertation, University of La Laguna, Tenerife, Canary Islands, Spain.

- Rodríguez Murillo, J.C., (1999). El ciclo mundial del carbono: Método de cálculo por los cambios de uso de la tierra. Balance de carbono en los bosques españoles. En: El calentamiento global en España. Hernández Álvarez F. (Ed.): 97-139. Consejo Superior de Investigaciones Científicas. Madrid.
- Running, S.W., Ramakrishna, R.N., Heinsch, A.H., Zhao, M., Reeves, M., Hashimoto, H. (2004). A continuous satellite-derived measure of global terrestrial primary production. *BioScience*, 54(6): 547-560.
- Ryan M.G., Binkley D., Fownes J.H., Giardina C.P., Senock R.S. (2004). An experimental test of the causes of forest growth decline with stand age. *Ecological Monographs* 74(3), p. 393-414.
- Sack, L. y Holbrook, N.M. (2006). Leaf hydraulics. *Annual Review of Plant Biology* 57, p. 361-381.
- Sanchez-Cañete, E.P., Serrano-Ortiz, P., Kowalski, A.S., Oyonarte, C. y Domingo, F. (2011). Subterranean CO₂ ventilation and its role in the net ecosystem carbon balance of a karstic shrubland. *Geophysical Research Letters*, 38(9).
- Sanchez Diaz, J. (1975). Características y distribución de los suelos en la isla de Gran Canaria. Tesis Doctoral. Departamento de Edafología. Universidad de La Laguna. 396 pp
- Santos, A. (1999). Origen y evolución de la flora Canaria. In Fernández-Palacios, J.M., J.J. Bacallado y J.A. Belfonte (Eds.): *Ecología y cultura en Canarias*: 107-129. Tenerife.
- Saxe, H. (1989). Diagnostics parameters for selecting against novel spruce (*Picea abies*) decline: IV. Response of photosynthesis and transpiration to SO₃ + NO₂ exposures. *Physiologia plantarum* 76: 362-367.
- Saxe, H. y Murali, N.S. (1989). Diagnostics parameters for selecting against novel spruce (*Picea abies*) decline: III. Response of photosynthesis and transpiration to O₃ exposures. *Physiologia plantarum* 76: 356-361.
- Sayer, E.J., Newbery, D.M. (2003). The role of tree size in the leafing phenology of a seasonally dry tropical forest in Belize, Central America. *Journal of Tropical Ecology* 19 (5), p. 539-548.
- Schlesinger, W.H. (1997). *Biogeochemistry: An analysis of global change*. Academic Press, New York.
- Schneider, J.V., Zipp, D., Gaviria, J., Zizka, G. (2003). Successional and mature stands in an upper Andean rain forest transect of Venezuela: do leaf characteristics of woody species differ? *Journal of Tropical Ecology* 19(3), p. 251-259.
- Sellers, P.J. (1987). Canopy reflectance, photosynthesis, and transpiration, II. The role of biophysics in the linearity of their interdependence. *Remote Sensing of Environment*, 21(2): 143-183.
- Serna-Pérez, A., Curtis, M., Monger, H., Herrick J.E. y Murray L. (2006). Carbon Dioxide Emissions from Exhumed Petrocalcic Horizons *Soil Sci. Soc. Am. J.* 70:795–805.
- Serrano-Ortiz, P., Roland, M., Sanchez-Moral, S., Janssens, I.A., Domingo, F., Goddérís, Y., Kowalski, A.S. (2010). Hidden, abiotic CO₂ flows and gaseous reservoirs in the terrestrial carbon cycle: Review and perspectives. *Agricultural and Forest Meteorology*, 150(3): 321-329.
- Sibly R.M. y Hone J. (2002). Population growth rate and its determinants: an overview. *Philosophical Transactions: Biological Sciences* 357(1425), p. 1153-1170.
- Sitch, S., Smith, B., Prentice, I.C., Arneth, A., Bondeau, A., Cramer, W., Kaplans, J.O., Levis, S., Lucht, W., Sykes, M.T., Thonicke, K. y Venevsky, S. (2003). Evaluation of ecosystem dynamics, plant geography and terrestrial carbon cycling in the LPJ dynamic global vegetation model. *Global Change Biology*, 9(2): 161-185.

- Steduto, P., Çetinkökü, Ö., Albrizio, R. y Kanber, R. (2002). Automated closed-system canopy-chamber for continuous field-crop monitoring of CO₂ and H₂O fluxes. *Agricultural and Forest Meteorology*, 111(3): 171-186.
- Strasburger, E. (1988). *Tratado de botánica*. Ed. Omega. 1100 p. ISBN. 8428208735.
- Suárez R., C. (1994). *Estudio de los relictos actuales del monte verde en Gran Canaria*. Ed. Cabildo Insular de Gran Canaria; Gobierno de Canarias. 617 pp. ISBN 8781030406.
- Subke, J.A., Inglima, I. y Cotrufo, M.F. (2006). Trends and methodological impacts in soil CO₂ efflux partitioning: A metaanalytical review. *Global Change Biology*, 12(6): 921-943.
- Sunding, P. (1979). Origins of the Macaronesian flora. In D. Bramwell (ed.), *Plants and islands*, pp. 13-40. London, Academic Press.
- Sykes, M.T., Prentice, I.C., Smith, B., Cramer, W., Venevsky S. (2001). An introduction to the European terrestrial ecosystem modelling activity. *Global Ecology and Biogeography* 10(6), p. 581-593.
- Taiz, L. y Zeiger, E. (2006). *Plant physiology*. Sinauer Associates. Fourth Edition. New York. 690 p.
- Teitel, M., Atias, M., Schwartz, A. y Cohen, S. (2011). Use of a greenhouse as an open chamber for canopy gas exchange measurements: Methodology and validation. *Agricultural and Forest Meteorology*, 151(10): 1346-1355.
- Thomas, R.B. y Strain, B.R (1991). Root restriction as a factor in photosynthetic acclimation of cotton seedling grown in elevated carbon dioxide, *Plant Physiol.* 96(1991) 626–634.
- Thornthwaite, C.W. (1931). The climates of North America according to a new classification. *Geogr. Rev.* 21: 633-655.
- Thornthwaite, C.W. (1933). The climates of the Earth. *Geogr. Rev.* 23: 433-440.
- Troll, C. y Paffen, K. (1964): *Die Jahreszeitenklimate der Erde*. (The seasonal climates of the Earth). *Erkunde*, 18: 5-28 + map.
- Turner, N.C., Schulze, E.D. y Gollan, T. (1984). The responses of stomata and leaf gas exchange to vapour pressure deficits and soil water content. I. Species comparisons at high soil water contents. *Oecologia* 63: 338-342.
- Turner, D.R., Vitousek, P.M. (1987) Nodule biomass of the nitrogen-fixing alien *Myrica faya* Ait. in Hawaii Volcanoes National Park. *Pac Sci* 41:186–190
- Turner, F.T. y Jund., M.F. (1991). Chlorophyll meter to predict nitrogen topdress requirement for semidwarf rice. *Agron. J.* 83:926-928
- Vanclay, J. (1998). Tropics: tree growth and permanent plot information system. *Journal of Forestry* 41(1), p. 7 – 42.
- Van Vuuren, D.P., Edmonds, J., Kainuma, M., Riahi, K., Thomson A., Hibbard, K., Hurtt, G.C. Kram, T., Krey, V., Lamarque, J.F. Masui, T., Meinshausen, M., Nakicenovic, N., Smith, S.J. y Rose, S.K. (2011). The Representative Concentration Pathways: An Overview. *Climatic Change*, 109 (1-2), 5-31.
- Walter, H. (1968). Die gemässigten und arktischen Zonen. Kanarische Inseln. In: *Die Vegetation der Erde in öko-physiologischer Betrachtung*. II. Fischer G. ed., Jena, pp. 123-129.
- Walter, H. (1985): *Vegetation of the Earth and Ecological Systems of the Geo-biosphere*. 3rd. ed. Springer-Verlag. Berlin.
- Walter, H. (1986): *Vegetação e zonas climáticas*. 327 pp. Edit. Univ. São Paulo.
- Whitford, W.G., Anderson, J., Rice, P.M. (1997). Stemflow contribution to the 'fertile island' effect in creosote bush, *Larrea tridentata*. *J Arid Environ* 35:451–457

- Whittaker, R.J. y Fernández-Palacios, J.M. (2007). *Island Biogeography: ecology, evolution, and conservation*, 2nd edition. Oxford University Press, Oxford. 412 pp. ISBN: 978-0-19-856612-0.
- Wildpret de la Torre, W., Martín Osorio, V.E. (1997). Laurel forest in the Canary Island: Biodiversity, Historical Use and Conservation. *Tropics* 6(4): 371-381.
- Wilkinson, D. M. (2006). *Fundamental processes in ecology. An earth systems approach*. Oxford University Press. London. 182 p.
- Wofsy, S.C., Goulden, M.L., Munger, J.W., Fan, S.M., Bakwin, P.S., Daube, S.L., Bassow, F.A., Bazzaz, F.A. (1993). Net exchange of CO₂ in a mid-latitude forest. *Science*, 260(5112): 1314-1317.
- Woodward, F.I. y Lomas, M.R. (2004). Vegetation dynamics – simulating responses to climatic change. *Biological Reviews*, 79(03): 643-670.
- Woodward, F.I., Smith, T.M. y Emanuel, W.R. (1995). A global land primary productivity and phytogeography model. *Global Biogeochemical Cycles*, 9(4): 471-490.
- Zaehle, S., Sitch, S., Prentice, I.C., Liski, J., Cramer, W., Erhard, M., Hickler, T., Smith, B. (2006). The importance of age-related decline in forest NPP for modeling regional carbon balances. *Ecological Applications* 16(4), p. 1555-1574.
- Zegbe, J.A. y Behboudian, M. H (2008). Plant water status, CO₂ assimilation, yield, and fruit quality of ‘Pacific Rose™’ apple under partial rootzone drying *Adv. Hort. Sci.*, 22(1): 27-32
- Zhu, SD, Song, JJ, Li, RH y Ye, Q. (2013) Plant hydraulics and photosynthesis of 34 woody species from different successional stages of subtropical forests species. *Plant, Cell and Environment* 36, 879–891
- Zimmermann, M. y Bird, I.M. (2012). Temperature sensitivity of tropical forest soil respiration increase along an altitudinal gradient with ongoing decomposition *Geoderma* 187–188: 8-15.
- Ziska L.H., Seemann L.H. y Dejong T.M. (1990). Salinity induced limitations of photosynthesis in *Prunus salicina*, a deciduous tree species. *Plant Physiology* 93:864-870.
- Zlatev, Z., Berova, M., Vassilev, A. (2003). Use of physiological parameters as stress indicators. *Journal of Experimental Protection and Ecology* 4(4):841-849.
- Zöhlen, 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.

TESIS DOCTORAL



ANEJO N°1.

Manual del analizador de gases LCPro.

Departamento de Ingeniería de Procesos.

Título: Captación de CO₂ por especies de laurisilva en Gran Canaria

Luis Fernando Arencibia Aguilar

Las Palmas de Gran Canaria, a 13 de noviembre de 2015.

APPENDIX 1. PARAMETER INFORMATION

<u>Symbol</u>	<u>Description</u>	<u>Log?</u>	<u>Analog o/p?</u>	<u>Screen</u>	<u>Units</u>	<u>Type</u>	<u>Range</u>
Uset	Desired molar air flowrate			2 3 cfg	μmols s-1	G	68-341
Us	Flow per unit leaf area				μmols m-2 s-1	Ca	-
P	atmospheric pressure	12	y	1 hid	mBar	M	750-1250
Log:	Name of log file			3 cfg log		G	-
Power	Bargraph showing battery state			2		M	10.5-14.3
Rb	Boundary resistance to H2O	18		3	m2 s mol-1	G	0.1-9
rb set	Boundary resistance at full flow			cfg	m2 s mol-1	G	0.1-9
C'an	CO2 analysis (corrected for dilution)		y	1 *	vpm	M,Co	0-2000
^C	Delta CO2 (Cref - C'an)	7	y	1 *	vpm	Ca	+/-2000
Cref	CO2 reference	6	y	1 *	vpm	M,Co	0-2000
Ci	Sub-stomatal CO2	13		2	vpm	Ca	0-2000
Dt	Date (text)	2		diag			
Hfac	H factor - energy conversion factor			3 cfg		F,G	0.1-1
e'ad	H2Oanalysis, dilution corrected		y	1	mBar	Ca,Co	0-75
w'ad	H2O analysis, dilution corrected		y	diag	%RH	Ca,Co	0-100
^e	Delta H2O (w'an-Wref), partial p.	5	y	1	mBar	Ca	+/-75
^w	Delta H2O (w'an-Wref), as %RH		y		%RH	Ca	+/-100
Eref	H2O reference, as partial pressure	4	y	1	mBar	Ca,Co	0-75
Wref	H2O reference, as %RH		y	diag	%RH	M,Co	0-100
Area	projected leaf surface area	17		3 cfg	cm2	G	0.1-100
Tch	leaf chamber temperature	9	y	1	°C	M	-5 to +50
u	ASU mass flow (measured)	11	y	2	μmol s-1	M	68-341
Trw	Chamber window transmission factor			3 cfg		F,G	0.25-1
tleaf	Leaf surface temperature	10	y	2	°C	M,G	-5 to +50
Q	P.A.R. at window			hid	μmol m-2 s-1	M	0-3000
Qleaf	P.A.R. incident on leaf surface	8	y	1	μmol m-2 s-1	Ca	0-3000
A	Photosynthetic rate	16		2	μmol m-2 s-1	Ca	0-100
Cfg:	Chamber type / configuration set			3 cfg			
Mem.	Free space on memory card			log	k bytes		
Record	Current record number	1		2 log			
gs	Stomatal conductance of CO2	15	y	2	mol m-2 s-1	Ca	0-100
rs	Stomatal resistance to CO2				m2 s mol-1	Ca	0-0.01
Tl mtd	Leaf temperature determination method			3 cfg			
E	Transpiration rate	14		2	mmol m-2 s-1	Ca	0-1
tm	Time of day	3		diag			
Vaux	Aux input, scaled as volts				Volts		
[cab]a	Infra-red absorption due to analysis CO2			diag hid	%		0-40
[w]a	Raw H2O analysis reading			hid	adc counts		
Vbatt	Battery voltage			diag	Volts		10.5 -14.3
Va(±20%)	Measured analyser flow				μmol s-1		
phase	CO2 rectifier phase shift			hid	°		
[cab]r	Infra-red absorption due to reference CO2			diag hid	%		0-40
[w]r	Raw H2O reference reading			hid	adc counts		
[c]z	Raw CO2 zero reading		y	#REF!	adc counts		
C_{flux}	Net H2O Exchange Rate		y	2	Mmol m ⁻² s ⁻¹	Ca	
C_e	Soil Respiration		y	2	vpm	Ca	
NCER	Net CO2 Exchange Rate		y	2	μmol m ⁻² s ⁻¹	Ca	0-100

The type column indicates the method of derivation, according to the following code:

Ca = calculated (generally by a formula given in the appendices)

Co = corrected (by terms defined in the appendices)

F = Factors (established by experiment or other means)

G = Given (i.e. entered by the user)

K = constants (physical or scientific)

M = measured raw values (by transducers in the LCi)

(H_{fac} was Trans on LCA-3)

APPENDIX 2 ANALOGUE OUTPUT SCALING

Parameter	Units	Reading @ 0V	Reading @ 5V	Units/V
Atmospheric pressure	mBar	750	1250	100
Analysis CO2	vpm	0	2000	400
Delta CO2	vpm	-100	+100	40
Reference CO2	vpm	0	2000	400
Analysis H2O	mBar	0	100	20
Delta H2O	mBar	-5	+5	2
Reference H2O	Mbar	0	100	20
Analysis humidity	%RH	0	100	20
Delta humidity	%RH	-5	+5	2
Reference humidity	%RH	0	100	20
Leaf chamber temperature	°C	-5	+50	11
Flow	$\mu\text{mol s}^{-1}$	0	342	68.4
Leaf temperature (meas/calc'd)	°C	-5	+50	11
Qleaf (PAR @ leaf surface)	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	0	3000	600
Raw CO2 zero	V ¹	4.05	5	0.19

¹ Volts as measured at TP20, during zero parts of gas cycle

APPENDIX 3. CALCULATED PARAMETERS AND CONSTANTS

CO₂ Concentration

The IRGA measures the absorption of infra-red due to the presence of CO₂. This value must be scaled and linearised to get the actual concentration. The processing is done in several steps as shown below for the analysis channel, the reference channel is treated the same, substituting subscript 'r'.

$$[c_{ab}]_a = \frac{z_a - r_a}{z_a}$$

Where	$[c_{ab}]_a$	absorption due (mainly) to CO ₂
	z_a	detector signal at zero
	r_a	detector signal at current reading

The reading is now linearised and scaled according to the calibration set during span adjustment:

$$c_{an} = L_c([c_{ab}]_a s)$$

Where	L_c	linearisation function for CO ₂
	$[c_{ab}]_a$	absorption of infra-red due to CO ₂
	s	span factor; determined during calibration (span adjustment)

The reading is now compensated for changes in atmospheric pressure. The LCpro+ leaf chamber and IRGA cell are very close to ambient pressure.

$$c_{an}' = c_{an} \left(1 + \frac{(p_{ref} - p) a}{p_{ref}} \right)$$

Where	c_{an}'	pressure corrected CO ₂ value
	p_{ref}	ambient pressure at last span adjustment, mbar
	p	ambient pressure, mbar
	a	pressure compensation factor (1.4)

The IRGA CO₂ reading is slightly influenced by the presence of water vapour (pressure broadening). The water vapour readings are used to compensate the measured readings:

$$c_{an}'' = c_{an}' + (c_{an}' w_{m_{an}})$$

Where	c_{an}''	reading compensated for the presence of H ₂ O
	$w_{m_{an}}$	H ₂ O concentration, as a molar fraction

Finally, leaf transpiration causes the net volume of air leaving the leaf chamber to be higher than that entering. This volume increase tends to dilute the CO₂ concentration, causing c_{an} and w_{an} to be lower. Dilution compensation removes this effect, so that the Δc Δe value reflects the differences due to absorption by the leaf, not transpiration. This compensation is only applied to the analysis reading.

$$c_{and} = c_{an}'' \left(\frac{1 - w_{m_{ref}}}{1 - w_{m_{an}}} \right)$$

Where	c_{and}	Final, compensated reading, as displayed
	$w_{m_{ref}}$	Reference water vapour concentration, as molar fraction
	$w_{m_{an}}$	Analysis water vapour concentration, as molar fraction

APPENDIX 3**Molar flow of air per m² of leaf surface**

symbol: u_s (mol m⁻² s⁻¹)

$$u_s = \frac{u}{area}$$

Where u molar air flow in mol s⁻¹
 $area$ projected leaf area in m²

Difference in CO₂ concentration

symbol: ΔC , vpm(≡μmol mol⁻¹)

$$\Delta C = c_{ref} - c'_{an}$$

where C_{ref} CO₂ flowing into leaf chamber, μmol mol⁻¹
 C'_{an} CO₂ flowing out from leaf chamber, μmol mol⁻¹, dilution corrected

Photosynthetic Rate (Rate of CO₂ exchange in the leaf chamber)

symbol: A (μmol m⁻² s⁻¹)

$$A = u_s \Delta C$$

where u_s mass flow of air per m² of leaf area, mol m⁻² s⁻¹
 ΔC difference in CO₂ concentration through chamber, dilution corrected, μmol mol⁻¹.

Water vapour pressure in and out of leaf chamber

The calculation for reference is show for illustration. Substitute e'_{an} and rh_{an} for the analysis calculation.

symbol e_{ref} into leaf chamber (mbar)
 e_{an} out of leaf chamber

$$e_{ref} = \frac{rh_{ref}}{100} e_s$$

where rh_{ref} water vapour concentration as %rh (as measured)
 e_s saturated vapour pressure, mbar (see later)

APPENDIX 3**Calculation of molar concentration of water vapour in and out of leaf chamber**

The calculation for reference water vapour is shown for illustration.

symbol wm_{ref} into leaf chamber (ratio)
 wm_{an} out of leaf chamber

$$wm_{ref} = \frac{e_{ref}}{p_{amb}}$$

where e_{ref} water vapour pressure into chamber, mbar
 p_{amb} ambient pressure, mbar

Difference in water vapour pressure

Note that Δw and ΔRH are calculated in exactly the same way. The dilution corrected analysis value is used.

symbol Δe (mbar)

$$\Delta e = e'_{an} - e_{ref}$$

where e_{ref} water vapour pressure into leaf chamber, mbar
 e'_{an} water vapour pressure out of leaf chamber, mbar, dilution corrected

Transpiration rate

symbol: E (mol m⁻² s⁻¹)

$$E = \frac{\Delta e u_s}{p}$$

where Δe differential water vapour concentration, mbar, dilution corrected
 u_s mass flow of air into leaf chamber per square metre of leaf area, mol s⁻¹ m⁻²
 p atmospheric pressure, mBar

Leaf surface temperature

Where calculated. This value may also be measured or given.

symbol: T_{leaf} (°C)

$$T_{leaf} = T_{ch} + \left(\frac{(Q \times H_{factor}) - \lambda E}{\left(\frac{0.93 M_a C_p}{r_b} \right) + 4\sigma (T_{ch} + 273.16)^3} \right)$$

APPENDIX 3

where	T_{ch}	leaf chamber temperature, °C
	Q	photon flux density incident on leaf chamber window, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
	H_{factor}	energy conversion factor (was TRANS on LCA-3) $\text{J}/\mu\text{mol}$
	λ	latent heat of vaporisation of water, J mol^{-1}
	E	Transpiration rate, $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
	M_a	molecular weight of air
	C_p	specific heat at constant pressure, $\text{J g}^{-1} \text{K}$
	r_b	boundary layer resistance to vapour transfer, $\text{m}^2 \text{s}^{-1} \text{mol}^{-1}$ (0.93 is conversion factor for above to give boundary layer resistance to heat)
	σ	is Boltzmann's constant, $\text{Wm}^{-2}\text{K}^{-4}$

Stomatal resistance to water vapour

symbol: r_s ($\text{m}^2 \text{s mol}^{-1}$)

$$r_s = \frac{(w_{leaf} - wm_{an})}{\left(\frac{\Delta e u_s}{p}\right)} - r_b$$

where w_{leaf} saturated water vapour concentration at leaf temperature, mol mol^{-1} , thus:-

$$w_{leaf} = \frac{e_s}{p}$$

e_s	saturated vapour pressure at leaf surface temp, mBar
p	atmospheric pressure, mBar
Δe	differential water vapour concentration, mbar, dilution corrected
wm_{an}	water vapour concentration out of leaf chamber, mol mol^{-1}
r_b	boundary layer resistance to water vapour, $\text{m}^2 \text{s mol}^{-1}$
u_s	mass flow of air per m^2 of leaf area, $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$

Sub-stomatal cavity CO_2 concentration

symbol: c_i ($\mu\text{mol mol}^{-1}$)

$$C_i = \frac{\left(\left(g_c - \frac{E}{2}\right)c'_{an}\right) - A}{g_c + \frac{E}{2}}$$

where

$$g_c = \frac{I}{1.6 r_s + 1.37 r_b}$$

APPENDIX 3

c'_{an}	CO ₂ flowing out from leaf chamber, $\mu\text{mol mol}^{-1}$, dilution corrected.
E	Transpiration rate, $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
A	photosynthetic rate of CO ₂ exchange in the leaf chamber, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
r_b	boundary layer resistance to water vapour, $\text{m}^2 \text{s}^{-1} \text{mol}^{-1}$
r_s	stomatal resistance to water vapour, $\text{m}^2 \text{s}^{-1} \text{mol}^{-1}$

Saturated vapour pressure of water at leaf surface temperature

symbol: e_s (bar)
For $T_{leaf} \geq 0$

$$e_s = 6.13753 \cdot 10^{-3} e^{\left(\frac{T_{leaf} \left(18.564 - \frac{T_{leaf}}{254.4} \right)}{T_{leaf} + 255.57} \right)}$$

For $T_{leaf} < 0$, above water

$$e_s = 6.13753 \times 10^{-3} e^{\left(\frac{17.966 T_{leaf}}{T_{leaf} + 247.15} \right)}$$

(Arden L Buck, Journal Appl. Meteorology vol 20 1981 pp1527-1532)

where T_{leaf} leaf surface temperature, $^{\circ}\text{C}$

Stomatal conductance of water vapour

symbol: g_s units: $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$

$$g_s = \frac{1}{r_s}$$

where r_s stomatal resistance to water vapour, $\text{m}^2 \text{s}^{-1} \text{mol}^{-1}$

P.A.R. incident on leaf surface

symbol: Q_{leaf} units: $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$

$$Q_{leaf} = Q \times Tr_w$$

where Q Photon flux density incident on leaf chamber window, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
 Tr_w Leaf chamber window transmission factor to P.A.R. (given)

Soil Respiration (Net Molar Flow of CO₂ in/out of the Soil)symbol: C_e (p mol s⁻¹)

$$C_e = u (-\Delta c)$$

where u molar air flow in mol s⁻¹
 Δc difference in CO₂ concentration through soil hood, dilution corrected, μmol mol⁻¹.

