Universidad de Sevilla
Departamento
de Biología Vegetal
y Ecología

MODELIZACIÓN DEL INTERCAMBIO GASEOSO EN EL OLIVO: aplicación a la optimación del riego

Antonio Díaz Espejo

Junio de 2000

TD-[illegible]
171

UNIVERSIDAD DE SEVILLA

FACULTAD DE BIOLOGIA
BIBLIOTECA

Doy mi autorización a la Biblioteca de esta Facultad para que mi Tesis Doctoral MODELIZACION DEL INTERCAMBIO GASEOSO EN EL OLIVO: APLICACION A LA OPTIMACION DEL RIEGO, ANTONIO DIAZ ESPEJO sea consultada, según la modalidad/es indicadas:

- (X) Consulta en depósito.
- – Préstamo interbibliotecario.
- – Reproducción parcial.
- – Reproducción total.
- – Tipo de Usuarios.
- – Otros términos.

ANTONIO DIAZ ESPEJO

Firmado:

Sevilla, a 8 de Noviembre de 19~~88~~ 2000

UNIVERSIDAD DE SEVILLA
NEGOCIADO DE TESIS

Queda registrado este Título de Doctor al folio 40 número 110 del libro correspondiente.

Sevilla, 26 JUN. 2000

El Jefe del Negociado,

UNIVERSIDAD DE SEVILLA

Depositado en 29/06/00
de la
de esta Universidad desde el dia
hasta el dia

Sevilla 10 de Julio de 2000

EL DIRECTOR DE Departamento

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA VEGETAL Y ECOLOGÍA

R.19.088

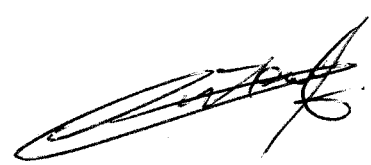
UNIVERSIDAD DE SEVILLA

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA VEGETAL Y ECOLOGÍA

MODELIZACIÓN DEL INTERCAMBIO GASEOSO EN EL OLIVO: APLICACIÓN A LA OPTIMACIÓN DEL RIEGO

Memoria para optar al grado de Doctor por la Universidad de Sevilla que presenta y firma el licenciado Antonio Díaz Espejo.

Sevilla, 26 de junio de 2000



Fdo.: A. Díaz Espejo

UNIVERSIDAD DE SEVILLA

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA VEGETAL Y ECOLOGÍA

MODELIZACIÓN DEL INTERCAMBIO GASEOSO EN EL OLIVO: APLICACIÓN A LA OPTIMACIÓN DEL RIEGO

Memoria para optar al grado de Doctor por la Universidad de Sevilla por el licenciado Antonio Díaz Espejo y que firman el director Dr. José Enrique Fernández Luque, Científico Titular del Instituto de Recursos Naturales y Agrobiología de Sevilla (CSIC) y la tutora Dra. Julia Toja Santillana, Profesora Titular del Departamento de Biología Vegetal y Ecología de la Facultad de Biología de Sevilla.

Sevilla, 26 de junio de 2000

Fdo.: J.E. Fernández Luque

Fdo.: J. Toja Santillana

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer en primer lugar a mi director, Dr. J. E. Fernández Luque, por haberme dado la oportunidad de realizar esta tesis, y por la amistad, confianza y dedicación que me ha brindado durante estos años. Gracias por todo.

A la "Dra." María José, compañera de fatigas durante estos años en el laboratorio, en el campo, ¡¡y hasta en Nueva Zelanda!! Buena parte del trabajo del capítulo 3 se lo debo a ella. Fue divertido realizar juntos "la cruzada" contra el jefe en pro de los derechos del becario.

A Ignacio, por su amistad y por aguantar estoicamente muchas discusiones en el límite de lo científico y lo filosófico. Espero volver a encontrarme contigo en el futuro.

Al Dr. Félix Moreno, por sus consejos en las cuestiones referentes a la física del suelo, y al Dr. Eduardo Leidi por su ayuda con la metodología de medida de potencial osmótico y análisis de nitrógeno en hojas.

A Pepe, a Bouchra y a Fernando y cia. de la finca de Coria, por hacer posible con su esfuerzo la realización de esta tesis. También al resto de becarios y personal de la primera planta, de los que no daré nombres para evitar imperdonables olvidos, por los buenos ratos pasados en "Los Viejos".

A Brent Clothier y Steve Green por el trato recibido durante mi estancia en Hort+Research, Nueva Zelanda, y darme la oportunidad de trabajar en su grupo.

A Herve Sinoquet y Xavier Le Roux, investigadores del INRA en Clermont-Ferrand, por la excelente acogida que me dispensaron en su Instituto y por la infinita paciencia que tuvieron conmigo hasta adecuar su modelo RATP a mis exigencias.

Especial agradecimiento a Adrian Walcroft por haberme enseñado todos los secretos sobre los modelos a nivel de hoja. Gran parte de la culpa de que haya "podido" con los modelos se debe a su ayuda y a su amistad.

Al Ministerio de Educación y Ciencia por concederme la beca, y a la CICYT por financiar este proyecto de investigación.

Gracias a mis padres por no haber dejado nunca de confiar en mis posibilidades e infundirme el coraje que se necesita para soportar esta "carrera de fondo". A mi hermano Mario, por soportar mis cambios de estado de ánimo durante el tiempo que convivimos. Espero que me perdone el no haberle dedicado el tiempo que se merecía.

Por último, a Sara, por estar a mi lado siempre, conseguir equilibrar mi personalidad y darme ilusión en el futuro.

"...We can imagine that this complicated array of moving things which constitutes "the world" is something like a great chess game being played by the gods, and we are observers of the game. We do not know what the rules of the game are; all we are allowed to do is to watch the playing. Of course, if we watch long enough , we may eventually catch on to a few of the rules. The rules of the game are what we mean by fundamental physics. Even if we knew every rule, however, we might not be able to understand why a particular move is made in the game, merely because it is too complicated and our minds are limited. If you play chess you must know that it is easy to learn all the rules, and yet it is often very hard to select the best move or to undestand why a player moves as he does. So it is in nature, only much more so; but we may be able al least to find all the rules. Actually, we do not have all the rules now."

R.B. Feynman, R.P. Leighton & M. Sands,
The Feynman Lectures on Physics 1 (1963).
Addison Wesley, Reading, Mass.

INDICE

1. **Introducción** 1

2. **Objetivos** 7

3. **Comportamiento del olivo en campo** 9
   Introducción 9
   Material y métodos 11
      Zona de estudio 11
      Variables meteorológicas 13
      Manejo de la parcela 14
      Medida del estado hídrico del suelo 20
      Medidas fisiológicas 21
         Medida del estado hídrico de la planta 21
         Intercambio gaseoso 22
         Flujo de savia 23
      Calibrado de la técnica CPC 27
      Medidas de desarrollo y producción 29
   Resultados 30
      Condiciones meteorológicas durante el periodo de estudio 30
      Contenido de agua en suelo 33
      Potencial mátrico del suelo 36
      Crecimiento y desarrollo 42
      Calibrado de la técnica CPC 44
      Medidas de flujo de savia 47
      Conductancia estomática 48
      Fotosíntesis 50
      Estado hídrico de la planta 51
      Evolución estacional 53
   Discusión 56

4. **Modelo de fotosíntesis del olivo** 63
   Introducción 63
   Material y métodos 66
      Material vegetal 66
      Descripción del modelo 66
         Submodelo de fotosíntesis 66

Submodelo de conductancia estomática 70
Acoplamiento ambos submodelos 71
Determinación de los parámetros del submodelo de fotosíntesis 71
Validación del modelo de fotosíntesis para el olivo 73

Resultados y discusión 74

5. **Modelo de conductancia estomática del olivo** 93

Introducción 93
Material y métodos 97
Material vegetal y tratamientos hídricos 97
Determinación de los parámetros de la curva $h(\theta)$ 97
Descripción de los modelos 98
Modelo de Jarvis 98
Modelo de Leuning 99
Validación de los modelos 101
Resultados y discusión 102
Modelo de Jarvis 102
Respuesta de la conductancia estomática del olivo a la luz 102
Respuesta de la conductancia estomática del olivo a la temperatura de la hoja 104
Respuesta de la conductancia estomática del olivo al contenido de agua en suelo 105
Respuesta de la conductancia estomática del olivo al déficit de presión de vapor atmosférico . . . 111
Cálculo de los parámetros del modelo de Jarvis . . . 114
Validación del modelo de Jarvis 116
Modelo de Leuning 119
Cálculo de los parámetros del modelo de Leuning . 119
Relación del parámetro a con el contenido de agua en suelo 121
Validación del modelo de Leuning 123
Comparación de ambos modelos. 126
Análisis de la respuesta de la hoja de olivo a las condiciones ambientales a partir de los modelos 127

6. **Modelo de intercambio gaseoso a nivel de árbol** 141

Introducción 141
Descripción del modelo 143
Interceptación de la radiación solar 145
Balance de energía 148
Fotosíntesis 151
Material y métodos 152
El modelo 152
Arquitectura del árbol y distribución del follaje 153
Propiedades de las hojas 155
Flujo de savia 155
Datos meteorológicos 156
Contenido de agua en suelo 157
Resultados y discusión 157
Arquitectura del árbol y distribución del follaje 157
Propiedades de las hojas 159
Flujo de savia 162
Validación de 162
Otros resultados del modelo 163
Aplicaciones prácticas. Análisis de escenarios 172
Densidad de plantación 173
Densidad de área foliar 175
Forma de la copa 178

7. **Conclusiones** 181

8. **Bibliografía** 185

CAPÍTULO 1

Introducción

El olivar se ha cultivado tradicionalmente en condiciones de secano. Es un cultivo bien adaptado a las condiciones mediterráneas, con producciones aceptables y capaz de sobrevivir a períodos de intensa sequía. Sin embargo, desde hace tiempo se ha comprobado experimentalmente que la práctica del riego aumenta considerablemente el rendimiento del olivar, incluso cuando las aportaciones de agua son reducidas (Orgaz y Fereres, 1996). Aportes de agua adicionales a los de la lluvia son, además, imprescindibles si se quiere incrementar las densidades de plantación, por ejemplo de 250 a 400 árboles por hectárea (Fernández y Moreno, 1999). Esto, unido a la confluencia de diversos factores entre los que destaca la subida del precio del aceite, las habituales sequías sufridas en las zonas más productoras y la difusión de las técnicas de riego localizado, ha hecho que se haya llevado a cabo la puesta en riego de numerosas plantaciones de olivar.

España es el principal productor de aceitunas del mundo, con una superficie de 2.147.000 ha, lo cual supone el 25 % de las 8.701.697 ha que se cultivan en el mundo MAPA (1993). De la primera cifra comentada, 2.008.299 ha son para aceite y el resto para aceituna de mesa, correspondiendo el 60 % de la producción nacional a Andalucía. La superficie de secano cultivada en España, según también la última estadística del MAPA (1993), es de 1.953.777 ha y la de regadío de 138.136 ha, estando el resto sin producir. Hay que tener en cuenta que el agua es escasa en zonas donde se desarrolla el cultivo, por lo que resulta fundamental el desarrollo de una investigación dirigida a un uso más racional y eficaz del agua de riego.

El aumento de las prácticas de riego contrasta con el escaso conocimiento que los olivareros, los técnicos y los organismos gestores del agua

tienen sobre las necesidades de riego del olivar. Por lo tanto, a la hora de realizar la transformación de un olivar de secano en uno de regadío se plantean una serie de cuestiones, como por ejemplo: ¿cuál es la mínima cantidad de agua que se necesita aportar al cultivo para obtener la máxima producción?, ¿en qué momentos del año es más adecuado efectuar estos aportes? y ¿qué otro tipo de prácticas en el manejo del olivar deben realizarse para optimizar el agua administrada?

Además de estos interrogantes relacionados con el aporte de agua al cultivo, existe una preocupación creciente por la contaminación de los acuíferos originada por el uso incorrecto de los fertilizantes. Un aporte de agua excesiva con altas dosis de fertilizantes provoca el lavado de nutrientes, principalmente nitratos, hasta los acuíferos, con la consiguiente contaminación de los mismos. Las preguntas que se plantean con más frecuancia son: ¿cuál es la cantidad de fertilizante que se debe añadir y cuándo?, y ¿cuál es la relación óptima entre la cantidad y frecuencia de riego y la cantidad de fertilizante utilizado?

Hasta la fecha el método más utilizado para calcular la evapotranspiración del cultivo es el recomendado por la FAO (Doorenbos y Pruitt, 1977), basado en la estima de la evapotranspiración potencial, a la que se aplican dos coeficientes de reducción (capítulo 2). Las principales desventajas de este método son una falta de precisión temporal del valor resultante de la evapotranspiración potencial y el escaso conocimiento del valor adecuado de los coeficientes de reducción para cada zona.

Actualmente, en nuestro grupo de investigación se está valorando la utilidad del uso de medidas de flujo de savia para estimar la dinámica del consumo de agua por parte del árbol. Este tipo de información es esencial para un mejor control de los sistemas de riego de alta frecuencia normalmente usados en los olivares. Los primeros trabajos publicados acerca de la utilización de esta técnica en el olivo (Moreno y col., 1996; Fernández y col., 1996) mostraron las posibilidades de la técnica para la estima de la transpiración, lo que ha provocado que se desarrollaran trabajos posteriores para evaluar de manera más precisa el potencial de la misma (Fernández y col., 1997; Díaz-Espejo y col., 1998; Fernández y col., 1998; Palomo y col., 1998; Fernández y Moreno, 1999). Los resultados obtenidos hasta la fecha son esperanzadores y presentan la

técnica como adecuada para detectar estados de estrés hídrico en los árboles que permitan tomar decisiones en la aplicación del riego.

Sin embargo, existe otro enfoque del problema que ofrece un gran abanico de posibilidades. Se trata del uso de modelos basados en procesos físicos y fisiológicos que permiten simular la respuesta de la planta a las condiciones ambientales.

No existen prácticamente trabajos realizados sobre el modelado de la transpiración en olivo. Generalmente, los estudios sobre los procesos fisiológicos en el olivo se han enfocado hacia las respuestas que esta especie presenta bajo condiciones experimentales controladas (Tombesi y col., 1984; Bongi y col., 1987; Angelopoulos y col., 1996; Dichio y col., 1997), o bien muestran medidas en condiciones de campo de plantas sometidas a diferentes tratamientos de estrés (Larsen y col., 1989; Goldhamer y col., 1994; Michelakis, 1996; Moreno y col., 1996; Fernández y col., 1997). A pesar del alto interés que presentan estos trabajos desde el punto de vista descriptivo, es complicado extraer conclusiones sobre los mecanismos involucrados y la importancia relativa de cada uno de ellos en la respuesta global de la planta. Más difícil aún es predecir cómo va a comportarse la planta frente a determinadas condiciones, debido a la multitud de factores que están influyendo simultáneamente.

Los modelos de simulación son una herramienta esencial en la integración de los procesos fisiológicos, tanto a escala espacial como temporal. Durante la última década, modelos de simulación basados en procesos fisiológicos nos han permitido profundizar en la comprensión del crecimiento y desarrollo de los árboles (Isebrands y col., 1989), y pueden ser usados para mejorar el manejo de cultivos y bosques o para predecir los efectos del incremento de la temperatura y de la concentración de CO_2 a escala global sobre la productividad de los ecosistemas.

Los actuales modelos a nivel de hoja pueden predecir satisfactoriamente las respuestas observadas de fotosíntesis, conductancia estomática y transpiración bajo diferentes condiciones meteorológicas (Leuning, 1995). El reto de los modelistas y fisiólogos ahora es extender la escala de estos modelos

a la bóveda del árbol, lo cual precisa de la integración espacio-temporal de varios procesos (Baldocchi y Harley, 1995).

Para poder realizar esto es necesario conocer la distribución de las variables microclimáticas a lo largo y ancho de la copa, para lo que es imprescindible describir adecuadamente la arquitectura del árbol. En este punto es donde están las principales dificultades en la aplicación de estos modelos, aunque cada vez existe una mayor disponibilidad de técnicas para solventar estos inconvenientes (Sinoquet y Andrieu, 1993).

Una cuestión importante a la hora de elegir un modelo complejo de este tipo es determinar cuál es el objetivo que se persigue, ya que estos modelos exigen conocer el valor de una elevada cantidad de parámetros y variables para su funcionamiento. Los modelos más sofisticados de este tipo permiten responder a una elevada cantidad de cuestiones como, por ejemplo, cuál es la influencia de determinadas prácticas de riego sobre el comportamiento del árbol a través de su efecto sobre las condiciones microclimáticas en la bóveda del árbol, cuál es el mejor procedimiento de poda para optimizar la distribución de recursos en el árbol y por consiguiente la calidad y cantidad de la producción; cuál es la densidad de plantación más adecuada, etc.

Sin embargo, para nuestros objetivos quizás la aplicación más importante sea la de poder comprobar el efecto de asunciones que permitan el uso de modelos más simplificados y de fácil manejo. Por lo tanto, los modelos complejos son una herramienta útil en investigación, pero deben ser simplificados hasta conseguir otros más sencillos cuyo principal propósito sea obtener predicciones razonablemente buenas sobre el comportamiento de una planta o cultivo, que permitan tomar decisiones sobre su adecuado manejo, y bastando para ello medir un número no excesivamente alto de variables.

En este trabajo se da un primer paso en el uso y aplicación de estos modelos para el olivar. En la primera parte del trabajo se analiza el comportamiento del olivo frente a su medio ambiente, contemplando principalmente el efecto del riego sobre su comportamiento fisiológico. A continuación se desarrollan los modelos que permiten estimar la fotosíntesis y la conductancia estomática a nivel de hoja a partir de las variables ambientales.

Por último, estos modelos son incluidos en un modelo superior en el que, a partir de la descripción de la arquitectura del árbol y del uso de modelos de interceptación de la radiación y balance de energía, se estima la respuesta global de un olivo adulto con respecto al consumo de agua y a la fijación de CO_2.

CAPÍTULO 2

OBJETIVOS

Determinar cómo influyen las variables ambientales en la transpiración del olivo.

Identificar mecanismos implicados en el control del uso del agua por parte del olivo.

Elaborar modelos que nos permitan simular la conductancia estomática y la fotosíntesis de una hoja de olivo en función de las variables ambientales.

Elaborar modelos que nos permitan simular la transpiración y la fotosíntesis a nivel de árbol para el olivo, estableciendo sus potenciales aplicaciones al manejo de la plantación.

CAPÍTULO 3

Comportamiento del olivo en campo

Introducción

El olivo, *Olea europaea* L., es una especie perenne subtropical de gran longevidad, y probablemente el árbol frutal subtropical más resistente al frío (Denney y McEachern, 1985). Es una especie esclerófila y glicofítica, más resistente a la salinidad y la sequía que otros árboles frutales de climas templados. Algunos autores incluyen al olivo dentro de la categoría de matorrales desérticos (Schwabe y Lionakis, 1996). Generalmente se acepta que la variedad cultivada pertenece a la subespecie *sativa*, mientras que la silvestre se incluye dentro de la *sylvestris* (Lavee, 1985, 1996).

Aunque el crecimiento es posible en otras latitudes, el área para el cultivo del olivo se encuentra en ambos hemisferios entre los 45°-30° de latitud, o más baja a elevada altitud (Hartmann, 1953; Yañez y Lachica, 1971). El olivo puede ser comercialmente cultivado en una amplia variedad de suelos, incluso en suelos de poca profundidad y baja calidad. Solamente los suelos muy compactos y con escaso drenaje son un factor limitante para el cultivo, debido a la sensibilidad de la planta a la hipoxia (Martín-Aranda y col., 1975; Denney y McEachern, 1985). Hay abundantes referencias en la literatura sobre la importancia de la temperatura para el crecimiento y la producción (Hartmann, 1953; Badr y Hartmann, 1971; Hartmann y Opitz, 1980; Bongi y Palliotti, 1984; Bongi y col., 1987), factor clave en la delimitación de su área de distribución natural y en la viabilidad y rentabilidad del cultivo.

Las hojas del olivo están bien adaptadas a la excesiva pérdida de agua bajo las condiciones de elevada demanda atmosférica de las áreas donde el árbol crece habitualmente. El elevado contenido en ceras cuticulares (Leon y

Bukovac, 1978) evita la difusión del vapor de agua a través de la membrana cuticular, lo que provoca que la transpiración tenga lugar solamente a través de los estomas. Otra característica que contribuye a reducir la pérdida de agua bajo condiciones de estrés es el denso empaquetado de las células en la capa del mesófilo del olivo, lo cual produce una baja proporción de paredes celulares expuestas al aire (Bongi y col., 1987). La densa capa de tricomas del envés de las hojas (ver foto al principio del capítulo) fue considerada por Palliotti y col. (1994) como un mecanismo pasivo para aumentar la resistencia de la capa límite, y por consiguiente disminuir la transpiración. Sin embargo, numerosos autores (Bongi y col., 1987; Schwabe y Lionakis, 1996; Karabourniotis y col., 1993; Grammatikopoulos y col., 1994) cuestionaron posteriormente esta interpretación y otorgaron un papel diferente a estas estructuras: el de protección contra la radiación, principalmente la radiación ultravioleta.

Todas estas características anatómicas que se podrían englobar dentro del síndrome adaptativo denominado esclerofília, según Lo Gullo y Salleo (1988) no serían suficientes por sí mismas para explicar la resistencia a la sequía de esta especie. Estos autores explicaron la adaptación del olivo en función de las relaciones hídricas y, más concretamente, de su capacidad de ajuste osmótico y de las características de su sistema conductor de savia. Los vasos del xilema del olivo son particularmente estrechos, con diámetros medios de los vasos del tronco entre 33 y 39 μm, rara vez superiores a 50 μm (Fernández y col., 1998), lo que les permite ser menos vulnerable a la cavitación, aunque a costa, de una baja conductancia hidraúlica.

A pesar del importante papel que pueden representar unos vasos de estas características en la tolerancia de la sequía, no deja de ser éste, una vez más, un mecanismo de adaptación pasivo que le confiere a la planta escasa flexibilidad a la hora de responder a la dinámica de la demanda transpirativa que impone el medio (Moreno y col, 1996; Fernández y col., 1998).

Fernández y col. (1997) demostraron la existencia de un acusado control estomático en el olivo y analizaron el papel de la radiación y de la demanda atmosférica como las variables principales de las que depende la transpiración. Las primeras referencias encontradas sobre este control en el olivo son las de Migahid y Abd-el-Rahman (1953) y Hammounda (1954),

citadas por Abd-el-Rahman y col. (1966). Estos trabajos parecen mostrar, al igual que ocurre en otras especies (Grantz, 1990; Monteith, 1995; Leuning, 1995), que el aumento del déficit de presión de vapor del aire reduce la conductancia estomática, entre otras cosas debido a un cierre estomático antes de mediodía. La conductancia estomática disminuye antes incluso de producirse el máximo de radiación a mediodía, momento en el que el rendimiento de la fotosíntesis podría ser máximo. Parece evidente, por tanto, que el particular comportamiento estomático del olivo no sólo juega un papel clave en el control del consumo de agua, sino también en la asimilación de carbono por parte de la planta.

En este capítulo se describe la evolución diaria y estacional de las principales variables fisiológicas relacionadas con el consumo de agua de olivos adultos sometidos a distintos regímenes de riego; se estima la transpiración en árboles sometidos a diferentes tratamientos hídricos y las relaciones de variables fisiológicas con variables meteorológicas y de estado hídrico del suelo. El objetivo de este capítulo no es sólo descriptivo, sino que también pretende analizar el papel de posibles mecanismos de respuesta de la planta a las condiciones ambientales, de forma que se establezca la base para la realización de los modelos en los capítulos siguientes.

Material y métodos

Zona de estudio

El presente trabajo se ha desarrollado en la finca experimental "La Hampa" perteneciente al Instituto de Recursos Naturales y Agrobiología de Sevilla (CSIC). Se encuentra localizada en el término municipal de Coria del Río (37° 17′ N, 6° 3′ W; altitud 30 m), la finca se encuentra situada en una zona ondulada, perteneciente al Mioceno de El Aljarafe, presentando el suelo de la parcela una pendiente comprendida entre el 3 y el 6 %. La profundidad del suelo varía entre 1 y 2 m, viéndose limitada por el material original, que está constituido por areniscas calizas. Según la *Soil Taxonomy* (USDA, 1975), el suelo se clasifica como Xerocrept. Su clasificación edafológica completa puede verse en Moreno y col. (1983).

Dentro de esta finca se eligió una parcela de olivar de la variedad 'Manzanilla de Sevilla' (de ahora en adelante 'Manzanilla'), de 0.5 ha, con árboles que en 1996, año de comienzo de este estudio, tenían 28 años de edad. El marco de plantación es de 7 x 5 m y los árboles están formados a un pie con dos ramas principales a 0.8-1.5 m de la superficie del suelo. Una parte de la plantación ha sido habitualmente regada por goteo, mientras que otra ha estado siempre en régimen de secano. El suelo de la plantación es de textura franco arenosa. Con el fin de determinar su composición granulométrica, al comienzo del estudio se tomaron muestras en tres puntos y, en cada uno de ellos, desde 0 hasta 0.9 m de profundidad; los resultados se encuentran en la Tabla 2.1.

Tabla 2.1. Características texturales del suelo de la parcela experimental. Cada valor es la media de tres medidas, entre paréntesis el error estándar.

Profundidad (m)	Arena gruesa (%)	Arena fina (%)	Limo (%)	Arcilla (%)
0 - 0.3	75.2 (4.2)	3.6 (1.8)	6.7 (1.8)	14.6 (1.7)
0.3 - 0.6	72.8 (0.8)	5.2 (0.9)	7.2 (0.2)	14.8 (1.6)
0.6 - 0.8	71.5 (4.4)	5.7 (0.7)	6.4 (1.6)	16.5 (2.5)
0.8 - 0.9	74.6 (5.4)	4.2 (1.4)	7.8 (3.6)	13.4 (1.7)

La densidad aparente media en los primeros centímetros es de 1.30 g cm^{-3} y entre 0.1 y 0.2 m de 1.50 g cm^{-3}. El contenido volumétrico de agua es 0.33 m^3 m^{-3} a capacidad de campo, y 0.1 m^3 m^{-3} para –1.5 MPa. Palomo y col. (1999) encontraron que la conductividad hidráulica en un rango cercano a saturación es 0.01-0.03 mm s^{-1} en la superficie del suelo y 0.007-0.015 mm s^{-1} en la suela de labor, a unos 0.2 m de profundidad.