Net CO₂ Exchange Rate (C_e per unit area)symbol: $NCER$ (μmol s⁻¹ m⁻²)

$$NCER = u_s (-\Delta c)$$

where u_s molar flow of air per square meter of soil, mol m⁻² s⁻¹
 Δc difference in CO₂ concentration through soil hood, dilution corrected, μmol mol⁻¹.

*Note: This is equivalent to -A***Net H₂O Exchange Rate (Soil Flux)**symbol: W_{flux} (m mol s⁻¹ m⁻²)

$$W_{flux} = \frac{\Delta e u_s}{p}$$

where u_s molar flow of air per square meter of soil, mol m⁻² s⁻¹
 Δe differential water vapour concentration, mbar, dilution corrected
 p atmospheric pressure, mBar

Note: This is equivalent to E

APPENDIX 3**Constants****Volume of 1 micro-mole of air at 20°C and 1 Bar ($V_{m_{20C}}$)**

Value used is $2.4387 \times 10^{-2} \text{ m}^3$.

Latent heat of vaporisation of water (λ)

Value used is $45064.3 - (t_{ch} \times 42.9) \text{ Joule mol}^{-1}$

Boltzmann's constant (σ)

Value used is $5.7 \times 10^{-8} \text{ W m}^{-2} \text{ K}^{-4}$.

Molecular weight of air (M_a)

Value used is 28.97

Specific heat at constant pressure (C_p)

Value used is $1.012 \text{ J g}^{-1} \text{ K}^{-1}$

TESIS DOCTORAL



ANEJO N°2.

**Episodios de calima del 15 y 16 de
febrero de 2013**

Departamento de Ingeniería de Procesos.

Título: Captación de CO₂ por especies de laurisilva en Gran Canaria

Luis Fernando Arencibia Aguilar

Las Palmas de Gran Canaria, a 13 de noviembre de 2015.

Predicción de intrusión de masas de aire africano sobre España, para el día 15 de febrero de 2013

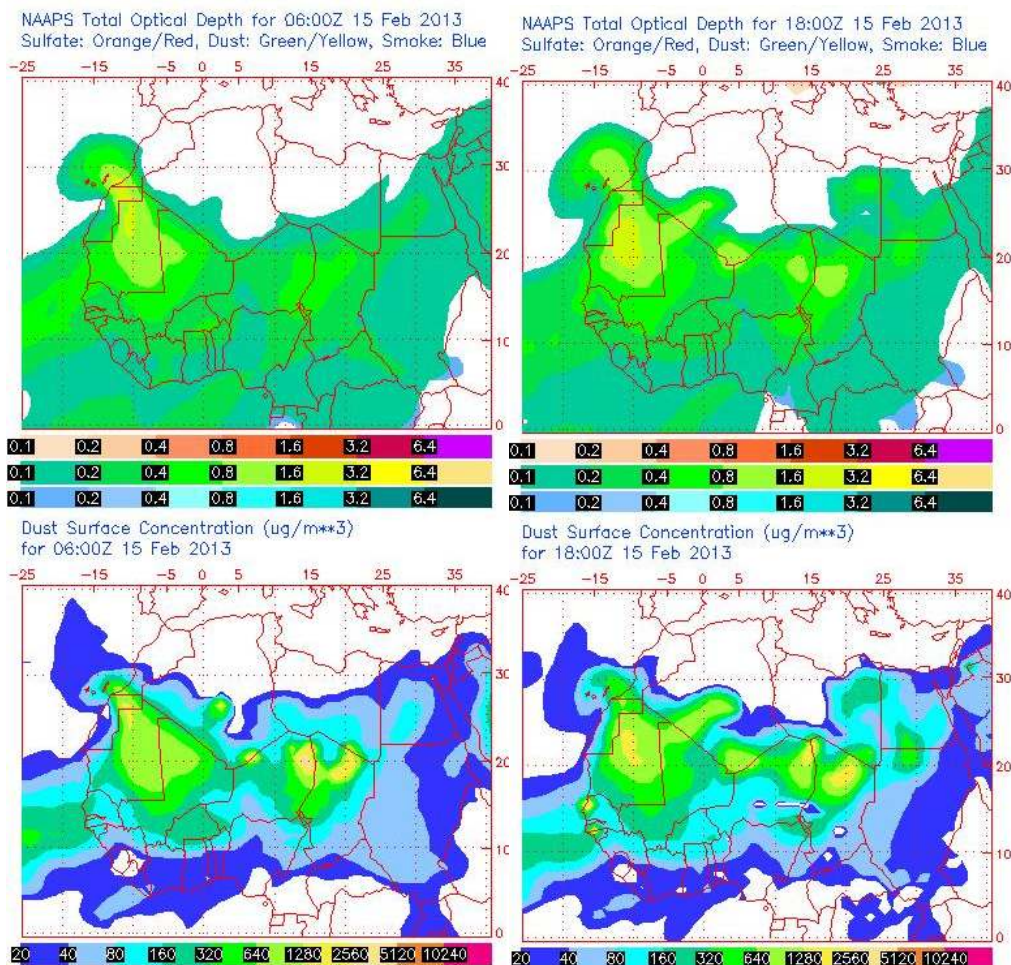
Durante el día 15 de febrero de 2013 se espera que continúe la situación de intrusión de polvo africano a nivel de superficie en Canarias. Las concentraciones máximas podrían alcanzar valores de hasta $80 \mu\text{g}/\text{m}^3$ en la provincia de Santa Cruz de Tenerife y de hasta $160 \mu\text{g}/\text{m}^3$ en la provincia de Las Palmas. Se espera que pueda tener lugar deposición seca de polvo, además de deposición húmeda.

El origen del polvo podría situarse en zonas de Sahara Occidental, Norte de Mauritania y Norte de Mali.

Durante el día 15 de febrero este episodio podría afectar también a medianías y cumbres de las islas.

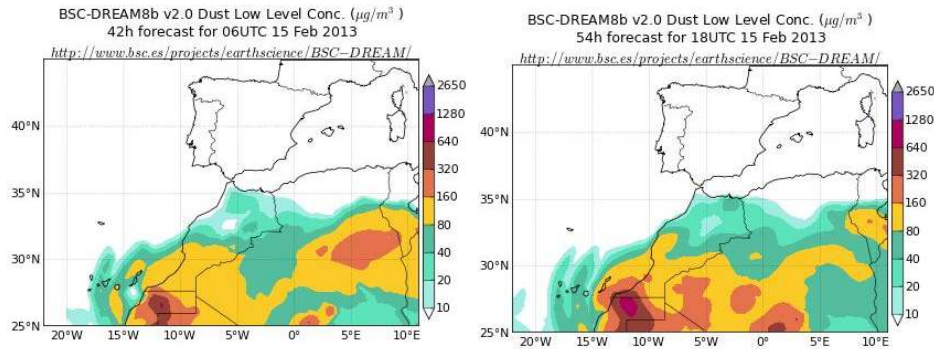
15 de febrero de 2013

Espesor óptico de aerosoles a 550 nm (arriba) y concentración de polvo a nivel de superficie (abajo) previstos por el modelo NAAPS para el día 15 de febrero de 2013 a las 12:00 UTC (izquierda) y a las 18:00 UTC (derecha). ©Naval Research Laboratory (NRL), Monterey, CA



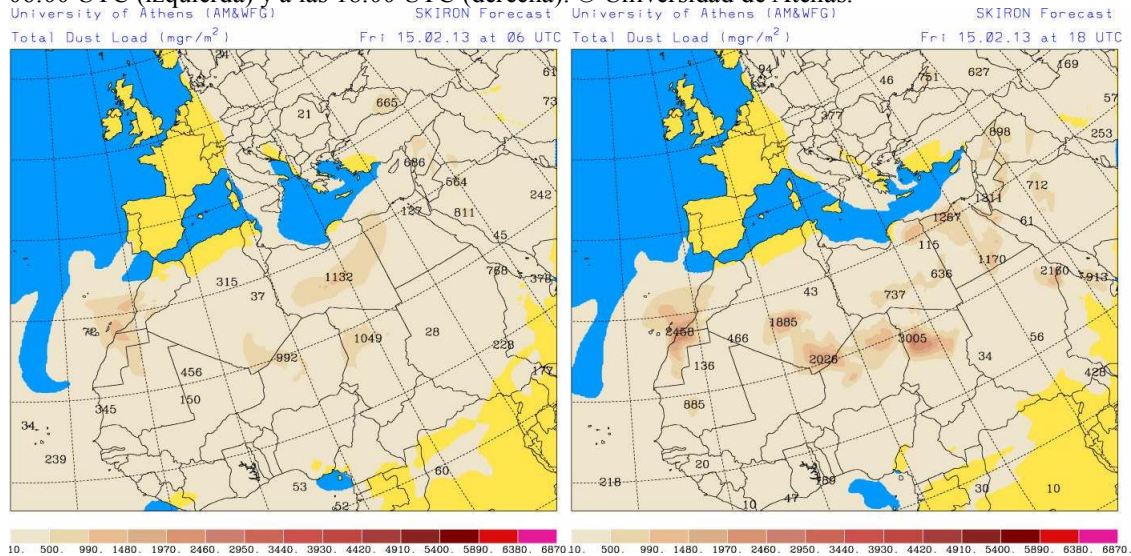
El modelo NAAPS prevé concentraciones de polvo a nivel de superficie durante la primera mitad del día 15 de febrero de 2013 de entre 20 y 80 $\mu\text{g}/\text{m}^3$ en la provincia de Santa Cruz de Tenerife y de entre 80 y 320 $\mu\text{g}/\text{m}^3$ en la provincia de Las Palmas. A partir del mediodía en la provincia de Santa Cruz de Tenerife podrían registrarse máximas de entre 80 y 160 $\mu\text{g}/\text{m}^3$, mientras que en las islas más orientales las concentraciones podrían incrementarse hasta valores de entre 160 y 640 $\mu\text{g}/\text{m}^3$.

Concentración de polvo ($\mu\text{g}/\text{m}^3$) predicha por el modelo BSC-DREAM8b v2.0 para el día 15 de febrero de 2013 a las 06:00 UTC (izquierda) y a las 18:00 UTC (derecha). © Barcelona Supercomputing Center.



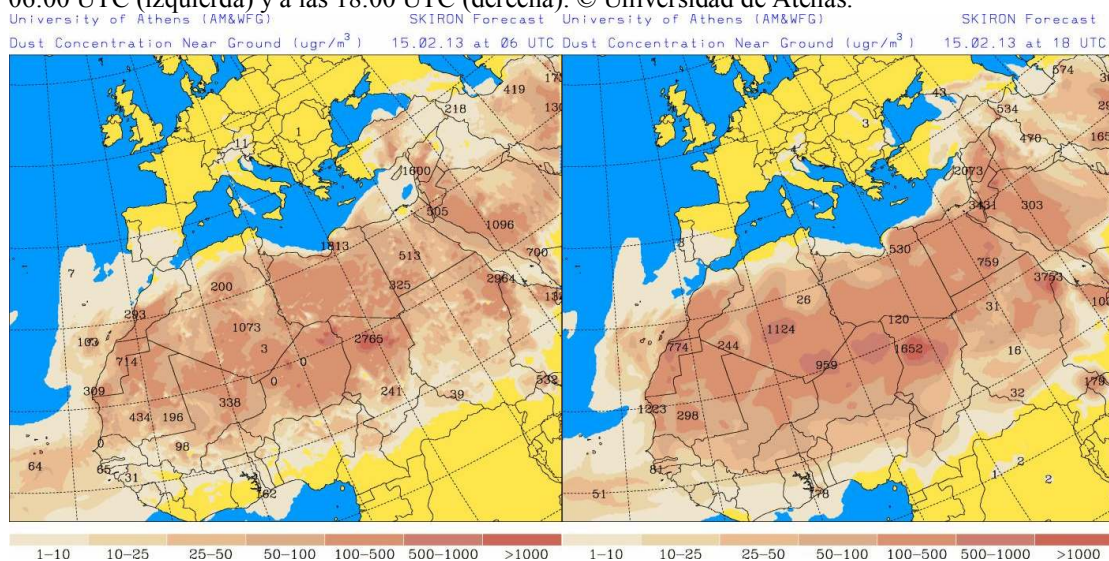
Durante el día 15 de febrero de 2013, según el modelo Skiron, podrían registrarse concentraciones de polvo a nivel de superficie de entre 10 y 80 $\mu\text{g}/\text{m}^3$ en la provincia de Santa Cruz de Tenerife, y de entre 40 y 160 $\mu\text{g}/\text{m}^3$ en la provincia de Las Palmas.

Carga total de polvo (mgr/m^2) predicha por el modelo Skiron para el día 15 de febrero de 2013 a las 06:00 UTC (izquierda) y a las 18:00 UTC (derecha). © Universidad de Atenas.



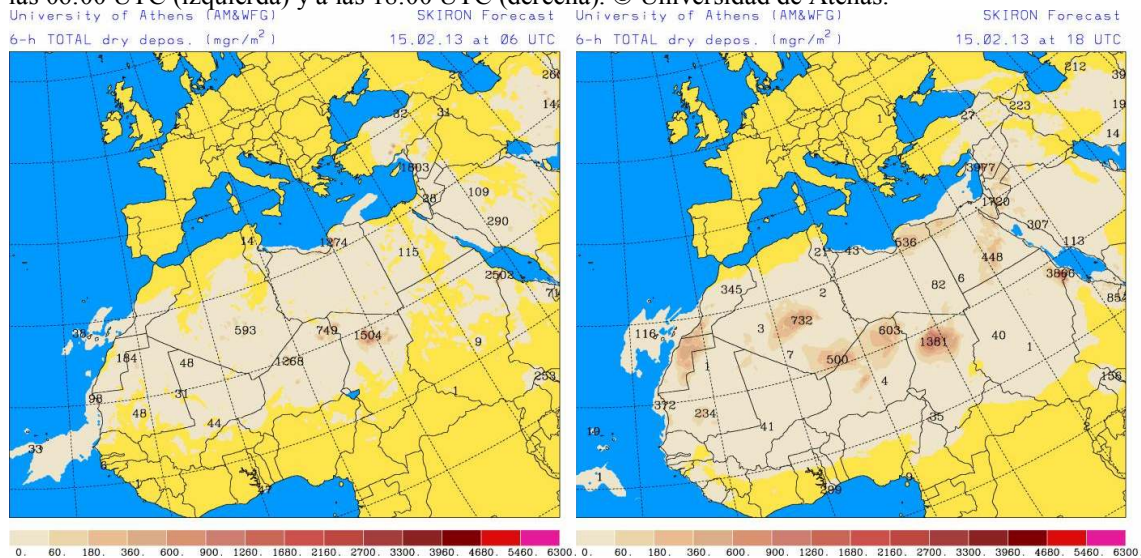
La carga total de polvo a lo largo del día 15 de febrero de 2013, según Skiron, podría ser de entre 10 y 500 mgr/m^2 en la provincia de Santa Cruz de Tenerife, y de entre 10 y 1480 mgr/m^2 en la provincia de Las Palmas. El modelo BSC-DREAM8b v2.0 prevé valores de entre 50 y 500 mgr/m^2 en la provincia de Santa Cruz de Tenerife y de entre 50 y 1000 mgr/m^2 en la provincia de Las Palmas.

Concentración de polvo ($\mu\text{g}/\text{m}^3$) predicha por el modelo Skiron para el día 15 de febrero de 2013 a las 06:00 UTC (izquierda) y a las 18:00 UTC (derecha). © Universidad de Atenas.



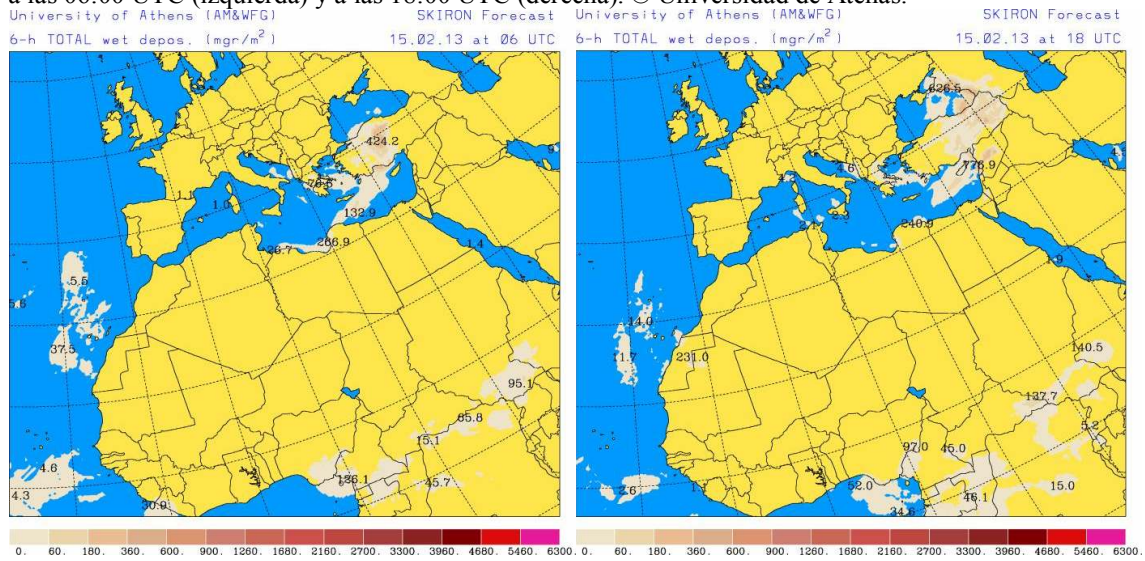
El modelo Skiron prevé que puedan alcanzarse concentraciones de polvo a nivel de superficie de hasta $100 \mu\text{g}/\text{m}^3$ en todas las islas Canarias a lo largo del día 15 de febrero de 2013. En la mitad Sur de la Península Ibérica las concentraciones podrían ser de entre 1 y $10 \mu\text{g}/\text{m}^3$ según este modelo.

Deposición seca de polvo (mgr/m^2) predicha por el modelo Skiron para el día 15 de febrero de 2013 a las 06:00 UTC (izquierda) y a las 18:00 UTC (derecha). © Universidad de Atenas.



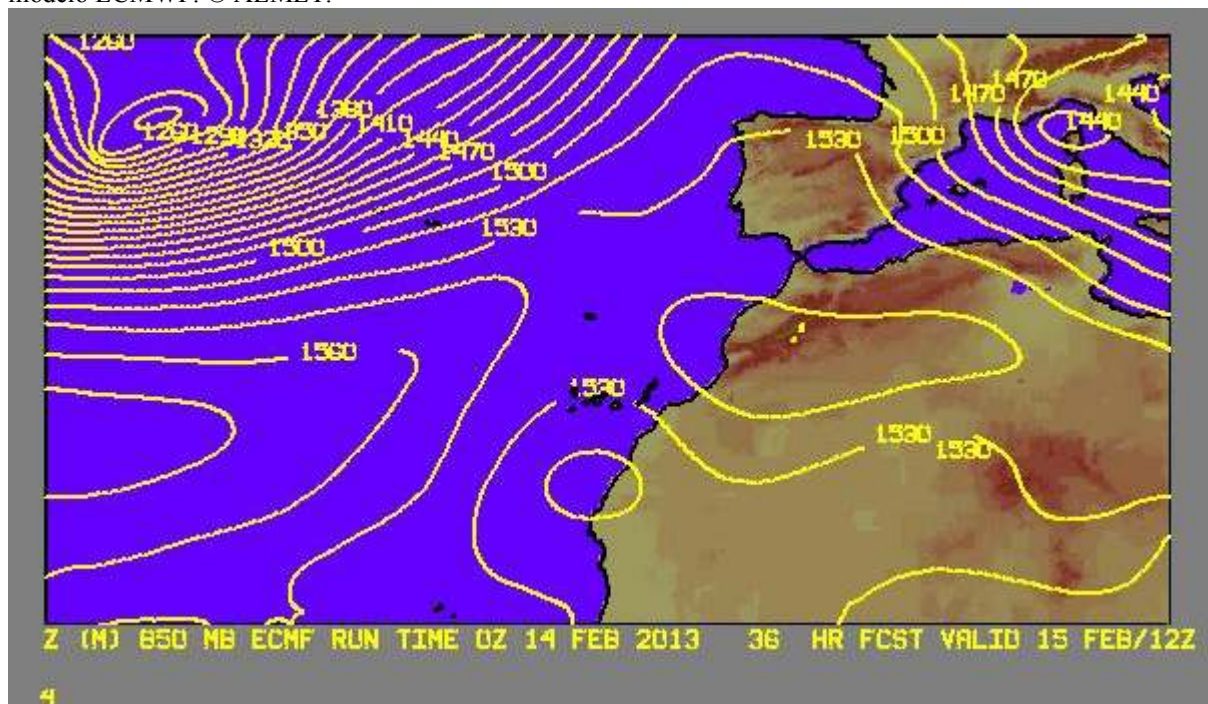
Se prevé que pueda tener lugar deposición seca de polvo en todo el archipiélago canario a lo largo de todo el día 15 de febrero de 2013, según el modelo Skiron. También el modelo BSC-DREAM8b v2.0 prevé que este fenómeno afecte a las islas Canarias durante todo el día 15.

Deposición húmeda de polvo (mgr/m^2) predicha por el modelo Skiron para el día 15 de febrero de 2013 a las 06:00 UTC (izquierda) y a las 18:00 UTC (derecha). © Universidad de Atenas.



Tanto el modelo Skiron como el BSC-DREAM8b v2.0 prevén que pueda tener lugar deposición húmeda de polvo en Canarias a lo largo del día 15 de febrero de 2013.

Campo de altura de geopotencial a 850mb previsto para el 15 de febrero de 2013 a las 12 UTC por el modelo ECMWF. © AEMET.



Durante el día 15 de febrero de 2013 se espera que pueda tener lugar intrusión de masas de aire africano en Canarias, que podrían transportar polvo desde zonas del Sahara Occidental, Norte de Mauritania y Norte de Mali.

Fecha de elaboración de la predicción: 14 de febrero de 2013

Predicción elaborada por Silvia Alonso (CSIC-IDÆA, a través de la EG entre el Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente y el CSIC)

Los datos son propiedad de la Dirección General de Calidad y Evaluación Ambiental, del Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente, y han sido obtenidos y se suministran en el marco del “Acuerdo de Encomienda de Gestión entre el Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente y la Agencia Estatal Consejo Superior de Investigaciones Científicas para la realización de trabajos relacionados con el estudio y evaluación de la contaminación atmosférica por material particulado y metales en España”.



Predicción de intrusión de masas de aire africano sobre España, para los días 16 y 17 de febrero de 2013

Durante los días 16 y 17 de febrero de 2013 se prevé que continúe la intrusión de polvo africano a nivel de superficie en Canarias, que también se espera que afecte a medianías y cumbres de las islas.