El suelo es pobre en materia orgánica (0.6 %), y presenta contenidos de fósforo (10 ppm Olsen) y potasio (185 ppm) normales para la zona. El agua que se emplea para el riego procede de un pozo situado en la finca, y tiene una conductividad eléctrica de 2.45 dS m^{-1}, por lo que presenta un problema de salinidad moderado; el contenido medio de cloruro es de 468 g m^{-3} lo que provocaría problemas de toxicidad en caso de riego superficial o por aspersión, aunque permite su uso para el riego por goteo.

En cuanto al clima característico de la zona, Mudarra (1988) lo describe como templado, típicamente mediterráneo, con inviernos suaves y húmedos y veranos calurosos y secos. La media pluviométrica es de 500.1 mm anuales (periodo 1971-1995) y la temperatura media anual es de 17.5 ºC. Según la clasificación climática de *Thornthwaite* el clima se denomina Mesotérmico-seco-subhúmedo. Según la *Soil Taxonomy*, el régimen de humedad del suelo es Xérico, y el régimen de temperaturas es Térmico. El valor medio de evapotranspiración potencial (ET_o, mm) calculado con medidas hechas en "La Hampa" es de 1414 mm año^{-1} (media de 1971-95).

Variables meteorológicas.

La finca dispone de una estación meteorológica estándar del Instituto Nacional de Meteorología y de una estación automática modelo Lambrecht (Friedländer, Göttingen, Alemania) que ha estado recogiendo datos con una frecuencia de media hora durante los últimos seis años. Ambas estaciones se encuentran sobre una superficie de unos 350 m^2 metros cuadrados de grama (*Cynodon dactylon*). La estación estándar dispone de un termohigrógrafo, un termómetro de bulbo seco y otro de bulbo húmedo, un anemómetro de recorrido, un evaporímetro Piché, un tanque evaporimétrico clase A, un heliógrafo de Campbell Stokes y un pluviómetro. Para este trabajo se han empleado principalmente los datos de la estación automática, que registra las siguientes variables: temperatura del aire, humedad del aire, radiación global, radiación *PAR* (radiación fotosintéticamente activa), radiación neta (sensores de domo), velocidad y dirección del viento a 3 m de altura, precipitación y temperatura del suelo. Todos los sensores son Lambrecht excepto el de radiación *PAR* que es Licor.

Los sensores de temperatura y humedad de la estación estándar se ajustaron periódicamente en función de las medidas de los termómetros de bulbo seco y húmedo. Asimismo, los sensores de radiación y la cubeta del pluviómetro se limpiaron semanalmente. Durante el periodo experimental de 1998 el sensor de radiación *PAR* se cubrió con una banda de sombra estándar para obtener medidas de radiación *PAR* difusa, necesarias para el uso de algunos modelos. En estos casos, el cálculo de la radiación *PAR* directa se

realizó a partir de las medidas del sensor de radiación global, asumiendo que el 48 % del valor proporcionado por el mismo era el correspondiente a la radiación *PAR* (Bonhomme, 1993; Monteith, 1973). A finales de octubre de 1999 la estación meteorológica automática se sustituyó por una nueva estación automática portátil, modelo Campbell, cuya principal diferencia con la anterior es que tiene dos sensores de radiación *PAR* que nos permiten medir la radiación directa y difusa de manera independiente. Todos los sensores de esta nueva estación son Campbell, excepto los de radiación, que son Skye. Los datos obtenidos con esta estación son los que se usaron para hacer funcionar el modelo comentado en el capítulo 5.

Manejo de la parcela.

La parcela se ha tratado de manejar con las prácticas habituales en plantaciones de olivar 'Manzanilla' de la comarca de El Aljarafe, de modo que nuestra parcela experimental resultase representativa de las parcelas comerciales de la zona. En la Tabla 2.2 se incluyen las operaciones realizadas durante el periodo de estudio.

En marzo de 1997 se instaló un sistema de fertirrigación automático con el fin de establecer diferentes regímenes hídricos y estrategias de riego en la parcela. Este sistema estaba compuesto de un sistema de riego controlado por un programador (Progres, S.A. Mod. Agronic 2000) que permitía programar el riego de forma independiente en tres sectores diferentes de la parcela, así como de una bomba inyectora de fertilizante líquido también controlada por el programador. El agua de riego se bombeó desde el pozo situado en la finca hasta unos depósitos junto al cabezal de riego. Para su aplicación se empleó una tubería portagoteros colocada junto a cada línea de árboles. Cada sector contaba con 36 árboles dispuestos en 4 filas en dirección este-oeste (Fig. 2.1). Cada árbol contaba con 5 goteros autocompensantes y antidrenantes que permitían una alta uniformidad del riego. La separación entre goteros era de 1 m, con el gotero central situado en la base del tronco. El caudal de cada gotero era de 3 L h^{-1}, excepto los del tratamiento D2 que eran de 6 L h^{-1}. El sistema se mantuvo

Tabla 2.2. Labores de cultivo realizadas en la parcela durante el periodo experimental. (UBV = Ultra Bajo Volumen)

Fecha	Operación
04-11-96	Tratamiento contra repilo (*Cycloconium oleaginum*) Producto: Cuprocal (80 % de sulfato cuprocálcico (20 % expresado en Cu metal)) Dosis: 6.7 g L^{-1} Aplicación: pulverización
27-01-97	Tratamiento contra repilo (*Cycloconium oleaginum*) Producto: Cuprocal (80% de sulfato cuprocálcico (20 % expresado en Cu metal)) Dosis: 6.7g L^{-1} Aplicación: pulverización
15-01/10-02-97	Poda
3-02-97	Pase cruzado de grada de discos
6-04-97	Pase cruzado de grada de discos
14-04-97	Tratamiento herbicida con mochila Producto: Herbolex (glifosato 36 %) UBV, 2 L ha^{-1} (10 L de caldo ha^{-1})
15-05-97	Pase cruzado de grada de discos
22-05-97	Desvaretado
28-05-97	Tratamiento herbicida con mochila Producto: Herbolex (glifosato 36 %) UBV, 2 L ha^{-1} (10 L de caldo ha^{-1})
18-06 97	Tratamiento contra mosca (*Dacus oleae*) y prays (*Prays oleellus*) Producto: Decis. de Agrevo (Deltametrin, 2.5 % p/v) Dosis: 0.4 cm^3 L^{-1} Aplicación: pulverización
01-07-97	Labor de escarificador
02-07-97	Desvaretado
03-07-97	Tratamiento herbicida con mochila Producto: Herbolex (glifosato 36 %) UBV, 2 L ha^{-1} (10 L de caldo ha^{-1})
30-07-97	Tratamiento contra mosca (*Dacus oleae*) Producto: R40 de Agrevo (dimetoato 40 % p/v) Dosis: 1.4 cm^3 L^{-1} Aplicación: pulverización
22-08-97	Tratamiento contra repilo (*Cycloconium oleaginum*) Producto: Cobre SANDOZ (óxido cuproso 50 % pp de Cu metal) Dosis: 4 g L^{-1}

Aplicación: pulverización

01-09-97 Tratamiento herbicida con mochila
Producto: Herbolex (glifosato 36 %)
UBV, 3 L ha^{-1} (10 L de caldo ha^{-1})

20-10/07-11-97 Desvaretado

13-01-98 Tratamiento contra repilo (*Cycloconium oleaginum*)
Producto: Oxicloruro de cobre (50 % pp de Cu metal)
Dosis: 2 g L^{-1}
Aplicación: pulverización

30-01-98 Pase cruzado de grada de discos

10/13-02-98 Poda

16-02-98 Tratamiento contra repilo (*Cycloconium oleaginum*)
Producto: Oxicloruro de cobre (50 % pp de Cu metal)
Dosis: 2 g L^{-1}
Aplicación: pulverización

04-05-98 Pase de grada de discos en el sentido de las calles

25-05-98 Pase de grada de discos transversal a las calles

03-06-98 Tratamiento herbicida con mochila
Producto: Herbolex (glifosato 36 %)
UBV, 3 L ha^{-1} (10 L de caldo ha^{-1})

15-06-98 Tratamiento contra mosca (*Dacus oleae*), prays (*Prays oleellus*) y polilla del jazmín (*Margaronia* (*Glyphodes*) *unionalis*)
Producto: R40 de Agrevo (dimetoato 40 % p/v)
Dosis: 1.4 cm^3 L^{-1}
Aplicación: pulverización

17-06-98 Pase de grada de discos en el sentido de las calles

25-06-98 Tratamiento herbicida con mochila
Producto: Herbolex (glifosato 36 %)
UBV, 3.6 L ha^{-1} (12 L de caldo ha^{-1})

23-07-98 Tratamiento herbicida con mochila
Producto: Herbolex (glifosato 36 %)
UBV, 1.49 L ha^{-1} (12 L de caldo ha^{-1})

31-07-98 Tratamiento contra mosca (*Dacus oleae*), prays (*Prays oleellus*) y polilla del jazmín (*Margaronia* (*Glyphodes*) *unionalis*)
Producto: R40 de Agrevo (dimetoato 40 % p/v)
Dosis: 1.4 cm^3 L^{-1}
Aplicación: pulverización

20-08-98 Tratamiento herbicida con mochila
Producto: Herbolex (glifosato 36 %)
UBV, 4.17 L ha^{-1} (14 L de caldo ha^{-1})

20-08-98	Tratamiento contra mosca (*Dacus oleae*), y repilo (*Cycloconium oleaginum*) Productos: Rometán-40 (dimetoato 40 % p/v) Diconox (17.5% de Mancozeb y 22 % de Cu metal (oxicloruro de cobre)). Dosis: 5 g L^{-1} de Diconox y 1.5 cm^3 L^{-1} de Rometán Aplicación: pulverización
08/10-02-99	Poda
16-02-99	Pase cruzado de grada de discos
14-05-99	Pase de grada de discos en el sentido de las calles
23-06-99	Tratamiento herbicida con mochila Producto: Glitán (glifosato 36 %) UBV, 3.1 L ha^{-1} (9.3 L de caldo ha^{-1})
09-08-99	Tratamiento herbicida con mochila Producto: Glitán (glifosato 36 %) UBV, 6 L ha^{-1} (14.9 L de caldo ha^{-1})

limpio, comprobando los filtros semanalmente y limpiando las tuberías con ácido al principio y final de cada temporada. De esta manera, la uniformidad en la aplicación del riego se mantuvo siempre por encima del 97 %.

Se diseñaron cuatro tratamientos hídricos que se implantaron en la parcela como se muestra en la Figura 2.1: Secano (S), cuyo único aporte hídrico era el procedente de la lluvia; regadío máximo (M), suficiente para reponer la evapotranspiración del cultivo (ET_c, mm); riego deficitario con el 40 % de la ET_c (D1) y riego suplementario (D2). En el tratamiento M el riego se efectuaba a diario, mientras que en D1 el riego se hacía dos veces por semana para minimizar la evaporación. El tratamiento D2 es un tratamiento basado en la teoría del riego deficitario controlado que aconseja, bajo determinadas circunstancias, que se riegue únicamente en momentos críticos y puntales del cultivo. El uso de esta estrategia de riego es muy apropiada para zonas de escasos recursos hídricos y donde, por lo tanto, la aplicación de agua de manera continuada es imposible. En el caso del olivo existen tres momentos críticos: floración, endurecimiento del hueso y poco antes de la cosecha (Abd-el-Rahman y El-Sharkawi, 1974; Lavee y col., 1990). El tratamiento D2 consistió en regar en estos tres momentos, hasta conseguir que el suelo en torno a los árboles se encontrase a capacidad de campo.

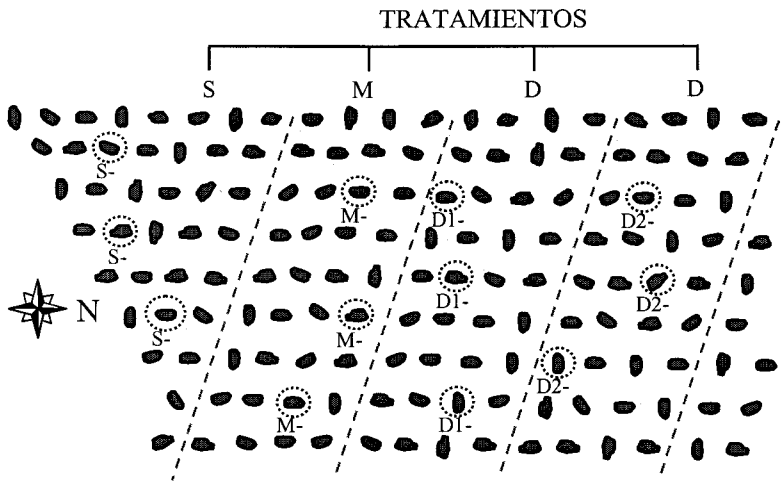


Figura 2.1. Esquema de la parcela experimental dividida para los cuatro tratamientos: S = secano, M = riego diario para suplir la demanda atmosférica, D1 = riego deficitario al 40 % y D2 = riego suplementario en los momentos críticos (tres riegos por año). Los números 1, 2 y 3 indican los árboles representativos elegidos en cada tratamiento para la medida de agua en suelo y de flujos de savia.

El cálculo de ET_c se realizó basándose en la ET_o estimada por la ecuación de Penman-FAO, la cual es la que mejor se ajusta a las condiciones de la zona (Mantovani, 1994). El periodo de riego se extendió cada año desde el mes de abril hasta la llegada de las primeras lluvias de septiembre u octubre. El riego era programado semanalmente basándose en la ET_o de la semana anterior, multiplicada por los dos coeficientes de reducción recomendados por la FAO (Doorenbos y Pruitt, 1977)

$$ET_c = ET_o \;\; K_c \;\; K_r \,, \qquad (2.1)$$

donde K_c es el coeficiente de cultivo que expresa la relación entre la evapotranspiración de un cultivo determinado y la del cultivo de referencia en la estación meteorológica, y K_r es un coeficiente de reducción que depende del porcentaje de cobertura del suelo de la parcela por parte del cultivo, de modo que varía entre un poco más de 0 para un olivar recién plantado, y 1 para un olivar adulto que cubre más del 50 % del suelo.

La cantidad de agua que se añadió mediante el riego a cada tratamiento durante el periodo de estudio se presenta en la Tabla 2.3.

Tabla 2.3. Agua aportada a cada uno de los tratamientos durante las estaciones de riego de 1997, 1998 y 1999.

Tratamiento	Período	Agua aportada (mm)	
		riego	lluvia
M	24-03 a 13-10-97	418	
D1	24-03 a 13-10-97	172	
D2	31-03 a 07-04-97	26	
	09-06 a 23-06-97	38	
	27-08 a 01-09-97	35.5	
S	24-03 a 13-10-97		138.5
M	24-03 a 28-09-98	389.4	
D1	24-03 a 28-09-98	130.2	
D2	24-03 a 06-04-98	26.2	
	03-06 a 09-06-98	32.6	
	21-08 a 26-08-98	49.9	
S	24-03 a 28-09-98		175.5
M	29-03 a 30-09-99	366.4	
D1	29-03 a 30-09-99	159.8	
D2	29-03 a 18-04-99	54.1	
	14-06 a 20-06-99	12.1	
	20-08 a 29-08-99	30.8	
S	29-03 a 30-09-99		101

Se fertilizó con el objetivo de impedir que los nutrientes fueran un factor limitante durante la experiencia. La fertilización se aplicó a través del sistema de riego (salvo en el tratamiento de secano, en el que se hizo aplicando el fertilizante manualmente en torno al árbol) con productos líquidos a base de N-P-K (la composición del fertilizante durante el primer año fue 20-4-4 entre los meses de marzo y mayo, 8-3-9 en junio y julio y 3-3-10 entre agosto y octubre, siendo similar el segundo y tercer año). El abono contenía además Fe,

Mn, Zn, Cu, B y Mo. La cantidad media de los macroelementos que se aplicó por árbol cada uno de los años fue de 0.5 kg de N, 0.25 kg de P y 0.4 kg de K. En 1997 se analizó el suelo de la parcela, y las hojas se analizaron un total de cuatro veces entre 1997 y 1998, no encontrándose en ningún momento carencias nutritivas.

Medida del estado hídrico del suelo

En 1997 se eligieron cuatro árboles representativos, uno por tratamiento, que se instrumentaron para medir el contenido de agua en suelo y el potencial mátrico del agua en el suelo (Fig. 2.1).

Para la medida del contenido volumétrico de agua en suelo (θ, m^3m^{-3}) se utilizó el método de moderación de neutrones, mediante el empleo de una sonda de neutrones modelo Troxler 3333 (Research Triangle Park, North Carolina, USA). Para permitir el acceso de la sonda a capas profundas del suelo se instalaron cuatro tubos por árbol, situados en línea con la tubería portagoteros. Los tubos se situaron a 0.5, 1.5, 2.5 y 3.5 m del tronco. La profundidad máxima explorada osciló entre 1.2 y 2 m, dependiendo de la profundidad de la capa caliza en ese punto. En 1998 se instrumentaron dos árboles más por tratamiento con dos tubos de acceso situados a 1.5 y 2.5 m del tronco. Para la correcta utilización de la sonda de neutrones, se realizó el calibrado de la misma en el suelo de la parcela experimental antes del comienzo de las medidas (Palomo, 2000).

Las medidas de θ se efectuaron cada 0.1 m a partir de los 0.2 m de profundidad. En los 0.2 m superficiales θ se determinó por gravimetría en muestras de suelo tomadas en las cercanías de cada tubo, transformándose los datos gravimétricos en volumétricos tras multiplicar por la densidad aparente del suelo. Las lecturas se realizaron con una periodicidad de 15 días a lo largo de la estación de riego, y una vez al mes durante los meses de otoño-invierno.

Para la medida del potencial mátrico del agua en el suelo (h, MPa) en 1997 se instaló una batería de tensiómetros con manómetros de mercurio en cada árbol instrumentado, entre los dos primeros tubos de acceso para la sonda

de neutrones, es decir, a 1 m del tronco. Cada batería estaba constituida por cinco tensiómetros situados a las profundidades de 0.3, 0.6, 0.85, 1.30 y 1.5 m.

Las lecturas de h se realizaron entre una y dos veces por semana a lo largo de los tres años experimentales.

Medidas fisiológicas

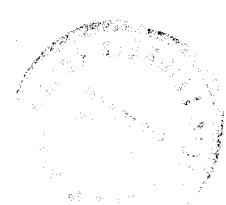
Con el objetivo de caracterizar el comportamiento fisiológico de los olivos de nuestra parcela, los dos primeros años experimentales se realizaron campañas de medidas de evolución diaria de las variables fisiológicas que más adelante se detallan. En 1997 se realizó un conjunto de medidas en julio y otro en septiembre. En 1998 se midió un día al mes por tratamiento, desde marzo hasta agosto.

En todos los casos se eligieron hojas del año. Las hojas estaban plenamente desarrolladas y sanas, orientadas al sol y localizadas a una altura entre 1.4-1.8 m. Antes de comenzar los muestreos se seleccionaron cinco árboles representativos de cada tratamiento, en los cuales se realizaron las medidas que a continuación se detallan.

Medida del estado hídrico de la planta

Para caracterizar el estado hídrico de la planta se midió el potencial hídrico de las hojas (Ψ_w, MPa), así como el potencial osmótico (Ψ_π, MPa) y el contenido relativo de agua (RWC, %).

El Ψ_w se midió desde antes del amanecer hasta la caída de la tarde cada dos horas y media. Se midieron seis hojas por tratamiento. En todos los casos se eligieron hojas del año. Las hojas estaban plenamente desarrolladas y sanas, orientadas al sol y localizadas a una altura entre 1.4 y 1.8 m. La medida de Ψ_w se realizó con una cámara de Scholander (Soil Moisture Equipment Corp., Santa Barbara, CA, USA) y se siguieron todas las recomendaciones de Koide y col. (1989).



El Ψ_π a plena turgencia se midió en seis hojas por tratamiento en el primer año experimental. Para ello, en primer lugar se rehidrataron las hojas en el laboratorio hasta plena turgencia. El tiempo de rehidratación utilizado fue el necesario para conseguir que $\Psi_w \approx 0$. A continuación se sumergieron en nitrógeno líquido, se envolvieron individualmente en papel de aluminio y se almacenaron en un congelador a –10 ºC hasta el momento de la medida. Esta medida se realizó con un psicrómetro modelo Wescor HR33 y cámaras de muestras C-52 (Wescor Inc., Logan, USA), en un ambiente con temperatura estable, para lo cual no sólo se trató de mantener estable la temperatura de la habitación sino que se midió dentro de un recipiente situado en un baño a temperatura constante. Las medidas se realizaron con la savia extraída de las hojas tras eliminar el nervio central y descongelar la muestra en el recipiente mencionado.

El *RWC* se determinó en 10 hojas por tratamiento, en hojas vecinas a aquellas en las que se midió Ψ_w. Se cortaron dos hojas por árbol, se introdujeron en una bolsa de plástico con un papel humedecido y cierre hermético y se transportaron desde la parcela al laboratorio (200 m) en una nevera portátil con el fin de minimizar las pérdidas por transpiración. Una vez en el laboratorio se secaron y se determinó el peso fresco (*PF*) de cada hoja con una balanza de precisión 10^{-4} g (Metler H10T). A continuación se rehidrataron hasta plena turgencia, se pesaron (*PT*) y se secaron en una estufa de aire forzado a 70 ºC durante 24 h y se pesaron una vez más para obtener el peso seco (*PS*). El contenido relativo de agua se calculó de la siguiente manera:

$$RWC = 100\left(\frac{PF - PS}{PT - PS}\right). \qquad (2.2)$$

Intercambio gaseoso

A la par que las medidas de estado hídrico y en los mismos árboles, se hicieron las medidas de conductancia estomática (g_s, mol m^{-2} s^{-1}) y fotosíntesis (A, µmol m^{-2} s^{-1}) con un analizador de infrarrojos portátil (LI-6400, Li-Cor, Inc., Lincoln, NE, USA), en dos hojas de cada árbol (10 repeticiones). Antes de la campaña de medidas el LI-6400 fue enviado a Li-Cor Inc. en Nebraska para que calibraran

todos sus sensores. Cada mañana, antes de comenzar las medidas, el LI-6400 era calibrado para el cero de CO_2 y H_2O. A media mañana, cuando la temperatura alcanzaba un valor máximo, se volvía a comprobar el cero. Cada tres o cuatro medidas se comprobaba que las medidas de ambos analizadores, el de referencia y el de la muestra, fueran coincidentes. El área foliar encerrada en el interior de la cámara se midió para cada hoja con un medidor de área foliar (Skye Instruments, Ltd.).

Flujo de savia

Para estimar la transpiración del árbol (E_p, L h^{-1}) se midió el flujo de savia mediante la técnica de compensación de pulso de calor (CPC) (Green y Clothier, 1988). Con esta técnica la velocidad de la savia se determina a partir de la velocidad de un pulso de calor que se disipa por conducción a través de la matriz del tronco (Swanson, 1994).

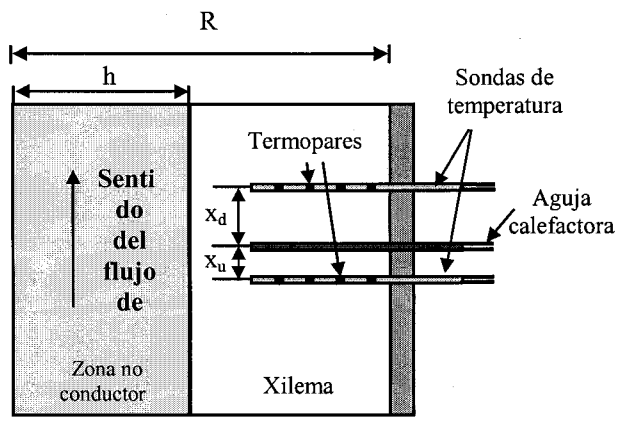


Figura 2.2. Esquema de la configuración del sistema de medida del flujo de savia mediante el método de compensación de pulso de calor. (Tomada de Smith y Allen, 1997).

Nuestro instrumento para aplicar la técnica consta de una aguja calefactora y dos sondas de temperatura con 4 sensores cada una. Una sonda de temperatura se insertó a 15 mm aguas abajo de la aguja calefactora y la otra se instaló 5 mm aguas arriba. Las sondas tenían un diámetro de 1.8 mm y contenían 4 termopares de cobre-constantán para medir la velocidad de la savia

a 5, 12, 22 y 35 mm por debajo del cámbium (Fig. 2.2). Las sondas, los aparatos electrónicos asociados y el software para hacer funcionar el sistema y para calcular los flujos de savia fueron diseñados y fabricados por el *Environment and Risk Management Group* del *HortReseach*, en Palmerston North, Nueva Zelanda (Green, 1998). El sistema completo se controló mediante un *datalogger* Campbell CR10X (Campbell Scientific Inc., USA) y se alimentó con una batería de 12 V.

Las señales de salida del equipo de pulso de calor se analizaron usando el método descrito por Swanson y Whitfield (1981). A continuación se mencionan solamente los detalles más sobresalientes. La temperatura que se eleva siguiendo la liberación de un pulso de calor se mide a las distancias X_u (m) aguas arriba y X_d (m) aguas debajo de la aguja calefactora. La velocidad del pulso de calor es calculada como

$$V = \left(\frac{X_d + X_u}{2\, t_z} \right) \qquad (2.3)$$

donde t_z (s) es el tiempo en el cual las temperaturas se igualan en los puntos X_d y X_u (Swanson, 1962) (ver Fig. 2.3). La velocidad V del pulso de calor debe ser corregida debido a las heridas provocadas por la inserción de las sondas y la heterogeneidad producida por la presencia de las sondas con propiedades térmicas diferentes a las de la madera. La velocidad de pulso corregida V_c (m s^{-1}) se calcula a partir de una expresión de la forma

$$V_c = a + bV + cV^2 + dV^3 \qquad (2.4)$$

Para calcular los coeficientes de corrección a, b, c y d se diseñaron las experiencias de calibrado que se muestran en el siguiente apartado.