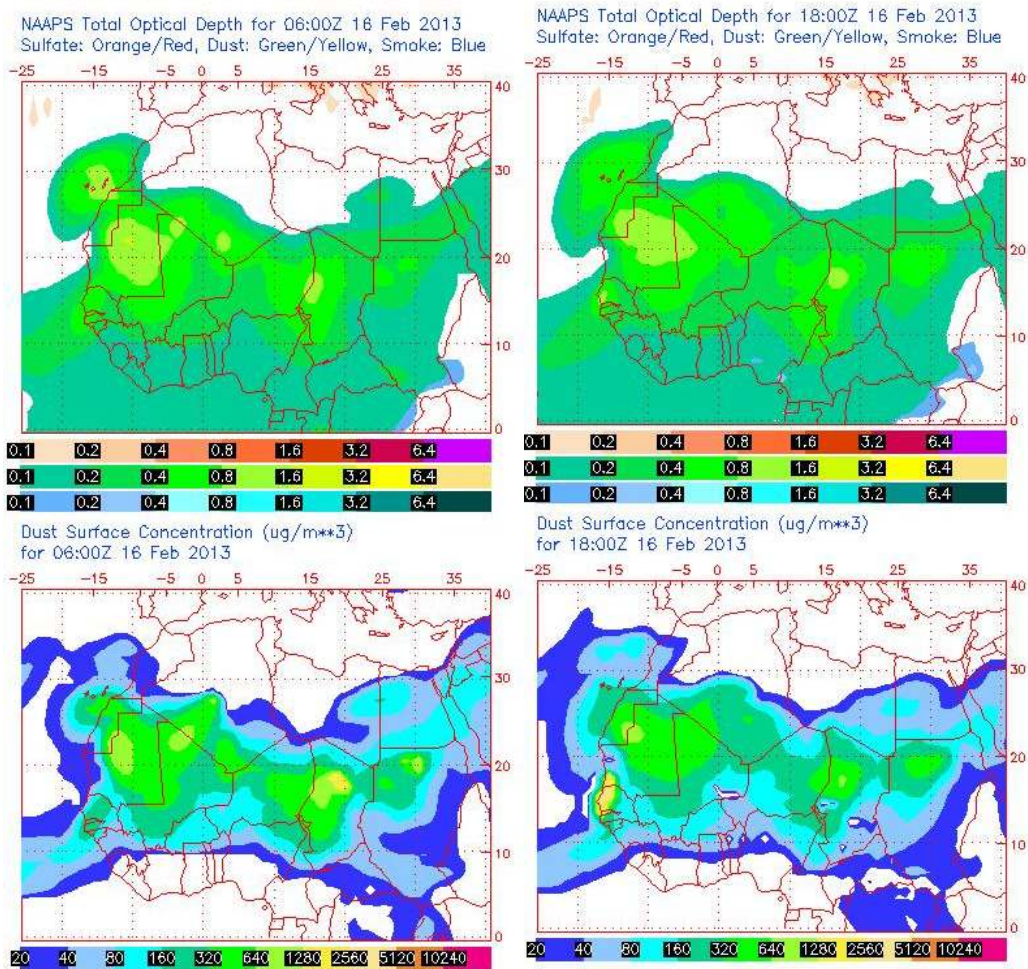
Las concentraciones máximas de polvo a nivel de superficie durante el día 16 de febrero de 2013 podrían ser de entre de hasta $160 \mu\text{g}/\text{m}^3$ en la provincia de Las Palmas y de hasta $80 \mu\text{g}/\text{m}^3$ en la provincia de Santa Cruz de Tenerife. Se espera que durante este día pueda tener lugar tanto deposición seca como deposición húmeda de polvo.

Durante el día 17 de febrero de 2013 las concentraciones de polvo a nivel de superficie previstas en el archipiélago canario son menores que para el día anterior. Podrían registrarse valores de hasta $80 \mu\text{g}/\text{m}^3$ en todas las islas Canarias. También durante este día podría tener lugar deposición húmeda y seca de polvo.

El origen del polvo con llegada a Canarias podría situarse en zonas de Sahara Occidental, Norte de Mauritania y Norte de Mali.

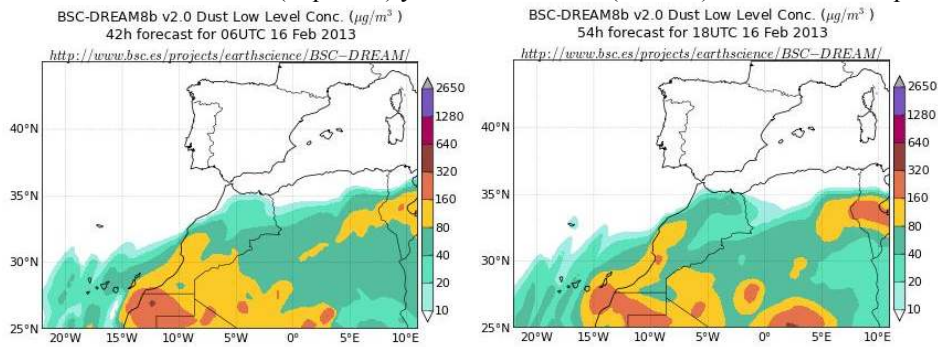
16 de febrero de 2013

Espesor óptico de aerosoles a 550 nm (arriba) y concentración de polvo a nivel de superficie (abajo) previstos por el modelo NAAPS para el día 16 de febrero de 2013 a las 12:00 UTC (izquierda) y a las 18:00 UTC (derecha). ©Naval Research Laboratory (NRL), Monterey, CA



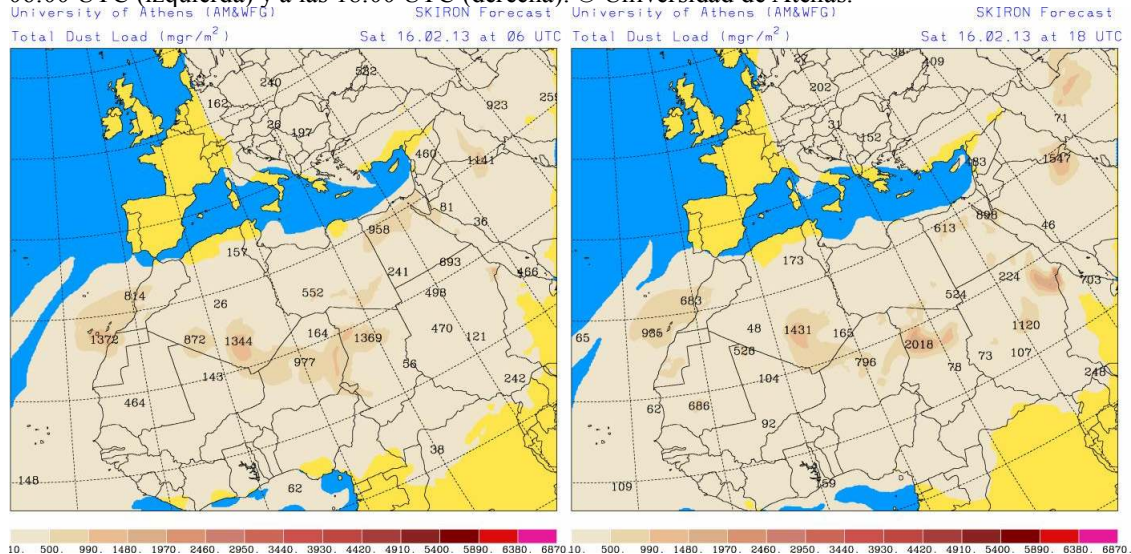
El modelo NAAPS prevé que durante la primera mitad del día 16 de febrero de 2013 puedan registrarse concentraciones máximas de polvo a nivel de superficie de entre 320 y 640 $\mu\text{g}/\text{m}^3$ en la provincia de Las Palmas, y de entre 160 y 320 $\mu\text{g}/\text{m}^3$ en Santa Cruz de Tenerife. Durante la segunda mitad del día las concentraciones máximas en la provincia de Las Palmas y en Tenerife podrían ser de entre 160 y 320 $\mu\text{g}/\text{m}^3$, y en el resto del archipiélago de entre 80 y 160 $\mu\text{g}/\text{m}^3$.

Concentración de polvo ($\mu\text{g}/\text{m}^3$) predicha por el modelo BSC-DREAM8b v2.0 para el día 16 de febrero de 2013 a las 06:00 UTC (izquierda) y a las 18:00 UTC (derecha). © Barcelona Supercomputing Center.



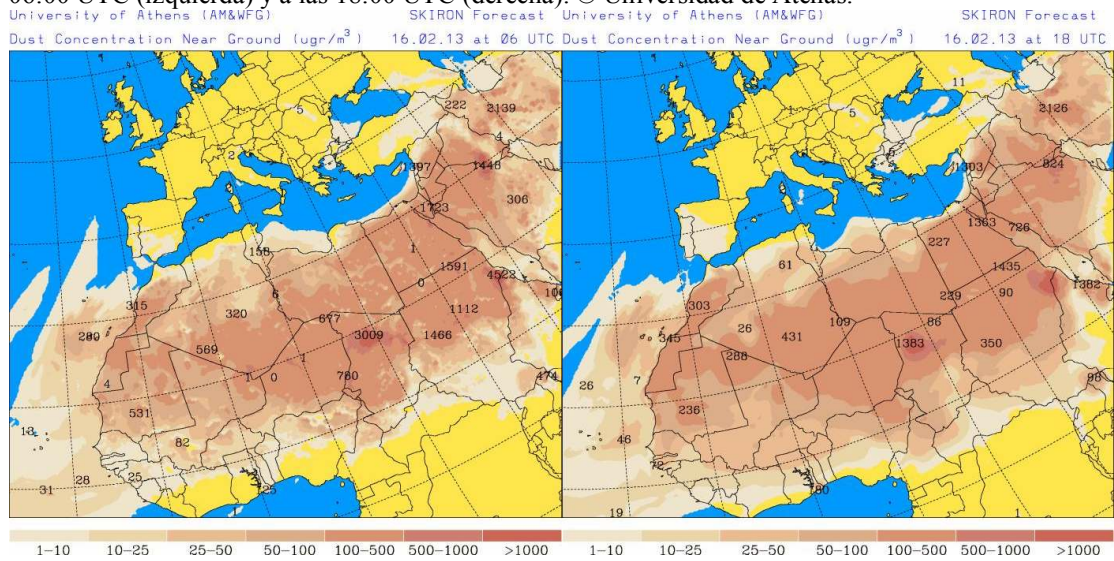
Entre las 00 UTC y las 18 UTC del día 16 de febrero de 2013, según el modelo BSC-DREAM8b v2.0, en las islas de Fuerteventura y Lanzarote podrían registrarse concentraciones de polvo a nivel de superficie de entre 80 y 160 $\mu\text{g}/\text{m}^3$, en Tenerife y La Gomera de entre 40 y 80 $\mu\text{g}/\text{m}^3$, y de entre 20 y 40 $\mu\text{g}/\text{m}^3$ en el resto del archipiélago. A partir de las 18 UTC las concentraciones de entre 80 y 160 $\mu\text{g}/\text{m}^3$ podrían afectar a Lanzarote, Fuerteventura y Gran Canaria, pudiéndose alcanzar máximas de entre 160 y 320 $\mu\text{g}/\text{m}^3$ en el Sur de Fuerteventura, y en la provincia de Santa Cruz de Tenerife las concentraciones podrían ser de entre 10 y 80 $\mu\text{g}/\text{m}^3$.

Carga total de polvo (mgr/m^2) predicha por el modelo Skiron para el día 16 de febrero de 2013 a las 06:00 UTC (izquierda) y a las 18:00 UTC (derecha). © Universidad de Atenas.



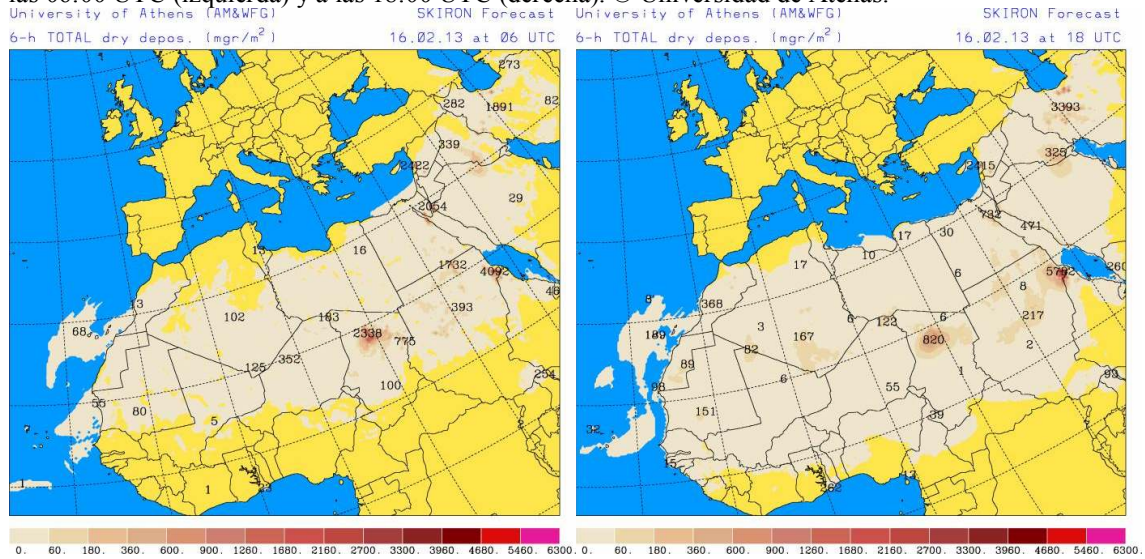
A lo largo de todo el día 16 de febrero de 2013 la carga total de polvo en Canarias podría superar los 1000 mgr/m^2 según el modelo Skiron. El modelo BSC-DREAM8b v2.0 también prevé valores de hasta 1000 mgr/m^2 en puntos de Canarias a lo largo de todo el día 16.

Concentración de polvo ($\mu\text{gr}/\text{m}^3$) predicha por el modelo Skiron para el día 16 de febrero de 2013 a las 06:00 UTC (izquierda) y a las 18:00 UTC (derecha). © Universidad de Atenas.



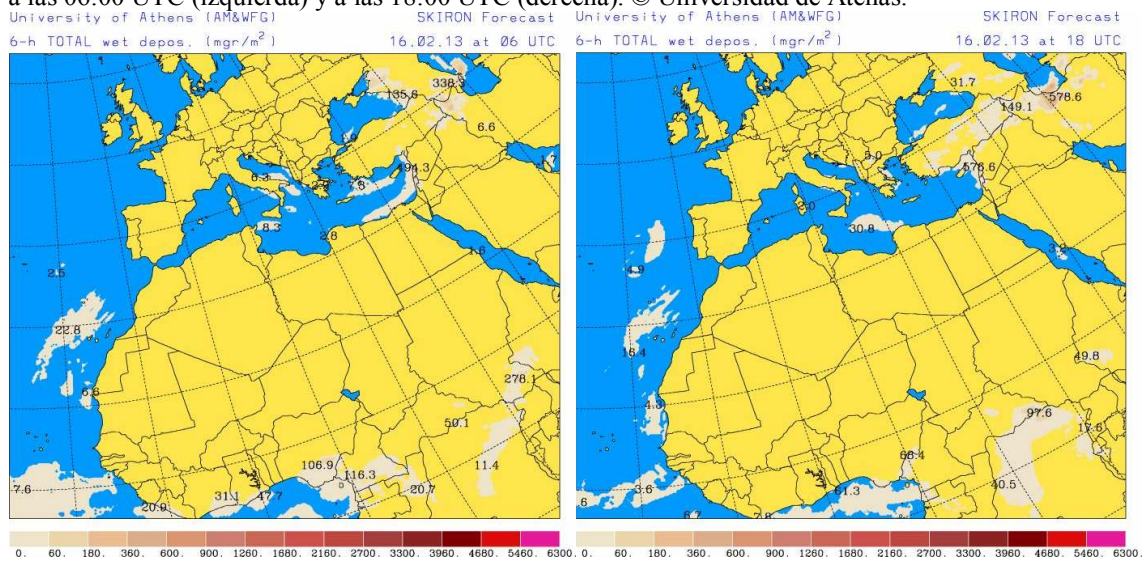
El modelo Skiron prevé concentraciones máximas de polvo en superficie en Canarias durante el día 16 de febrero de 2013 de entre 50 y $100 \mu\text{gr}/\text{m}^3$. En zonas del Sur, centro, levante y Noroeste de la Península Ibérica este modelo prevé concentraciones de polvo a nivel de superficie de entre 1 y $10 \mu\text{gr}/\text{m}^3$.

Deposición seca de polvo (mgr/m^2) predicha por el modelo Skiron para el día 16 de febrero de 2013 a las 06:00 UTC (izquierda) y a las 18:00 UTC (derecha). © Universidad de Atenas.



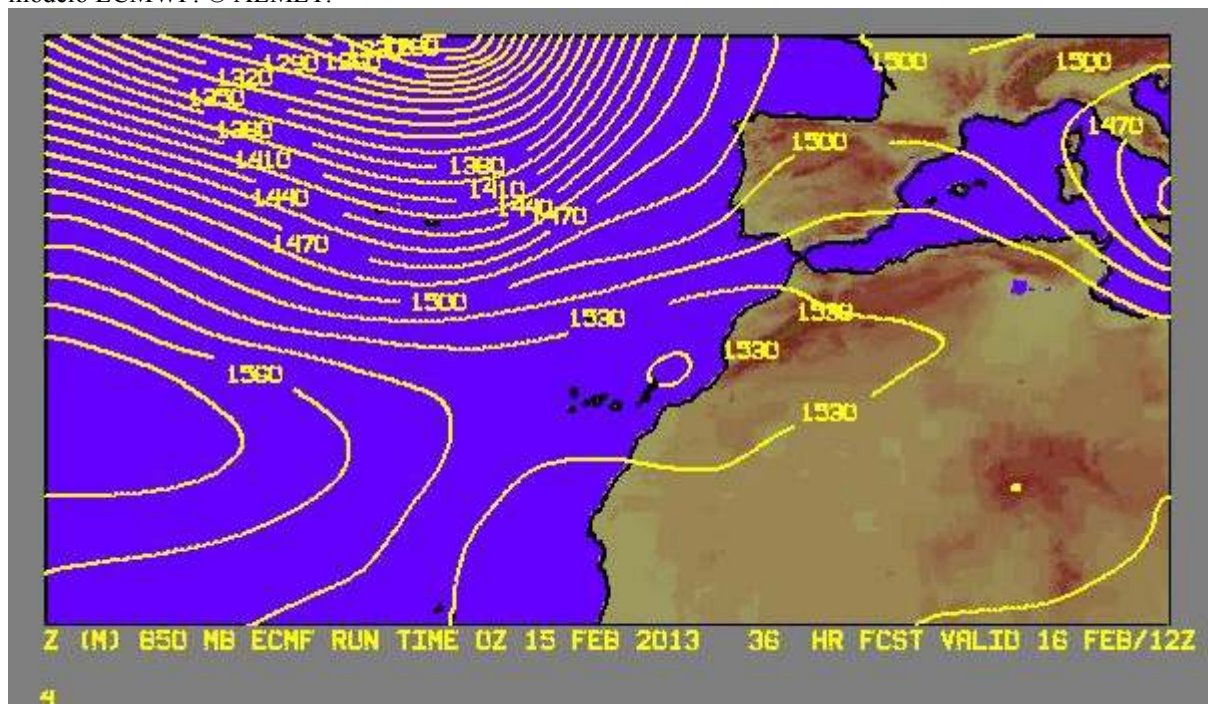
Tanto el modelo Skiron como el BSC-DREAM8b v2.0 prevé que pueda tener lugar deposición seca de polvo en Canarias durante todo el día 16 de febrero de 2013.

Deposición húmeda de polvo (mgr/m^2) predicha por el modelo Skiron para el día 16 de febrero de 2013 a las 06:00 UTC (izquierda) y a las 18:00 UTC (derecha). © Universidad de Atenas.



Skiron prevé que pueda tener lugar deposición húmeda de polvo en La Palma y La Gomera durante el día 16 de febrero de 2013. El modelo BSC-DREAM8b v2.0 también prevé deposición húmeda durante el 16 de febrero en Canarias, pero afectando a todo el archipiélago, y de manera más intensa en Gran Canaria, La Palma, La Gomera y El Hierro.

Campo de altura de geopotencial a 850mb previsto para el 16 de febrero de 2013 a las 12 UTC por el modelo ECMWF. © AEMET.



Durante el día 16 de febrero se espera que continúe la entrada de masas de aire africano en Canarias, tanto a nivel de superficie como en medianías y cumbres de las islas. Estas masas de aire se espera que transporten polvo. El origen del polvo podría situarse en zonas de Sahara Occidental, Mauritania y Mali.

Fecha de elaboración de la predicción: 15 de febrero de 2013

Predicción elaborada por Silvia Alonso (CSIC-IDÆA, a través de la EG entre el Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente y el CSIC)

Los datos son propiedad de la Dirección General de Calidad y Evaluación Ambiental, del Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente, y han sido obtenidos y se suministran en el marco del “Acuerdo de Encomienda de Gestión entre el Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente y la Agencia Estatal Consejo Superior de Investigaciones Científicas para la realización de trabajos relacionados con el estudio y evaluación de la contaminación atmosférica por material particulado y metales en España”.

TESIS DOCTORAL



ANEJO N°3.

Análisis estadístico de suelos.

Departamento de Ingeniería de Procesos.

Título: Captación de CO₂ por especies de laurisilva en Gran Canaria

Luis Fernando Arencibia Aguilar

Las Palmas de Gran Canaria, a 13 de noviembre de 2015.

Modelo lineal general

Factores inter-sujetos

		Lugar	N
Nombre	1	Osorio	3
	2	Tilos de Moya	3
	3	Firgas	3

Pruebas multivariante

Efecto		Valor	F	Gl de hipótesis	gl de error	Sig.
Intercep.	Traza de Pillai	1,000	2506,923	6,000	,015	,015
	Lambda de Wilks	,000	2506,923	6,000	,015	,015
	Traza de Hotelling	15041,538	2506,923	6,000	,015	,015
	Raíz mayor de Roy	15041,538	2506,923	6,000	,015	,015
Nombre	Traza de Pillai	1,615	1,400	12,000	,402	,402
	Lambda de Wilks	,005	2,111	12,000	,366	,366
	Traza de Hotelling	69,852	,000	12,000	.	.
	Raíz mayor de Roy	68,150	22,717	6,000	,043	,043

Si son significativos ($p < 0,05$), explican que podemos rechazar la hipótesis nula de igualdad de medias referida al factor lugar (Osorio, Tilos de Moya y Firgas), respecto a las variables del análisis de suelo.

Prueba de igualdad de Levene de varianzas de error

	F	df1	df2	Sig.
ph	5,239	2	6	,048
conductividad	3,614	2	6	,093
caliza	2,000	2	6	,216
MO	3,040	2	6	,123
N	3,025	2	6	,123
C_N	2,184	2	6	,194
Nitratos	1,064	2	6	,402
P	,488	2	6	,636
K	2,109	2	6	,203
Ca	2,833	2	6	,136
Mg	2,739	2	6	,143
Na	2,667	2	6	,148
B	4,062	2	6	,077
Cu	,711	2	6	,528
Fe	14,709	2	6	,005
Mn	4,994	2	6	,053
Zn	2,768	2	6	,141

Los factores con $\text{Sig} < 0,05$ rechazan la hipótesis nula de homogeneidad de varianzas, son necesarias entonces pruebas paramétricas para comprobar las diferencias significativas.

Pruebas de efectos inter-sujetos

Origen	Variable dependiente	Tipo III de suma de cuadrados	gl	Cuadrático promedio	F	Sig.
Modelo corregido	ph	1,340	2	,670	47,002	,000
	conductividad	,004	2	,002	3,623	,093
	caliza	,060	2	,030	4,500	,064
	MO	260,109	2	130,055	2,416	,170
	N	,142	2	,071	2,540	,159
	C_N	54,949	2	27,474	3,130	,117
	Nitratos	28,667	2	14,333	,385	,696
	P	3266,889	2	1633,444	13,365	,006
	K	,376	2	,188	1,594	,278
	Ca	365,502	2	182,751	3,502	,098
	Mg	26,562	2	13,281	5,141	,050
	Na	,042	2	,021	3,167	,115
	B	9,573	2	4,786	3,333	,106
	Cu	,394	2	,197	8,956	,016
	Fe	156,500	2	78,250	3,739	,088
	Mn	953,749	2	476,874	17,790	,003
	Zn	26,545	2	13,273	5,325	,047
Nombre	ph	1,340	2	,670	47,002	,000
	conductividad	,004	2	,002	3,623	,093
	caliza	,060	2	,030	4,500	,064
	MO	260,109	2	130,055	2,416	,170
	N	,142	2	,071	2,540	,159
	C_N	54,949	2	27,474	3,130	,117
	Nitratos	28,667	2	14,333	,385	,696
	P	3266,889	2	1633,444	13,365	,006
	K	,376	2	,188	1,594	,278
	Ca	365,502	2	182,751	3,502	,098
	Mg	26,562	2	13,281	5,141	,050
	Na	,042	2	,021	3,167	,115
	B	9,573	2	4,786	3,333	,106
	Cu	,394	2	,197	8,956	,016
	Fe	156,500	2	78,250	3,739	,088
	Mn	953,749	2	476,874	17,790	,003
	Zn	26,545	2	13,273	5,325	,047

Medias marginales estimadas

Nombre

Variable dependiente	Nombre	Media	Error estándar	Intervalo de confianza al 95%	
				Límite inferior	Límite superior
ph	Osorio	7,207	,069	7,038	7,375
	Tilos de Moya	6,920	,069	6,751	7,089
	Firgas	6,283	,069	6,115	6,452
conductividad	Osorio	,067	,014	,032	,101
	Tilos de Moya	,120	,014	,086	,154
	Firgas	,093	,014	,059	,128
caliza	Osorio	,500	,047	,385	,615
	Tilos de Moya	,400	,047	,285	,515
	Firgas	,300	,047	,185	,415
MO	Osorio	4,863	4,236	-5,502	15,229
	Tilos de Moya	18,023	4,236	7,658	28,389
	Firgas	11,037	4,236	,671	21,402
N	Osorio	,260	,097	,023	,497
	Tilos de Moya	,567	,097	,330	,803
	Firgas	,440	,097	,203	,677
C_N	Osorio	10,967	1,711	6,781	15,152
	Tilos de Moya	17,000	1,711	12,814	21,186
	Firgas	14,400	1,711	10,214	18,586
Nitratos	Osorio	44,000	3,522	35,381	52,619
	Tilos de Moya	46,667	3,522	38,048	55,286
	Firgas	48,333	3,522	39,714	56,952
P	Osorio	73,000	6,383	57,382	88,618
	Tilos de Moya	49,333	6,383	33,715	64,952
	Firgas	26,333	6,383	10,715	41,952
K	Osorio	,900	,198	,415	1,385
	Tilos de Moya	1,333	,198	,849	1,818
	Firgas	,900	,198	,415	1,385
Ca	Osorio	14,400	4,171	4,194	24,606
	Tilos de Moya	26,600	4,171	16,394	36,806
	Firgas	12,067	4,171	1,861	22,273
Mg	Osorio	3,567	,928	1,296	5,837
	Tilos de Moya	7,533	,928	5,263	9,804
	Firgas	6,767	,928	4,496	9,037
Na	Osorio	,533	,047	,418	,649
	Tilos de Moya	,367	,047	,251	,482
	Firgas	,467	,047	,351	,582

B	Osorio	,940	,692	-,753	2,633
	Tilos de Moya	3,167	,692	1,474	4,860
	Firgas	1,020	,692	-,673	2,713
Cu	Osorio	1,017	,086	,807	1,226
	Tilos de Moya	1,400	,086	1,190	1,610
	Firgas	,913	,086	,704	1,123
Fe	Osorio	16,333	2,641	9,870	22,796
	Tilos de Moya	25,833	2,641	19,370	32,296
	Firgas	17,833	2,641	11,370	24,296
Mn	Osorio	8,633	2,989	1,319	15,948
	Tilos de Moya	29,900	2,989	22,586	37,214
	Firgas	7,533	2,989	,219	14,848
Zn	Osorio	2,030	,912	-,200	4,260
	Tilos de Moya	5,277	,912	3,046	7,507
	Firgas	1,337	,912	-,894	3,567

Pruebas post hoc

Subconjuntos homogéneos

ph

Tukey B

Nombre	N	Subconjunto		
		1	2	3
Firgas	3	6,283		
Tilos de Moya	3		6,920	
Osorio	3			7,207

conductividad

Tukey B

Nombre	N	Subconjunto
		1
Osorio	3	,0667
Firgas	3	,0933
Tilos de Moya	3	,1200

caliza

Tukey B

Nombre	N	Subconjunto
		1
Firgas	3	,300
Tilos de Moya	3	,400
Osorio	3	,500

MO

Tukey B

Nombre	N	Subconjunto
		1
Osorio	3	4,863
Firgas	3	11,037
Tilos de Moya	3	18,023

N

Tukey B

Nombre	N	Subconjunto
		1
Osorio	3	,2600
Firgas	3	,4400
Tilos de Moya	3	,5667

C_N

Tukey B

Nombre	N	Subconjunto
		1
Osorio	3	10,967
Firgas	3	14,400
Tilos de Moya	3	17,000

Nitratos

Tukey B

Nombre	N	Subconjunto
		1
Osorio	3	44,00
Tilos de Moya	3	46,67
Firgas	3	48,33

P

Tukey B

Nombre	N	Subconjunto	
		1	2
Firgas	3	26,33	
Tilos de Moya	3	49,33	49,33
Osorio	3		73,00

K

Tukey B

Nombre	N	Subconjunto
		1
Osorio	3	,900
Firgas	3	,900
Tilos de Moya	3	1,333

Ca

Tukey B

Nombre	N	Subconjunto
		1
Firgas	3	12,067
Osorio	3	14,400
Tilos de Moya	3	26,600

Mg
Tukey B

Nombre	N	Subconjunto	
		1	
Osorio	3	3,567	
Firgas	3	6,767	
Tilos de Moya	3	7,533	

Na
Tukey B

Nombre	N	Subconjunto	
		1	
Tilos de Moya	3	,367	
Firgas	3	,467	
Osorio	3	,533	

B
Tukey B

Nombre	N	Subconjunto	
		1	
Osorio	3	,9400	
Firgas	3	1,0200	
Tilos de Moya	3	3,1667	

Cu
Tukey B

Nombre	N	Subconjunto	
		1	2
Firgas	3	,9133	
Osorio	3	1,0167	
Tilos de Moya	3		1,4000

Fe
Tukey B

Nombre	N	Subconjunto
		1
Osorio	3	16,3333
Firgas	3	17,8333
Tilos de Moya	3	25,8333

Mn
Tukey B

Nombre	N	Subconjunto	
		1	2
Firgas	3	7,5333	
Osorio	3	8,6333	
Tilos de Moya	3		29,9000

Zn
Tukey B

Nombre	N	Subconjunto
		1
Firgas	3	1,3367
Osorio	3	2,0300
Tilos de Moya	3	5,2767

Pruebas no paramétricas

Se realizan las pruebas no paramétricas para las variables pH y Fe, porque el test de Levene indica que no cumplen la homogeneidad de varianzas. El test indica que los valores de pH son significativamente diferentes ($p < 0,05$) entre los lugares (Firgas, Osorio y Tilos de Moya), no ocurre lo mismo con el Fe, del que no se encuentran diferencias significativas entre lugares.

Resumen de contrastes de hipótesis

	Hipótesis nula	Prueba	Sig.	Decisión
1	La distribución de pH es la misma entre las categorías de Nombre.	Prueba de Kruskal-Wallis para muestras independientes	,027	Rechaza la hipótesis nula.
2	La distribución de Fe es la misma entre las categorías de Nombre.	Prueba de Kruskal-Wallis para muestras independientes	,113	Conserve la hipótesis nula.

Se muestran significaciones asintóticas. El nivel de significancia es ,05.

TESIS DOCTORAL



ANEJO N°4.

**Rango de las variables medidas en
campo.**

Departamento de Ingeniería de Procesos.

Título: Captación de CO₂ por especies de laurisilva en Gran Canaria

Luis Fernando Arencibia Aguilar

Las Palmas de Gran Canaria, a 13 de noviembre de 2015.

	ACEBIÑO								FAYA								LAUREL							
	Acebiño, Fargas, Febrero								Faya, Fargas, Febrero								Laurel, Fargas, Febrero							
FIRGAS	Qleaf	TI	CI	E	gs	A	WUE	Qleaf	TI	CI	E	gs	A	WUE	Qleaf	TI	CI	E	gs	A	WUE			
	N	59	59	59	59	59	59	59	60	60	60	60	60	60	60	60	60	60	60	60	60	60		
Mínimo	49,00	11,60	355,00	,74	,52	2,46	2,39	23,00	11,70	254,00	,61	,07	1,27	1,66	36,00	12,70	356,00	,55	,36	1,41	1,78			
Máximo	515,00	13,20	389,00	1,12	4,55	9,32	11,51	1413,00	22,30	388,00	2,12	1,62	12,60	8,46	361,00	14,00	389,00	,97	4,71	7,48	9,13			
OSORIO	Acebiño, Osorio, Febrero								Faya, Osorio, Febrero								Laurel, Osorio, Febrero							
	Qleaf	TI	CI	E	gs	A	WUE	Qleaf	TI	CI	E	gs	A	WUE	Qleaf	TI	CI	E	gs	A	WUE			
N	45	45	45	45	45	45	45	56	56	56	56	56	56	56	59	59	59	59	59	59	59			
Mínimo	41,00	27,70	0,00	,02	0,00	44	66	25,00	20,10	201,00	,04	,01	61	73	28,00	19,50	237,00	,36	,04	86	1,41			
Máximo	1710,00	34,60	318,00	2,23	,08	6,64	30,50	1712,00	34,40	379,00	3,14	,62	8,50	21,25	314,00	22,40	346,00	1,46	,17	9,26	7,72			
TILOS DE MOYA	Acebiño, Moya, Febrero								Faya, Moya, Febrero								Laurel, Moya, Febrero							
	Qleaf	TI	CI	E	gs	A	WUE	Qleaf	TI	CI	E	gs	A	WUE	Qleaf	TI	CI	E	gs	A	WUE			
N	59	59	59	59	59	59	59	60	60	60	60	60	60	60	60	60	60	60	60	60	60			
Mínimo	36,00	29,40	0,00	,03	0,00	,24	,71	17,00	24,20	110,00	,35	,03	,31	,33	15,00	28,70	0,00	,02	0,00	,20	,87			
Máximo	1763,00	37,70	313,00	,90	,03	3,83	38,60	1691,00	32,60	351,00	1,85	,13	8,89	7,41	1598,00	34,60	316,00	1,16	,04	2,39	44,50			
VIVERO	Acebiño, Vivero, Febrero								Faya, Vivero, Febrero								Laurel, Vivero, Febrero							
	Qleaf	TI	CI	E	gs	A	WUE	Qleaf	TI	CI	E	gs	A	WUE	Qleaf	TI	CI	E	gs	A	WUE			
N	33	33	33	33	33	33	33	60	60	60	60	60	60	60	58	58	58	58	58	58	58			
Mínimo	28,00	17,60	332,00	,61	,13	1,06	1,08	17,00	18,10	283,00	,71	,17	,57	,39	12,00	17,70	204,00	,08	,03	,42	1,00			
Máximo	188,00	20,20	381,00	1,45	1,73	4,45	4,28	1031,00	21,30	381,00	1,74	3,27	9,91	8,54	191,00	18,50	369,00	,68	,28	5,08	36,44			

	PALO BLANCO								VIÑÁTIGO							
	Palo Blanco, Osorio, Febrero								Viñatigo, Osorio, Febrero							
FIRGAS	Qleaf	TI	CI	E	gs	A	WUE	Qleaf	TI	CI	E	gs	A	WUE		
	N	20	20	20	20	20	20	20	19	19	19	19	19	19	19	
Mínimo	25,00	25,40	163,00	,42	,02	,34	0,57	12,00	24,80	0,00	,03	,00	,25	2,31		
Máximo	699,00	27,30	343,00	1,27	,07	5,61	5,78	495,00	26,50	282,00	1,07	,05	4,59	20,33		
OSORIO	Palo Blanco, Tilos de Moya, febrero								Viñatigo, Tilos de Moya, febrero							
	Qleaf	TI	CI	E	gs	A	WUE	Qleaf	TI	CI	E	gs	A	WUE		
N	37	37	37	37	37	37	37	20	20	20	20	20	20	20		
Media	11,0270	14,2432	374,1622	,5476	,1692	0,8600	1,5868	22,4500	16,2150	365,2500	,7175	,1900	1,3655	1,8877		
Mínimo	7,00	13,50	358,00	,29	,10	,13	0,36	12,00	15,00	349,00	,64	,16	,29	0,43		
Máximo	28,00	14,70	395,00	,86	,28	1,85	3,56	30,00	17,20	387,00	0,82	,24	2,71	3,93		
TILOS DE MOYA	Palo Blanco, Tilos de Moya, julio								Viñatigo, Tilos de Moya, julio							
	Qleaf	TI	CI	E	gs	A	WUE	Qleaf	TI	CI	E	gs	A	WUE		
N	20	20	20	20	20	20	20	16	16	16	16	16	16	16		
Media	1341,0500	37,4100	81,6500	1,1715	,0250	4,1730	3,8705	583,5625	33,8813	88,5000	,3613	,0100	1,3856	6,0286		
Mínimo	1003,00	36,60	0,00	,27	,01	1,14	0,80	20,00	31,40	0,00	,04	,00	,48	2,31		
Máximo	1539,00	38,50	266,00	1,99	,04	8,87	9,97	1516,00	36,50	192,00	0,85	,02	2,28	12,86		
VIVERO	Palo Blanco, Vivero, Febrero								Viñatigo, Vivero, Febrero							
	Qleaf	TI	CI	E	gs	A	WUE	Qleaf	TI	CI	E	gs	A	WUE		
N	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16		
Mínimo	57,00	17,20	347,00	,72	,21	1,50	1,70	191,00	17,70	372,00	1,12	,50	3,57	4,50		
Máximo	191,00	17,70	372,00	1,12	,50	3,57	4,50									
VIVERO	Palo Blanco, Vivero, Octubre								Viñatigo, Vivero, Octubre							
	Qleaf	TI	CI	E	gs	A	WUE	Qleaf	TI	CI	E	gs	A	WUE		
N	12	12	12	12	12	12	12	7	7	7	7	7	7	7		
Media	231,5000	34,5250	164,8333	,3400	,0083	1,1042	4,1757	276,4286	30,1714	158,1429	,1371	,0057	0,5557	4,6965		
Mínimo	23,00	31,10	0,00	,03	,00	,17	0,96	36,00	29,00	70,00	,05	,00	,31	1,35		
Máximo	1449,00	39,40	301,00	0,68	,01	2,81	12,67	1694,00	32,70	298,00	0,23	,01	1,05	7,00		

TESIS DOCTORAL



ANEJO N°5.

Regresiones.

Departamento de Ingeniería de Procesos.

Título: Captación de CO₂ por especies de laurisilva en Gran Canaria

Luis Fernando Arencibia Aguilar

Las Palmas de Gran Canaria, a 13 de noviembre de 2015.

REGRESIÓN SEGMENTADO POR ESPECIE, ELIMINANDO VIVERO, SOLAMENTE FEBRERO.

Especie = Acebiño

Variables entradas/eliminadas

Modelo	Variables introducidas	Variables eliminadas	Método
1	Tch		Por pasos (Criterios: Probabilidad- de-F-para- entrar <= ,050, Probabilidad- de-F-para- eliminar >= ,100).
2	Qleaf		Por pasos (Criterios: Probabilidad- de-F-para- entrar <= ,050, Probabilidad- de-F-para- eliminar >= ,100).

Resumen del modelo

Modelo	R	R cuadrado	R cuadrado ajustado	Error estándar de la estimación	Durbin-Watson
1	,562	,316	,309	1,67723	
2	,659	,434	,423	1,53249	1,491

ANOVA

Modelo		Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
1	Regresión	132,332	1	132,332	47,042	,000
	Residuo	286,935	102	2,813		
	Total	419,267	103			
2	Regresión	182,066	2	91,033	38,762	,000
	Residuo	237,201	101	2,349		
	Total	419,267	103			

Coeficientes

Modelo		Coeficientes no estandarizados		Coeficientes estandarizados	t	Sig.
		B	Error estándar	Beta		
1	(Constante)	6,611	,391		16,926	,000
	Tch	-,121	,018	-,562	-6,859	,000
2	(Constante)	6,931	,364		19,063	,000
	Tch	-,171	,019	-,793	-8,798	,000
	Qleaf	,002	,000	,415	4,602	,000

Coeficientes

Modelo		Estadísticas de colinealidad	
		Tolerancia	VIF
1	(Constante)		
	Tch	1,000	1,000
2	(Constante)		
	Tch	,690	1,449
	Qleaf	,690	1,449

Gráficos

Histograma

Variable dependiente: A

Especie: Acebiño

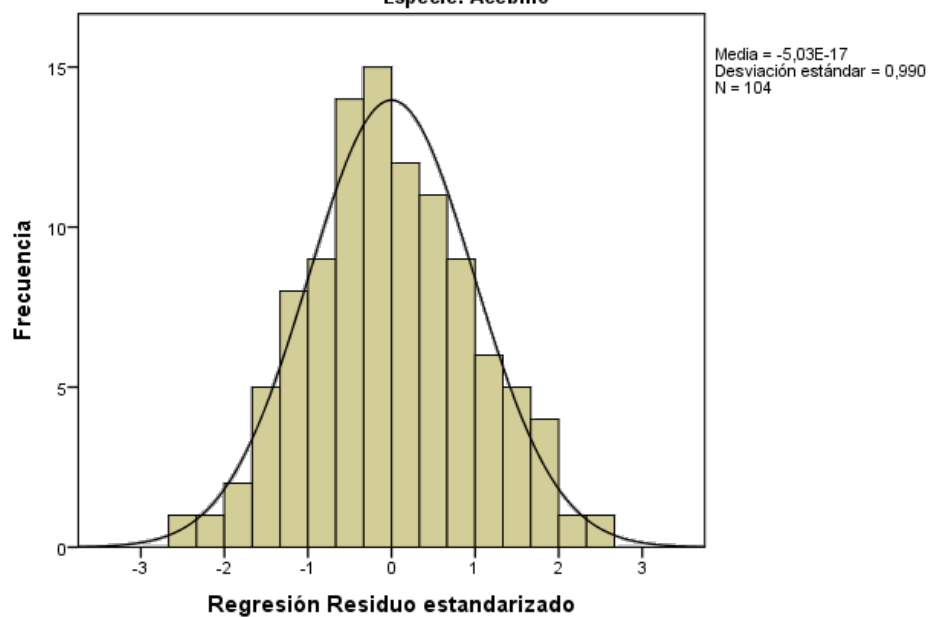
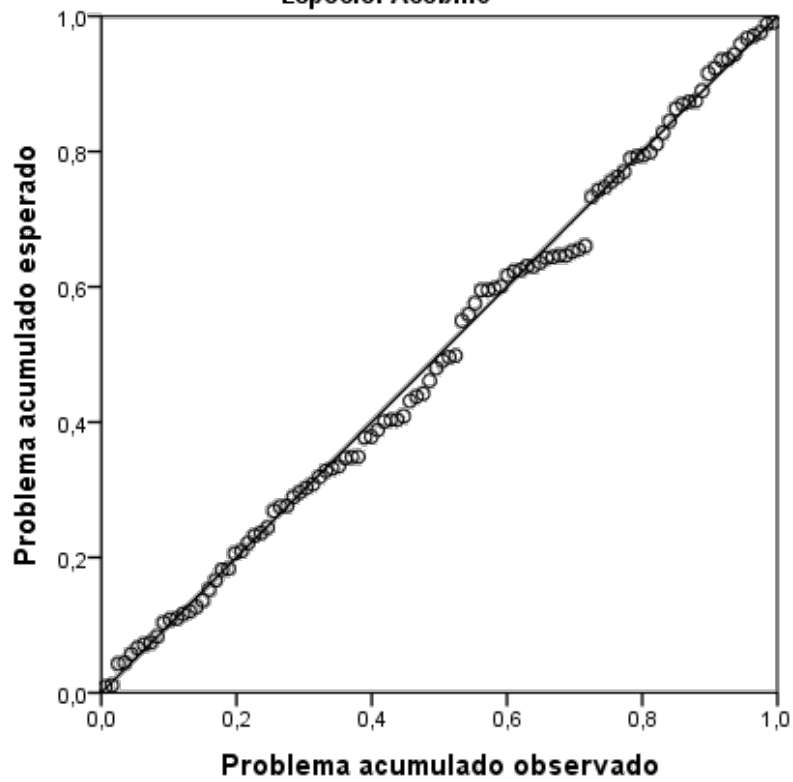


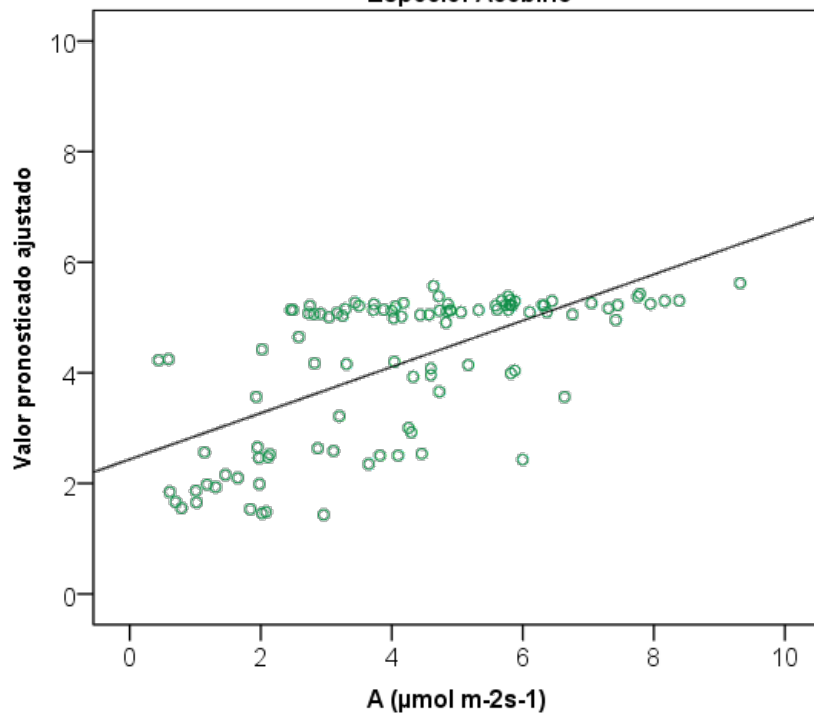
Gráfico P-P normal de regresión Residuo estandarizado

Variable dependiente: A

Especie: Acebiño



Especie: Acebiño



Especie = Faya

Variables entradas/eliminadas

Modelo	Variables introducidas	Variables eliminadas	Método
1	Qleaf		Por pasos (Criterios: Probabilidad- de-F-para- entrar <= ,050, Probabilidad- de-F-para- eliminar >= ,100).
2	Tch		Por pasos (Criterios: Probabilidad- de-F-para- entrar <= ,050, Probabilidad- de-F-para- eliminar >= ,100).
3	VPD		Por pasos (Criterios: Probabilidad- de-F-para- entrar <= ,050, Probabilidad- de-F-para- eliminar >= ,100).