A partir de V_c se calcula la densidad de flujo de savia J (m s^{-1}), a partir de la ecuación

$$J = (0.505\, F_M + F_L)\, V_c\,, \qquad (2.5)$$

donde F_M y F_L son las fracciones volumétricas de madera y agua, respectivamente. El valor de estas fracciones se determinó a partir de una muestra de madera de 5 mm de diámetro y 40 mm de longitud obtenida del órgano conductor con una barrena especial (Suunto, Finlandia).

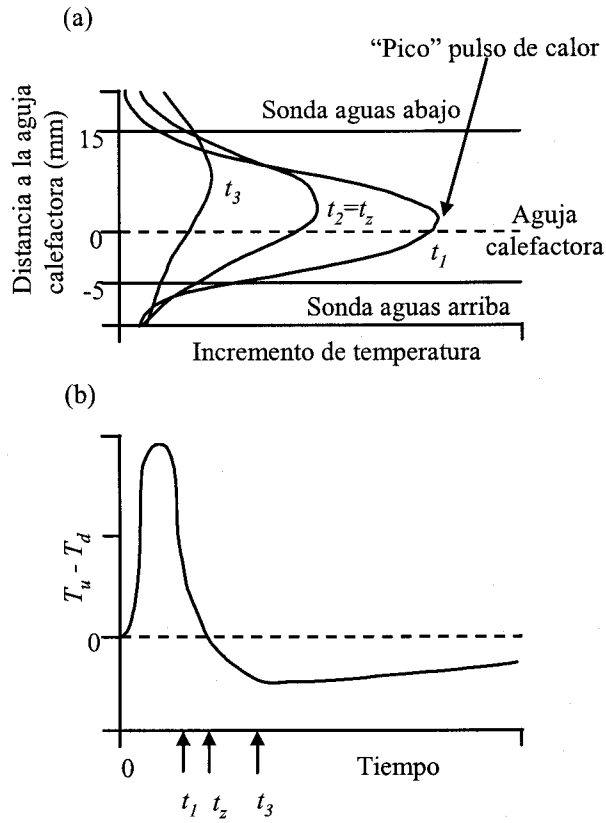


Figura 2.3. Disipación de un pulso de calor emitido desde una aguja calefactora insertada en un tronco. (a) Distribución de las temperaturas en los tiempos t_1 (emisión del pulso), t_2=t_z (tiempo que tarda la temperatura en ser la misma en los dos sensores de arriba y abajo situados a igual profundidad con respecto al cámbium) y t_3 (se ha disipado prácticamente todo el calor). (b) Variación con el tiempo de la diferencia de temperatura entre los sensores aguas arriba y abajo (T_u-T_d). (Tomada de Smith y Allen, 1997).

Finalmente, el flujo volumétrico de savia, Q (L h^{-1}), puede determinarse integrando el perfil de velocidad medido en los cuatro termopares de cada sensor, según la ecuación

$$Q = \int_{H}^{R} 2\pi\, r\, J(r)\, dr\,, \qquad (2.6)$$

donde R (m) es el radio del órgano conductor, H (m) es el radio de la sección de madera no conductora y r (m) es la distancia desde el termopar al centro del órgano conductor.

Con el fin de comparar la transpiración de árboles sometidos a diferentes regímenes hídricos se realizaron medidas con la técnica CPC en un árbol de cada uno de los tratamientos establecidos, durante el periodo de riego de 1997. Los sensores se instalaron en los árboles M-1, D1-1, D2-1 y S-1 (Fig. 2.1.), cuyas dimensiones aparecen en la Tabla 2.4 En cada uno de estos árboles se instalaron 3 conjuntos de sensores CPC distribuidos equidistantemente alrededor del tronco. La instalación se realizó durante las noches del 16 y 21 de julio de 1997, y las medidas se hicieron desde ese momento hasta principios de octubre.

Tabla 2.4. Tamaño medio de los árboles de cada uno de los tratamientos al comienzo de las experiencias, y tamaño de los árboles experimentales en los que se midió el flujo de savia. Cada valor es la media de 10 árboles, entre paréntesis el error estándar.

Tratamiento	Diámetro tronco (m) $\overline{X}$	Diámetro copa (m) $\overline{X}$	Altura árbol (m) $\overline{X}$
M	0.19 (0.12)	4.08 (0.99)	3.9 (0.76)
D1	0.19 (0.08)	4.0 (1.23)	4.24 (0.36)
D2	0.17 (0.09)	3.65 (1.03)	4.26 (0.59)
S	0.18 (0.08)	4.01 (0.81)	4.09 (0.6)
Árbol			
M-1	0.19	5.0	4.64
D1-1	0.18	4.48	4.61
D2-1	0.17	3.77	4.66
S-1	0.20	4.45	4.42

Calibrado de la técnica CPC

Para realizar el calibrado de esta técnica se diseñaron dos experiencias, basándonos en los experimentos de calibración descritos por Green y Clothier (1988). Ambos experimentos se realizaron en mayo de 1997.

Para el experimento que llamaremos de perfusión, diseñamos un aparato que permitía hacer pasar un fluido por una sección de tronco de olivo adulto, en nuestro caso de unos 12 años de edad. La velocidad del flujo podía variarse al someter al fluido a presiones diferentes (Fig. 2.4). Este aparato está formado por un bloque de duraluminio capaz de sostener la sección del tronco sin modificar sus características hidraúlicas. Para ello se empleó resina epoxy y un anillo de silicona hecho a medida del tamaño y forma del tronco. El fluido empleado fue

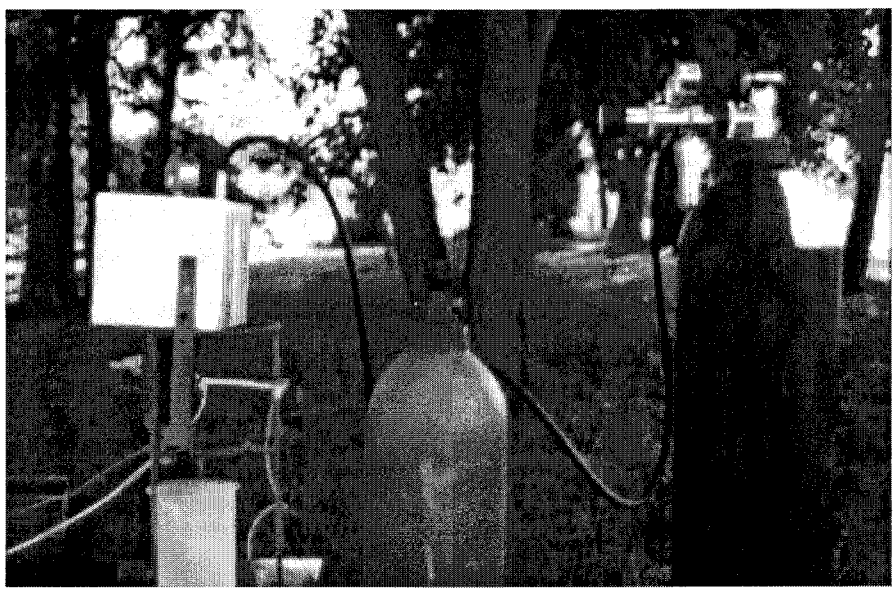


Figura 2.4. Experimento de perfusión realizado para la calibración de la técnica de CPC para el olivo.

una solución de KCl 0.05 M, realizada con agua destilada, a la que se le añadió safranina como marcador de la zona conductora real del tronco. La safranina se había filtrado previamente a través de una membrana de 0.45 μm. Esta solución fue presurizada utilizando una bombona de aire comprimido, e introducida a presión a través del tronco con caudales diferentes, desde 0.5 a 11 L h^{-1}, lo cual

se consiguió variando la presión aplicada entre 0.02 y 0.22 MPa. Una vez alcanzado un flujo constante para una determinada presión, la velocidad del flujo de savia se midió mediante dos conjuntos de sensores CPC, situados en caras opuestas del tronco. En este experimento los termopares de las sondas de temperatura se encontraban a 10, 20, 30 y 40 mm por debajo del cámbium. El flujo real se midió recogiendo la solución que salía por el extremo libre de la sección del tronco. La emisión de pulsos de calor y las medidas de las tasas de flujo se realizaron a intervalos de 15-20 min.

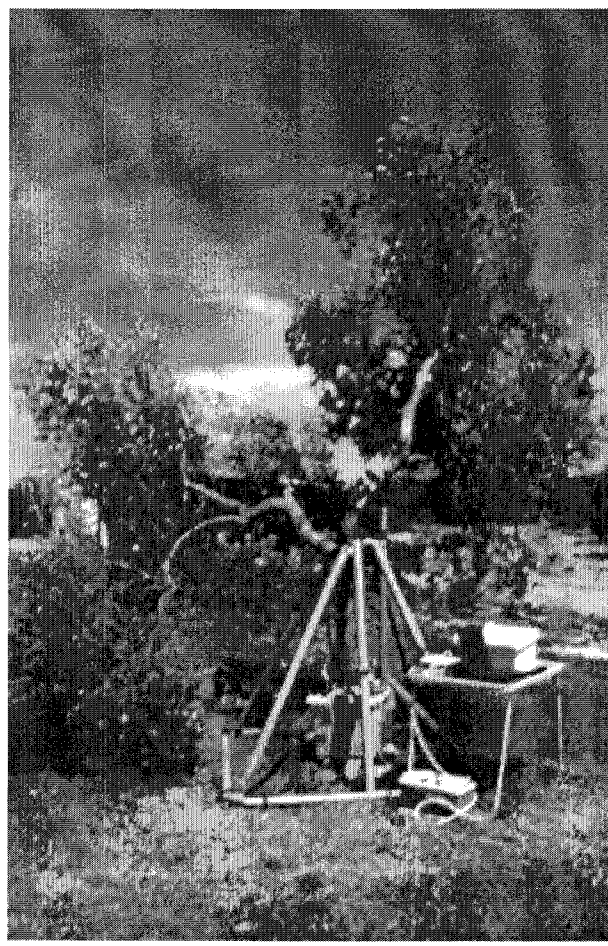


Figura 2.4. Experimento de excisión realizado para la calibración de la técnica de CPC para el olivo.

En un segundo experimento, que denominaremos de escisión, se cortó a ras de suelo y antes del amanecer un olivo bien regado similar al usado en el experimento de perfusión, introduciendo inmediatamente el extremo cortado en un recipiente con agua. Después se cortó de nuevo el tronco bajo el agua, a unos 15 cm por encima del primer corte, para eliminar los vasos cavitados tras el primer corte. El árbol se mantuvo en posición vertical mediante un soporte metálico especialmente construido para este propósito (Fig. 2.5). Posteriormente se reemplazó el recipiente con agua por otro con agua destilada y safranina filtrada. Finalmente se añadió aceite vegetal para evitar las pérdidas de agua por evaporación. Al amanecer se instalaron en el tronco dos conjuntos de sensores de medida de flujo de savia, uno en la cara norte y otro en la cara sur, con termopares situados a las mismas profundidades que en el experimento anterior. Las medidas de flujo de savia se realizaron cada 30 min. Con la misma frecuencia se determinó el consumo de agua real del árbol, para lo cual se medía el agua que había que añadir al recipiente para mantener el nivel constante. Las medidas continuaron durante tres días.

Medidas de desarrollo y producción

Al comienzo del periodo de estudio se midieron las dimensiones de los árboles de la parcela (Tabla 2.4).

Antes de comenzar el periodo de crecimiento de cada año experimental, se seleccionaron y marcaron dos ramos por árbol en 10 árboles de cada tratamiento. La longitud de cada ramo se midió semanalmente al comienzo del periodo de crecimiento y quincenalmente al final del mismo.

En septiembre de cada uno de los años experimentales se realizó la recolección de la cosecha, separadamente para cada árbol, determinándose la producción por árbol y tratamiento.

El área foliar de los árboles M-1, D1-1, D2-1 y S-1 se estimó en dos ocasiones durante el periodo de crecimiento en 1997, una al principio (febrero) y otra al final (noviembre) del periodo de crecimiento. El procedimiento empleado consistió en contar la totalidad de las hojas presentes en un sector

determinado del árbol, determinándose el área foliar del sector a partir del área foliar de 100 hojas representativas de cada árbol, medida con un medidor de área foliar (Skye Instruments, Ltd.). Posteriormente se estimaba cuántos sectores similares al contado existían en el árbol. En el invierno de 1998 se validó este método; para ello se eligieron dos árboles en los que se estimó el área foliar según hemos descrito anteriormente; después se podaron y se contaron las hojas que permanecían en el árbol. En las ramas podadas se estimó el área foliar por pesada. Los resultados mostraron que el método presentaba un error máximo de ± 30 %.

Resultados

Condiciones meteorológicas durante el periodo de estudio

En las figuras 2.6, 2.7 y 2.8 se muestra la evolución de las variables meteorológicas que más influyen en los procesos fisiológicos estudiados.

En general, el año 1997 fue el más "benigno" para las plantas de nuestra parcela experimental. Las lluvias fueron más cuantiosas que en los años siguientes, sobre todo en otoño, permitiendo incrementar la reserva de agua en el suelo como veremos en el apartado siguiente. En el año hidrológico 1996-1997 se recogieron 718.6 mm en La Hampa, mucho más alta que la media anual de 500.1 mm calculada para el periodo 1971-1995. En el año hidrológico 1997-1998 el total de lluvia caída fue de 717.2 mm. En 1998-1999, sin embargo, sólo se recogieron 184.5 mm, por lo que 1999 fue un año de sequía acusada. La evolución de la temperatura presentó un comportamiento similar los tres años, aunque con valores ligeramente superiores en el último año. Para cada uno de los años experimentales, la demanda atmosférica (D_a) máxima se incrementó a partir del día del año 150, aunque siempre hubo días con valores de hasta 4.0 kPa a partir del día 75.

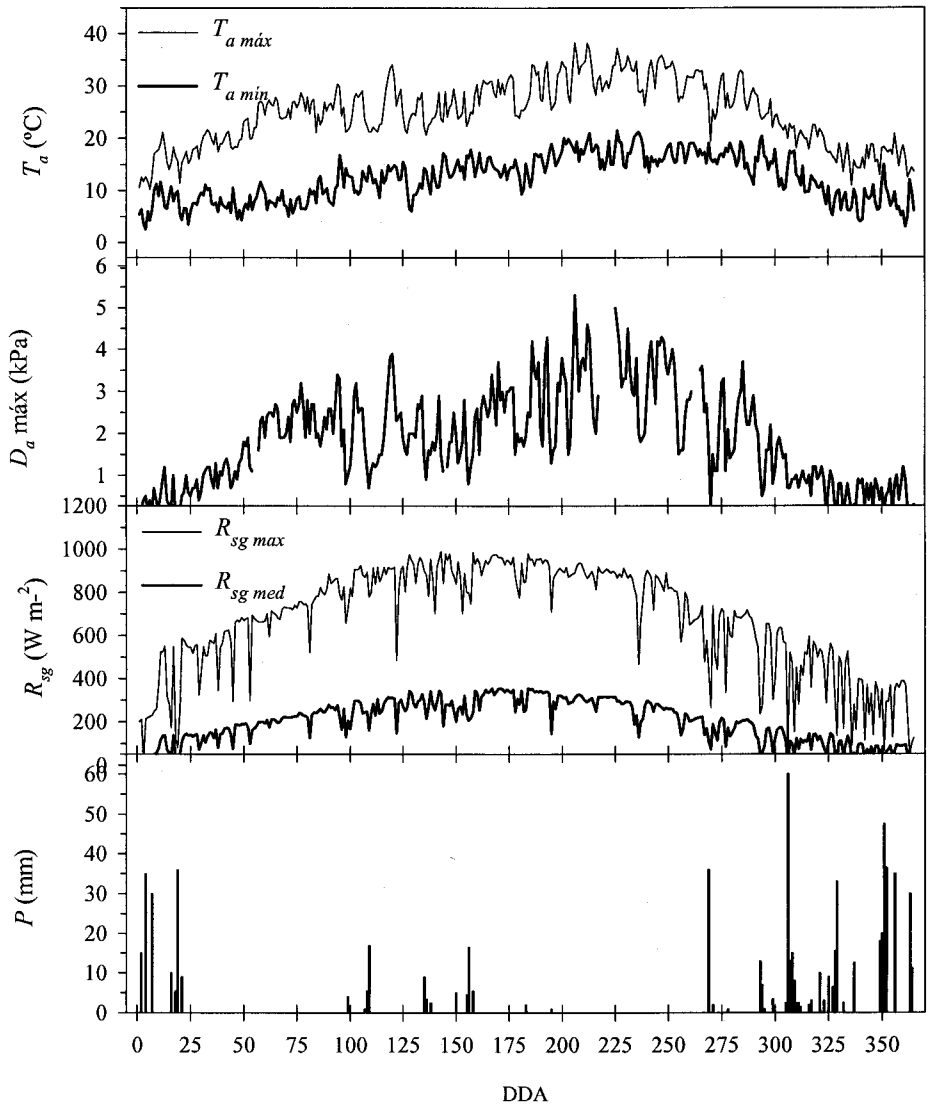


Figura 2.6. Evolución de las variables meteorológicas más significativas a lo largo del primer año experimental (1997). T_a= temperatura diaria; D_a máx= demanda atmosférica máxima; R_{sg}= radiación global solar; P = precipitación. DDA= día del año.

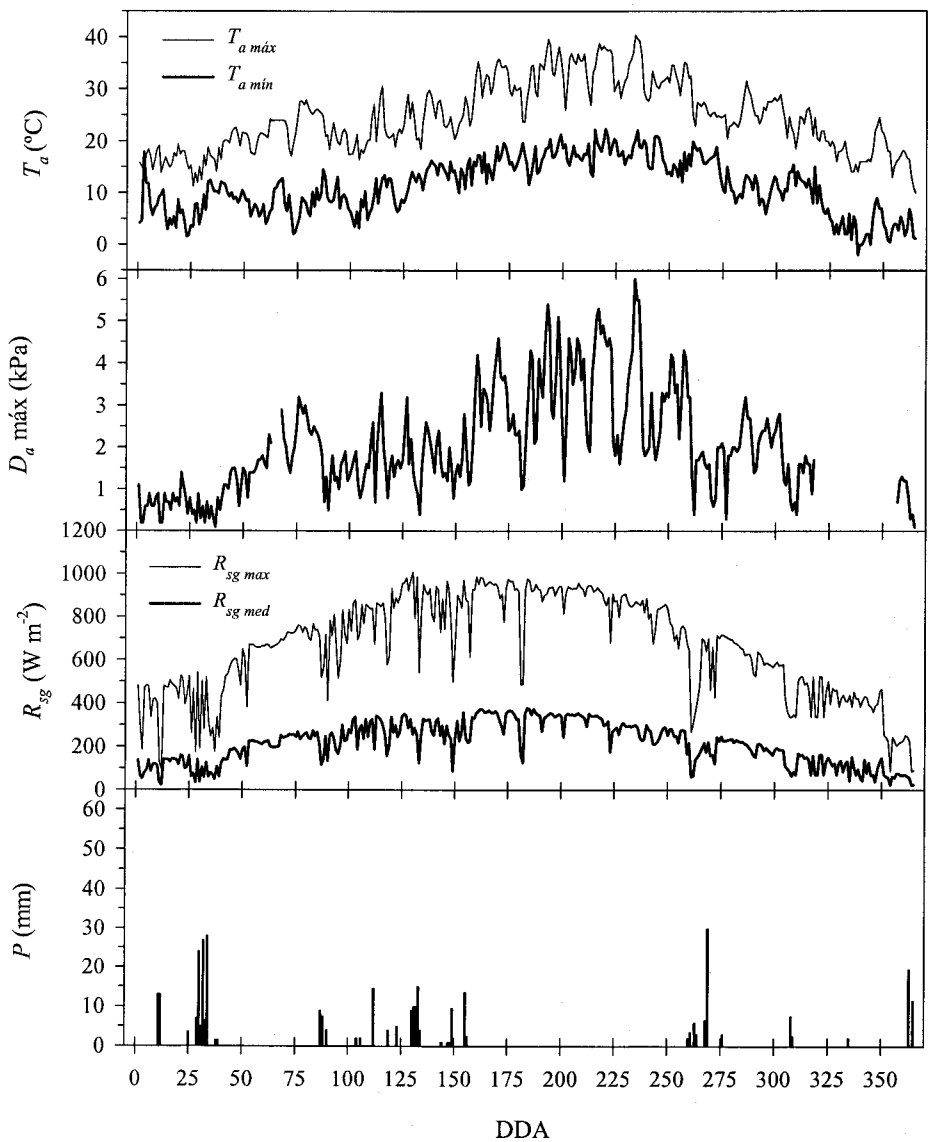


Figura 2.7. Evolución de las variables meteorológicas más significativas a lo largo del segundo año experimental (1998). Las abreviaturas como en la Fig.2.2.

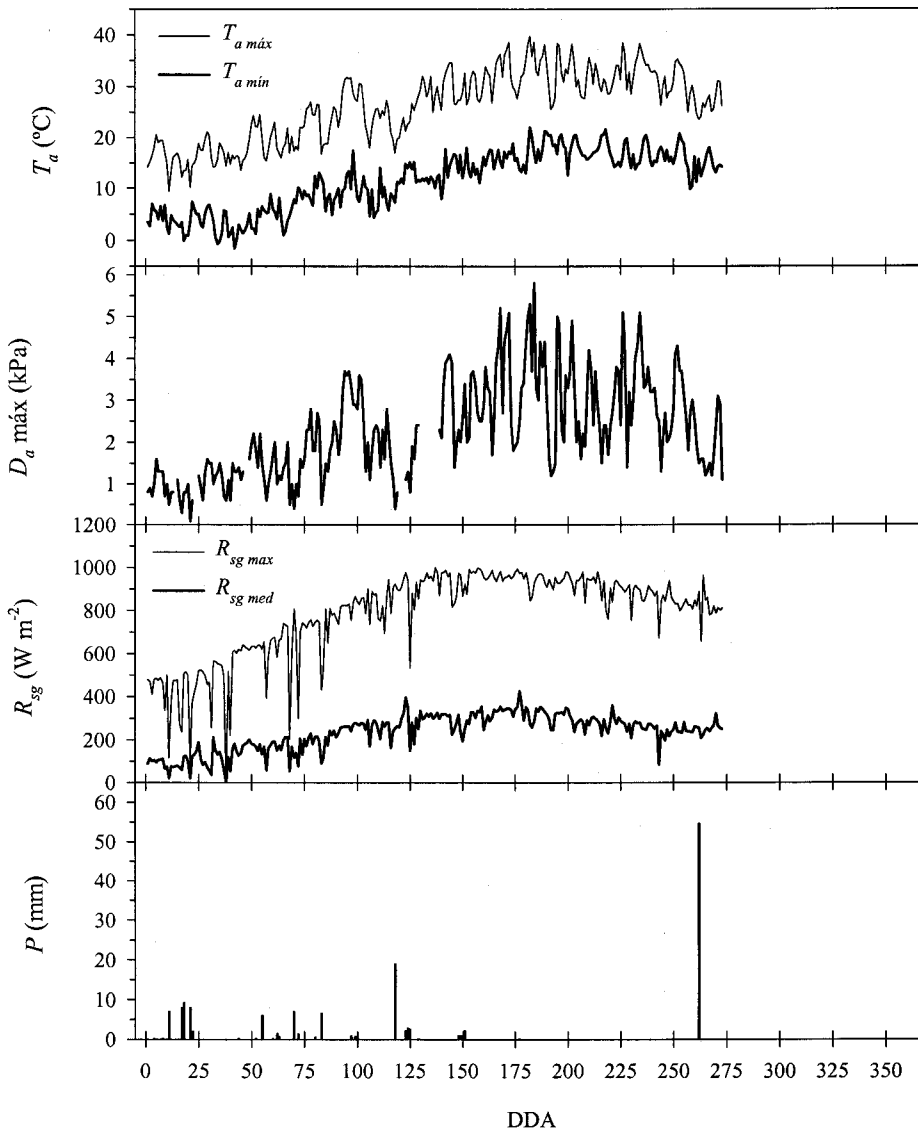


Figura 2.8. Evolución de las variables meteorológicas más significativas a lo largo del tercer año experimental (1999), hasta el final de la estación de riego. Las abreviaturas como en la Fig.2.2.

Contenido de agua en suelo

La evolución de θ en los cuatro tratamientos y durante los tres años de estudio se muestra en la Fig. 2.9.