Resumen del modelo

Modelo	R	R cuadrado	R cuadrado ajustado	Error estándar de la estimación	Durbin-Watson
1	,678	,460	,457	1,70301	
2	,789	,623	,619	1,42742	
3	,796	,634	,627	1,41068	1,014

ANOVA

Modelo		Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
1	Regresión	430,135	1	430,135	148,310	,000
	Residuo	504,642	174	2,900		
	Total	934,777	175			
2	Regresión	582,284	2	291,142	142,889	,000
	Residuo	352,493	173	2,038		
	Total	934,777	175			
3	Regresión	592,493	3	197,498	99,244	,000
	Residuo	342,284	172	1,990		
	Total	934,777	175			

Coefficientes

Modelo		Coefficients no estandarizados		Coefficientes estandarizados	t	Sig.
		B	Error estándar	Beta		
1	(Constante)	2,564	,147		17,444	,000
	Qleaf	,003	,000	,678	12,178	,000
2	(Constante)	6,920	,519		13,335	,000
	Qleaf	,005	,000	,948	16,882	,000
	Tch	-,239	,028	-,485	-8,641	,000
3	(Constante)	5,422	,837		6,477	,000
	Qleaf	,005	,000	,966	17,230	,000
	Tch	-,139	,052	-,282	-2,681	,008
	VPD	-,669	,295	-,238	-2,265	,025

Coefficientes

Modelo		Estadísticas de colinealidad	
		Tolerancia	VIF
1	(Constante)		
	Qleaf	1,000	1,000
2	(Constante)		
	Qleaf	,692	1,446
	Tch	,692	1,446
3	(Constante)		
	Qleaf	,677	1,477
	Tch	,192	5,209
	VPD	,193	5,173

Gráficos

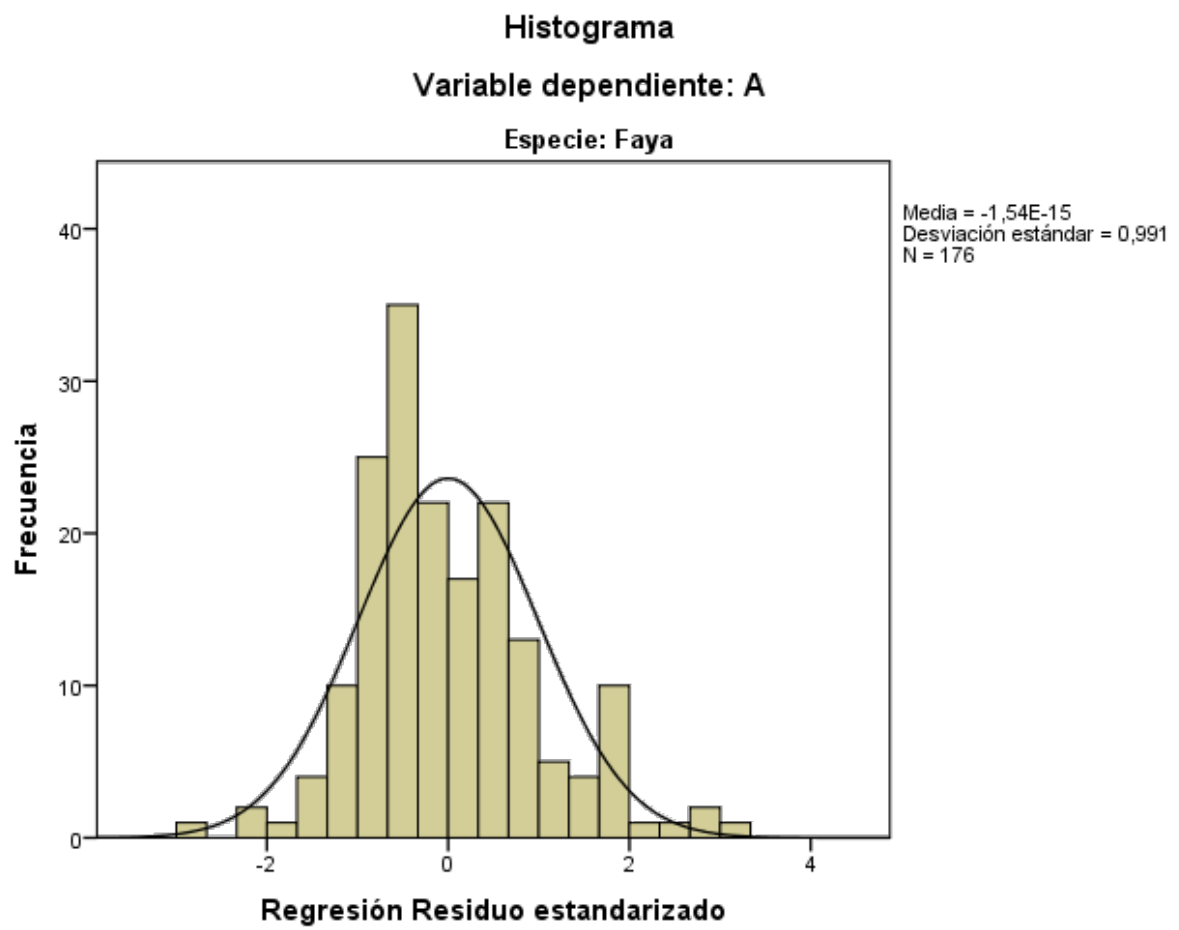
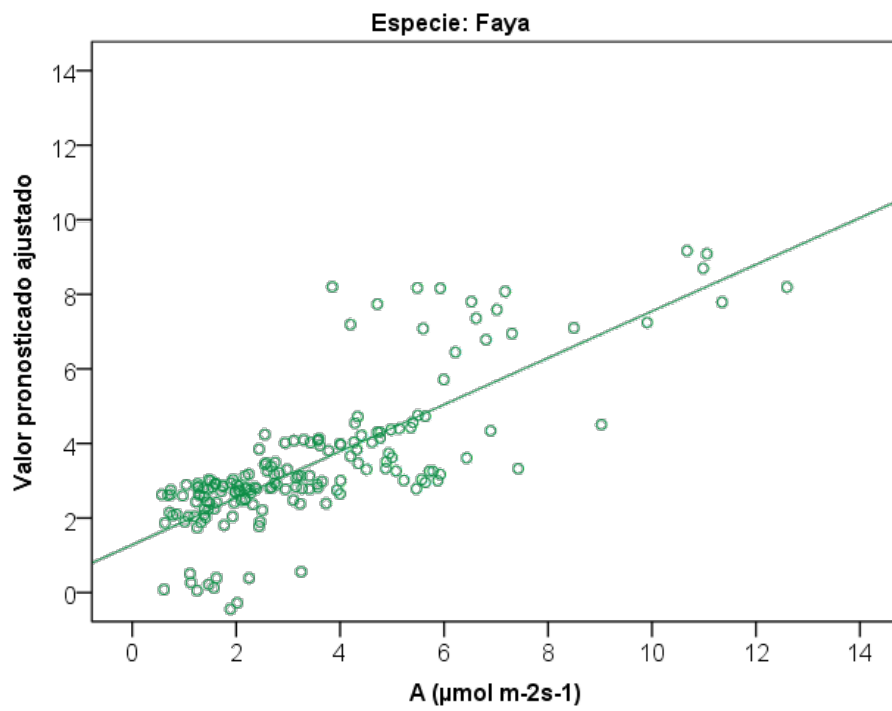
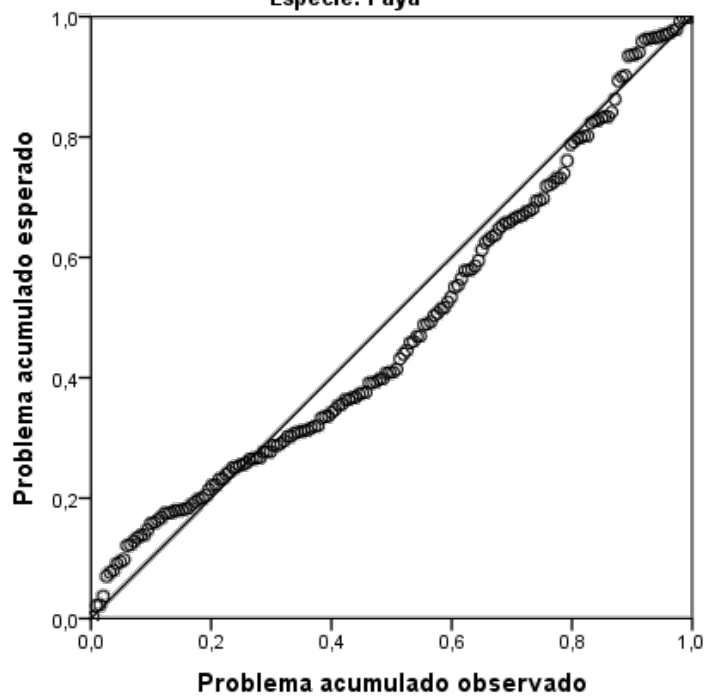


Gráfico P-P normal de regresión Residuo estandarizado

Variable dependiente: A

Especie: Faya



Especie = Laurel

Variables entradas/eliminadas

Modelo	Variables introducidas	Variables eliminadas	Método
1	Qleaf		Por pasos (Criterios: Probabilidad- de-F-para- entrar <= ,050, Probabilidad- de-F-para- eliminar >= ,100).

Resumen del modelo

Modelo	R	R cuadrado	R cuadrado ajustado	Error estándar de la estimación	Durbin-Watson
1	,836	,700	,698	,97173	1,762

ANOVA

Modelo		Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
1	Regresión	384,866	1	384,866	407,588	,000
	Residuo	165,244	175	,944		
	Total	550,110	176			

Coefficientes

Modelo		Coefficients no estandarizados		Coefficients estandarizados	t	Sig.
		B	Error estándar	Beta		
1	(Constante)	,891	,129		6,883	,000
	Qleaf	,019	,001	,836	20,189	,000

Coefficientes

Modelo		Estadísticas de colinealidad	
		Tolerancia	VIF
1	(Constante)		
	Qleaf	1,000	1,000

Gráficos

Histograma

Variable dependiente: A

Especie: Laurel

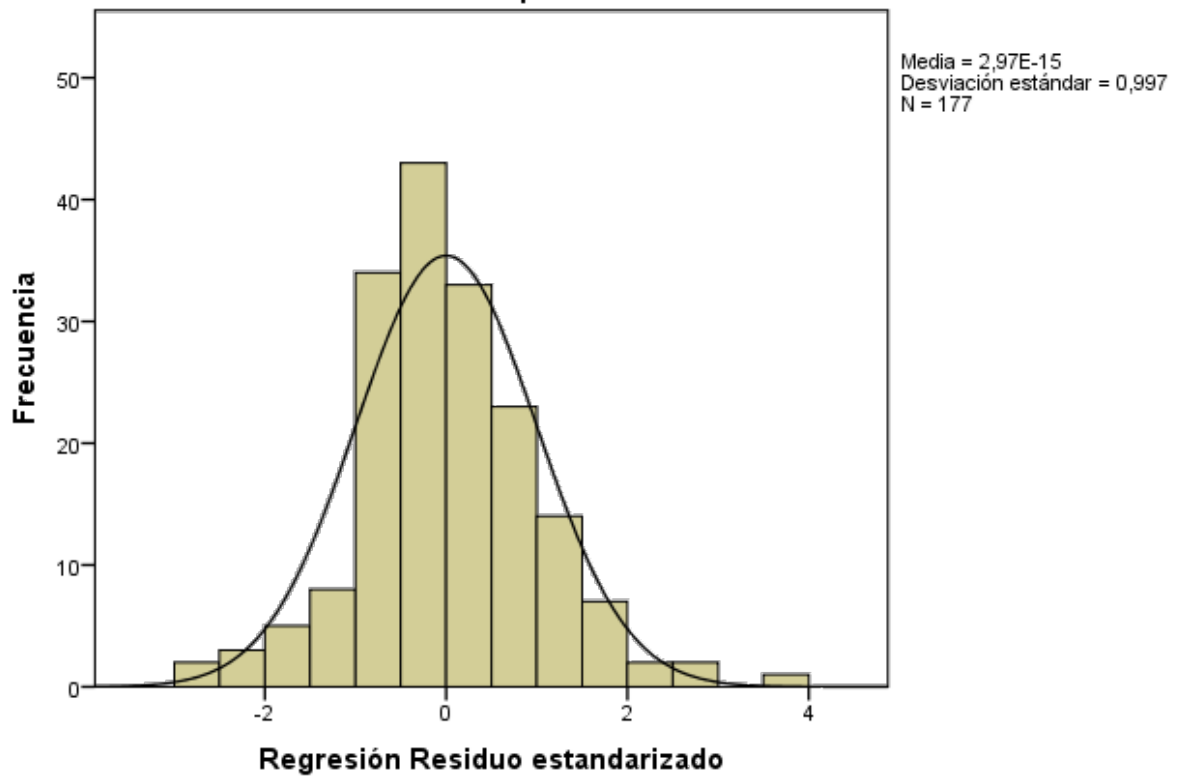
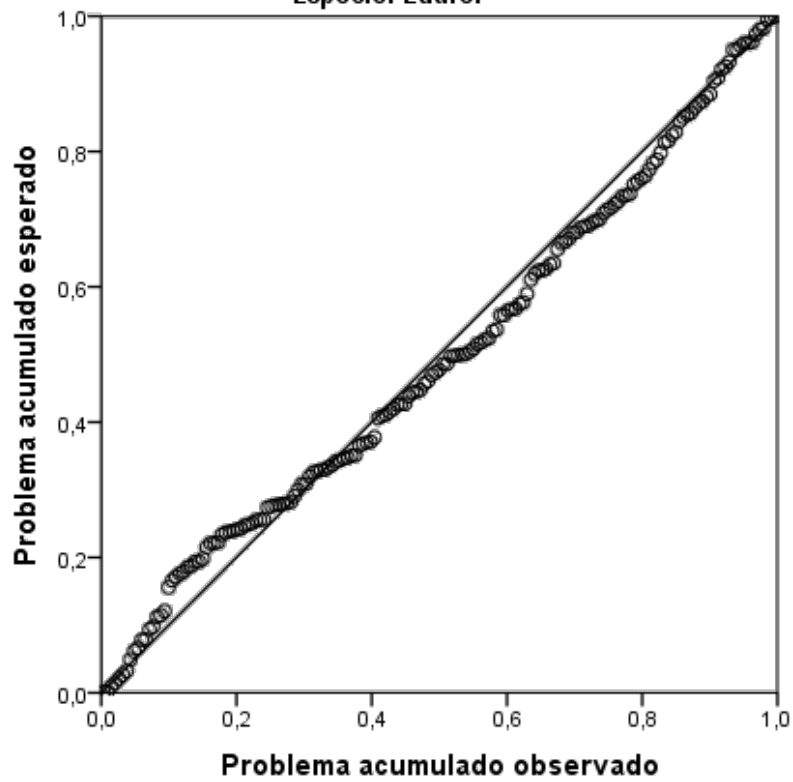


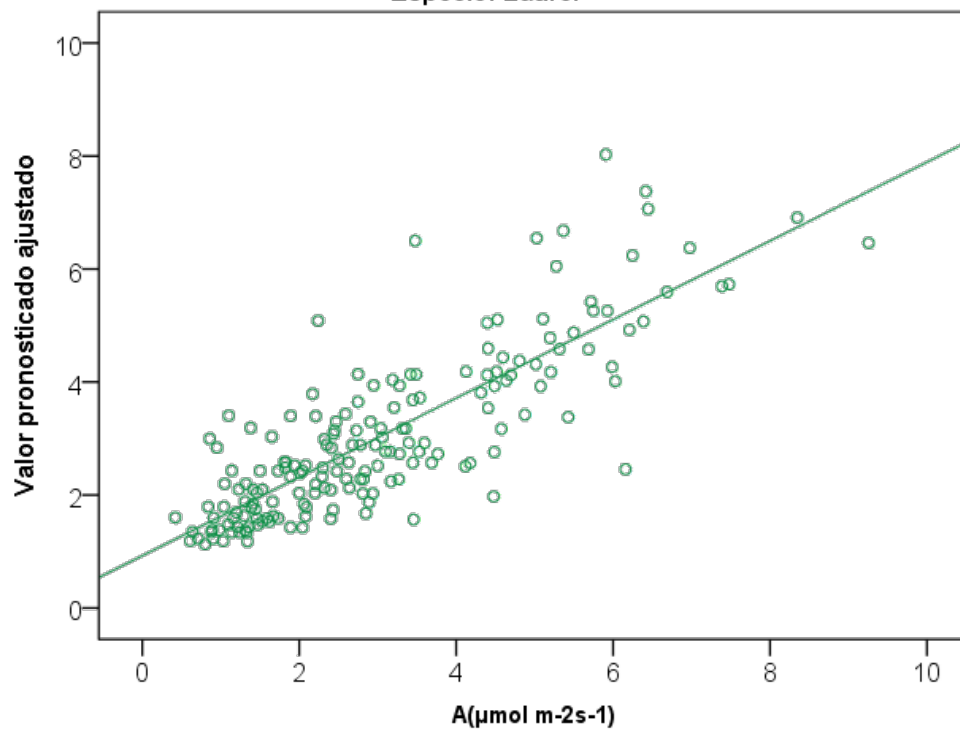
Gráfico P-P normal de regresión Residuo estandarizado

Variable dependiente: A

Especie: Laurel



Especie: Laurel



Especie = Palo Blanco

Variables entradas/eliminadas

Modelo	Variables introducidas	Variables eliminadas	Método
1	Qleaf		Por pasos (Criterios: Probabilidad- de-F-para- entrar <= ,050, Probabilidad- de-F-para- eliminar >= ,100).
2	VPD		Por pasos (Criterios: Probabilidad- de-F-para- entrar <= ,050, Probabilidad- de-F-para- eliminar >= ,100).

Resumen del modelo

Modelo	R	R cuadrado	R cuadrado ajustado	Error estándar de la estimación	Durbin-Watson
1	,746	,557	,549	,69335	
2	,790	,625	,611	,64387	1,835

ANOVA

Modelo		Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
1	Regresión	33,230	1	33,230	69,125	,000
	Residuo	26,440	55	,481		
	Total	59,671	56			
2	Regresión	37,284	2	18,642	44,968	,000
	Residuo	22,386	54	,415		
	Total	59,671	56			

Coeficientes

Modelo		Coeficientes no estandarizados		Coeficientes estandarizados	t	Sig.
		B	Error estándar	Beta		
1	(Constante)	,901	,101		8,919	,000
	Qleaf	,007	,001	,746	8,314	,000
2	(Constante)	-1,181	,672		-1,757	,085
	Qleaf	,006	,001	,582	5,910	,000
	VPD	1,727	,552	,308	3,127	,003

Coeficientes

Modelo		Estadísticas de colinealidad	
		Tolerancia	VIF
1	(Constante)		
	Qleaf	1,000	1,000
2	(Constante)		
	Qleaf	,716	1,396
	VPD	,716	1,396

Gráficos

Histograma
Variable dependiente: A
Especie: Palo Blanco

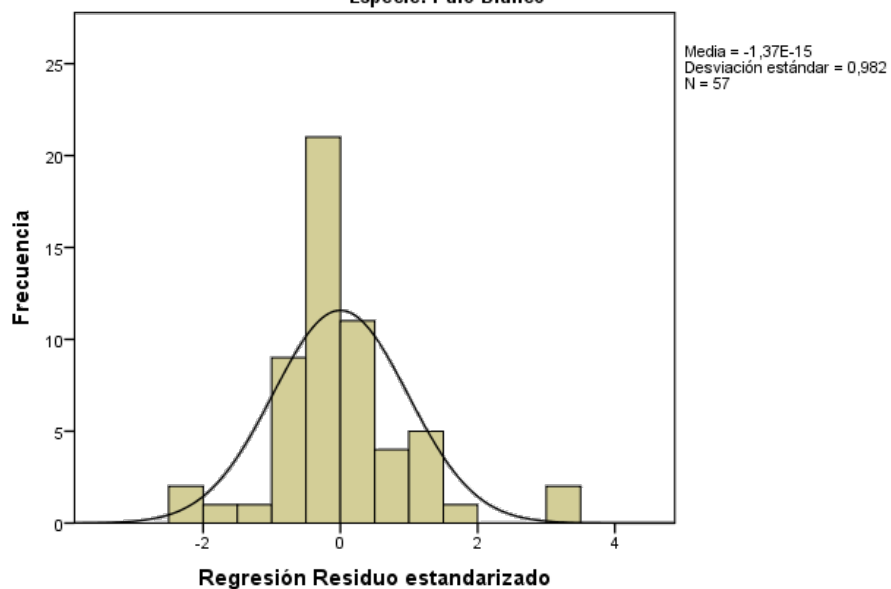
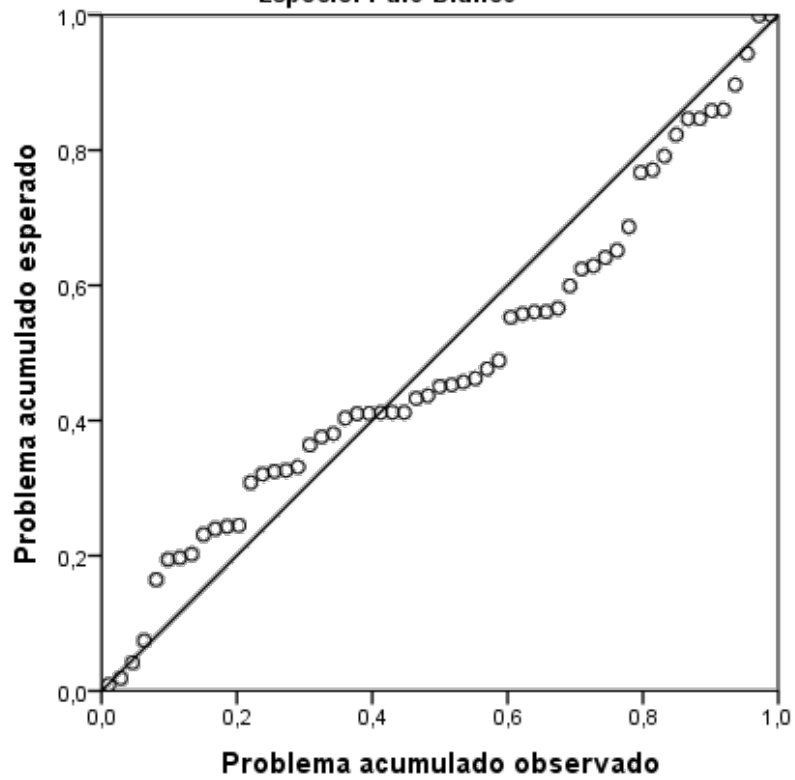


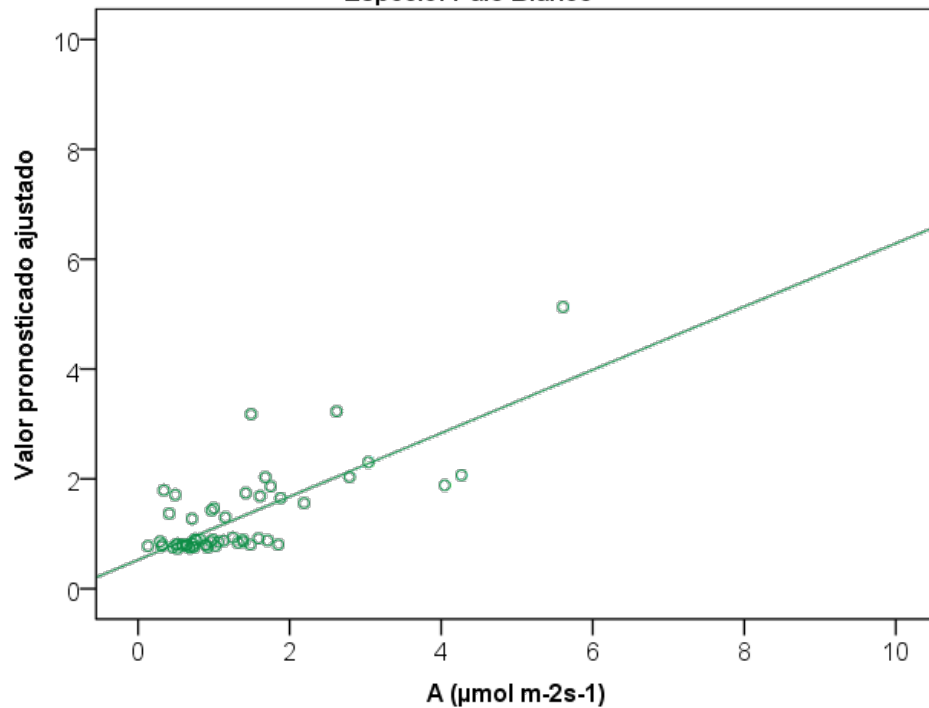
Gráfico P-P normal de regresión Residuo estandarizado

Variable dependiente: A

Especie: Palo Blanco



Especie: Palo Blanco



Especie = Viñatigo

Variables entradas/eliminadas

Modelo	Variables introducidas	Variables eliminadas	Método
1	Qleaf		Por pasos (Criterios: Probabilidad- de-F-para- entrar <= ,050, Probabilidad- de-F-para- eliminar >= ,100).