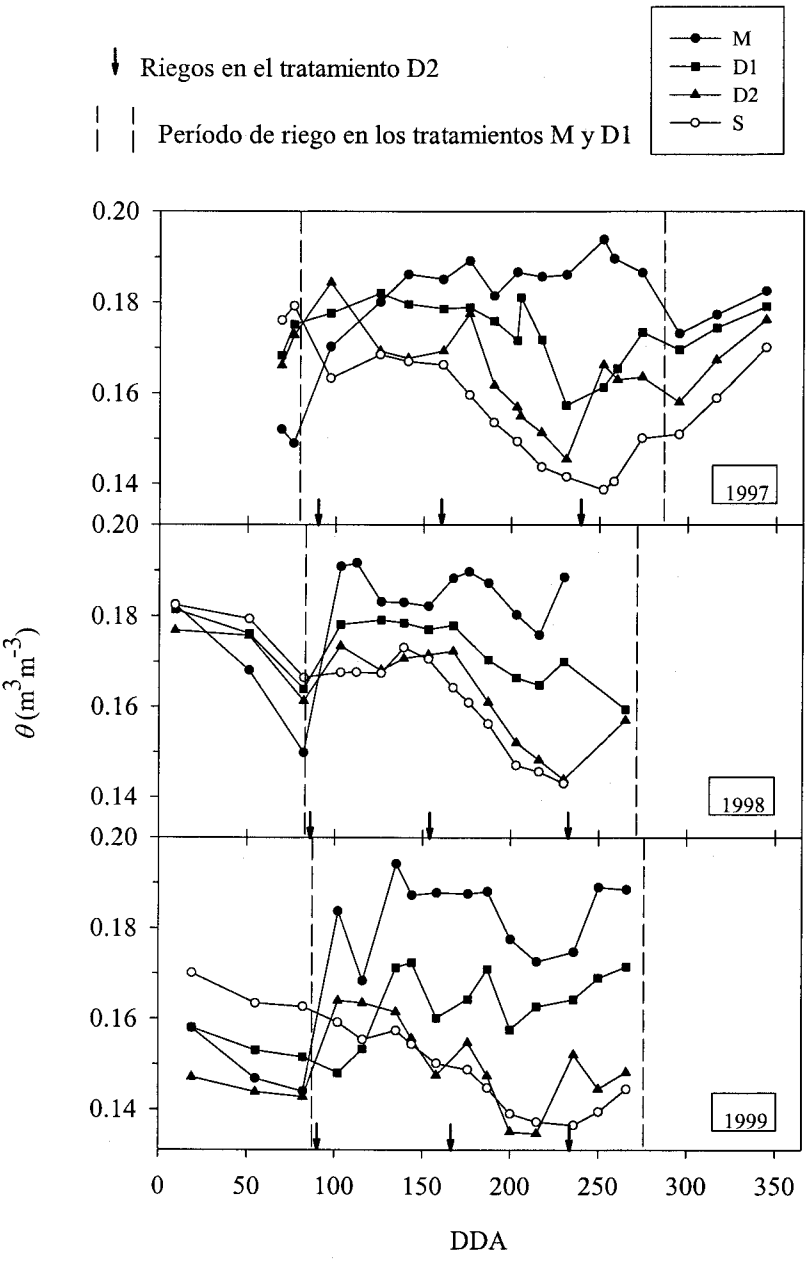


Figura 2.9. Contenido de agua en el suelo (θ) de los distintos tratamientos a lo largo de las estaciones de riego de 1997, 1998 y 1999.

En 1997 se parte de una situación en la que θ era inferior en el tratamiento M (0.15 m^3m^{-3}) respecto al resto de los tratamientos. Poco después de comenzar a regar y tras incrementarse la demanda atmosférica, los tratamientos se van diferenciando. En M aumenta rápidamente el contenido de agua en suelo hasta llegar a valores en torno a 0.19 m^3m^{-3}. El resto de los tratamientos alcanzan valores que van desde los 0.14 m^3m^{-3}de S hasta los 0.17 m^3m^{-3} de D1. La evolución de los valores de θ en el tratamiento D2 reflejan los riegos puntuales realizados, aunque una vez agotada el agua suministrada en cada riego los valores vuelven a acercarse a los del tratamiento S. El agua caída en la época de lluvias de 1997-1998 homogeneizan θ en todos los tratamientos, alcanzándose un valor en torno a 0.18 m^3m^{-3}. La sequía de 1999 hizo que se registrasen los valores más bajos de todo el periodo de estudio en los tratamientos D2 y S. Los resultados muestran claramente que con los tratamientos de riego diseñados se crearon las situaciones de agua en suelo deseadas para cada caso.

En la Fig. 2.10 se muestran los perfiles de θ en los tratamientos M y S en varias fechas del año 1998, y para el tubo de acceso localizado a 1.5 m del tronco. Se observa que en ambos tratamientos las curvas son contrarias. Debido

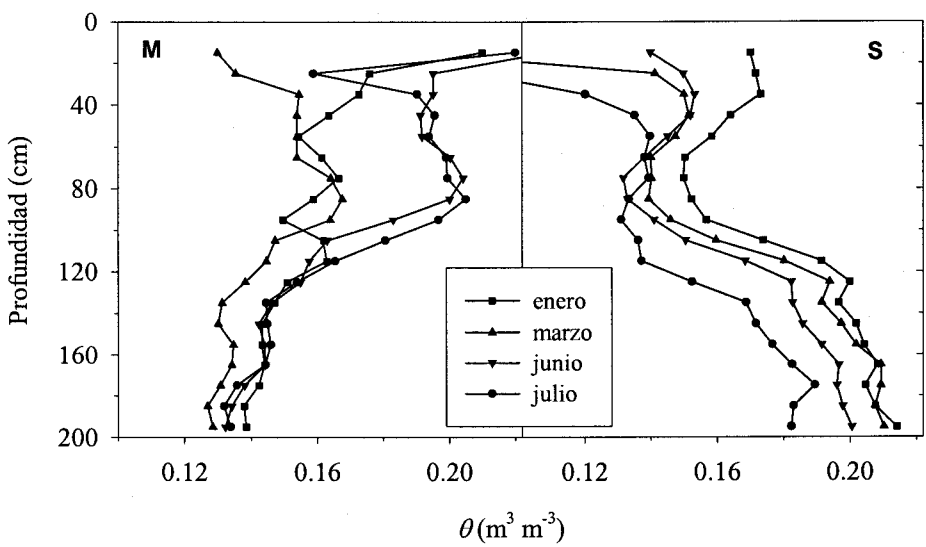


Figura 2.10. Evolución espacio-temporal del contenido en agua del suelo (θ) en los tratamientos M y S para el año 1997. Cada punto es una medida individual.

al riego superficial, en M hay más agua en las capas superficiales que en S, tratamiento en el que los mayores valores de θ se dan en las capas más profundas. Los bajos contenidos de agua en las capas más profundas del tratamiento M podrían deberse a la presencia de la capa caliza impermeable a partir de 1 m de profundidad. En verano θ permanece constante en M, gracias al riego. En S, sin embargo, los perfiles se desplazan hacia la izquierda indicando el secado progresivo del suelo. Se observa una mayor pérdida del contenido de agua en el suelo a 0.5 m que en superficie, lo cual puede deberse a una mayor extracción radicular en esa zona.

Potencial mátrico del suelo

Es la medida del estado hídrico del suelo que más sentido fisiológico posee, ya que refleja el esfuerzo que la planta debe hacer para absorber agua por las raíces (Kramer y Boyer, 1995). En las Fig. 2.11 a 2.14 se muestra la evolución h en los cuatro tratamientos durante los tres años del periodo de estudio. En todos los años los patrones generales de comportamiento son muy similares para cada tratamiento. El tratamiento M es el más estable mientras que en el resto de los tratamientos aparecen diferencias interanuales debidas a variaciones en la reserva de agua en el suelo, la demanda atmosférica y la actividad de las plantas.

El tratamiento M se mantiene con valores altos a lo largo de todo el periodo de riego y en todas las profundidades, lo que nos indica que el agua aplicada fue suficiente para mantener el suelo de los bulbos de riego con valores cercanos a capacidad de campo. Los valores de h fluctuaron entre –0.01 y –0.03 MPa. A pesar del elevado grado de humedad en el suelo, el balance hídrico de la parcela (Palomo y col., 1999) demostró que las pérdidas por drenaje en M eran escasas (entre un 10 y un 13 % de la ET_c), lo cual demuestra que el manejo del riego fue adecuado.

En la Fig. 2.12 puede observarse que h disminuye en el tratamiento S a partir del día 100, a principios de abril. De nuevo los datos indican la escasa reserva de agua del suelo durante 1999, que hizo que los tensiómetros fueran insesibles prácticamente durante toda la estación seca.

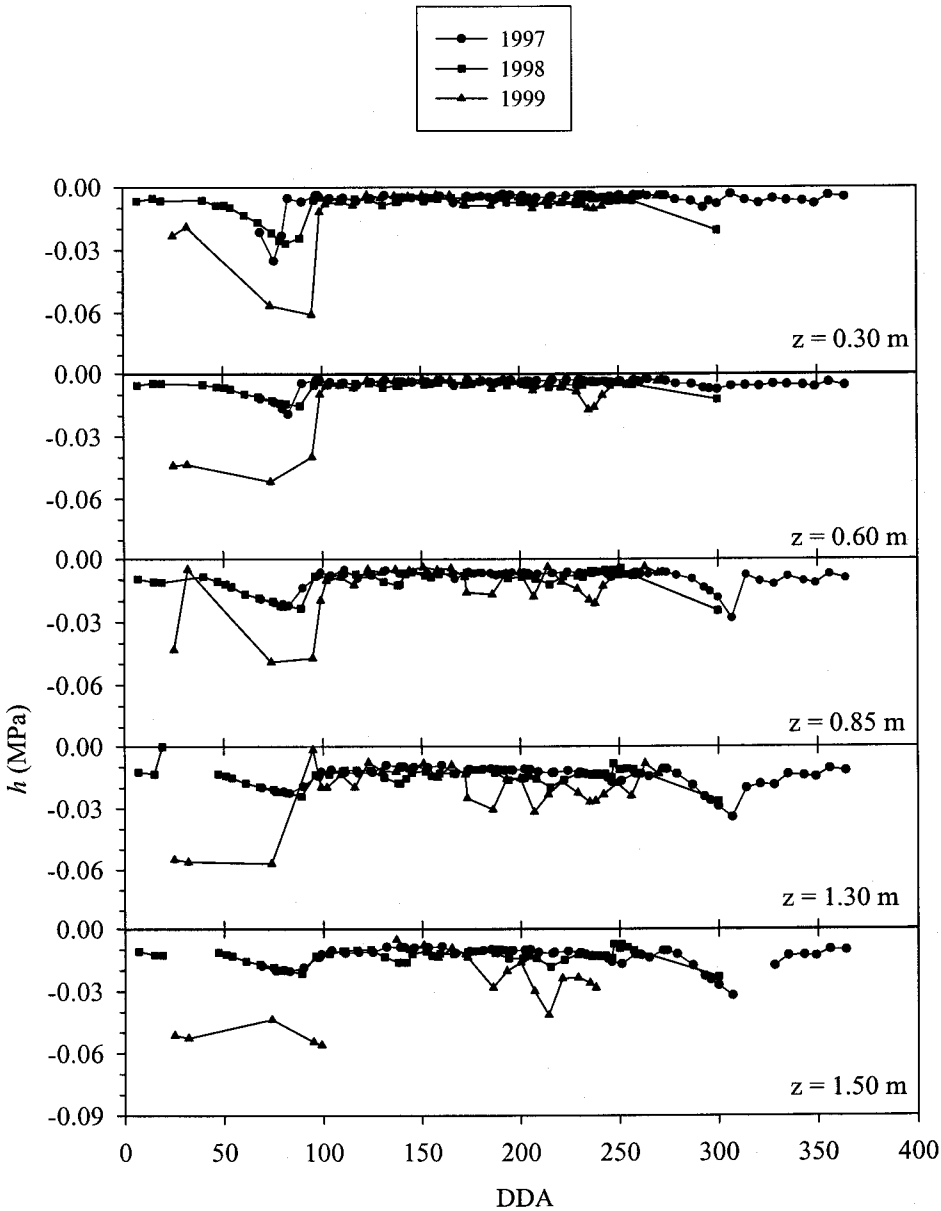


Figura 2.11. Evolución del potencial mátrico del suelo (*h*) en el tratamiento M, a distin profundidades (z) y a lo largo de los tres años experimentales (1997, 1998 y 1999). Cad punto es una medida individual. DDA= día del año.

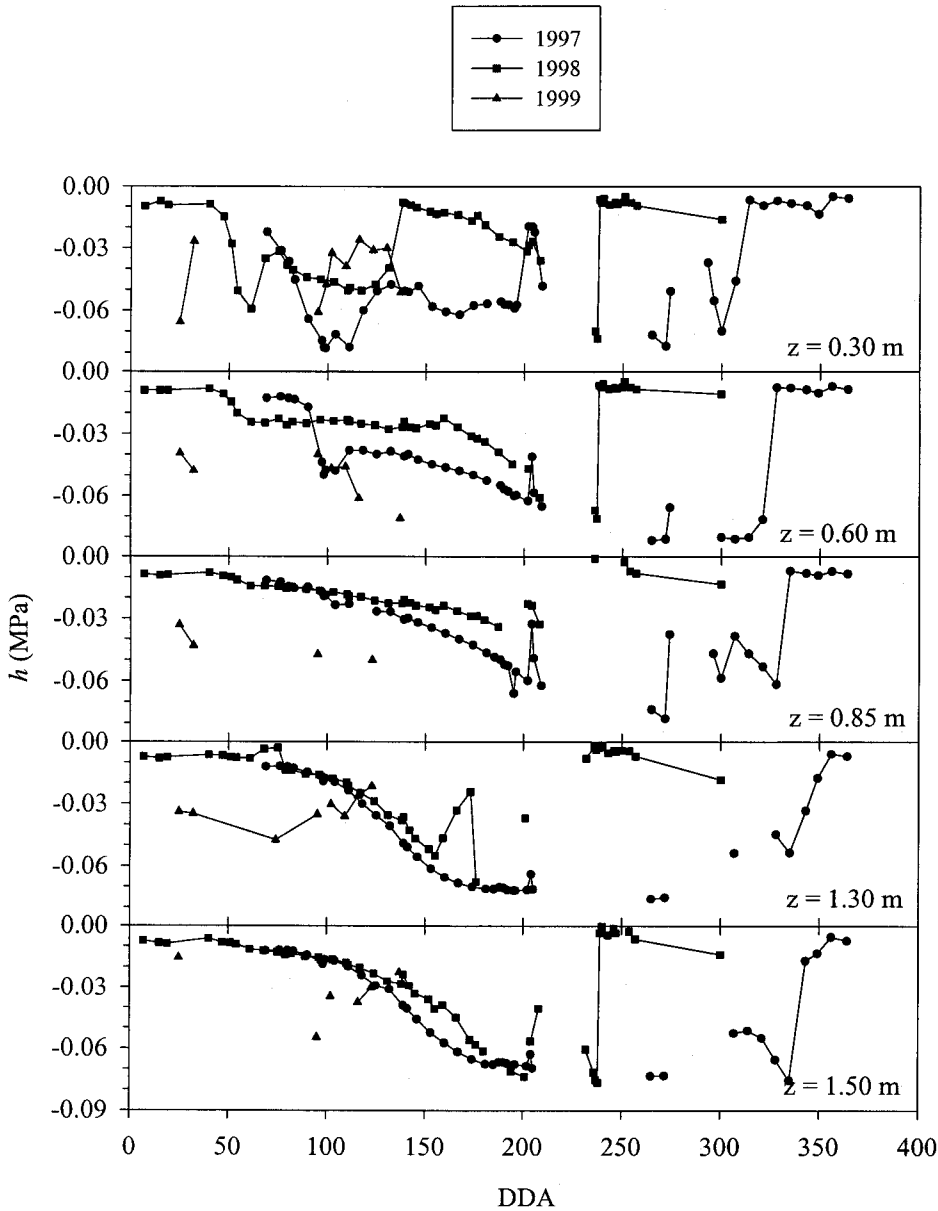


Figura 2.12. Evolución del potencial mátrico del suelo (*h*) en el tratamiento S, a distintas profundidades (z) y a lo largo de los tres años experimentales (1997, 1998 y 1999). Cada punto es una medida individual. DDA= día del año.

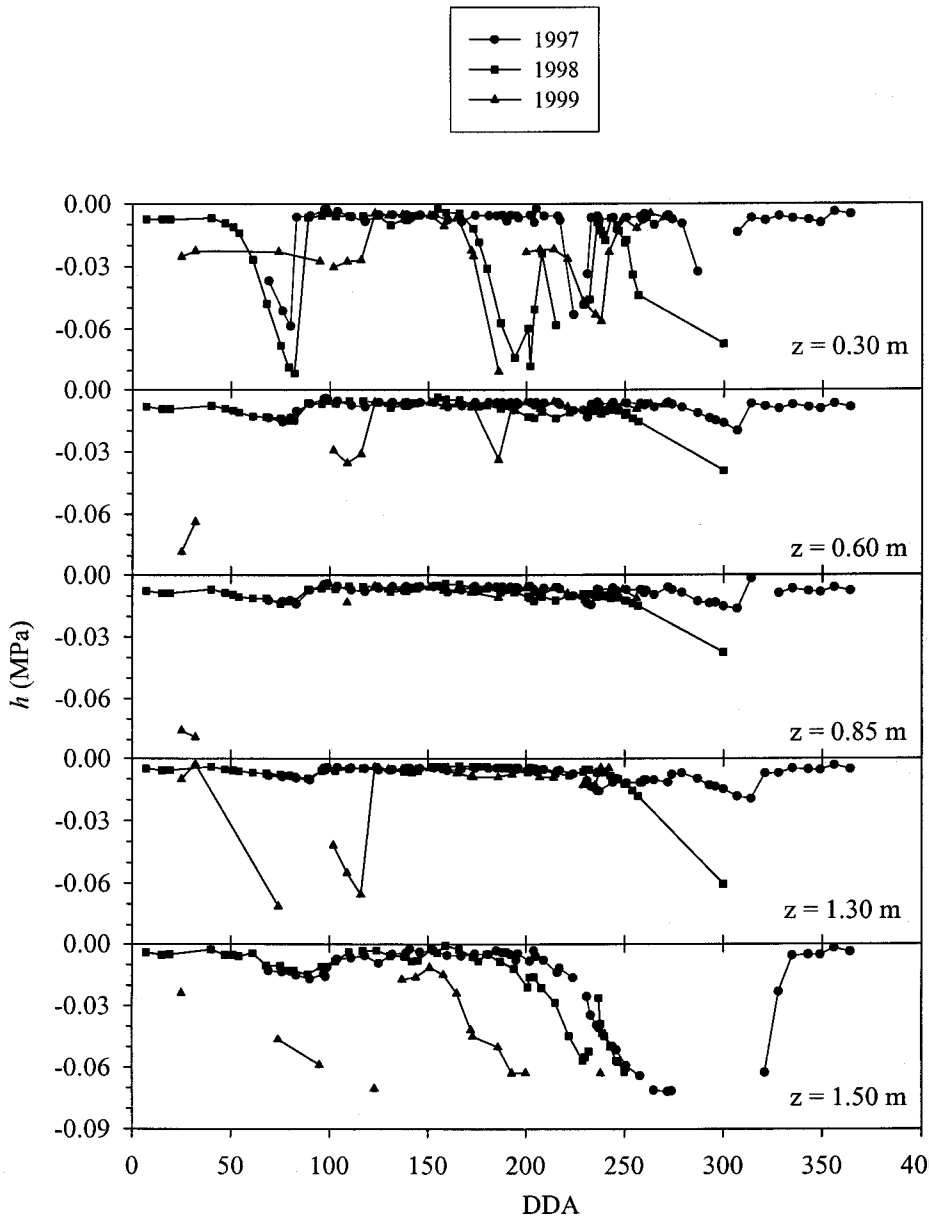


Figura 2.13. Evolución del potencial mátrico del suelo (*h*) en el tratamiento D1, a distintas profundidades (z) y a lo largo de los tres años experimentales (1997, 1998 y 1999). Cada punto es una medida individual. DDA= día del año.

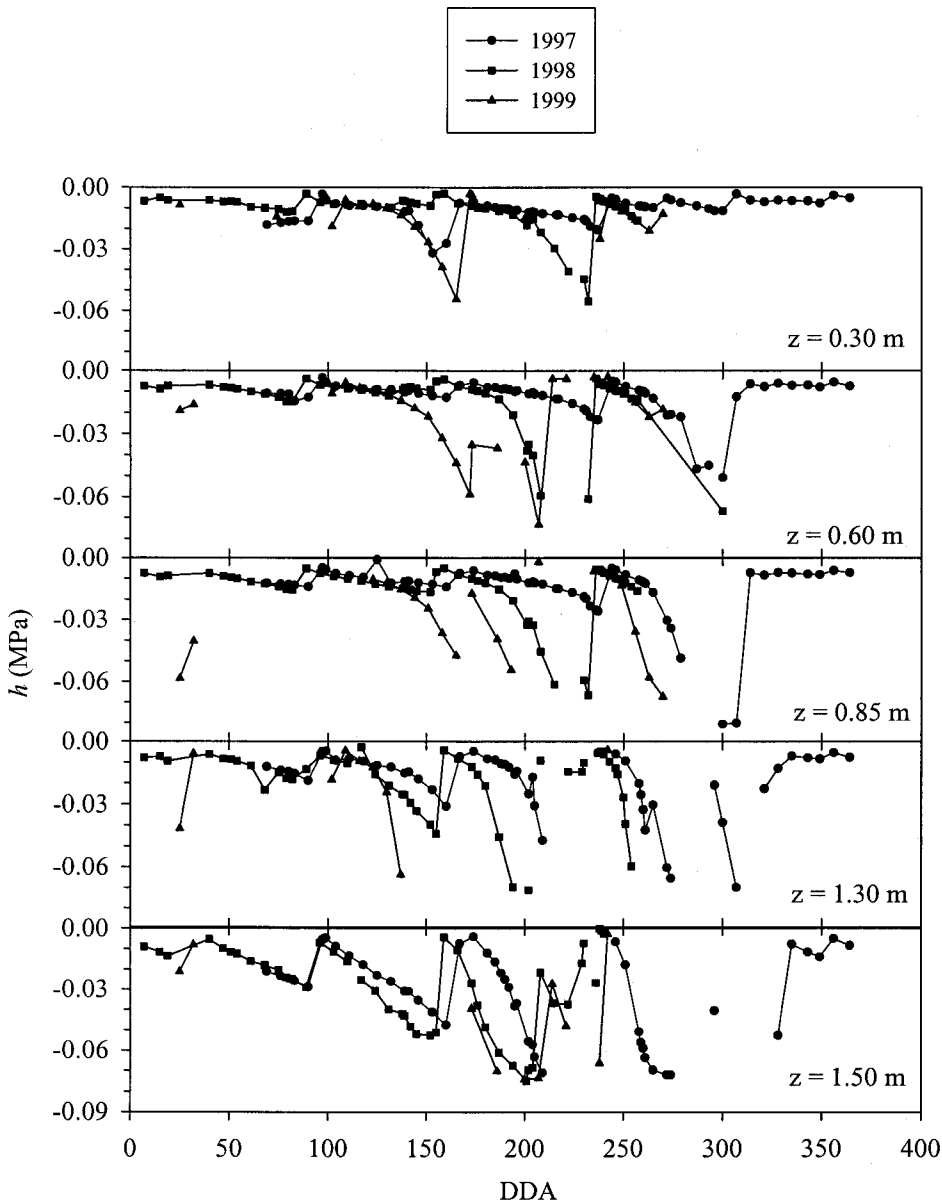


Figura 2.14. Evolución del potencial mátrico del suelo (*h*) en el tratamiento D2, a distintas profundidades (z) y a lo largo de los tres años experimentales (1997, 1998 y 1999). Cada punto es una medida individual. DDA= día del año.

En D1 (Fig. 2.13) la evolución de *h* en función del tiempo es muy similar a la comentada para el tratamiento M, a excepción de las capas más

profundas en las que existe una disminución hacia el periodo estival. El hecho de que en superficie los valores de h fueran más negativos en D1 que en M es posiblemente una consecuencia de que el riego en el tratamiento D1 se realizó dos días por semana, por lo que durante los periodos de elevada demanda atmosférica la evaporación pudo hacer que θ disminuyese considerablemente en superficie. A partir de medio metro, sin embargo, h permaneció constante durante todo el verano en todos los años experimentales, pero en torno a 1.5 m disminuyó durante el estío, indicando que el riego fue insuficiente para mantener un perfil homogéneo como en el caso de M. La disminución de h se produjo antes en 1999 que en los dos años precedentes, como ocurre con θ, fruto probablemente de la menor cantidad de agua en suelo al comienzo del año.

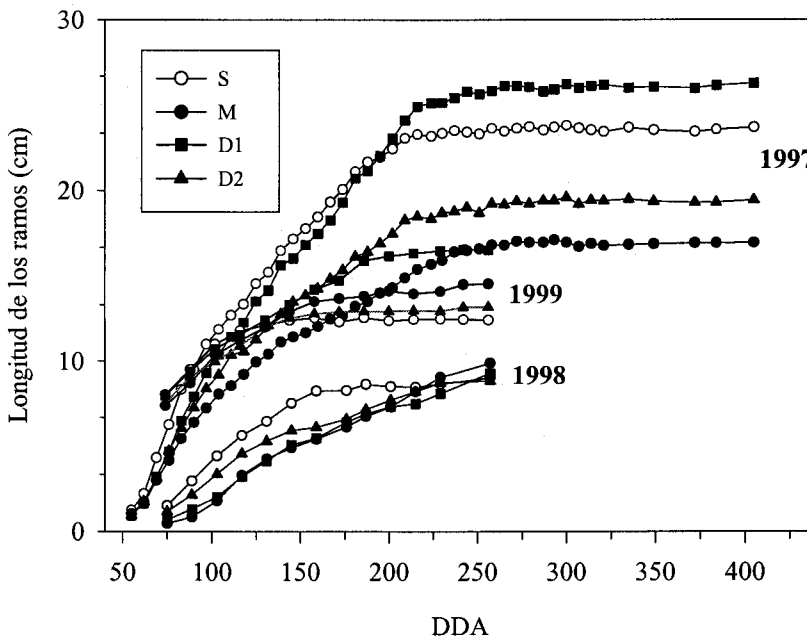


Figura 2.15. Comparación de la evolución del crecimiento de los ramos en los cuatro tratamientos, para los tres años experimentales. Cada punto representa la media de 20 ramos; el error estándar fue similar en los cuatro tratamientos y a lo largo de los tres años experimentales, variando entre 0.10 y 2.44. DDA= día del año.

Por último comentar que en el caso del tratamiento D2 se puede apreciar lo mismo que se comentó para θ. El valor de h aumenta y disminuye en

función de los riegos puntuales efectuados, fluctuando entre valores cercanos a 0 y –0.06 y –0.08 MPa, según la profundidad.

Crecimiento y desarrollo

Durante los tres años experimentales se realizó un seguimiento de la dinámica de crecimiento de los ramos en cada uno de los tratamientos, con el objeto de determinar el periodo de crecimiento. La ausencia de un diseño estadístico adecuado impide que los datos que a continuación se muestran puedan ser utilizados para obtener conclusiones sobre el efecto de los distintos tratamientos hídricos en el crecimiento y la producción.

En la figura 2.15 se muestran los resultados del crecimiento de los ramos. En el año 1997 el valor máximo alcanzado fue mayor que en el resto de los años, existiendo diferencias entre los tratamientos que no se presentaron en los años siguientes. En 1997 la tasa media de crecimiento durante la primera fase fue de 2 mm d^{-1} comenzando el crecimiento el día del año 50 y manteniéndose hasta el día 225. Los dos años siguientes presentaron tasas de crecimiento de 0.8 mm d^{-1}.

Estos datos de crecimiento y producción pueden explicarse por el manejo de la poda que se hizo en la plantación experimental y por el carácter vecero del olivo. A principios de 1997, al comienzo de los experimentos, se hizo una poda severa para limpiar los árboles que habían estado poco cuidados en los dos o tres años precedentes. Esto hizo posiblemente que se activase mucho el crecimiento ese año, en detrimento de la producción. En 1998, consecuentemente, la producción fue abundante y el crecimiento escaso. En 1999 se dio una situación intermedia; el crecimiento tendió a normalizarse, mientras que la producción fue escasa debido a la alta producción del año anterior.

En la Tabla 2.5 se muestran los datos de producción para cada tratamiento. En 1997 la cosecha fue despreciable, mientras que en 1998 se cosechó tres veces lo de 1999. En compensación, los frutos de 1999 fueron de mayor tamaño que los del año anterior.

Tabla 2.5. Producción media de los 36 árboles de cada tratamiento.

Tratamiento				Producción		
	kg árbol^{-1}			nº frutos kg^{-1}		
	1997	1998	1999	1997	1998	1999
M	-	35	12	-	294	190
D1	-	27	5	-	276	180
D2	-	27	5	-	286	190
S	-	31	0.5	-	300	160

Durante 1997 también se midió el área foliar de los árboles M-1, S-1, D1-1 y D2-1. El área foliar total condiciona, lógicamente, el consumo hídrico del árbol. Las estimas realizadas a finales de febrero, tras la poda, dieron como resultado un área foliar similar en todos los árboles, con valores de 21.3 m^2 para el M-1, 20.2 m^2 para el D1-1 y 22.4 m^2 para D2-1 y S-1. En el muestreo de noviembre se observó un notable incremento en el área foliar, registrándose

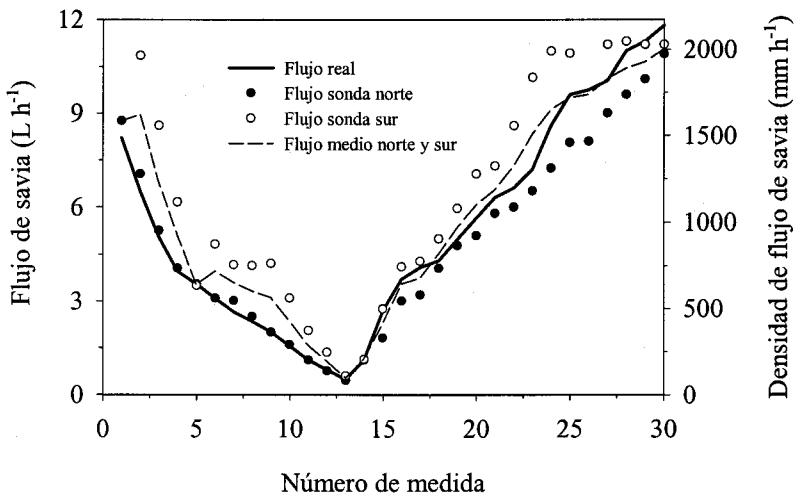


Fig. 2.16. Resultados del experimento de perfusión. Los flujos se obtuvieron disminuyendo la presión desde 0.22 MPa hasta 0.02 MPa y luego aumentándola de nuevo.

valores de 61.2 m^2 en M-1, 57.9 m^2 en D1-1 y 64.4 m^2 en D2-1 y S-1. El incremento medio que se produjo fue de 287 %. El año 1997 fue un año en el que el crecimiento vegetativo estuvo muy favorecido (ver fig. 2.15) gracias tanto a las condiciones ambientales (Fig. 2.8) como a la poda (Tabla 2.5). El índice de área foliar (*LAI*, m^2 hoja m^{-2} suelo) calculado para el área de suelo cubierto por la copa fue en febrero de 1.75, y en noviembre de 3.5.

Calibrado de la técnica CPC

En la Figura 2.16 se pueden observar los resultados de flujo de savia obtenidos durante un descenso en la presión de 0.22 MPa a 0.02 MPa, para después volverla a subir desde 11 L h^{-1} hasta 0.5 L h^{-1}. En el eje de ordenadas de la

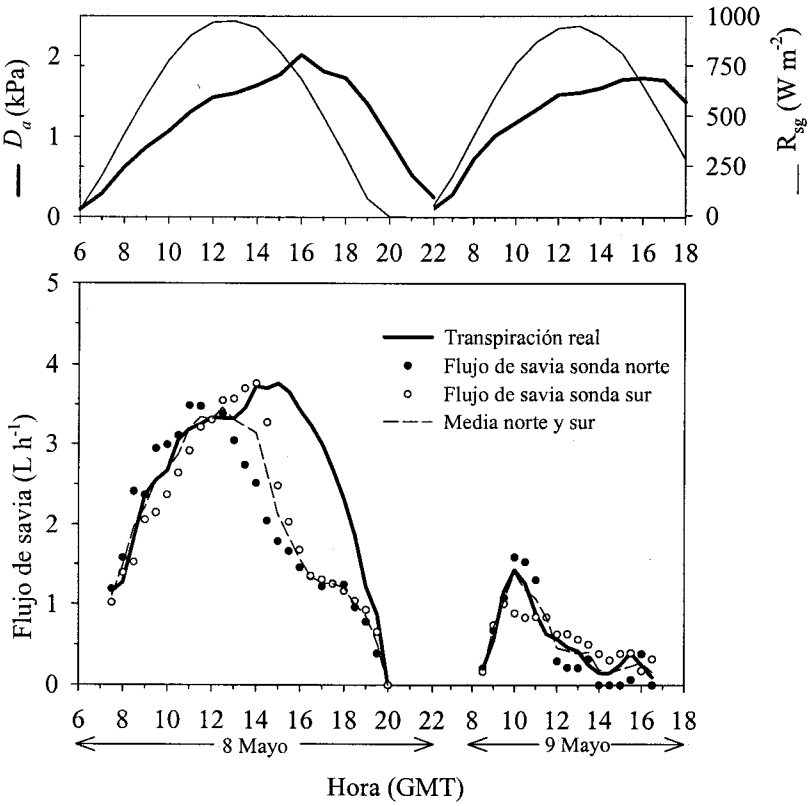


Figura 2.17. Resultados experimento de escisión. En la parte superior se muestra la evolución de la demanda atmosférica (D_a) y la radiación global (R_{sg}). GMT= hora media de Greenwich

derecha se muestra con propósitos comparativos la densidad de flujo de savia calculada a partir de los valores del eje de flujo de savia divididos por el área conductora, que en nuestro caso determinamos por planimetría de la sección teñida por la safranina, resultando ser 5530 mm^2. Los valores de flujo de savia, Q, para las dos sondas en la Fig. 2.16 fueron calculados usando una anchura de herida de 2.0 mm en el procedimiento del análisis de Green y Clothier (1988), siguiendo el modelo de Swanson (1983). Los coeficientes de corrección de la ecuación de velocidad de pulso corregida (V_c) fueron a = -0.159, b = 1.318, c = 0.027 y d = -0.00014.

Que la anchura de herida elegida y que el valor de los coeficientes de correlación son los correctos, se confirma con el experimento de escisión con árbol completo. Durante el primer día de experiencia el árbol consumió agua con tasas de hasta 3-4 L h^{-1} (Fig. 2.17). Tales tasas son esperables para un árbol de este área foliar y con las condiciones meteorológicas de ese día. Sin embargo, la transpiración medida disminuyó marcadamente en el segundo día, a pesar de que las condiciones ambientales fueron similares. El consumo de agua del tercer día fue despreciable (datos no mostrados). A lo largo de la mañana del

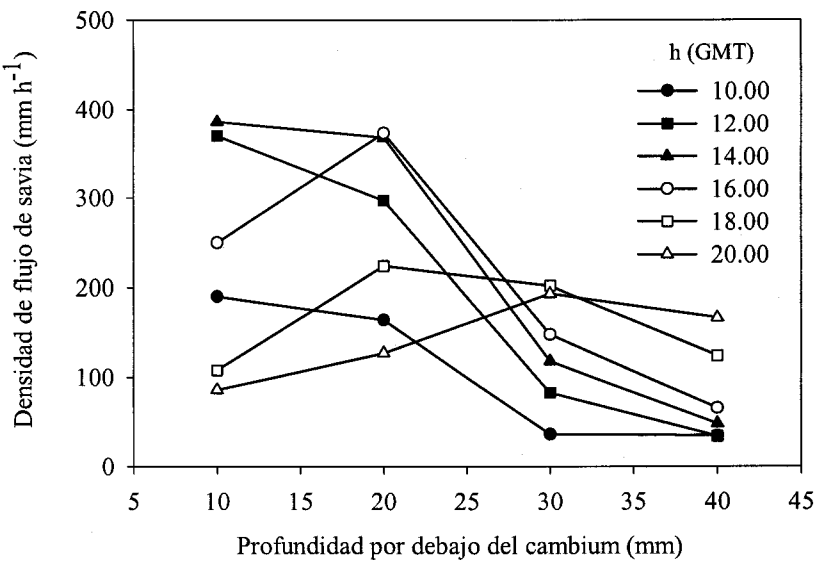


Figura 2.18. Perfiles de densidad media de flujo de savia para el día 8 de mayo a distintas horas del día. Los perfiles mostrados se midieron con la sonda norte; las de la sonda sur fueron similares. Los detalles se explican en el texto. GMT= hora media de Greenwich.

primer día hubo un buen acuerdo entre el consumo de agua medida y el flujo de savia calculado usando los resultados del experimento de perfusión. Hacia mediodía, sin embargo, aparece una clara divergencia entre lo medido y lo estimado. Al analizar los perfiles de densidad de flujo registrados durante ese día (Fig. 2.18), se observó un mayor flujo de savia a primeras horas de la mañana en los anillos más exteriores. Este es el comportamiento habitual que debe observarse en una planta no estresada durante todo el día (Cermák y col., 1992; Phillips y col., 1996; Cermák y Nadezhdina, 1998). Conforme aumentó la demanda atmosférica ese día (ver parte superior de la Figura 2.17), la pendiente del perfil aumentó indicando un mayor flujo en la zona más cercana al cámbium, pero después del mediodía, momento en el que la demanda atmosférica es máxima, comenzó a disminuir el flujo de savia en esta zona, haciéndose menor, por la tarde, que a 20 o 30 mm hacia el interior del cámbium.

La progresiva pérdida en el funcionamiento hidraúlico del sistema vascular pudo ser debida, en parte, al bloqueo de los vasos del xilema por exudados del floema en el agua del recipiente, como Green y Clothier (1988) encontraron en kiwis y manzano. Probablemente el bloqueo de los vasos produjo un considerable estrés hídrico en el árbol, de forma que se provocó un cierre estomático que afectó principalmente a los vasos más cercanos al cámbium. Por la tarde, tras superarse el pico de D_a, el flujo de savia experimentó un ligero incremento. Este incremento se hizo aún más patente el día 9 de mayo y aproximadamente a la misma hora. En la literatura existen numerosos ejemplos de especies esclerófilas de ambientes mediterráneos que exhiben curvas de evolución diaria de g_s similares a las encontradas en la transpiración medida de la Fig. 2.17.(Lange y col., 1987; Tenhunen y col., 1982; Gallego y col., 1994; Tognetti y col., 1998). En nuestros árboles también se registró claramente el día 24 de julio (Fig. 2.21). Estas curvas de dos picos son características de regiones áridas y mediterráneas, y son debidas a cambios en las condiciones meteorológicas (Schulze y Hall, 1982). La discrepancia observada el 8 de mayo entre el flujo de savia medido y el estimado por la técnica CPC pudo deberse a que, como indica la Fig. 2.18, el mayor flujo de savia ocurrió en el interior del xilema tras las horas centrales del día, y parte en zonas no exploradas por nuestros sensores. Esto nunca se ha observado en los árboles de la parcela experimental, en las que todas las medidas realizadas

muestran un flujo cercano a cero a la profundidad máxima explorada de 35 mm por debajo del cámbium.

Medidas de flujo de savia

Si bien se realizaron medidas de flujo de savia durante todo el verano de 1997, aquí vamos a presentar únicamente los resultados correspondientes a los días en los que también disponemos de datos de la evolución diaria de otras variables fisiológicas, como Ψ_w, g_s y A.

En las Figs. 2.19 y 2.20 se muestran los valores de E_p medidos en dos fechas de 1997 en árboles de los cuatro tratamientos, junto con los valores de D_a y R_{sg} medidos esos días. Los valores de E_p de M fueron aproximadamente el doble que los de S, no encontrándose diferencias tan marcadas entre D1 y D2.

Todas las curvas de E_p muestran un valor máximo en torno a las 10.00 GMT, salvo las de los tratamientos M y S del 22 de julio. Este día E_p siguió

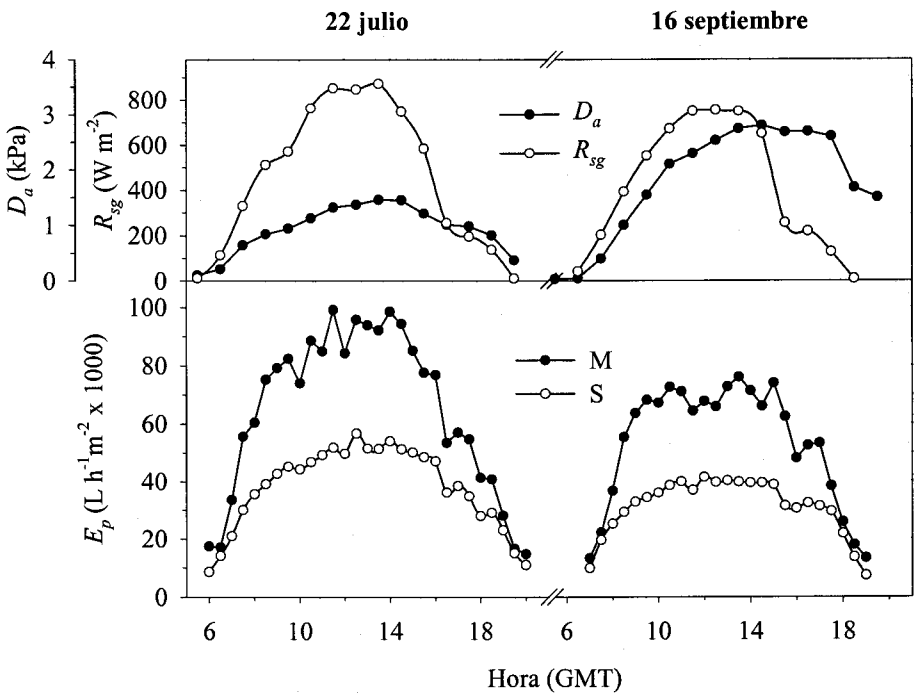


Fig. 2.19. Evolución de la transpiración en los tratamientos M y S en dos días de 1997. D_a= demanda atmosférica del aire, R_{sg}= radiación solar global, E_p= transpiración del árbol, GMT= hora media de Greenwich.

aumentando hasta las 14.00 GMT. Esto puede deberse a que el 22 de julio fue el único día de los muestreados en el que los valores de D_a se mantuvieron bajos. Todos los demás días D_a llegó a máximos en torno a 3 kPa, o superiores. Esto puede provocar un marcado cierre estomático a primeras horas de la mañana, con la consiguiente reducción de E_p.

Conductancia estomática

En cualquier estudio en el que se pretenda profundizar en el conocimiento del consumo de agua por parte de la planta, y de los mecanismos involucrados en el control del mismo, es imprescindible conocer la evolución de g_s a lo largo del día.

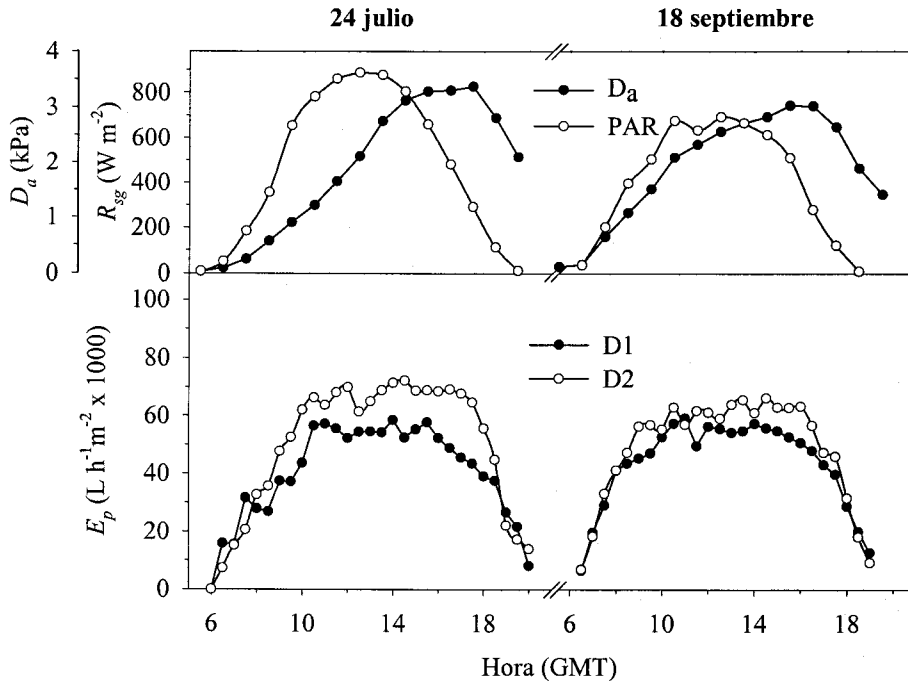


Fig. 2.20. Evolución de la transpiración en los tratamientos D1 y D2 en dos días de 1997. Símbolos como en la Fig. 2.19.

En la Fig. 2.21 se representa g_s medida en julio y septiembre de 1997, en los cuatro tratamientos. Excepto en el 22 de julio, la curva de evolución de g_s de los cuatro

tratamientos a lo largo del día muestra que la planta alcanza la máxima abertura estomática en torno a las 10.00 GMT o antes. El 22 de julio el máximo se alcanza más tarde en el tratamiento M, bien dotado de agua en el suelo. Se pueden observar importantes diferencias entre los valores de g_s de M y S, especialmente en septiembre, posiblemente debido a que las condiciones ambientales eran más severas, con alta D_a y θ más baja en S que en M (Figs. 2.19 y 2.9). Los máximos registrados en M son similares en ambos meses, alcanzándose valores medios de hasta 0.232 mol m^{-2} s^{-1}. En D1 y D2, tanto en julio como en septiembre, las curvas prácticamente se superponen, hecho que también sucede en las curvas de transpiración (Fig. 2.20). El máximo valor medio de g_s en estos dos tratamientos es superior en julio (225 y 212 mol m^{-2} s^{-1}, para D1 y D2 respectivamente) que en septiembre (159 y 165 mol m^{-2} s^{-1}, para D1 y D2 respectivamente) a pesar de que las condiciones de D_a fueran similares, lo que muy probablemente ponga de manifiesto el efecto del estrés hídrico provocado por la pérdida de contenido de agua del suelo (Fig. 2.9).

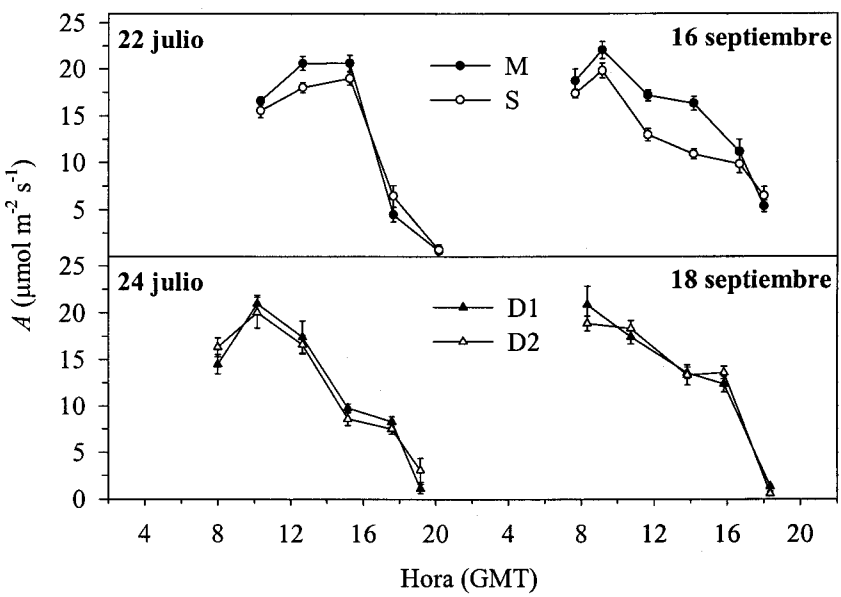


Figura 2.22. Evolución diaria de la tasa de fotosíntesis (A) en los cuatro tratamientos durante 1997. GMT= hora media de Greenwich. Cada punto se corresponde con la media de 10 medidas. Las barras veticales representan ± el error estándar.

En los tratamientos M y S en septiembre, al igual que en D1 y D2 en ambos meses, aproximadamente a las 10.00 GMT se produjo el cierre estomático anteriormente referido.

Fotosíntesis

En la fig. 2.22 podemos observar las evoluciones diarias de A determinadas a partir de medidas simultáneas a las de g_s. Los valores máximos se alcanzaron, al igual que en el caso de g_s, antes del mediodía y fueron de unos 20 μmol m^{-2} s^{-1}. Las diferencias más evidentes entre M y S se presentaron el 16 de septiembre tras el periodo estival, aunque también hay que tener en cuenta que en julio las condiciones de D_a posiblemente minimizaron las diferencias. De cualquier modo, las diferencias de A no fueron tan grandes como en el caso de g_s. En los tratamientos D1 y D2 no se dieron diferencias importantes y su comportamiento fue similar los dos días de medidas.

Podemos destacar, por último, que la forma de la curva de A se corresponde con la mostrada para g_s. Así, en el caso de M y S el 22 de julio, se

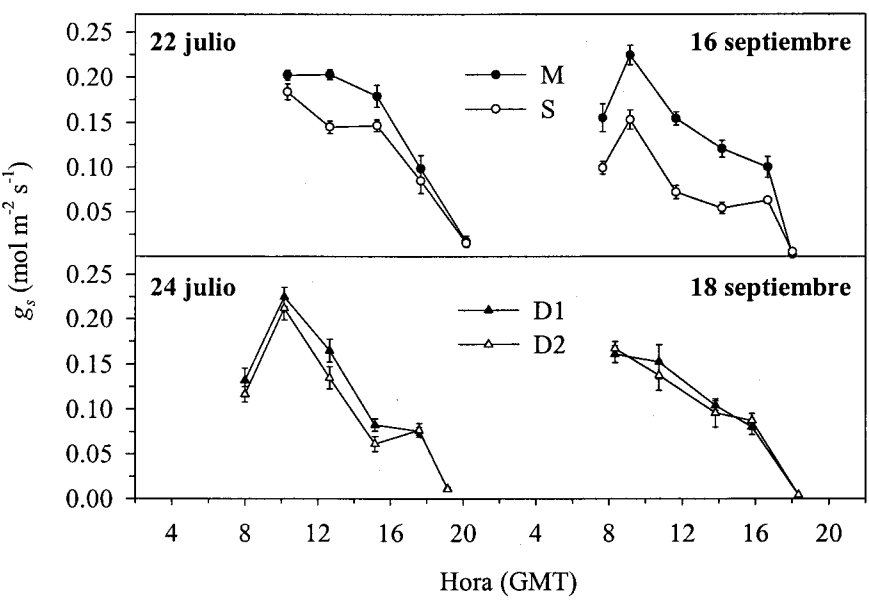


Figura 2.21. Evolución diaria de la conductancia estomática (g_s) en los cuatro tratamientos durante algunos días de 1997. GMT= hora media de Greenwich. Cada punto se corresponde con la media de 10 medidas. Las barras verticales representan ± el error estándar.

puede apreciar que A se mantiene con valores máximos durante las horas centrales del día. En la Fig. 2.23 se muestra la relación de A con g_s para todos los puntos de M y S medidos el 22 de julio y el 16 de septiembre. Como se puede observar, existe una buena correlación entre ambas variables, que se manifiesta en una curva que tiende a hacerse asintótica cuando los valores de g_s aumentan. No se aprecia una clara diferencia entre los tratamientos, y tanto M como S presentan similares valores de A para una misma abertura estomática.

Estado hídrico de la planta

Hasta el momento hemos visto la dinámica de E_p en el olivo y cómo está relacionada con el comportamiento de los estomas. El fin último del cierre estomático no es otro que el de evitar excesivas pérdidas de agua que podrían provocar daños en el metabolismo de la hoja (deshidratación) o pérdida irreparable de la capacidad de transporte del xilema (embolismo). Una variable que nos da información acerca del estado hídrico de la planta es Ψ_w.