Resumen del modelo

Modelo	R	R cuadrado	R cuadrado ajustado	Error estándar de la estimación	Durbin-Watson
1	,455	,207	,185	,81292	1,595

ANOVA

Modelo		Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
1	Regresión	6,379	1	6,379	9,653	,004
	Residuo	24,451	37	,661		
	Total	30,830	38			

Coefficientes

Modelo		Coefficients no estandarizados		Coefficientes estandarizados	t	Sig.
		B	Error estándar	Beta		
1	(Constante)	1,226	,152		8,044	,000
	Qleaf	,003	,001	,455	3,107	,004

Coeficientes

Modelo	Estadísticas de colinealidad	
	Tolerancia	VIF
1 (Constante)		
Qleaf	1,000	1,000

Gráficos

Histograma

Variable dependiente: A

Especie: Viñatigo

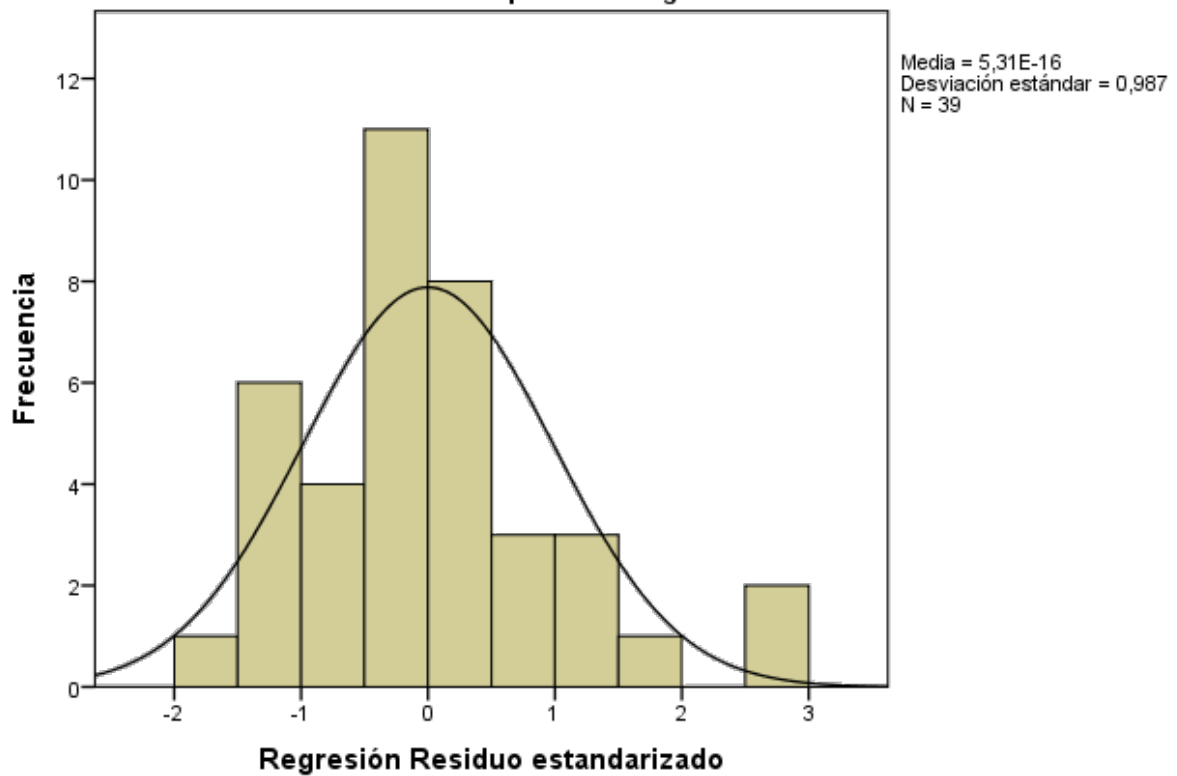
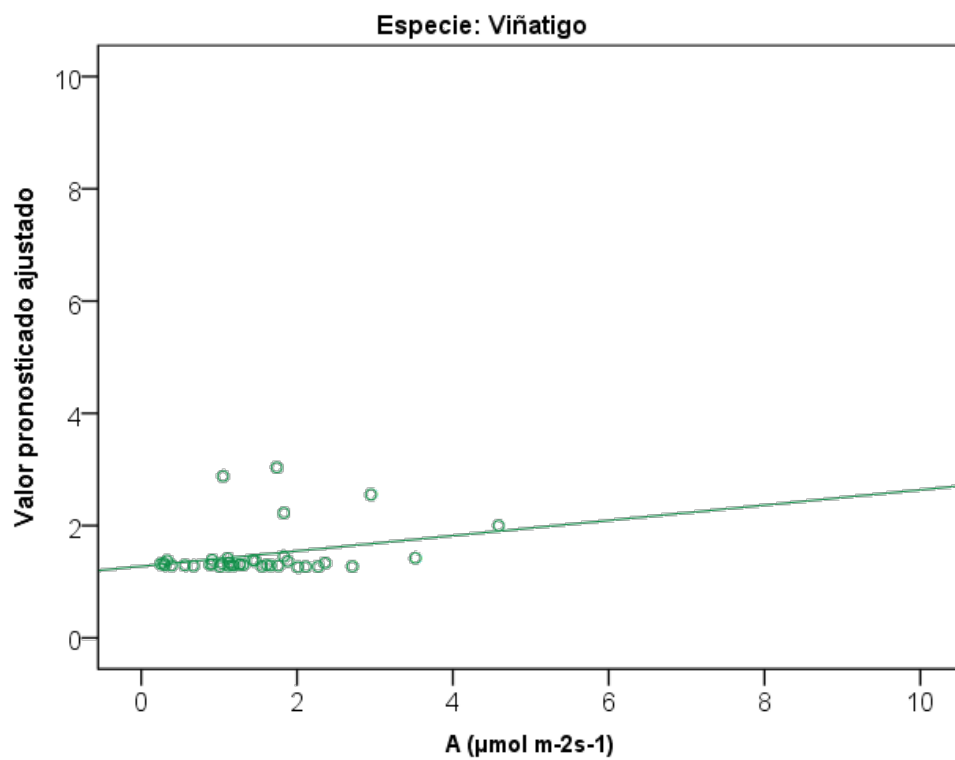
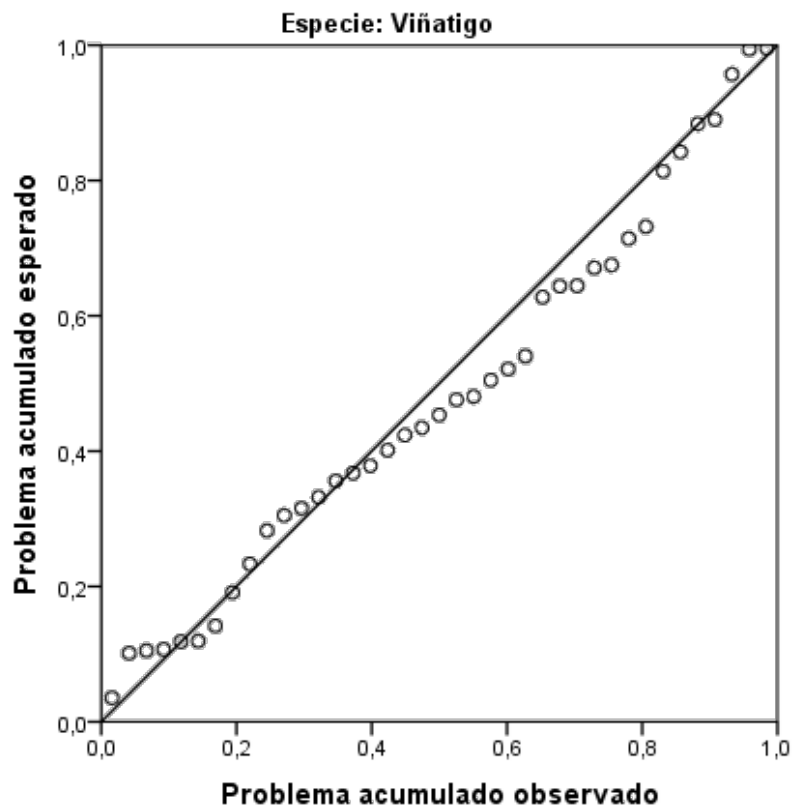


Gráfico P-P normal de regresión Residuo estandarizado

Variable dependiente: A



Regresión segmentado por especie, eliminando vivero, solamente julio y octubre.

Especie = Acebiño

Variables entradas/eliminadas

Modelo	VARIABLES introducidas	VARIABLES eliminadas	Método
1	Qleaf	.	Por pasos (Criterios: Probabilidad- de-F-para- entrar <= ,050, Probabilidad- de-F-para- eliminar >= ,100).
2	Tch	.	Por pasos (Criterios: Probabilidad- de-F-para- entrar <= ,050, Probabilidad- de-F-para- eliminar >= ,100).

Resumen del modelo

Modelo	R	R cuadrado	R cuadrado ajustado	Error estándar de la estimación	Durbin-Watson
1	,365	,133	,125	1,43901	
2	,502	,252	,239	1,34248	1,559

ANOVA

Modelo		Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
1	Regresión	36,491	1	36,491	17,622	,000
	Residuo	238,135	115	2,071		
	Total	274,625	116			
2	Regresión	69,168	2	34,584	19,189	,000
	Residuo	205,457	114	1,802		
	Total	274,625	116			

Coeficientes

Modelo	Coeficientes no estandarizados		Coeficientes estandarizados	t	Sig.
	B	Error estándar	Beta		
1 (Constante)	1,440	,198		7,253	,000
Qleaf	,001	,000	,365	4,198	,000
2 (Constante)	-,931	,587		-1,586	,115
Qleaf	,001	,000	,443	5,331	,000
Tch	,077	,018	,354	4,258	,000

Coeficientes

Modelo	Estadísticas de colinealidad	
	Tolerancia	VIF
1 (Constante)		
Qleaf	1,000	1,000
2 (Constante)		
Qleaf	,951	1,052
Tch	,951	1,052

Gráficos

Histograma

Variable dependiente: A

Especie: Acebiño

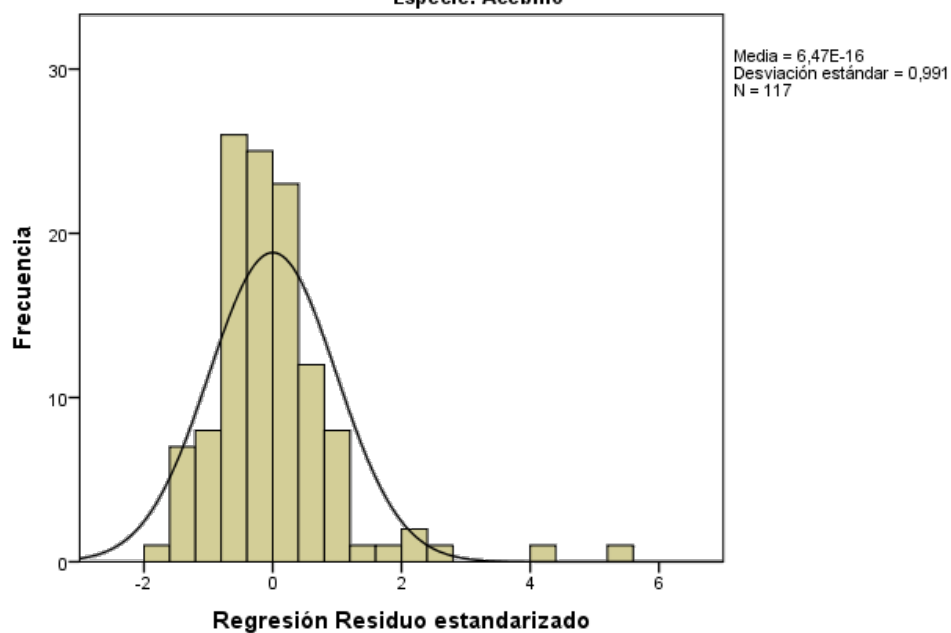


Gráfico P-P normal de regresión Residuo estandarizado

Variable dependiente: A

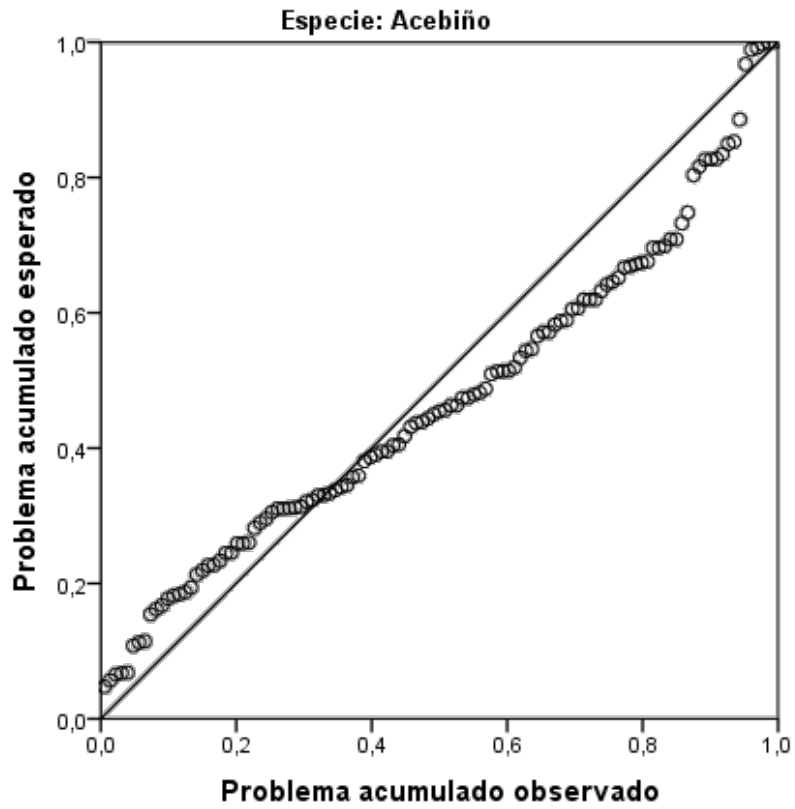
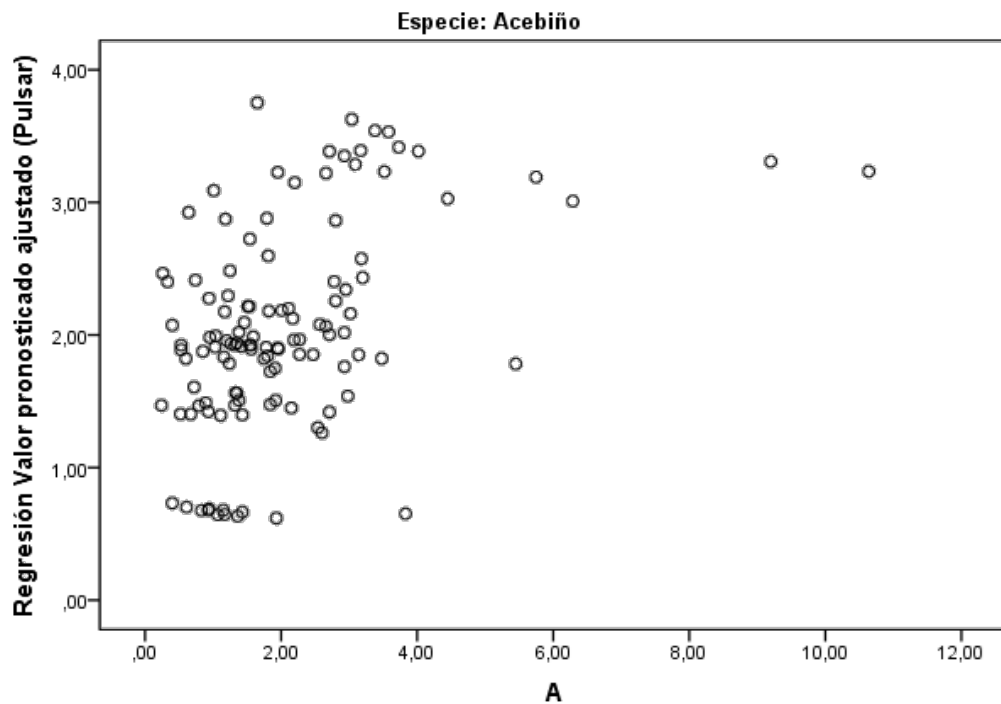


Diagrama de dispersión

Variable dependiente: A



Especie = Faya

Variables entradas/eliminadas

Modelo	Variables introducidas	Variables eliminadas	Método
1	Qleaf	.	Por pasos (Criterios: Probabilidad- de-F-para- entrar <= ,050, Probabilidad- de-F-para- eliminar >= ,100).
2	Tch	.	Por pasos (Criterios: Probabilidad- de-F-para- entrar <= ,050, Probabilidad- de-F-para- eliminar >= ,100).

ANOVA

Modelo	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.	
1	Regresión	60,695	1	60,695	31,760	,000
	Residuo	217,859	114	1,911		
	Total	278,555	115			
2	Regresión	110,969	2	55,485	37,412	,000
	Residuo	167,585	113	1,483		
	Total	278,555	115			

Gráficos

Histograma

Variable dependiente: A

Especie: Faya

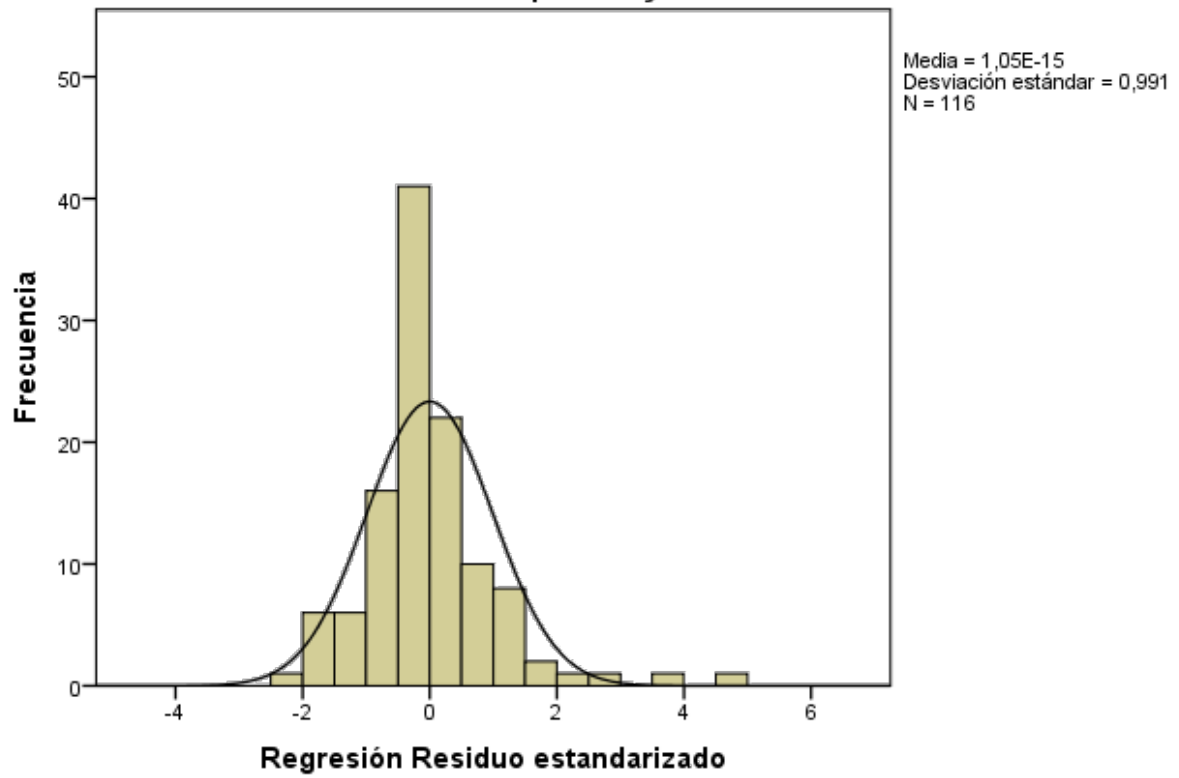


Gráfico P-P normal de regresión Residuo estandarizado

Variable dependiente: A

Especie: Faya

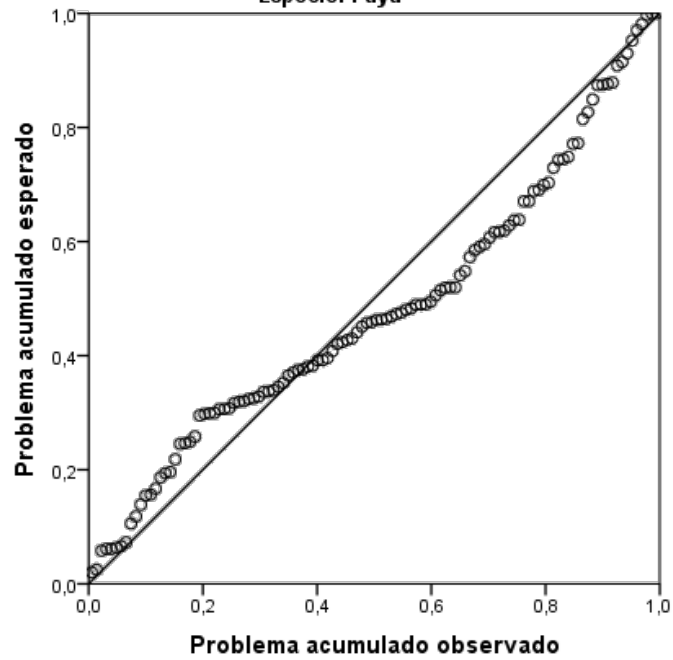
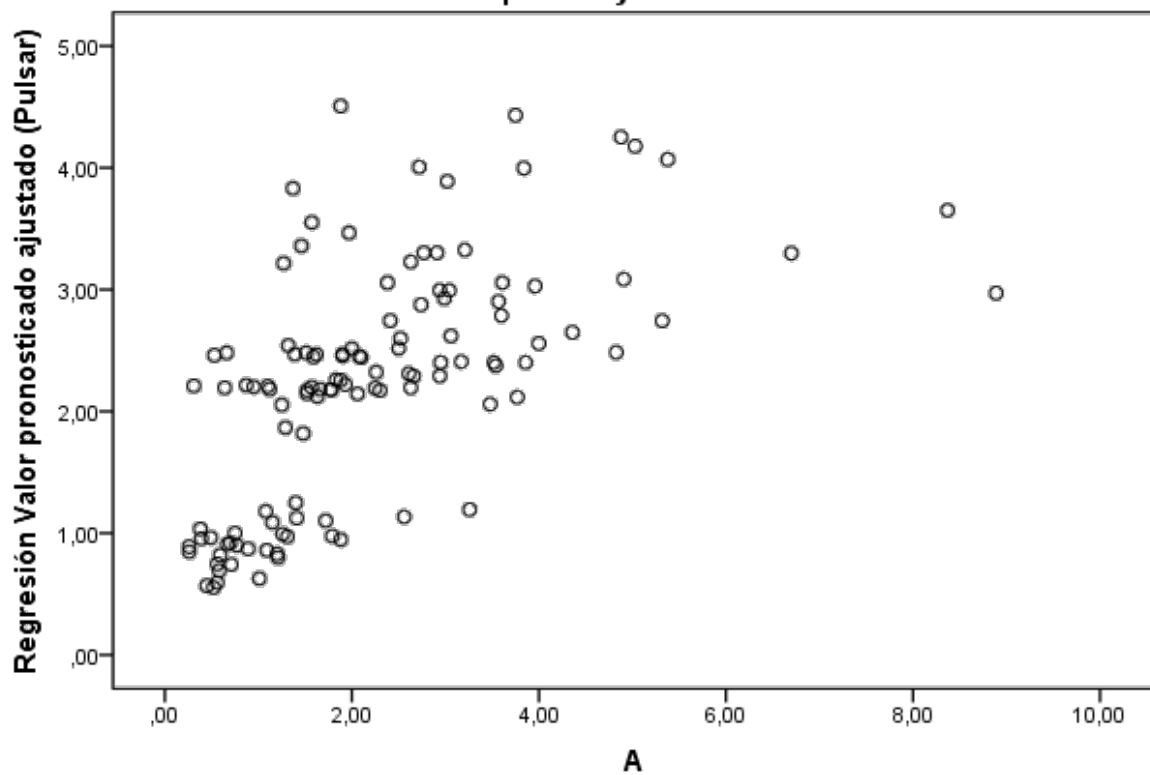


Diagrama de dispersión

Variable dependiente: A

Especie: Faya



Especie = Laurel.