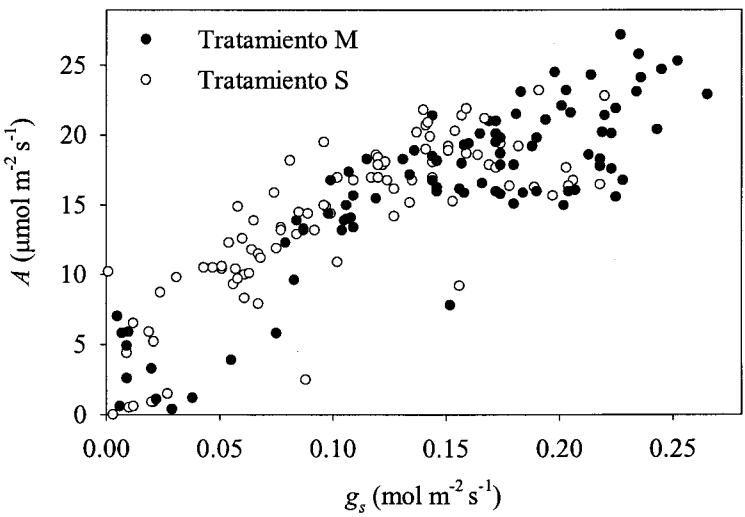


Figura 2.23. Relación entre la conductancia estomática (g_s) y la tasa de fotosíntesis (A) para los tratamientos M y S en 1997. Cada punto se obtuvo a partir de la medida simultánea de A y g_s. Las medidas se hicieron a diferentes horas del día, desde el amanecer hasta el anochecer los días 22 de junio y 16 de septiembre.

En la Fig. 2.24 se representa la evolución de Ψ_w en los cuatro tratamientos. La diferencia es evidente entre los tratamientos M y S, tantoen julio como en septiembre. El valor de Ψ_w en M es aproximadamente 0.5 MPa más positivo que el de S en ambos meses, mostrando, una vez más, que los árboles de M se encontraban menos estresados que los de S. El primer punto de las curvas se corresponde con el potencial hídrico antes del amanecer (Ψ_{pd}). El valor más elevado (-0.14 MPa) se midió en árboles M tanto en julio como en septiembre. Los tratamientos D1 y D2 presentaron valores similares en ambos meses, ligeramente inferiores a los de M, con valores mínimos en torno a -0.25 MPa. Sin embargo, en S, si bien en julio las diferencias con el tratamiento M no fueron significativas, en septiembre Ψ_{pd} llega a ser de -0.61 MPa, y mientras que a las 18:00 GMT M se había recuperado significativamente del estrés hídrico de ese día, S aún presentaba valores de -1.25 MPa.

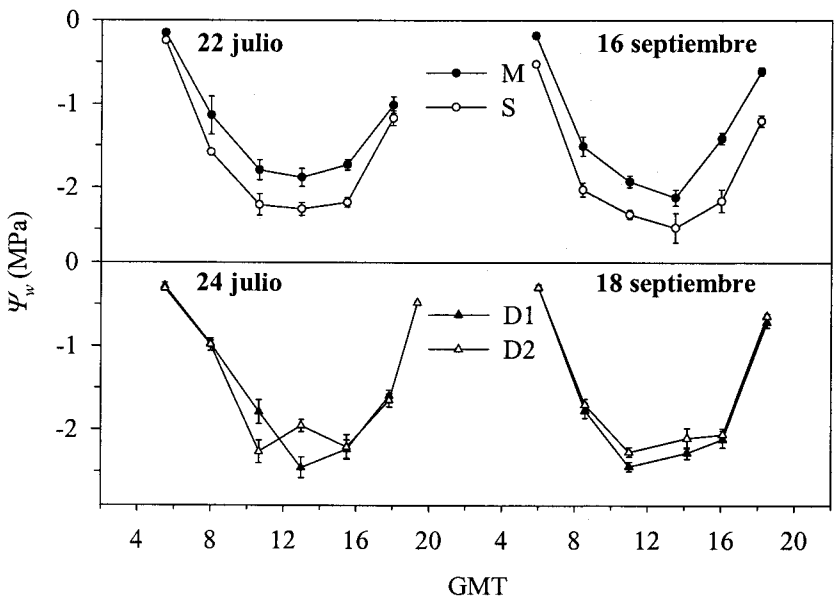


Figura 2.24. Evolución diaria del potencial hídrico en los cuatro tratamientos durante 1997. Ψ_w= potencial hídrico de la hoja, GMT= hora media de Greenwich Cada punto se corresponde con la media de seis medidas y las barras verticales representan el error estándar.

En la Tabla 2.6 se muestran los resultados de Ψ_π a plena turgencia. El análisis estadístico demostra que no existieron diferencias significativas ni entre los tratamientos, ni entre julio y septiembre.

Tabla 2.6. Potenciales osmóticos a plena turgencia (MPa) medidos en 1997, n= 6; Los valores entre paréntesis son el error estándar.

	Tratamiento			
Mes	M	S	D1	D2
Julio	-1.61 (0.03)	-1.84 (0.34)	-1.59 (0.13)	-1.87 (0.24)
Septiembre	-1.53 (0.08)	-1.62 (0.1)	-1.52 (0.11)	-1.49 (0.12)

Evolución estacional

En 1998 se realizó un seguimiento más continuado de estas variables fisiológicas a nivel de hoja, desde marzo hasta abril (Fig. 2.25). En general, se puede observar cómo, a medida que avanzan los meses, los efectos del estrés hídrico se hacen más evidentes en S que en M. A pesar de que en 1998 el contenido de agua en el suelo fue elevado gracias a las lluvias otoñales de 1997, con lo que las diferencias de θ entre los tratamientos no fueron tan altas como en 1999, las diferenias de g_s y A entre M y S fueron cada vez mayores a medida que avanzaba la estación seca. No pasó lo mismo con Ψ_w y RWC, cuyos valores, en general, fueron similares en ambos tratamientos en cada uno de los meses muestreados, salvo en agosto. En la Fig. 2.26 se muestra la evolución de Ψ_{pd} desde marzo hasta agosto para los tratamientos M y S. Los primeros meses ambos tratamientos mostraron valores similares, pero tras comenzar el riego en abril, y al llegar más tarde el periodo de máxima D_a en junio, M y S comenzaron a diferenciarse.

En la Fig. 2.27 se muestra la g_s máxima en función de θ medidos el mismo día en cada uno de los tratamientos y para todos los meses representados en la Fig. 2.25. En el momento del día en el que se registró el valor de g_s máxima, D_a fue siempre igual o menor a 1.1 kPa y el valor de PAR fue superior a 500 μmol m^{-2} s^{-1}. La figura muestra cómo a medida que disminuye θ, g_s máxima se hace más pequeña. El punto correspondiente al tratamiento M que presenta un valor más bajo de g_s (0.24 mol $m^{-2}s^{-1}$) y los dos puntos pertenecientes a los tratamientos S y D1 con valores en torno a 0.26 mol m^{-2} s^{-1}, corresponden al mes de marzo, mes en el que aún no había comenzado el periodo de riego.

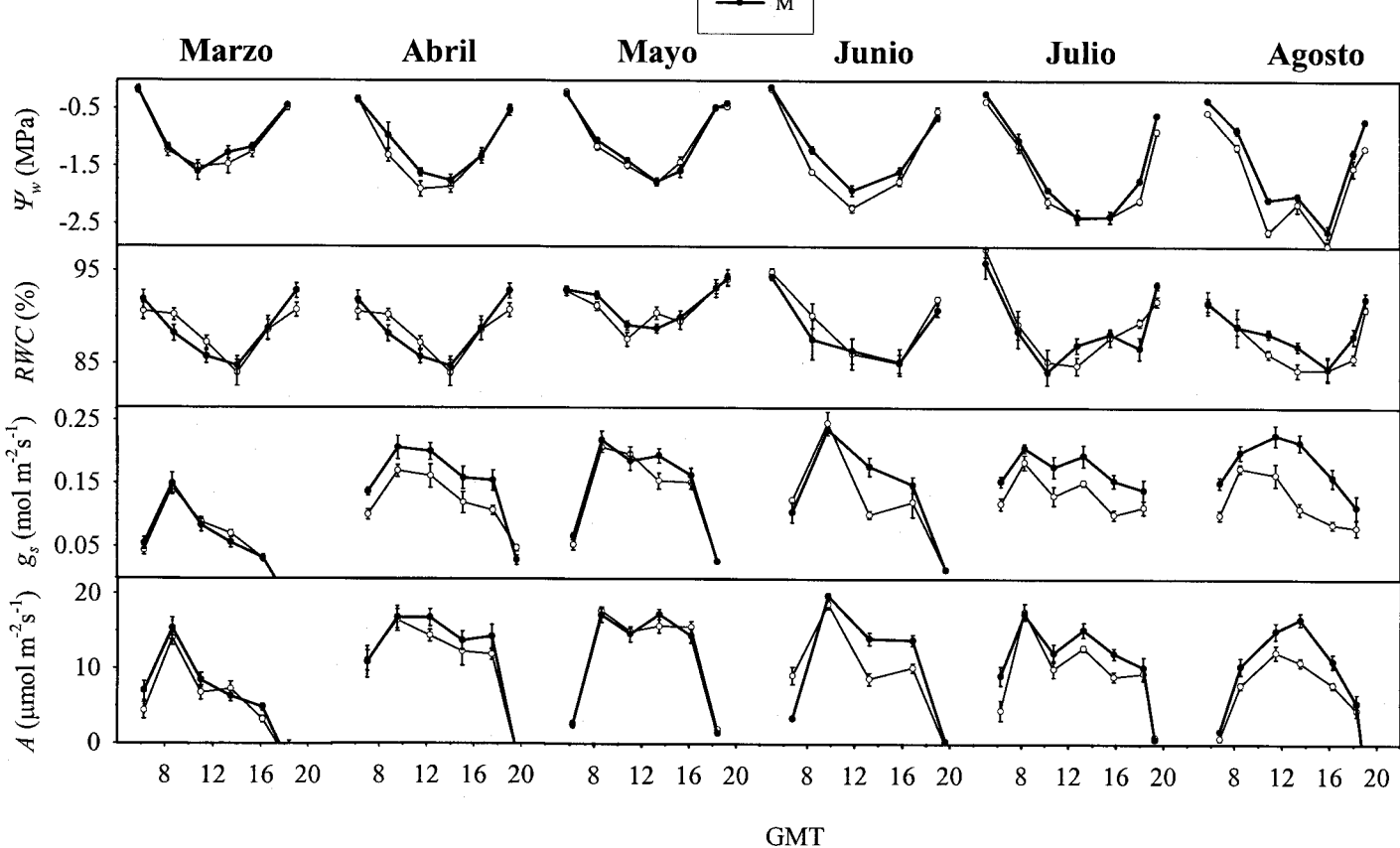


Figura 2.25. Evolución diaria y estacional de las variables fisiológicas medidas durante 1998. Ψ_w= potencial hídrico, *RWC*= conten relativo de agua, g_s= conductancia estomática y *A*= tasa de asimilación de CO_2 y GMT= hora media de Greenwich. Cada punto es la media de 10 medidas, excepto para Ψ_w que son seis, las barras verticales representan el error estándar.

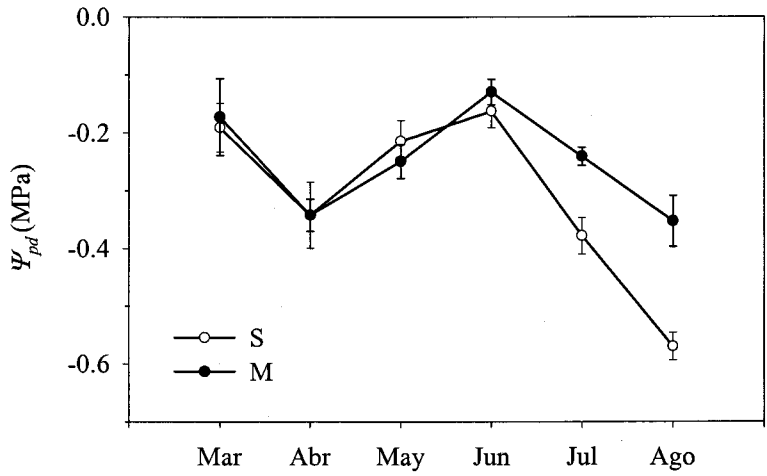


Figura 2.26. Evolución del potencial hídrico antes del amanecer (Ψ_{pd}) en los tratamientos M y S durante primavera y verano de 1998. Cada punto se obtuvo a partir de la media de seis medidas, las barras verticales se corresponden con los errores estándar.

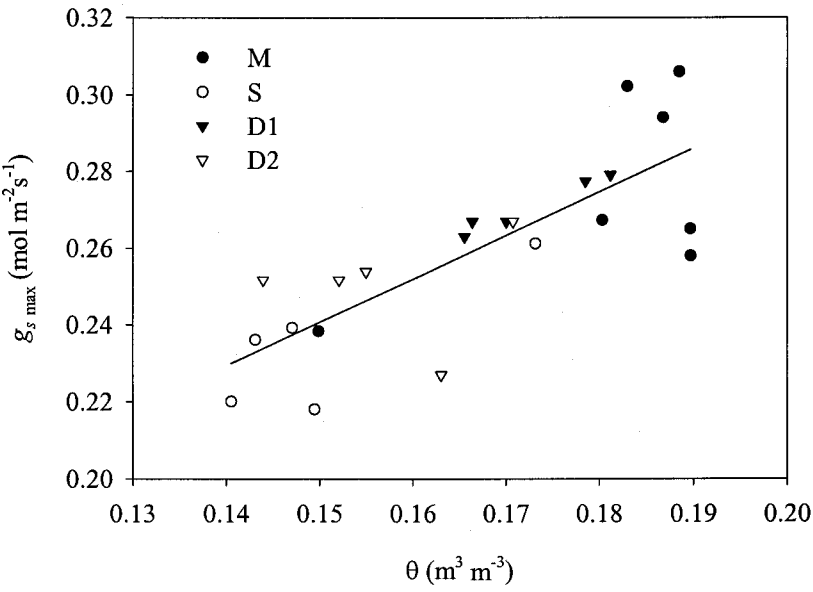


Figura 2.27. Relación entre la conductancia estomática máxima (g_{smax}) y el contenido de agua en el suelo (θ) para todos los tratamientos durante 1998. El valor de g_{smax} se corresponde con el valor individual máximo medido un día concreto en la parcela experimental.

Discusión

El calibrado de la técnica de CPC ha permitido por primera vez calcular los coeficientes de la ecuación 2.4 específicos para el olivo. Los excelentes ajustes obtenidos en el experimento de perfusión, junto con la confirmación de la validez de los mismos obtenida en el experimento de escisión, han permitido calcular los coeficientes de integración específicos para esta especie necesarios para determinar Q. Bajo condiciones más naturales, como pueden ser las del experimento de escisión, estos coeficientes se comportaron satisfactoriamente para la mayor parte de las medidas, a pesar de la falta de acuerdo que hubo en la tarde del día 8 de mayo, ya comentado anteriormente.

De cualquier modo, los resultados de esta experiencia en la que se ha calibrado por primera vez la técnica de CPC para una especie xerofítica, sugieren que se puede usar con confianza en olivo.

Ahora bien, hemos observado una variabilidad alta en los resultados de flujo de savia en función de la localización de las sondas en el tronco. Por lo tanto, resulta arriesgado considerar como fiables a los valores absolutos de E_p estimados mediante la técnica de CPC. Dicha variabilidad se debe sin duda, en gran medida, a la alta heterogeneidad del xilema de olivos adultos (Fernández y col., 1998).

La técnica CPC sí nos permite, sin embargo, cotejar la evolución de E_p a lo largo del día con la evolución de las variables ambientales. Palomo (2000) muestra cómo la evolución diaria de E_p se ajusta claramente a la de D_a. En este sentido, nuestros datos sí nos permiten detectar un fenómeno que ilustra el comportamiento hídrico del olivo.

El día 22 de julio la curva de E_p en M es diferente a la del resto de los días, para cualquier tratamiento, incluyendo el propio tratamiento M el día 16 de septiembre. La transpiración del árbol continúa incrementándose hasta las 15.00 GMT. El resto de los días aproximadamente a partir de las 10.00 GMT, la curva de E_p se hace plana, de modo que el aumento de R_{sg} y D_a no implican una mayor E_p. ¿Qué es lo que provoca estas diferencias en el comportamiento de E_p?

La transpiración fue descrita en 1965 por Monteith y desde entonces ha sido ampliamente usada para estimar la transpiración, según la expresión

$$\lambda E_p = \frac{s R_{sg} + \rho_a c_p D_a g_b}{s + \gamma (1 + \frac{g_b}{g_s})}, \qquad (2.7)$$

donde λ es el calor latente de vaporización del agua, s es la pendiente de la curva de la presión de vapor de saturación con respecto a la temperatura, ρ_a es la densidad del aire saturado de vapor de agua, c_p es la capacidad molar de calor del aire seco a presión constante, g_b es la conductancia de la capa límite y γ es la constante psicrométrica. En esta ecuación E_p depende principalmente de las variables meteorológicas R_{sg} y D_a, y de g_s y g_b. Aunque θ no aparezca explícitamente en la ecuación 2.7, qué duda cabe que su papel es también importante en el consumo de agua por parte de la planta, por lo que hay que tenerla en cuenta en cualquier estudio sobre los mecanismos involucrados en el funcionamiento del sistema suelo-planta-atmósfera.

Jarvis y McNaughton (1986) expresaron la ecuación de Penman-Monteith en dos componentes: la tasa de evaporación de equilibrio (E_{eq}), que depende exclusivamente de la radiación, y la tasa de evaporación impuesta (E_{imp}) que depende de g_s, g_b y D_a. La importancia relativa de ambas componentes depende del grado de acoplamiento (Ω) de la superficie de evaporación (hoja, dosel vegetal o cultivo) al ambiente.

$$E_p = \Omega E_{eq} + (1 - \Omega) E_{imp} \qquad (2.8)$$

Las implicaciones de Ω son ampliamente discutidas en Jarvis y McNaughton (1986) y McNaughton y Jarvis (1991), y aquí únicamente vamos a hacer referencia a lo más relevante para nuestro caso. El factor de acoplamiento toma valores entre 0 y 1. Un valor cercano a 1 indica que las condiciones en la superficie de la hoja son independientes de las condiciones ambientales. Por otra parte, valores cercanos a 0 significan que las condiciones en la superficie de la hoja están muy acopladas con las del aire libre, es decir, del aire donde no existe influencia de la vegetación.

Moreno y col., (1996), trabajando en esta misma parcela experimental compararon la E_p determinada a partir de medidas de flujo de savia con la E_p estimada con la ecuación 2.8. Los resultados que obtuvieron demostraron que el valor del componente E_{imp} suponía el 80 % de E_p, mientras que el 20 % era debido a E_{eq}. Infante y col. (1997), trabajando con *Quercus ilex*, una especie xerofítica de ambiente mediterráneo y con características generales similares a las del olivo, obtuvo resultados similares, calculando valores de Ω en torno a 0.2. Daudet y col. (1999) demostraron que la principal razón de estos valores tan bajos de Ω en árboles era que los perfiles de velocidad del viento no eran muy diferentes fuera y dentro del árbol, lo que permitía mantener valores elevados de g_b.

En estos casos, por lo tanto, se puede asumir que E_p es directamente proporcional a D_a y a g_s, y puede expresarse como

$$E_p = g_s \, D_a / P \quad , \qquad (2.9)$$

donde P es la presión atmosférica.

En todos los días representados en las Fig. 2.19 y 2.20, D_a aumenta hasta las 14.00 GMT, por lo que E_p debería en todos los casos aumentar si el resto de las variables permaneciera constante. Por lo tanto, asumiendo como adecuado este modelo para el olivo, la única explicación posible a la diferencia de E_p observada en el tratamiento M entre julio y septiembre, sería que g_s disminuyera lo suficiente como para contrarrestar el efecto del aumento de D_a. Monteith (1995) define un "régimen B" de comportamiento de E_p frente a D_a en el que E_p permanece constante o comienza a disminuir conforme D_a aumenta, y dice que es un comportamiento mucho menos común que el del "régimen A", en el que un aumento de D_a provoca un aumento proporcional en E_p. Los estomas de muchas especies tienen la capacidad de responder directamente a la humedad (ver revisiones, Schulze y Hall, 1982; Losch y Tenhunen, 1981). El papel de los estomas en el control de la transpiración ha sido ampliamente discutido en la literatura (Meinzer y Grantz, 1991; Meinzer y col., 1993), siendo normalmente aceptado que la influencia del control estomático sobre E_p es fuerte, si g_b es elevado comparado con g_s (Meinzer y col., 1993). Se ha demostrado para un reducido número de especies (Farquhar, 1978; Losch y Tenhunen, 1981;

Sheriff, 1977), y generalizado a otras, que la respuesta de cierre estomático en condiciones de alta D_a es independiente del control de *feedback* inducido por reducciones en el potencial hídrico de la hoja. El estado hídrico de la hoja puede mejorar a pesar del incremento del gradiente de presión de vapor entre ésta y el aire circundante, si la sensibilidad del estoma es suficiente para reducir E_p bajo esas condiciones. En este caso nos encontramos ante lo que se denomina control *feedforward*, ya que el de *feedback* es capaz de mantener, pero no de reducir, la transpiración al incrementarse D_a. Este fenómeno de *feedforward* parece que existe en diversas especies (Gutiérrez y col., 1994; Meinzer y col., 1997), aunque Franks y col. (1997) advierten sobre las dificultades experimentales para ponerlo de manifiesto y demuestran con una serie de medidas un "aparente" *feedforward*. Mott y Parkhurst (1991) sugirieron que un cierre heterogéneo de los estomas podría también ser el responsable de este mecanismo de *feedforward*. En nuestro caso, tan sólo se aprecia una estabilización de E_p, pero la ausencia de una reducción en E_p no implica que esté ausente una respuesta directa de los estomas a D_a (Grantz, 1990).

Fernández y col. (1997) mostraron que en el olivo existe un fuerte control estomático como mecanismo para evitar la pérdida excesiva de agua y que parece estar inducido por el incremento de D_a. Bongi y col. (1987) y Loreto y Sharkey (1990) ya observaron que los estomas del olivo respondían a D_a. ¿Son realmente los estomas los que están provocando las distintas respuestas de E_p frente a D_a, en las que en algunos casos E_p aumenta con D_a, mientras que en otros permanece constante (Fig. 2.19 y 2.20)?

La Fig. 2.21 muestra que hubo un cierre estomático todos los días a partir de las 10.00 GMT, excepto el 22 de julio. Ese día los estomas permanecieron abiertos hasta después del mediodía, momento en el que comenzaron a cerrarse. Tan sólo es necesario aplicar la ecuación 2.3 para darse cuenta de que ésta explica el comportamiento de E_p ese día. Aunque, como hemos comentado antes, Fernández y col. (1997) demostraron la existencia de control estomático en olivo, esta es la primera vez que se registran evidencias del efecto del cierre estomático sobre la transpiración del árbol mediante técnicas independientes.

La principal diferencia entre julio y septiembre se produce en los valores de D_a. El 16 de septiembre D_a alcanzó valores de hasta 3.0 kPa, mientras que en el 22 de julio apenas si se llegó a 1.5 kPa. Esta menor demanda atmosférica del 22 de julio posiblemente permitió que los estomas se mantuvieran abiertos durante las horas centrales del día.

El contenido de agua en el suelo podría ser otra causa del cierre estomático. Las plantas, al tener menor cantidad de agua disponible en el suelo en septiembre, pueden verse obligadas a cerrar los estomas para evitar problemas de deshidratación o pérdida de la capacidad hidraúlica de los vasos del xilema por embolismo. Pero el tratamiento M, en julio presentó un valor de θ de 0.186 m^3 m^{-3} y en septiembre de 0.189 m^3 m^{-3}, y el día 16 de septiembre a pesar de que el tratamiento M presentaba un valor de θ muy superior al de S (0.140 m^3 m^{-3}), en ambos el cierre estomático se produjo de manera simultánea. Por lo tanto, esta explicación no parece plausible.

Por último, los distintos tratamientos hídricos consiguieron establecer diferencias evidentes en θ en cada zona de la parcela a la que se aplican, con lo que se pudo, siempre bajo condiciones de campo, buscar posibles relaciones entre θ y variables fisiológicas. Los resultados obtenidos (Fig. 2.27) apuntan a que el valor de $g_{s\ máx}$ depende del valor de θ. De este modo, la hoja podría estar adaptando la abertura estomática máxima a la disponibilidad de agua en el suelo. Turner (1991) encontró una relación similar entre $g_{s\ máx}$ y el contenido relativo de agua del suelo. Hsiao (1973), en una revisión de la respuesta de las plantas al estrés hídrico, también apunta esta relación como posible. Los mecanismos responsables de este control se escapan de los objetivos de esta tesis, pero existen indicios en la literatura reciente que apuntan a una mediación del ácido abcísico (ABA) procedente de las raíces (Zhang y Davies, 1989; Tardieu y Davies, 1993; Borel y col., 1995; Smith y col., 1995; Cochard y col, 1997).

El fin último del cierre estomático es el de evitar a la planta un estrés excesivo. Una de las variables más utilizadas para valorar el grado de estrés hídrico es Ψ_w. Los valores mínimos alcanzados (-2.48 MPa) indican que el estado de estrés no fue severo, siendo el olivo capaz de soportar valores mucho más bajos. Fernández y col. (1997) registraron valores de -3.63 MPa en olivos

no regados en "La Hampa", datos similares a los encontrados por Lo Gullo y Salleo (1988). Los valores más bajos que hemos encontrado para esta especie fueron medidos por Rhizopoulou y col. (1991), también en condiciones de campo, alcanzándose valores de -10 MPa. Las hojas de olivo pueden tolerar Ψ_w cercanos a -9 ó -10 MPa (Bongi y Palliotti, 1994) con completa capacidad de rehidratación, por lo que es complicado establecer un valor crítico o umbral de Ψ_w para los procesos fisiológicos. Comparado con otras especies mediterráneas, el olivo es más tolerante a niveles bajos de Ψ_w al mediodía y antes del amanecer (Rieger, 1995). El valor de Ψ_{pd} es muy usado para determinar el estado de estrés de la planta (Fernández, 1989). Durante el periodo experimental de este trabajo, y debido a las lluvias de 1997, que aumentaron la reserva hídrica del suelo, no se observaron valores inferiores a -0.61 MPa, muy por encima de los -1.6 MPa medidos en 1995 en la misma parcela experimental cuando se alcanzaron valores de θ de 0.13 m^3m^{-3} (Fernández y col. 1997). Aparecen diferencias significativas entre tratamientos únicamente en septiembre, indicando un mayor estrés en S que en M.

Hay que ser cauteloso a la hora de evaluar el efecto de las diferencias encontradas en Ψ_w entre los tratamientos, debido a la capacidad de algunas especies, entre las que se encuentra el olivo, de efectuar ajuste osmótico (Lo Gullo y Salleo, 1988). El ajuste osmótico es la capacidad que posee la planta de acumular solutos para disminuir su Ψ_w y evitar así pérdidas de agua en sus células. Rieger (1995) asegura que el ajuste osmótico es un mecanismo muy importante mediante el cual muchas plantas vasculares son capaces de mantener la presión de turgencia en sus células tras la pérdida de la conductividad hidraúlica inducida por la sequía. El mayor componente de estos solutos, en el caso del olivo, es manitol, que puede llegar a representar desde 1/2 hasta 1/3 de los azúcares solubles totales en hojas y corteza (Drossopoulos y Niavis, 1988). Aunque la acumulación de solutos pueda tener efecto negativo sobre el metabolismo de la hoja, como por ejemplo en la fotosíntesis (Bongi y Loreto, 1989), permite a la célula mantenerse turgente.

Para ver, por tanto, si las diferencias en Ψ_w entre M y S fueron debidas a la pérdida de agua por transpiración o a que en un tratamiento existe algún otro mecanismo activo para tolerar el estrés, se midió Ψ_π a plena turgencia. El motivo de medirlo a plena turgencia no es otro que el de evitar que haya

diferencias en el contenido relativo de agua entre las muestras. Los resultados indican que durante el periodo de estudio hubo ausencia de ajuste osmótico en los tratamientos, por lo que se puede afirmar que los cambios en Ψ_w fueron debidos a la disminución en el contenido de agua de las hojas.

Posiblemente el responsable de mantener estos valores sea el cierre estomático, una vez descartada la posibilidad de ajuste osmótico. En algunos casos, como en el tratamiento D2 el día 24 de julio, se produjo una recuperación de Ψ_w después de producirse el cierre estomático, difícilmente explicable de otra forma teniendo en cuenta que D_a estaba incrementándose. De todas maneras, es muy posible que la ausencia de ajuste osmótico sea debida a que las condiciones durante el periodo de estudio no fueran lo suficientemente severas como para que éste se presentase.

Pero el cierre estomático también presenta un aspecto negativo para la planta. En la Fig. 2.23 se puede observar una fuerte correlación entre g_s y A. Es obvio que el cierre estomático ejerce una limitación en la tasa de asimilación de la hoja, como se ha puesto de manifiesto en numerosos estudios (Assmann, 1998; Kicheva y col., 1994; van Rensburg y Krüger, 1993). Consecuentemente las curvas de evolución de g_s y A son similares. La manera en la que A y g_s están correlacionadas parece tener un enorme significado ecológico (Schulze y Hall, 1982). Una relación lineal entre ambas variables que pase por el origen provoca que la concentración interna de CO_2 (C_i) se mantenga constante, lo que mantiene constante la eficiencia del uso del agua (*WUE*). Si la relación no es lineal o no pasa por el origen significa que g_s y A están respondiendo de manera diferente a los cambios ambientales con lo que C_i y *WUE* no se mantienen constantes.

La gran concurrencia de días con elevada D_a a partir de junio puede ser una de las causas principales de que la tasa de crecimiento de los ramos se detenga antes del verano, como consecuencia de que el balance de asimilación de carbono no es tan positivo como en meses anteriores.

CAPÍTULO 4

Modelo de fotosíntesis en olivo

Introducción

Bajo condiciones de campo, la radiación incidente, la temperatura de la hoja y la presión parcial interna de CO_2 pueden fluctuar independientemente e interactivamente, determinando la asimilación de carbono. La identificación de los factores ambientales responsables de limitar la asimilación en un momento determinado requiere comprender estas interacciones. Los avances en la comprensión de los procesos involucrados en la fotosíntesis han conducido a un incremento en el uso de los modelos basados en los procesos que determinan la asimilación de CO_2. Debido a que estos modelos están basados en mecanismos biofísicos, son complejos y requieren el cálculo de muchos parámetros.

En la Fig. 3.1 se muestra un esquema de los principales procesos que ocurren en la hoja involucrados con la fotosíntesis. En este esquema se muestra como se relacionan entre si las reacciones relacionadas con la captación de luz (1 y 2), con las de fijación de CO_2 (3, 5), así como parte de la regulación de la tasa de asimilación en la que la conductancia estomática juega un importante papel (6, 8).

En un conjunto de publicaciones (Farquhar y col., 1980; von Caemmerer y Farquhar, 1981; Farquhar y von Caemmerer, 1982), Farquhar y sus colegas desarrollaron un modelo fisiológico de la fotosíntesis de la hoja completa, basado en la cinética enzimática, en la cadena de transporte electrónico y los requerimientos de energía necesarios para la regeneración de la ribulosa bifosfato (RuBP). Usando los valores de los parámetros obtenidos *in vitro* a partir de cloroplastos aislados y estudios enzimáticos, von Caemmerer y

BIBLIOTECA UNIVERSIDAD SEVILLA

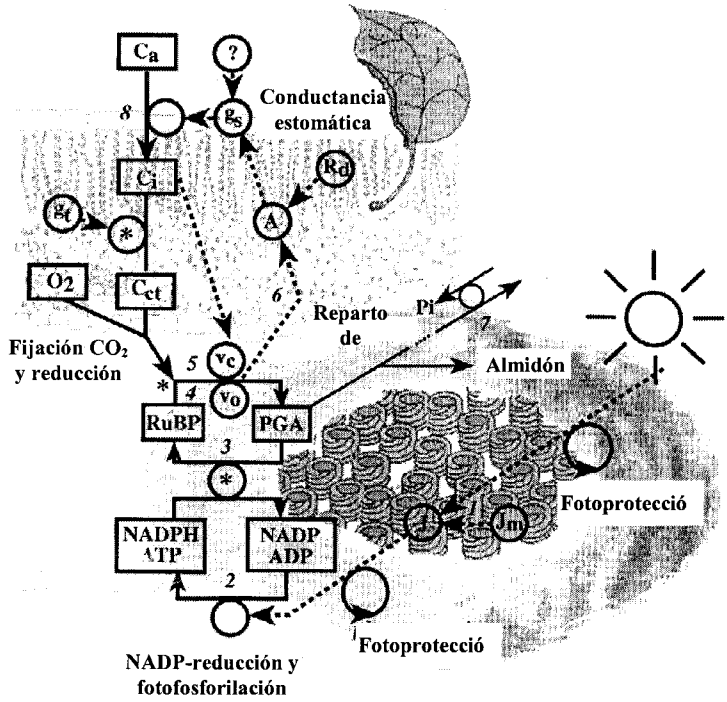


Figura 3.1. Esquema de los principales procesos que ocurren en la hoja involucrados con la fotosíntesis: 1, 2 transformación de la energía solar en energía bioquímica; 3, 4 y 5 fijación de CO_2 y O_2; 6 efecto regulador de la tasa de asimilación sobre la conductancia estomática; 7 reparto de asimilados; 8 efecto de la conductancia estomática sobre la concentración interna de CO_2.

Farquhar (1981) fueron capaces de generar curvas de respuesta fotosintética que simularon realísticamente la respuesta de las hojas de *Phaseolus vulgaris*.

Harley y col. (1985) describieron cómo calcular los parámetros que definen la tasa de fotosíntesis únicamente a partir de datos de intercambio gaseoso, mediante curvas de respuesta de la fotosíntesis al CO_2 interno (curvas A/C_i). Usando soja, estos autores fueron capaces de estimar la dependencia de estos parámetros con la temperatura, y obtener un acuerdo satisfactorio entre las medidas y los valores simulados por el modelo. Existen pocos valores publicados de estos parámetros para diferentes especies, y aquellos disponibles (ej. para *Gossypium hirsutum*, Harley y col., 1992) han sido usados en modelos de asimilación de CO_2 para otras especies, en ocasiones, muy diferentes (ej.

Eucalyptus grandis, Leuning, 1995). Walcroft y col. (1997) demostraron el error que se puede cometer al usar valores no específicos y pusieron de manifiesto la necesidad de calcular los valores de los parámetros específicamente para cada especie, debido a la gran variabilidad que puede existir.

El primer objetivo de este capítulo es, por tanto, calcular los valores específicos de los parámetros del modelo de fotosíntesis de Farquhar y col. (1980) para el olivo y su dependencia con la temperatura.

En segundo lugar, la integración espacial de la fotosíntesis a nivel de hoja en el árbol completo requiere el conocimiento de la distribución en el dosel del árbol de la radiación y de la capacidad fotosintética (Ellsworth y Reich, 1993; Kull y Jarvis, 1995; Leuning y col., 1995). La capacidad fotosintética refleja la demanda bioquímica para CO_2 en el cloroplasto, y varía entre hojas dentro del dosel del árbol de acuerdo con su posición espacial (Hirose y Werger, 1987; Leuning y col., 1991; Hollinger, 1996). En el modelo de fotosíntesis C3 de Farquhar y col. (1980), la capacidad fotosintética está definida principalmente por dos parámetros: V_{cmax}, la tasa máxima de carboxilación bajo condiciones del sustrato RuBP saturantes, y J_{max}, la tasa de transporte electrónico máxima bajo condiciones de luz saturante. Se ha demostrado que ambos parámetros se relacionan linealmente con la concentración de nitrógeno en las hojas (Harley y col., 1992). Esto simplifica en gran manera la estima de la distribución de estos parámetros en el campo, ya que las medidas de intercambio gaseoso requeridas para estimar V_{cmax} y J_{max} son difíciles y requieren mucho tiempo.

El segundo objetivo de este capítulo es cuantificar la relación entre la capacidad fotosintética y la concentración de nitrógeno en las hojas de olivo.

Los parámetros del modelo de fotosíntesis se calcularon en plantones de olivo var. 'Manzanilla' de dos años de edad bajo condiciones controladas en cámara de cultivo. En la parcela experimental, y ya en árboles adultos de 30 años de edad se realizaron curvas A/C_i en diferentes partes de la copa del árbol, en los tratamientos M y S, y se analizó la existencia de gradientes de nitrógeno

en hoja en los árboles de ambos tratamientos. Por último, el modelo se validó para las medidas de 1998 mostradas en el capítulo anterior.

Material y métodos

Material vegetal. En un vivero de la zona se adquirieron en enero de 1998, 70 plantones de *Olea europaea*, variedad "Manzanilla" de dos años de edad obtenidas mediante el enraizamiento de estaquillas semileñosas bajo nebulización. Los plantones se trasplantaron a macetas de 4.5 L con suelo procedente de la parcela experimental de Coria del Rio y se situaron en un invernadero construido *ex profeso* en la terraza del Instituto de Recursos Naturales y Agrobiología. Los plantones se repartieron en cuatro tratamientos hídricos diferentes (ver detalles en material y métodos del capítulo 4), aunque para este experimento únicamente se utilizaron las plántulas mantenidas con valores de superiores a 0.2 m^3m^{-3}. Las macetas se regaban regularmente con solución nutritiva Hoagland (Jones, 1982).

Las medidas de campo se realizaron en los árboles M-1 y S-1 de la parcela experimental de Coria del Río descritos en el capítulo 2. Las medidas se realizaron en distintas posiciones del árbol, por lo que para acceder a las hojas superiores de la copa se utilizó un andamio que permitió situar el equipo a 2.5 m de altura.

Descripción del modelo. El modelo completo consiste en un submodelo de fotosíntesis (A, μmol m^{-2} s^{-1}) de la hoja que simula los efectos de las variables ambientales sobre la tasa de asimilación: *PAR* (Q, μmol m^{-2} s^{-1}), demanda atmósférica (D_a, kPa), temperatura (T, °C), concentración de CO_2 ambiente (C_a, μmol mol^{-1}); y un submodelo de conductancia estomática (g_s, mol m^{-2} s^{-1}) que simula los efectos de las mismas variables ambientales, además de incluir el efecto de θ. Ambos modelos se combinan analíticamente.

<u>*Submodelo de A*</u>. La fotosíntesis de la hoja es simulada de acuerdo con Farquhar y col. (1980). Se ha usado la versión del modelo propuesta por Leuning (1995),

incluyendo la limitación por la utilización de las triosas fosfato propuesta por Harley (1992).

La fotosíntesis, o tasa de asimilación de CO_2 neta (A, μmol CO_2 m^{-2} s^{-1}) se expresa como

$$A = \min \{A_c, A_q, A_p\} - R_d \ , \qquad (3.1)$$

donde A_c (μmol CO_2 m^{-2} s^{-1}) es la tasa de carboxilación limitada por la cantidad, estado de activación o propiedades cinéticas de la RuBisCO; A_j (μmol CO_2 m^{-2} s^{-1}) es la tasa de carboxilación limitada por la tasa de regeneración de RuBP, A_p la regeneración de RuBP por la disponibilidad de fosfato (P_i) (μmol CO_2 m^{-2} s^{-1}); R_d (μmol CO_2 m^{-2} s^{-1}) es la tasa de respiración en la luz debido a otros procesos diferentes a la fotorrespiración. La actividad de la RuBisCO restringe las tasas de asimilación bajo condiciones de elevada irradiación y baja concentración de CO_2 interno (C_i). La regeneración de RuBP está limitada para baja radiación y alto C_i.

El parámetro V_{cmax} obedece a la cinética competitiva de Michaelis-Menten con respecto al O_2 y CO_2:

$$A_c = V_{cmax} \frac{C_i - \Gamma^*}{C_i + K_c[1 + (o_i / K_o)]} - R_d \,, \qquad (3.2)$$

donde Γ^* es el punto de compensación de CO_2 en ausencia de respiración durante el día, K_c y K_o son las constantes de Michaelis-Menten para el CO_2 y O_2 respectivamente.

El parámetro A_j está controlado por la tasa de transporte electrónico J (μmol m^{-2} s^{-1}):

$$A_j = \frac{J(C_i - \Gamma^*)}{4(C_i + 2\Gamma^*)} \,. \qquad (3.3)$$

El parámetro J depende de Q (μmol m^{-2} s^{-1}) y viene definido por la función hiperbólica no rectangular mostrada por Farquhar y Wong (1984)

$$\theta J^2 - (a\,Q + J_{max})\,J + a\,Q\,J_{max} = 0\,, \qquad (3.4)$$

donde J_{max} es la tasa de transporte electrónico máxima bajo condiciones de radiación saturante, θ define la convexidad de la hipérbola no rectangular y α representa el rendimiento quántico del transporte electrónico.

Por último, el parámetro A_p está definido por la limitación en la regeneración de RuBP por la disponibilidad de fosfato (P_i). La fotosíntesis, por lo tanto, está controlada por la tasa de liberación de P_i conforme las triosas fosfato son utilizadas. Según Harley y Tenhunen (1991):

$$A_p = \frac{3\,TPU}{\left(1 - \frac{\Gamma^*}{C_i}\right)}\,, \qquad (3.5)$$

donde TPU es la tasa de utilización de las triosas fosfato.

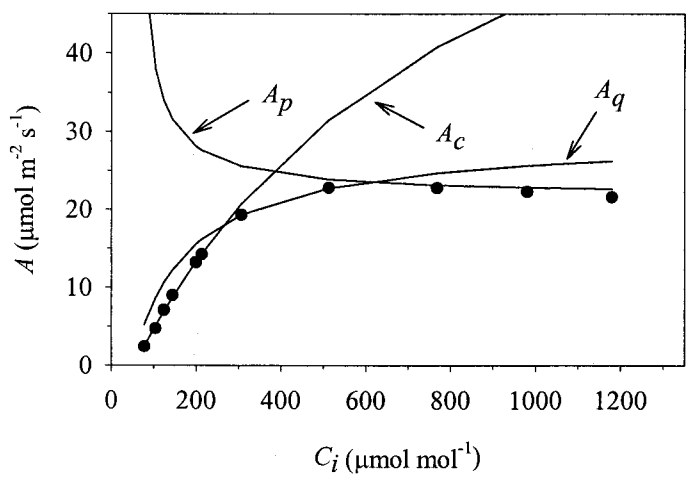


Fig. 3.2. Curva de respuesta A-C_i definida mediante el ajuste de las curvas que limitan la tasa de carboxilación por la RuBisCO (A_c), la regeneración de la ribulosa bifosfato (A_q) o la regeneración de la ribulosa bifosfato por la disponibilidad del fósforo.

En la Fig. 3.2 se muestra una curva A/Ci para el olivo en la que se han representado las tres funciones A_c, A_q y A_p. En la figura se puede apreciar cuando una curva es limitante en la tasa de asimilación de CO_2.

Los tres parámetros A_c, A_j y A_p son fuertemente dependientes de la temperatura de la hoja (T_h). Esta relación fue modelizada por Leuning (1995) como:

$$V_{cmax} = \frac{V_{cmax\,0} \exp\left[(H_v / RT_0)(1 - T_0 / T_h)\right]}{1 + \exp\left[(S_v T_h - H_d)/(RT_h)\right]}, \qquad (3.6)$$

donde V_{cmax} es el valor de V_{cmax} a la temperatura de referencia T_0 (293 K), H_v y H_d son las energías de activación y desactivación respectivamente, R es la constante universal de los gases y S_v es un término de entropía. La misma ecuación con los parámetros adecuados es también usada para describir la dependencia de J_{max} y TPU con la temperatura. La temperatura óptima de la hoja (T_{hopt}) puede ser calculada diferenciando la ecuación 3.6 con respecto a T_h y resolviendo para T_h cuando $dV_{cmax}/dT_h = 0$:

$$T_{hopt} = \frac{H_d}{S_v - R \ln\left[H_v / (H_d - H_v)\right]}, \qquad (3.7)$$

Para describir la dependencia de R_d con la temperatura se ha utilizado una ecuación normalizada de Arrhenius (Leuning, 1995):

$$R_d = R_{d0} \exp\left[(HR_d / RT_0)\ 1 - T_0 / T_h)\right] \qquad (3.8)$$

donde R_{d0} es el valor de R_d para la temperatura de la hoja T_0 y HR_d es la energía de activación. Ecuaciones similares se usaron para describir las dependencias con la temperatura de K_c y K_o. Se considera que estos parámetros poseen propiedades inherentes de la enzima RuBisCO y, por lo tanto, sus valores son similares para todas las especies C3, por lo que se usaron los valores publicados (Badger y Collatz, 1977; Yeoh y col., 1981). Brooks y Farquhar (1985) encontraron que el parámetro Γ^* y su dependencia con la temperatura también es similar entre las especies C3, de modo que la ecuación de Γ^* es modelada según Leuning (1995) como:

$$\Gamma^* = \gamma_0 [1 + \gamma_1 (T_h - T_0) + \gamma_2 (T_h - T_0)^2] , \qquad (3.9)$$

donde γ_0 es el valor de para la temperatura T_0 y γ_1 y γ_2 son coeficientes empíricos.

En la Tabla 3.1 se muestran los valores y unidades de los parámetros comentados anteriormente.

Tabla 3.1. Valores y unidades de los parámetros usados en el modelo de fotosíntesis para olivo. Referencias: [1]Leuning (1995), [2]Badger y Collatz (1977) y [3]Harley y col. (1992)

Parámetro	Valor	Unidades
θ	0.9[1]	-
α	0.2[1]	mol e mol^{-1} quanta
T_0	293[1]	K
K_{c0}	302[1]	µmol mol-1
K_{o0}	256[1]	µmol mol-1
HK_c	59430[2]	J mol^{-1}
HK_o	36000[2]	J mol^{-1}
S_v	650[3]	J mol^{-1}
γ_0	34.6[1]	µmol mol^{-1}
γ_1	0.0451[1]	-
γ_2	0.0002347[1]	-

Submodelo de g_s. El modelo utilizado es el modelo empírico propuesto por Jarvis (1976). El modelo asume que g_s es afectada por interacciones no sinérgicas entre las variables de la planta y las ambientales. Así g_s se modela como:

$$g_s = g_{sref} f(Q) f(T_h) f(D_a) f(\theta) , \qquad (3.10)$$

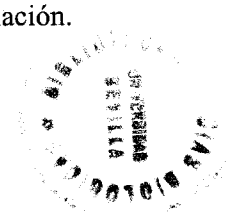
donde g_{sref} es la conductancia estomática de referencia, definida como el valor observado bajo las siguientes condiciones estándar: Q = 1600 µmol m^{-2} s^{-1}, T_h = 25 °C, D_a = 1.0 kPa, θ = 0.19 $m^3 m^{-3}$; La magnitud de cada función f indica la relativa importancia de su control sobre g_s. Los detalles sobre estas funciones se muestran en el capítulo 4.

Acoplamiento de los submodelos de A y g_s. La variable C_i vincula A y g_s según la ecuación:

$$A = g_{sCO2} (C_a - C_i) / P , \qquad (3.11)$$

donde P es la presión atmosférica (Pa), y g_{sCO2} (= g_s 1000 / 1.6) es la conductancia estomática para el CO_2 (μmol m^{-2} s^{-1}). Para acoplar ambos submodelos se utiliza una solución analítica. Combinando las ecuaciones 2.1 (ya sea en su forma 2.2, 2.3 o 2.4) con la ecuación 3.11, A puede ser expresada como la solución de una ecuación cuadrática, donde la variable g_{sCO2} es usada en lugar de C_i (ver Wang y Jarvis, 1993).

Determinación de los parámetros del submodelo de A. Las medidas de intercambio gaseoso se realizaron utilizando dos sistemas de fotosíntesis portátiles con analizadores de infrarrojos (LI-6400, Li-Cor, Inc., Lincoln, NE, USA) en cuyas cámaras se podían controlar las variables ambientales (CO_2, D_a, T_h y Q). La tasa de asimilación de CO_2 y las tasas de transpiración, conductancia estomática y la fracción molar de CO_2 en los espacios subestomáticos se calcularon de acuerdo con von Cammerer y Farquhar (1981). Para realizar las curvas A/C_i y A/Q a diferentes temperaturas, los plantones se trasladaron a una cámara fitotron en la que se podían controlar las condiciones de luz (hasta 950 μmol $m^{-2}s^{-1}$ *PAR*, fotoperiodo con refuerzo de radiación infrarroja al amanecer y atardecer), humedad y temperatura. Los LI-6400 se manejaron desde el exterior de la cámara mediante un *PC* con un software de control remoto. Las temperaturas seleccionadas fueron de 15, 20, 25, 30, 35 y 40 ºC y la humedad ambiente estuvo siempre fijada en 70 %, para evitar un cierre estomático demasiado severo que pudiera limitar la tasa de asimilación de CO_2. La noche antes de conseguir la temperatura fijada en la cámara se introdujeron las plantas para permitir su aclimatación. Para cada temperatura se usaron tres macetas, midiéndose en dos hojas por maceta (n = 6). Las plantas eran sustituidas por otras diferentes en cada cambio de temperatura, de modo que una misma planta no pasaba más de 24 horas en el interior de la cámara. Las medidas se realizaron siempre por la mañana, y a partir de una hora después de que la cámara alcanzara el valor máximo de radiación.



En cada medida de las hojas las condiciones en el interior de la cubeta del LI-6400 eran mantenidas en estos valores: la demanda atmosférica se mantuvo en torno a 1 kPa, aunque cuando las condiciones de la cámara se encontraban a las temperaturas más elevadas fue imposible mantener este valor y se llegó, por ejemplo, en el caso de 40 ºC a 1.7 kPa. La temperatura de la cubeta se controlaba automáticamente para mantener T_h constante a la temperatura deseada. Para las curvas de respuesta A/C_i la radiación se fijó a 1600 μmol $m^{-2}s^{-1}$, valor por encima del punto de saturación de la luz. Cada hoja era aclimatada a las condiciones de la cubeta al menos durante 20 min, hasta que A, g_s y C_i fueran completamente estables. Pasado ese tiempo se comenzaba a hacer la curva de respuesta A/C_i con el siguiente protocolo: C_a = 350, 250, 200, 150, 100, 350, 500, 750, 1000, 1200, 1400 μmol mol^{-1}. Las medidas no se registraron en ningún caso hasta que el coeficiente de variación de A y C_i fue inferior a 0.1. Para cada curva se comprobó que el valor de A para C_i correspondiente a C_a = 350 fuera el mismo tras realizar las medidas a bajas concentraciones de CO_2 que al comienzo de la curva.

Antes del comienzo del periodo de iluminación en la cámara, se midió la tasa de respiración en las mismas hojas en las que posteriormente se iba a medir la curva de respuesta A/C_i. Las condiciones en la cubeta fueron similares a las anteriormente descritas, excepto que $Q = 0$.

Bajo condiciones de irradiación saturante y C_i bajo (< 250 μmol mol^{-1}) se asumió que la carboxilación estaba limitada solamente por la actividad de la RuBisCO, al igual que Le Roux y col. (1999). En estas condiciones A es definido por la combinación de las ecuaciones 3.1 y 3.2. Los valores de K_c, K_o y Γ^* se calcularon a partir de T_h usando las ecuaciones 3.8 y 3.9. Los valores de los parámetros V_{cmax} y R_d se determinaron ajustando la ecuación 3.2 a Q saturante y C_i < 250 μmol mol^{-1} mediante análisis de regresión no-lineal de mínimos cuadrados. La tasa de respiración en oscuridad medida a primera hora de la mañana cuando la cámara se encontraba aún en oscuridad se asumió igual a R_d del modelo de Farquhar, y se utilizó como otra estima de este parámetro. A medida que C_i se incrementa hacia saturación, A viene limitada por la regeneración del sustrato RuBP, y esta reacción es dependiente de la luz. Usando los valores de V_{cmax} y R_d determinados anteriormente, se calculó el valor de J_{max} (ya que se asume que las condiciones de Q son saturantes) y TPU,

sustituyendo las ecuaciones 2.2, 2.3 y 2.4 en la ecuación 2.1, y ajustándolas a los puntos de la curva completa de respuesta A/C_i. Los valores de los parámetros H_v y H_d, que describen la dependencia de la temperatura sobre V_{cmax}, J_{max} y TPU, se determinaron ajustando los valores de V_{cmax}, J_{max} y TPU para las diferentes temperaturas a la ecuación 3.6. De manera similar se estimaron los parámetros R_{d0} y HR_d de la ecuación 3.8, tras representar R_d frente a T_h.