Variables entradas/eliminadas

Modelo	Variables introducidas	Variables eliminadas	Método
1	Tch	.	Por pasos (Criterios: Probabilidad- de-F-para- entrar <= ,050, Probabilidad- de-F-para- eliminar >= ,100).
2	Qleaf	.	Por pasos (Criterios: Probabilidad- de-F-para- entrar <= ,050, Probabilidad- de-F-para- eliminar >= ,100).
3	HR	.	Por pasos (Criterios: Probabilidad- de-F-para- entrar <= ,050, Probabilidad- de-F-para- eliminar >= ,100).

Resumen del modelo

Modelo	R	R cuadrado	R cuadrado ajustado	Error estándar de la estimación	Durbin-Watson
1	,516	,267	,260	1,12586	
2	,622	,387	,376	1,03370	
3	,645	,415	,400	1,01372	1,069

ANOVA

Modelo	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
1 Regresión	54,358	1	54,358	42,884	,000
Residuo	149,573	118	1,268		
Total	203,931	119			
2 Regresión	78,912	2	39,456	36,925	,000
Residuo	125,020	117	1,069		
Total	203,931	119			
3 Regresión	84,726	3	28,242	27,483	,000
Residuo	119,205	116	1,028		
Total	203,931	119			

Gráficos

Histograma

Variable dependiente: A

Especie: Laurel

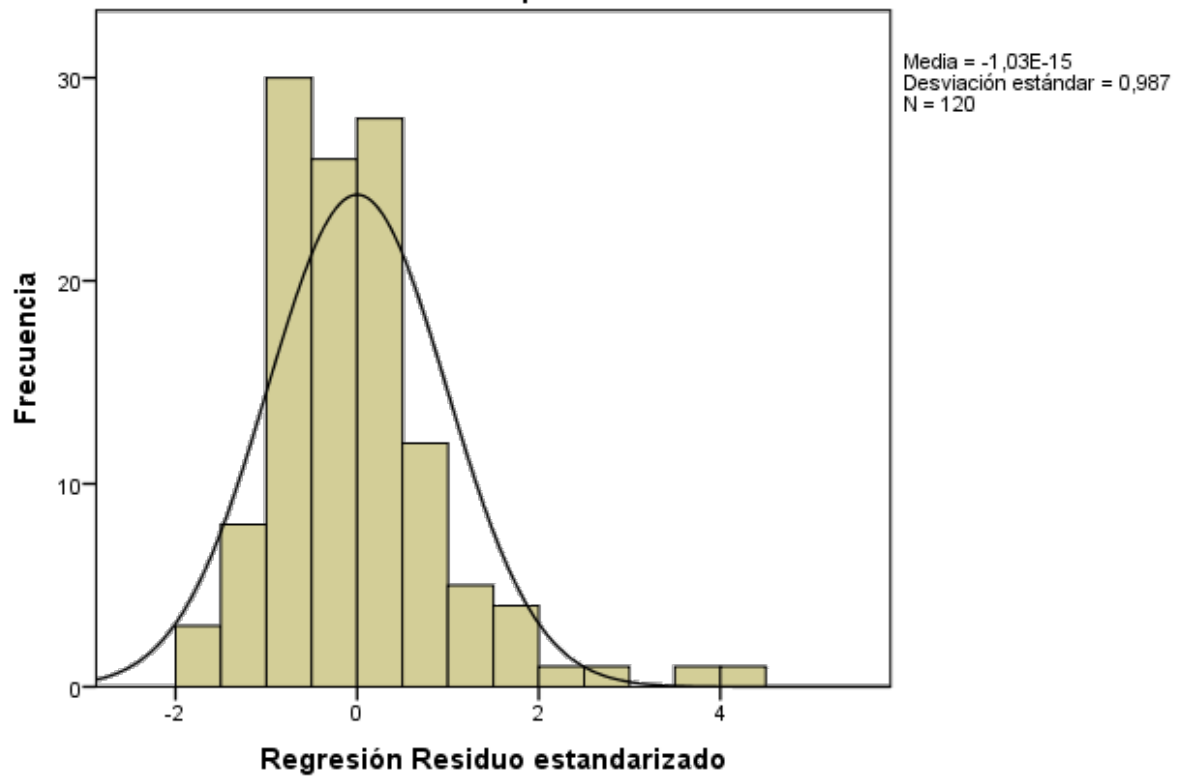


Gráfico P-P normal de regresión Residuo estandarizado

Variable dependiente: A

Especie: Laurel

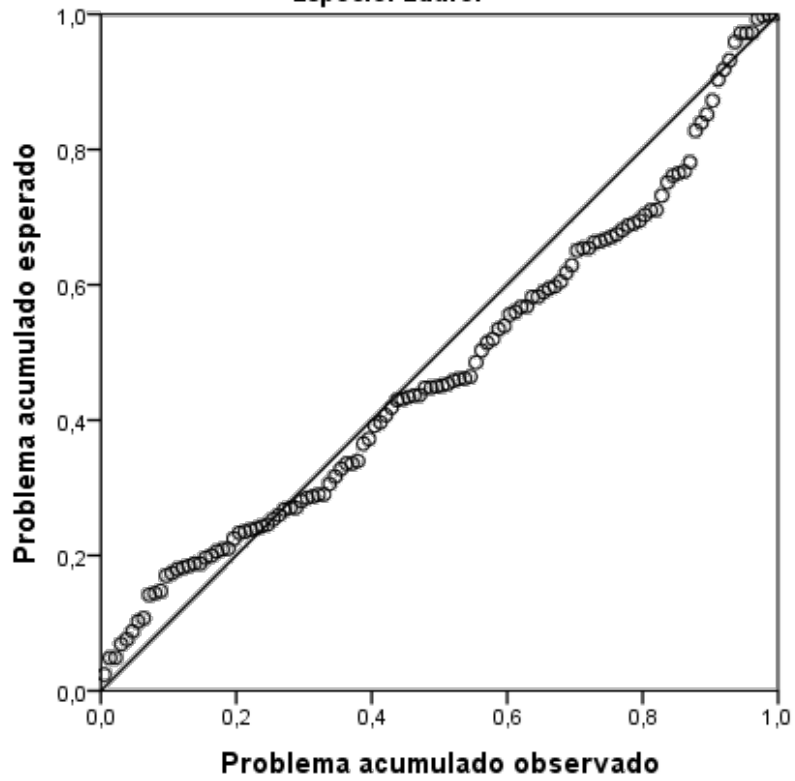
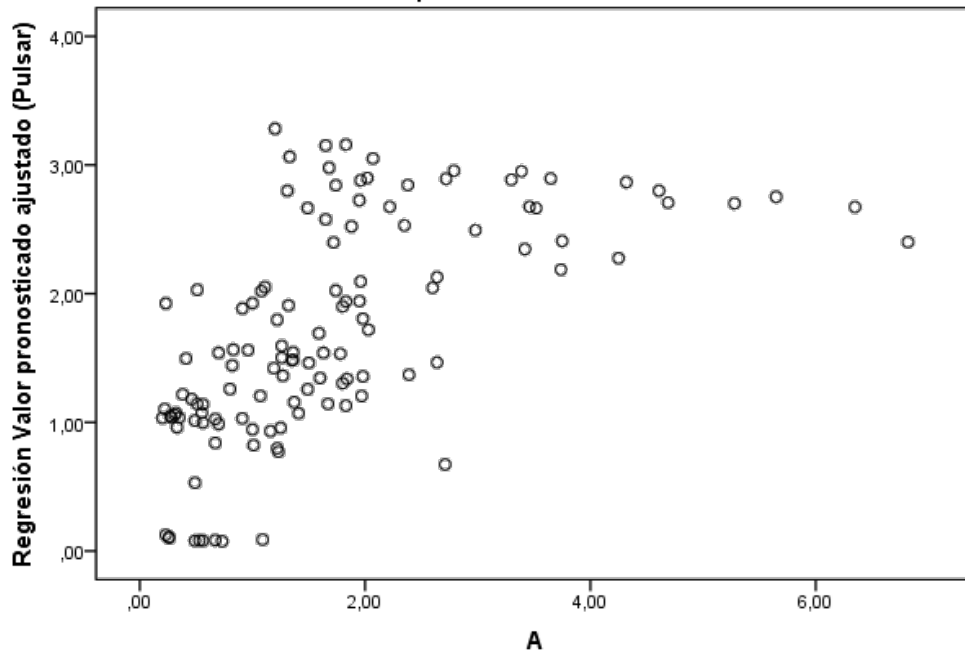


Diagrama de dispersión

Variable dependiente: A

Especie: Laurel



Especie = Palo Blanco

Resumen del modelo

Modelo	R	R cuadrado	R cuadrado ajustado	Error estándar de la estimación	Durbin-Watson
1	,656	,430	,411	1,76617	2,027

ANOVA

Modelo	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
1 Regresión	70,633	1	70,633	22,644	,000
Residuo	93,580	30	3,119		
Total	164,213	31			

Gráficos

Histograma

Variable dependiente: A

Especie: Palo Blanco

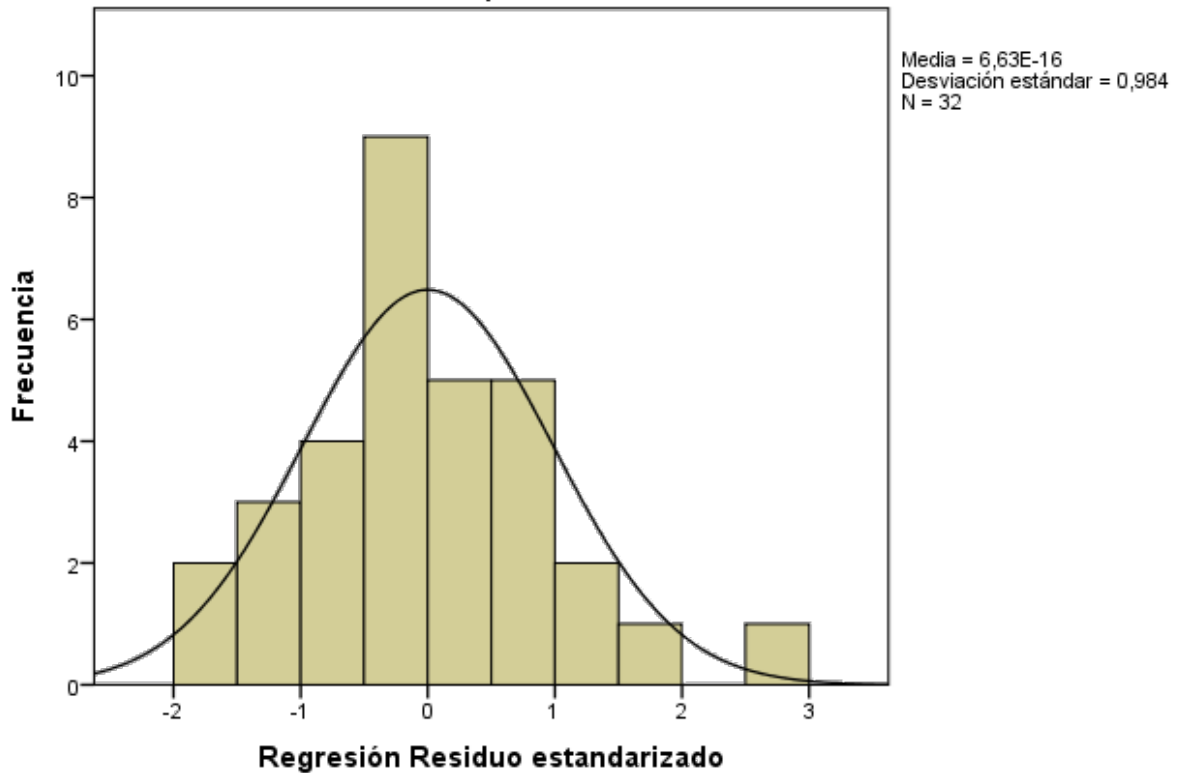
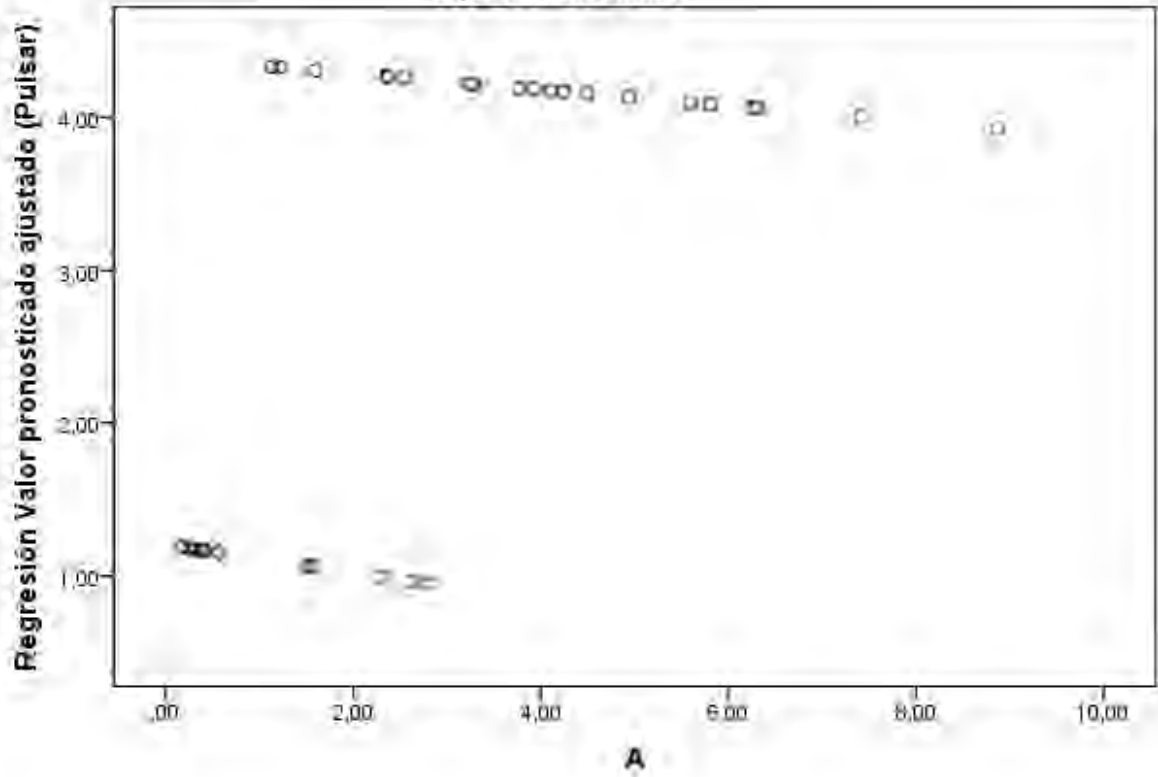


Diagrama de dispersión

Variable dependiente: A

Especie: Palo Blanco



Especie = Viñatigo

Resumen del modelo

Modelo	R	R cuadrado	R cuadrado ajustado	Error estándar de la estimación	Durbin-Watson
1	,895	,800	,786	,27264	1,913

ANOVA

Modelo	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
1 Regresión	4,172	1	4,172	56,125	,000
Residuo	1,041	14	,074		
Total	5,213	15			

Coefficientes

Modelo	Coefficients no estandarizados	Coefficients estandarizados		t	Sig.
		B	Error estándar		
1 (Constante)	-12,318	1,830		-6,729	,000
Tch	,411	,055	,895	7,492	,000

Coefficientes

Modelo	Estadísticas de colinealidad	
	Tolerancia	VIF
1 (Constante)		
Tch	1,000	1,000

Gráficos

Histograma

Variable dependiente: A

Especie: Viñatigo

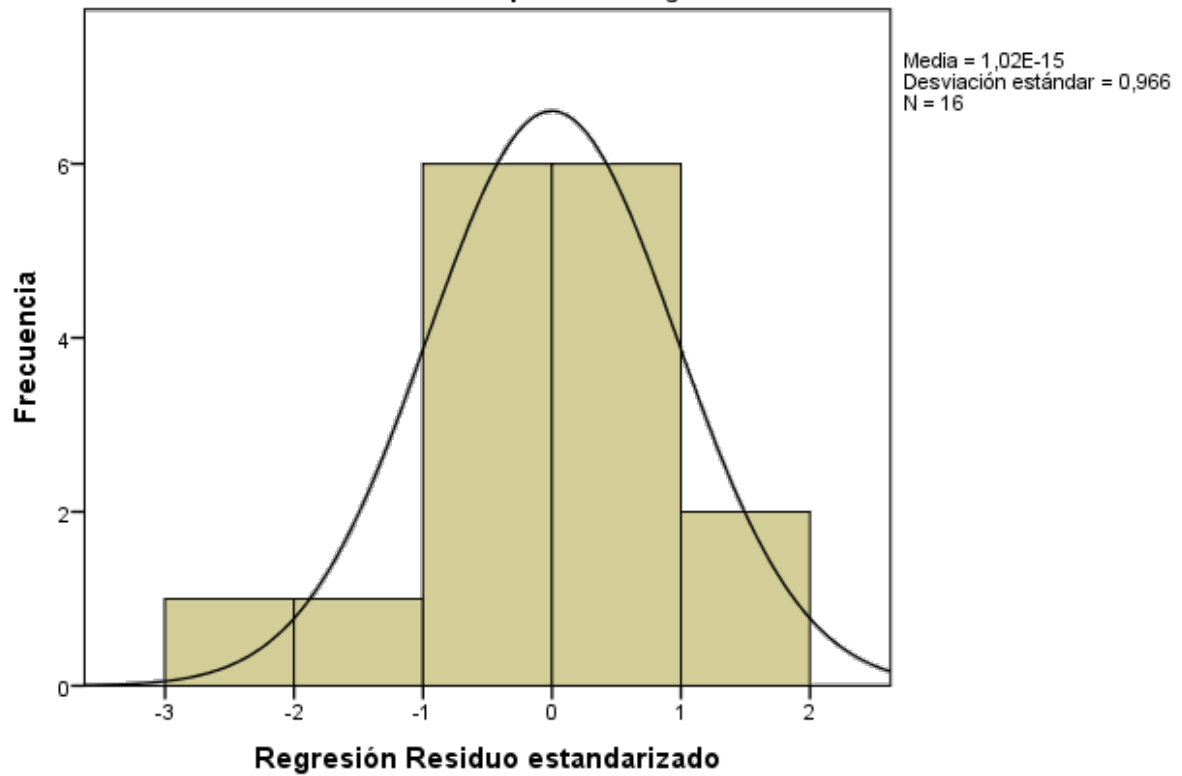


Gráfico P-P normal de regresión Residuo estandarizado

Variable dependiente: A

Especie: Viñatigo

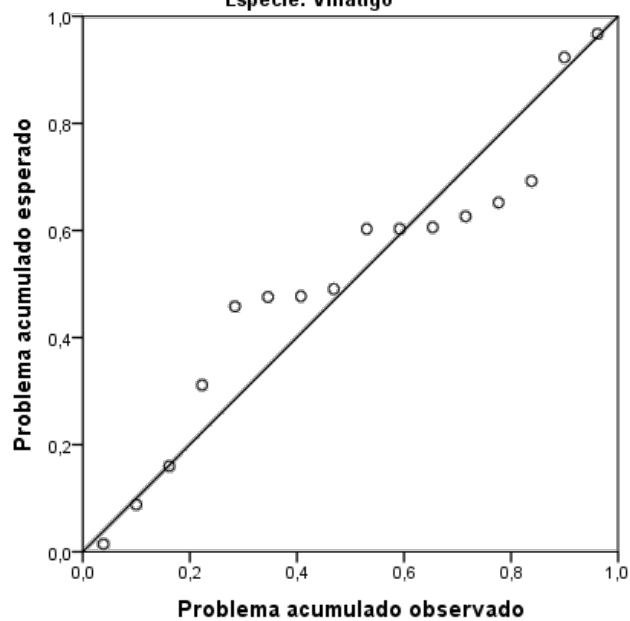
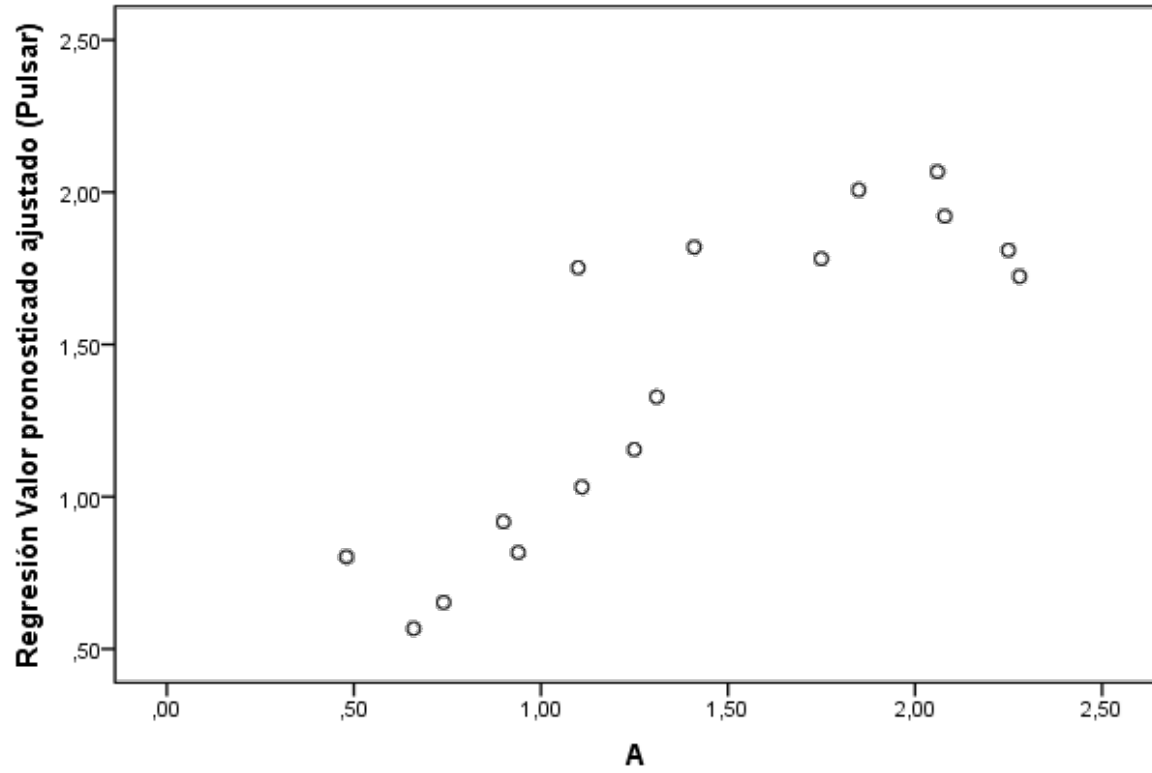


Diagrama de dispersión

Variable dependiente: A

Especie: Viñatigo



REGRESIÓN SEGMENTADO POR ESPECIE, ÚNICAMENTE VIVERO.

Especie = Acebiño

Variables entradas/eliminadas

Modelo	Variables introducidas	Variables eliminadas	Método
1	Qleaf		Por pasos (Criterios: Probabilidad- de-F-para- entrar <= ,050, Probabilidad- de-F-para- eliminar >= ,100).
2	VPD		Por pasos (Criterios: Probabilidad- de-F-para- entrar <= ,050, Probabilidad- de-F-para- eliminar >= ,100).

Resumen del modelo

Modelo	R	R cuadrado	R cuadrado ajustado	Error estándar de la estimación	Durbin-Watson
1	,466	,217	,192	,72604	
2	,634	,402	,362	,64534	1,981

Coefficientes

Modelo		Coefficients no estandarizados		Coefficientes estandarizados	t	Sig.
		B	Error estándar	Beta		
1	(Constante)	1,304	,337		3,870	,001
	Qleaf	,009	,003	,466	2,934	,006
2	(Constante)	2,108	,400		5,276	,000
	Qleaf	,012	,003	,645	4,214	,000
	VPD	-15,485	5,095	-,465	-3,039	,005

Coeficientes

Modelo		Estadísticas de colinealidad	
		Tolerancia	VIF
1	(Constante)		
	Qleaf	1,000	1,000
2	(Constante)		
	Qleaf	,853	1,173
	VPD	,853	1,173

Gráficos

Histograma

Variable dependiente: A

Especie: Acebiño

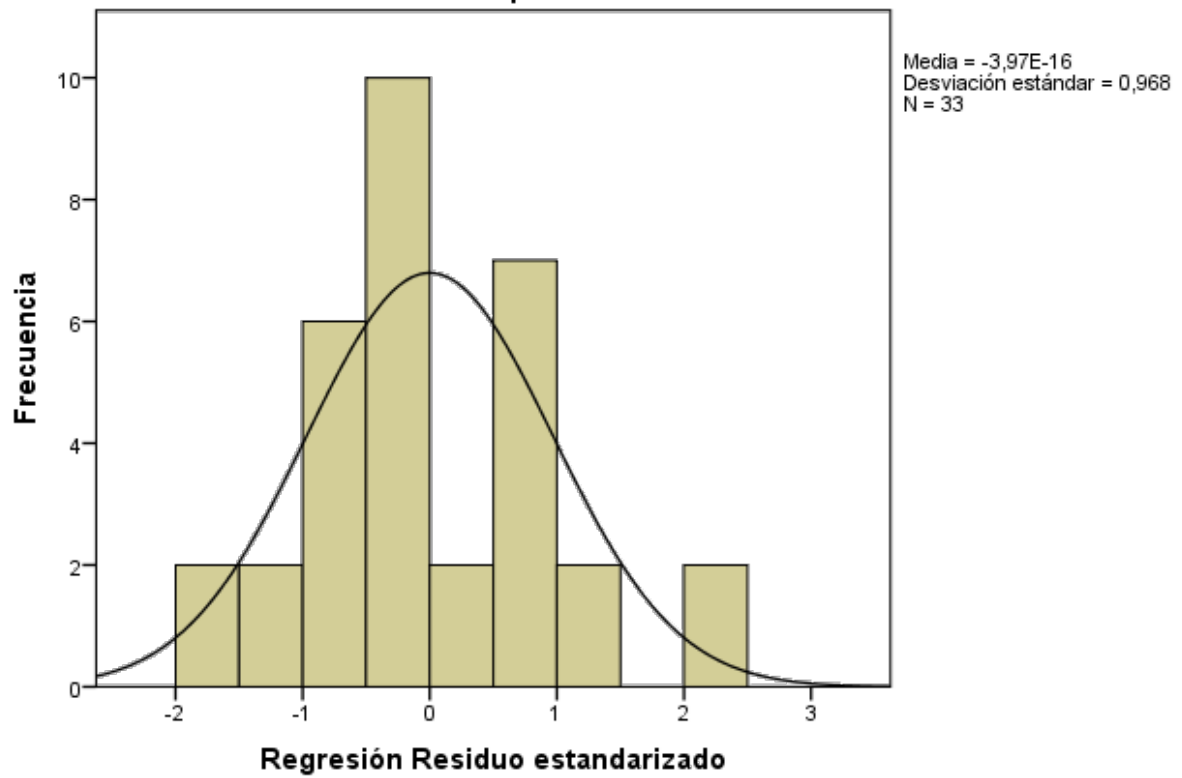


Gráfico P-P normal de regresión Residuo estandarizado

Variable dependiente: A

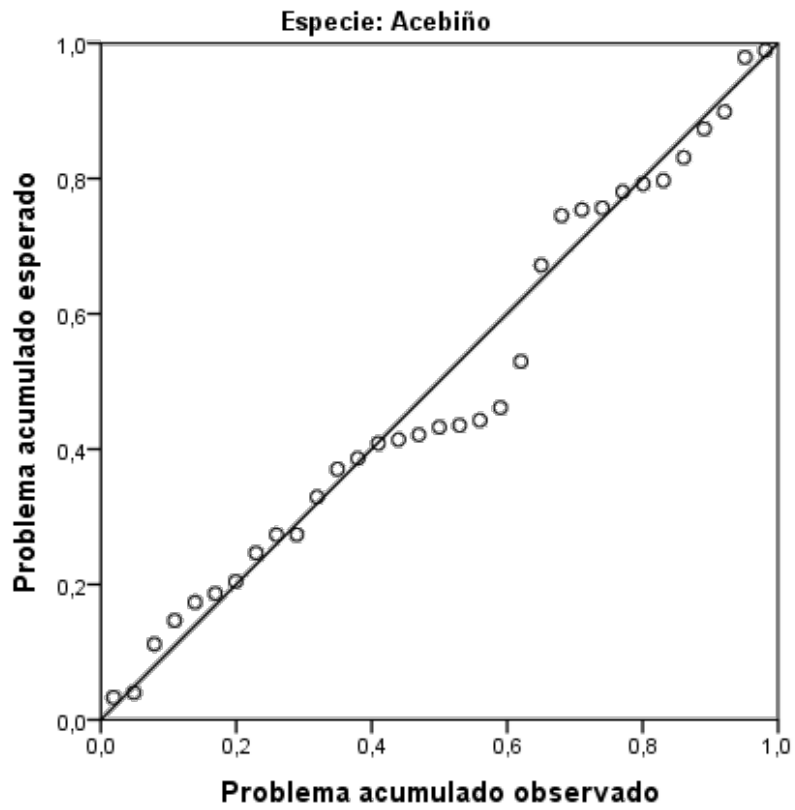
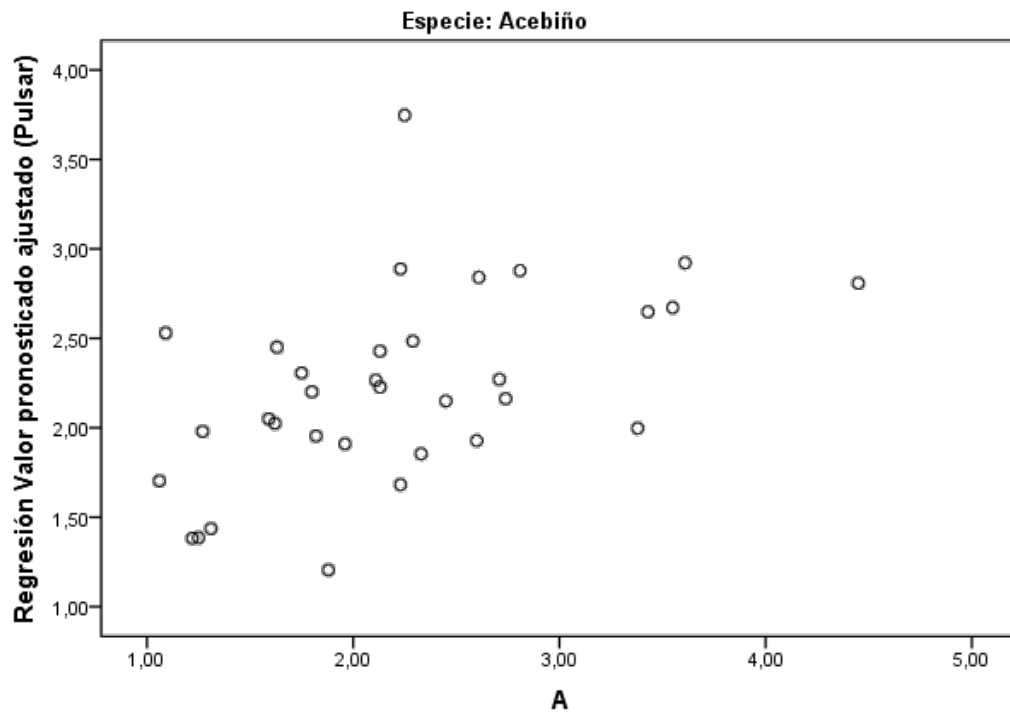


Diagrama de dispersión

Variable dependiente: A



Especie = Laurel

Variables entradas/eliminadas

Modelo	Variables introducidas	Variables eliminadas	Método
1	Qleaf		Por pasos (Criterios: Probabilidad- de-F-para- entrar <= ,050, Probabilidad- de-F-para- eliminar >= ,100).
2	VPD		Por pasos (Criterios: Probabilidad- de-F-para- entrar <= ,050, Probabilidad- de-F-para- eliminar >= ,100).

Resumen del modelo

Modelo	R	R cuadrado	R cuadrado ajustado	Error estándar de la estimación	Durbin-Watson
1	,356	,127	,112	2,25791	
2	,579	,335	,312	1,98796	2,074

ANOVA

Modelo		Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
1	Regresión	42,972	1	42,972	8,429	,005
	Residuo	295,693	58	5,098		
	Total	338,665	59			
2	Regresión	113,400	2	56,700	14,347	,000
	Residuo	225,264	57	3,952		
	Total	338,665	59			

Gráficos

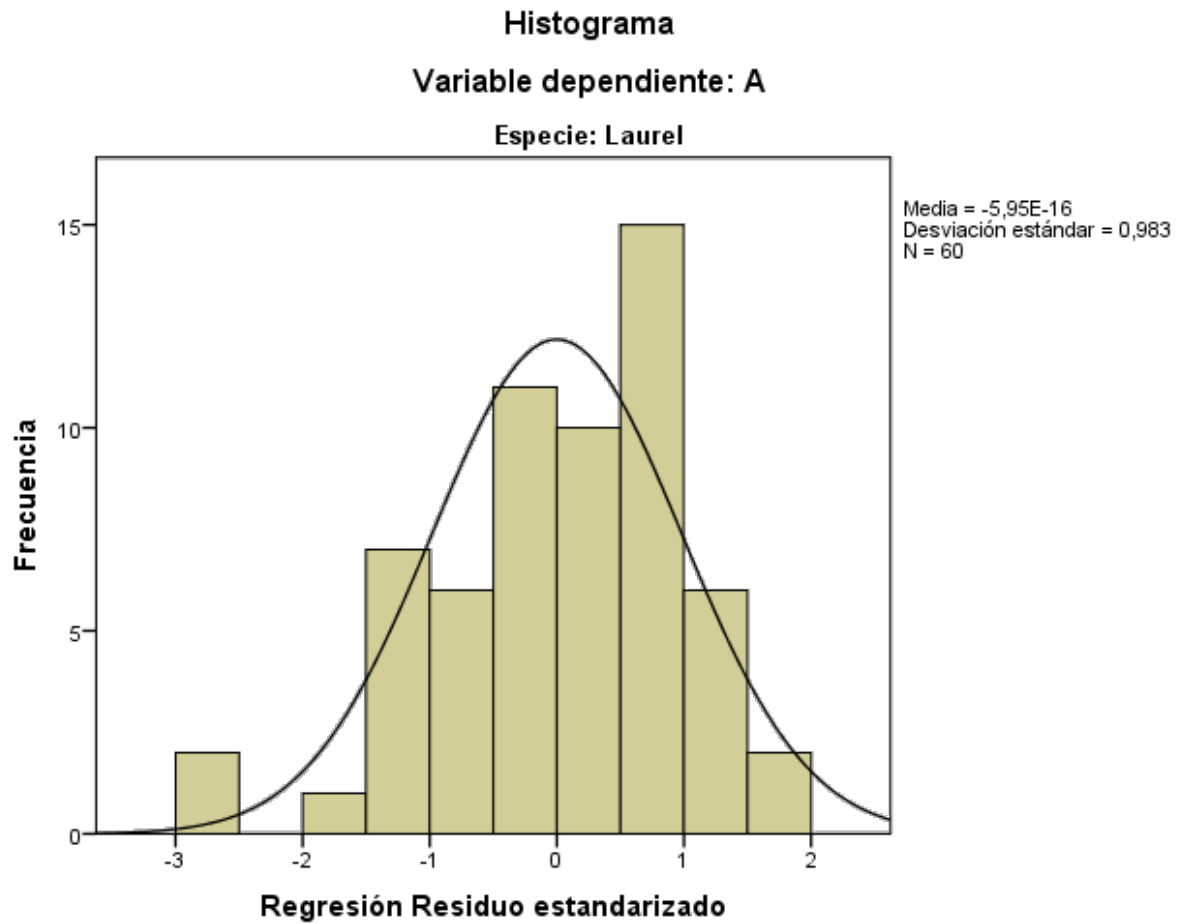


Gráfico P-P normal de regresión Residuo estandarizado

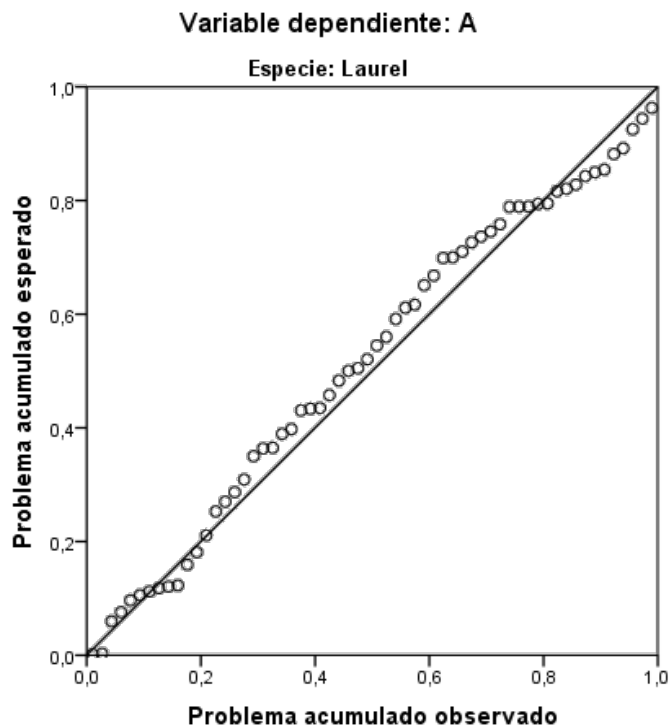
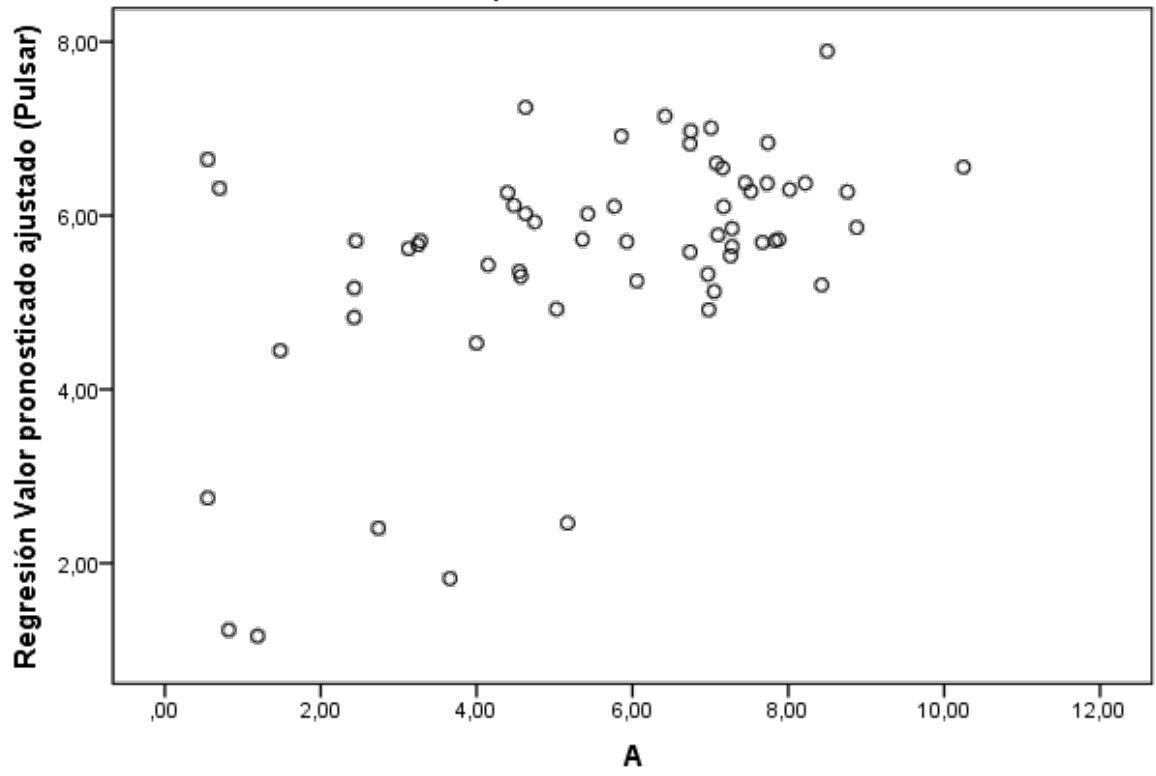


Diagrama de dispersión

Variable dependiente: A

Especie: Laurel



Especie = Viñatigo

Variables entradas/eliminadas

Modelo	Variables introducidas	Variables eliminadas	Método
1	VPD		Por pasos (Criterios: Probabilidad- de-F-para- entrar <= ,050, Probabilidad- de-F-para- eliminar >= ,100).

Resumen del modelo

Modelo	R	R cuadrado	R cuadrado ajustado	Error estándar de la estimación	Durbin-Watson
1	,898	,807	,797	,49908	2,522

Coefficientes

Modelo		Coefficients no estandarizados		Coefficientes estandarizados	t	Sig.
		B	Error estándar	Beta		
1	(Constante)	2,766	,131		21,178	,000
	VPD	-1,590	,170	-,898	-9,358	,000

Coefficientes

Modelo		Estadísticas de colinealidad	
		Tolerancia	VIF
1	(Constante)		
	VPD	1,000	1,000

Gráficos

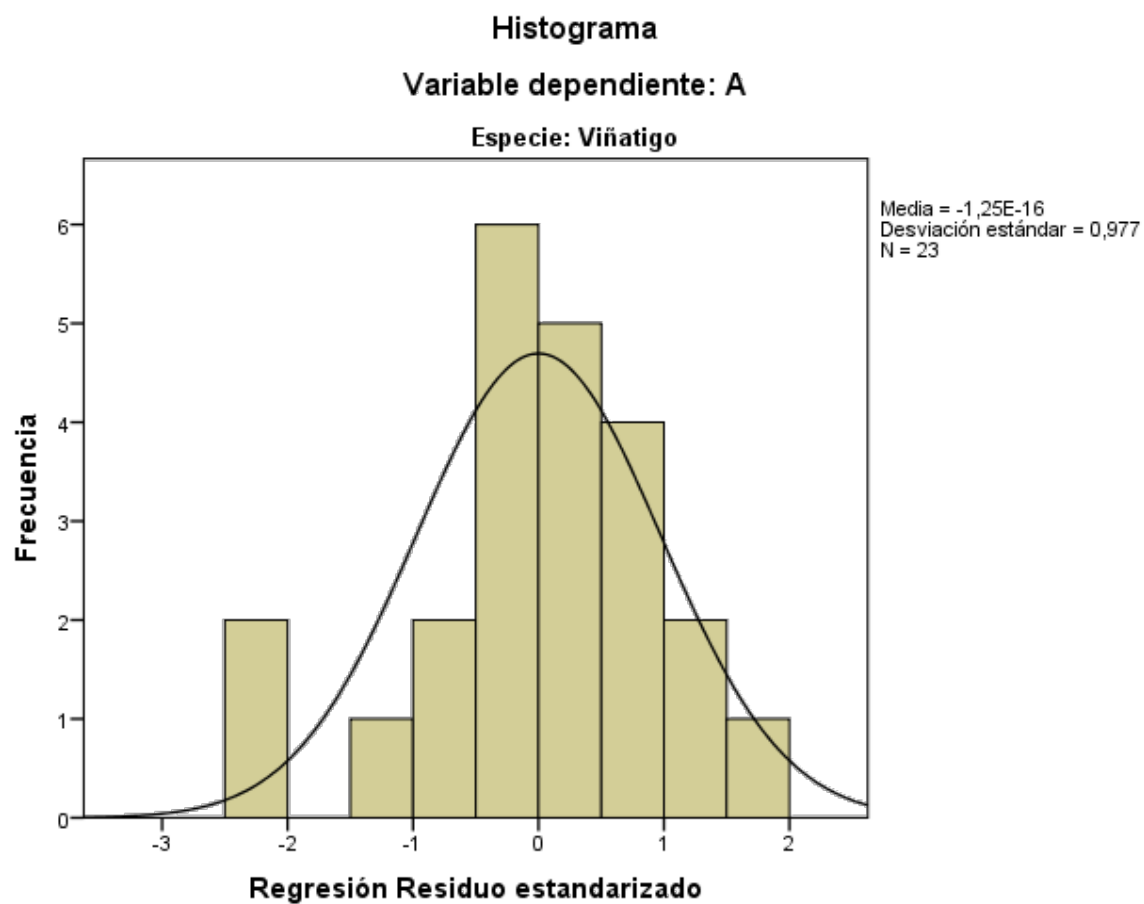


Gráfico P-P normal de regresión Residuo estandarizado

Variable dependiente: A

Especie: Viñatigo

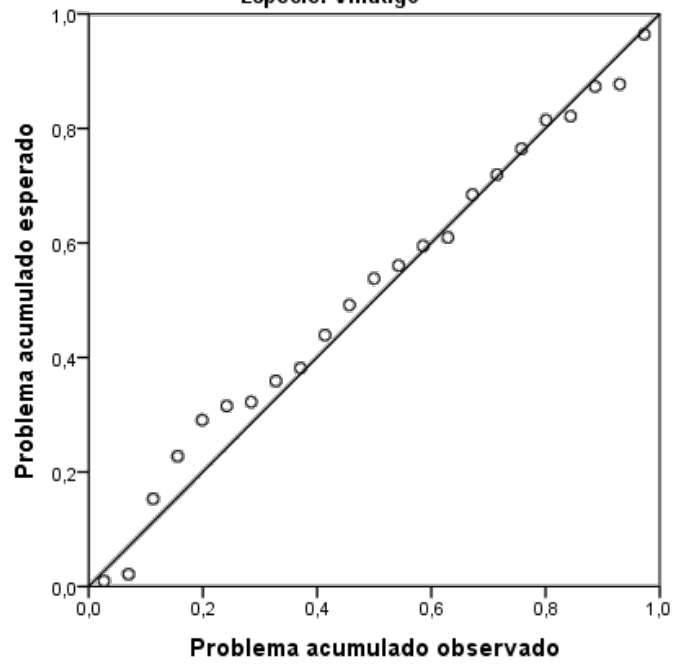


Diagrama de dispersión

Variable dependiente: A

Especie: Viñatigo