Para cada temperatura se realizaron tres curvas de respuesta a la luz para CO_2 = 400 μmol mol^{-1} y dos curvas para CO_2 = 1000 μmol mol^{-1}. El resto de las condiciones en la cubeta se mantuvieron como en el caso anterior. Para cada curva de respuesta se registraron medidas a 2000, 1700, 1400, 1000, 750, 500, 350, 200, 100, 50, 20 y 0 μmol m^{-2} s^{-1}.

Las medidas en olivos adultos en la parcela experimental de Coria del Río se realizaron durante la mañana, hasta que las condiciones meteorológicas permitían mantener las condiciones deseadas en el interior de la cubeta. Las curvas A/C_i se obtuvieron a T_h = 25 °C, Q = 1600 μmol m^{-2} s^{-1} y D_a = 1.0 kPa. El procedimiento de análisis de las mismas fue idéntico al descrito para las medidas con los plantones.

En ambos casos, las hojas en las cuales se realizaron las curvas, fueron cortadas para medir su área foliar, peso seco y contenido en nitrógeno, expresado en función del área (N_a, g m^{-2}). Para determinar el nitrógeno las muestras se mineralizaron con tratamiento de H_2SO_4 y H_2O_2 y el NH_4 se valoró por colorimetría (fenol-hipoclorito) en un autoanalizador (Technicron).

Validación del modelo de A para olivo. Las variables meteorológicas Q, D_a y T procedentes de la estación meteorológica se usaron para hacer funcionar los modelos y ver la evolución diaria de A, que se comparó con las medidas desde marzo a agosto de 1998 mostradas anteriormente en el capítulo 2. La temperatura de la hoja se asumió igual a la del aire, T. El valor de CO_2 ambiente considerado fue igual al medido por el LI-6400 los días de medida en la parcela experimental, el cual era bastante estable a lo largo del día, y con valores ligeramente más altos a primeras horas de la mañana.

Resultados y discusión

En la Fig. 3.3 se muestran las curvas de respuesta *A/Q*. En la figura (a), donde se muestra la respuesta A/Q para 400 μmol mol^{-1}, se puede apreciar como al aumentar la temperatura, *A* máxima aumenta hasta que a partir de 35 °C el aumento de la temperatura no hace que *A* continúe aumentando. En función de estas curvas se adoptó un valor de 1600 μmol m^{-2} s^{-1} de *Q* como radiación saturante para realizar las curvas de respuesta A/C_i.

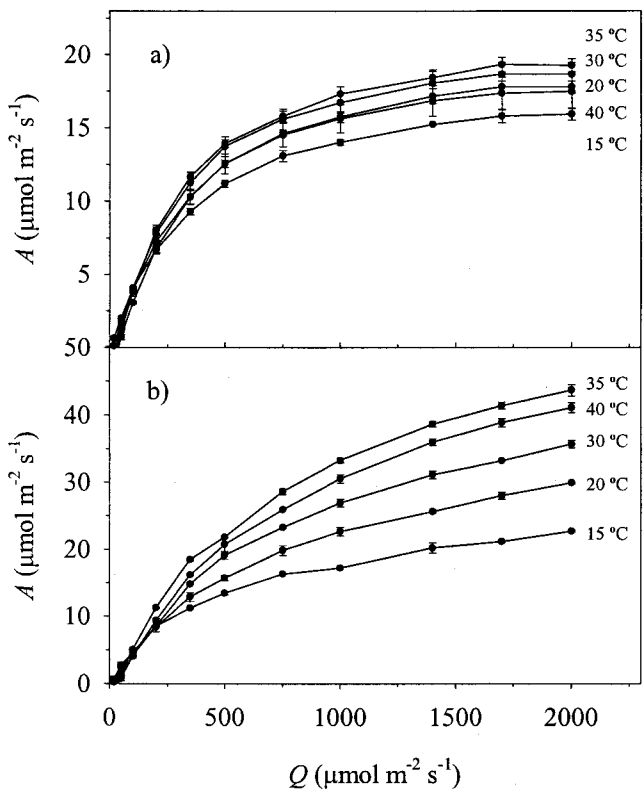


Figura 3.3. a) Respuesta de la tasa de asimilación (*A*) a la radiación PAR (*Q*) para diferentes temperaturas y a CO_2 ambiente. b) Lo mismo para CO_2 = 1000 ppm.

El análisis de la pendiente inicial de las curvas nos informa acerca del rendimiento cuántico máximo aparente (α). La calificación de aparente es

importante, ya que la estima está basada en la luz incidente, no en la absorbida (Long y Hällgren, 1987). El rendimiento cuántico es la eficiciencia de la utilización de la luz por *A*, más concretamente, el número de moles de CO_2 fijado por mol de fotones absorbidos por la hoja. El valor de α puede estimarse correctamente, sólo a partir de las curvas de respuesta *A*/*Q* para concentraciones de CO_2 saturante (Harley y Tenhunen, 1991). En el análisis de las curvas mostradas en la Fig 3.3b obtuvimos para todas las temperaturas hasta 30 ºC valores en torno a 0.06 mol CO_2 mol^{-1} fotón, similares a los mostrados por Harley y Tenhunen (1991). Sin embargo, se aprecia un ligero incremento (hasta 0.08 mol CO_2 mol^{-1} fotón) para 35 y 40 ºC. El valor de 0.06 se acepta que es constante entre las especies C3 (Ehleringer y Björkman, 1977), aunque puede que bajo determinadas condiciones de estrés, α se vea afectado (Berry y Bjorkman, 1980; Mohanty y Boyer, 1976). En nuestro caso, en la ejecución de nuestro modelo, el valor de α se ha mantenido constante para el valor de 0.06 mol CO_2 mol^{-1} fotón.

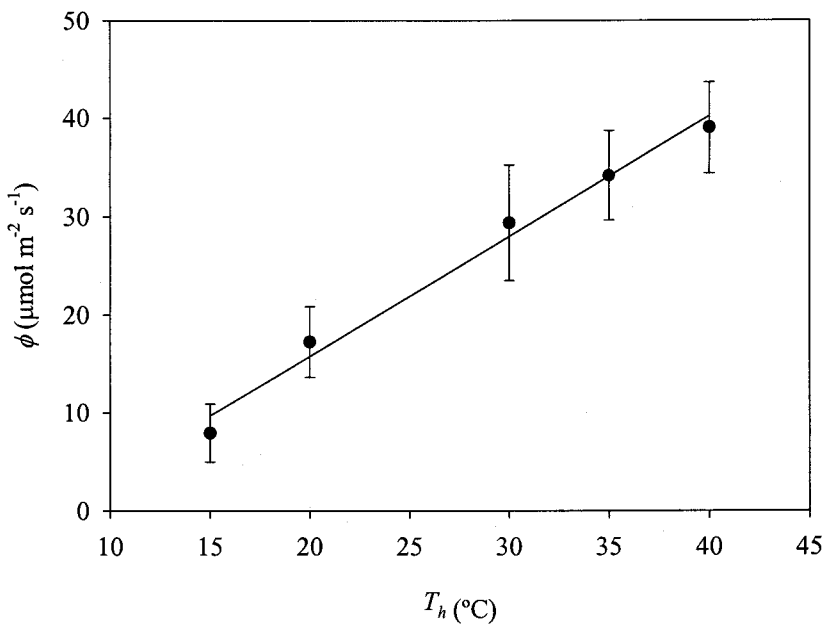


Fig 3.4. Evolución del punto de compensación de la luz aparente (ϕ) en el olivo con la temperatura. Cada punto es la media de seis medias. También se muestra el error estándar.

Otro parámetro interesante que se puede obtener del análisis de estas curvas es el punto de compensación de la luz aparente. En la Fig. 3.4 se observa cómo su valor aumenta en función de la temperatura. Este incremento es debido al aumento de los procesos que consumen CO_2, tales como la respiración y fotorrespiración que se ven más afectados por el incremento de la temperatura que la fotosíntesis.

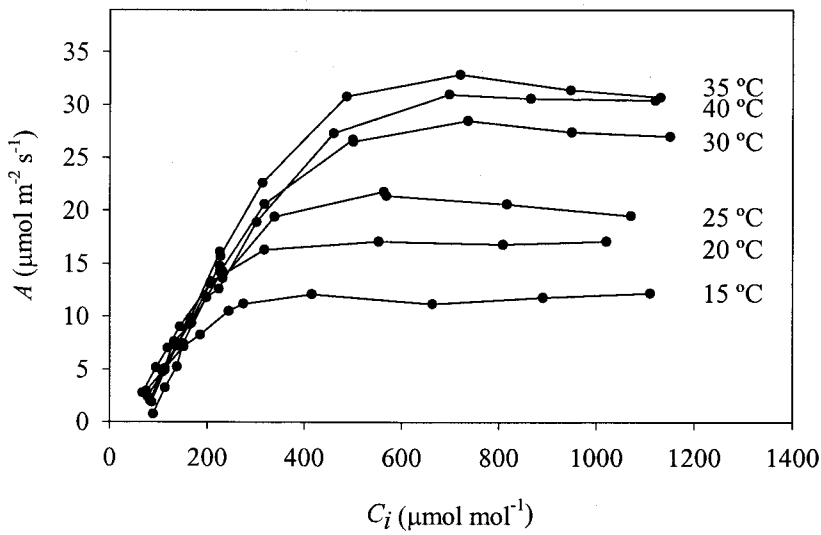


Fig. 3.5. Curvas de respuesta A-C_i de olivo para diferentes temperaturas. Nótese a partir de 500 μmol mol^{-1} de CO_2 interno (C_i) la limitación impuesta en la tasa de asimilación (A) por la regeneración de ribulosa bifosfato por la disponobolidad del fosfato.

En la Fig. 3.5 se muestra una curva representativa de respuesta A/C_i para cada temperatura. Se observa un comportamiento similar al de las curvas de respuesta A/Q, de modo que a medida que aumenta la temperatura A máxima se hace mayor, hasta que a partir de 35 °C el aumento de temperatura no hace que A continúe aumentando. Para la mayoría de las curvas también se puede apreciar que no se alcanza un *plateau* perfecto, sino que para valores de C_i altos, A disminuye ligeramente. Este comportamiento de la curva nos indica que existe una limitación por la utilización de las triosas fosfato, y por tanto, hay que hacer uso de la ecuación de W_p, para poder describir correctamente la tasa de asimilación en las hojas de olivo, al igual que Harley y col. (1992) encontraron para el algodón. Harley y Tenhunen (1986) muestran una serie de curvas para una especie de ambiente mediterráneo, como es *Arbutus unedo*, en

Portugal, donde se aprecia claramente este mismo efecto para concentraciones de C_i elevadas. Sin embargo, estos autores no analizaron este fenómeno, probablemente debido a que aún no se había modelado.

Aunque no se observa claramente en la figura, debido a la concurrencia de curvas, el aumento en la temperatura estuvo asociado con un incremento en la pendiente de la curva A/C_i (dA/dC_i; a menudo referido como eficiencia de carboxilación) y en la A máxima. El punto de compensación de CO_2 (Γ), también se incrementó con la temperatura desde 35.21 μmol mol^{-1} a 15 °C hasta 71.38 μmol mol^{-1} a 35 °C.

El análisis de los datos usando el modelo de Farquhar y col. (1980) y Harley y col. (1992) mostró que V_{cmax}, J_{max}, TPU y R_d estaban fuertemente afectados por la temperatura de la hoja (ver Fig. 3.6). La temperatura tuvo un mayor efecto sobre V_{cmax} que sobre J_{max}, multiplicando su valor por cinco entre 15 y 40 °C (Fig. 3.6a), mientras que J_{max} tan sólo se triplicó (Fig. 3.6b), incremento similar al que experimentó TPU (Fig. 3.6c). En la Fig. 3.7 este hecho queda reflejado más claramente cuando se representan los cocientes J_{max}/V_{cmax}, TPU/V_{cmax} y J_{max}/TPU en función de la temperatura. El cociente J_{max}/V_{cmax} disminuyó desde 1.81 a 15 °C hasta 1 a 40 °C. El valor de la pendiente es muy similar a la encontrada por Walcroft y col. (1997) en *Pinus radiata* y al mostrado por Wullschleger (1993) tras analizar un conjunto de 109 especies de plantas. El acoplamiento de V_{cmax} y J_{max} indica el estrecho control que la planta ejerce sobre la distribución de nitrógeno entre el aparato de captación de luz (clorofila y proteinas asociadas) y la capacidad de carboxilación (actividad de la enzima RuBisCO). Las proteínas involucradas en la captación de luz y la carboxilación constituyen una gran proporción del total de nitrógeno presente en las hojas, al menos un 20 % de la proteína de la hoja se encuentra en forma de RuBisCO (Bongi y Palliotti, 1994), de modo que el uso más eficiente del nitrógeno tendrá lugar cuando las capacidades de carboxilación y captación de luz estén ajustadas (von Caemmerer y Farquhar, 1981). El cociente J_{max}/TPU, sin embargo, se mantiene constante con la temperatura.

En la Fig. 3.6 se puede apreciar cómo V_{cmax} no llega a alcanzar su máximo valor para 40 °C, mientras que J_{max} y TPU sí parecen estar más cercanos a este valor para esa temperatura. Si calculamos T_{hopt} mediante la

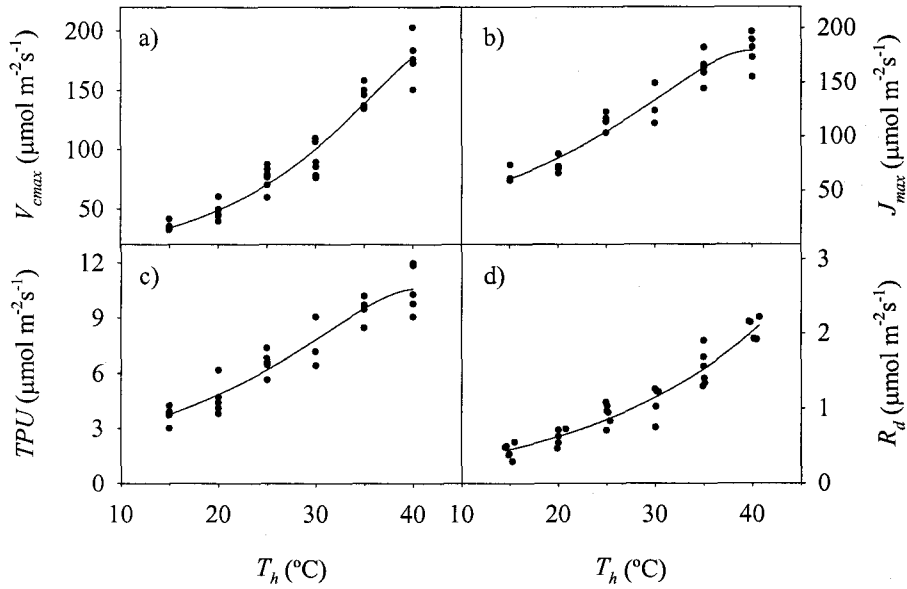


Figura 3.6. Respuesta a la temperatura de los parámetros del modelo de fotosíntesis a) V_{cmax}, b) J_{max}, c) TPU, d) R_d. Cada punto de cada temperatura es una medida individual correspondiente a plantas diferentes.

ecuación 3.7 para los tres parámetros obtenemos que su valor es de 44 °C para V_{cmax}, mientras que para J_{max} y TPU es de 39.9 y 40.6 °C respectivamente. Aunque al encontrase fuera del rango de temperatura medido el valor de temperatura óptimo de V_{cmax} debería de aceptarse con cautela, el elevado número de puntos que componen la curva y la cercanía del último valor de temperatura medido hace que se pueda asumir como cierto.

No existen muchas referencias en la literatura sobre los valores de V_{cmax} y J_{max} para el olivo. Los escasos trabajos en los que se hace referencia a estos parámetros son de Bongi y Palliotti (1994), que dan unos valores de 75-90 µmol m^{-2} s^{-1} para V_{cmax} a 28 °C, muy similares a los obtenidos por nosotros. Bongi y Loreto (1989) analizan el efecto del estrés por salinidad, obteniendo en plantas control valores de J de 99 µmol m^{-2} s^{-1} para 28 °C y 900 µmol m^{-2} s^{-1}, valores idénticos a los nuestros bajo esas mismas condiciones de radiación y temperatura.

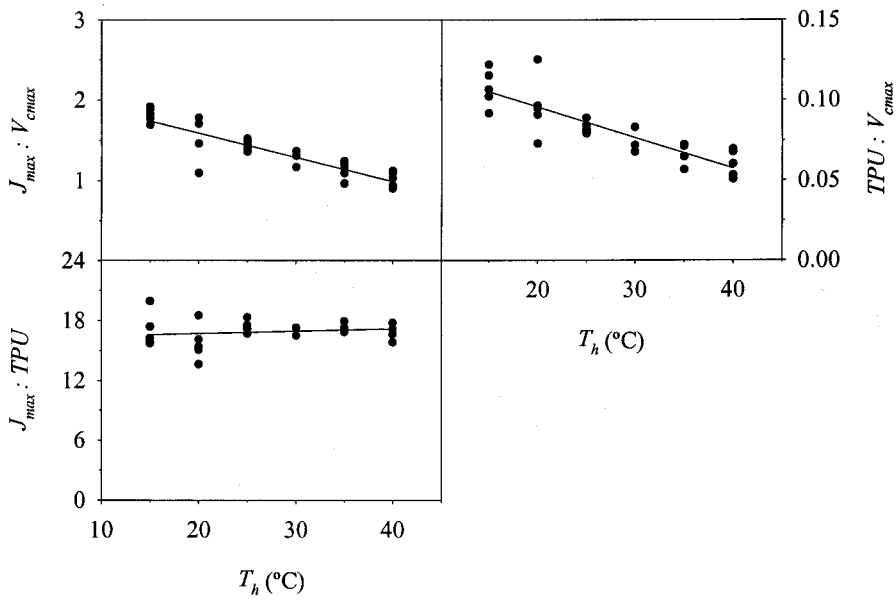


Figura 3.7. Relación entre los parámetros del modelo de fotosíntesis de Farquhar en función de la temperatura de la hoja (T_h). J_{max} : V_{cmax}= -0.03 T_h + 2.18, r^2= 0.79; TPU : V_{cmax} = -0.0019 T_h + 0.13, r^2= 0.74; J_{max} : TPU = 0.021 T_h + 16.27

Las mejores estimas de los parámetros V_{cmax0}, J_{max0} y TPU_0 y H_v y H_d para V_{cmax}, J_{max} y TPU fueron obtenidas ajustando la ecuación 3.6 a la Fig. 3.5. Del mismo modo, los valores de HR_d y R_{d0} se obtuvieron ajustando la ecuación 3.8 a los datos de la Fig. 3.6. En la Tabla 3.2 se muestran los valores de los parámetros que describen la dependencia de V_{cmax}, J_{max}, TPU y R_d con respecto a la temperatura. Las energías de desactivación, H_d, para los tres parámetros relacionados con la asimilación de CO_2 presentan un valor similar, de unos 208 kJ mol-1, pero H_v de V_{cmax} es más alta que para J_{max} y TPU. Esta es la causa por la que T_{hopt} es mayor para V_{cmax} que para los otros dos parámetros y por lo que los cocientes J_{max}/V_{cmax} y TPU/V_{cmax} disminuyen a medida que aumenta la temperatura. Leuning (1997) volvió a analizar los datos de Wullschleger (1993), calculándolos para una temperatura común de 20 °C, lo que propició la mejora del ajuste en la relación entre J_{max} y V_{cmax}, ya que, como hemos visto, este cociente no es constante en función de la temperatura. El valor de la pendiente

que relaciona J_{max}/V_{cmax} con la temperatura que este autor encontró estuvo en torno a 2.

Tabla 3.2. Valores de los parámetros calculados que describen la dependencia de la temperatura sobre V_{cmax}, J_{max}, TPU y R_d.

Parámetro	Valor	Unidades
V_{cmax0}	48.86	μmol m^{-2} s^{-1}
H_v (V_{cmax})	53660	J mol^{-1}
H_d (V_{cmax})	208900	J mol^{-1}
J_{max0}	80.02	μmol m^{-2} s^{-1}
H_v (J_{max})	38890	J mol^{-1}
H_d (J_{max})	207200	J mol^{-1}
TPU	4.83	μmol m^{-2} s^{-1}
H_v (TPU)	36190	J mol^{-1}
H_d (TPU)	207900	J mol^{-1}
R_{d0}	0.62	μmol m^{-2} s^{-1}
HR_d	44790	J mol^{-1}

Las ecuaciones que describen la dependencia de los parámetros V_{cmax}, J_{max} y TPU con la temperatura se ajustaron bien a los datos obtenidos. El valor de H_v para V_{cmax} (53.6 kJ mol^{-1}) es parecido al encontrado por Walcroft y col. (1997) en *Pinus radiata* (45 kJ mol^{-1}) y Tenhunen y col. (1990) para una especie mediterránea esclerófila y resistente a la sequía, como es el arbusto *Quercus coccifera* (65 kJ mol^{-1}). Respecto a otras especies, el valor de *Hv* calculado para el olivo es ligeramente inferior al calculado por Harley y Tenhunen (1986) para *Arbutus unedo* (74.4 kJ mol^{-1}) y *Glycine max* (74.6 kJ mol^{-1}), y muy inferior al encontrado por Harley y col. (1992) para *Gossypium hirsutum* (116 kJ mol^{-1}) y Le Roux y col. (1999) para *Juglans regia* (109.5 kJ mol-1). Para la mayor parte de los casos, H_v para V_{cmax} es superior a J_{max}, al igual que hemos encontrado para nuestros datos en olivo. Los óptimos de temperatura de cada especie se ajustan al medio en el que ésta se desarrolla. Así, por ejemplo T_{hopt} para J_{max} en *Pinus radiata* para las condiciones de Nueva Zelanda fue inferior a 30 °C (Walcroft y col., 1997), mientras que para nuestros olivos estuvo muy cercano a los 40 °C, valor muy similar al presentado por el *Arbutus unedo* (Harley y Tenhunen, 1986) en Portugal.

Los valores de *TPU* no se encuentran tan frecuentemente en la literatura como los de V_{cmax} y J_{max}. Wullschleger (1993) en un trabajo de recopilación calculó el valor de *TPU* para 23 curvas de respuesta A/C_i de diferentes especies. Sus estimas fluctuaron entre 4.9 μmol m^{-2} s^{-1} para la especie perenne tropical *Tabebuia rosea* y 20.1 μmol m^{-2} s^{-1} para la mala hierba anual *Xanthium strumarium*, con una media total de 10.1 μmol m^{-2} s^{-1}. El olivo, con valores de *TPU* de 4.83, se sitúa en el extremo inferior de este rango, quizás debido a sus características de especie perenne subtropical (Denney y McEacheru (1985) en Fernández y Moreno, 1999). La relación TPU/V_{cmax} y TPU/J_{max} en función de la temperatura (Fig. 3.7) es en el primer caso similar a la de J_{max}/V_{cmax}, mientras que respecto a J_{max} el cociente es constante en función de la temperatura. Esto vuelve a ser una consecuencia de los valores de H_v para estos parámetros.

La limitación en la fotosíntesis bajo condiciones de luz saturantes debido a la regeneración de fosfato ha sido observada en plantas C3 sometidas a periodos largos de exposición a elevadas concentraciones de CO_2 (Sage y col., 1989; Lewis y col., 1994), y también bajo condiciones de elevado CO_2 en periodos cortos (minutos o horas) (Sage y Sharkey, 1987). Bajo condiciones ambiente, el estrés provocado por la limitación de fósforo generalmente afecta al crecimiento de la planta más que a la fotosíntesis. Por lo tanto, el reducido *TPU* que observamos en nuestras plantas debido a la exposición a elevado CO_2 durante la realización de las curvas de respuesta A/C_i podrían significar según Lewis y col. (1994), que existe limitación del crecimiento por falta de fósforo conduciendo a limitación en los procesos fotosintéticos bajo esas condiciones. En su trabajo, Lewis y col. demostraron que esto podía ser debido a una baja concentración de micorrizas, las cuales tienen un papel fundamental en la captación de nutrientes por parte de la planta. El análisis foliar realizado al comienzo del periodo de estudio mostró que en los olivos de la parcela experimental existía una ligera deficiencia en el contenido de fósforo foliar, en comparación con lo recomendado por Fernández-Escobar (1997), deficiencia que se corroboró tras el análisis de contenido de fósforo individual de cada hoja en la que se realizaron las curvas A/C_i. De cualquier modo, nuestros datos nos impiden afirmar que la limitación por regeneración de fosfato observado en las curvas A/C_i fuera debido a una deficiencia en la captación de fosfato por parte de la planta, aunque sea factible dicha posibilidad.

La tasa de respiración, R_d, vemos en la Fig. 3.6 que aumenta exponencialmente con la temperatura, sin alcanzar un máximo como ocurre con los procesos fotosintéticos. Bongi y Palliotti (1994) observaron en olivo un valor de R_d para 28 °C de 1.2 μmol m^{-2} s^{-1}, ligeramente superior al observado por nosotros (1.1 μmol m^{-2} s^{-1}). El valor de R_{d0} es la mitad del calculado para *Pinus radiata* por Walcroft y col. (1997), pero el elevado valor de HR_d obtenido para olivo hace que el aumento de la temperatura afecte en mayor grado a R_d en el olivo que en *Pinus radiata*, de tal forma que para 35 °C ambas especies presentan similares tasas.

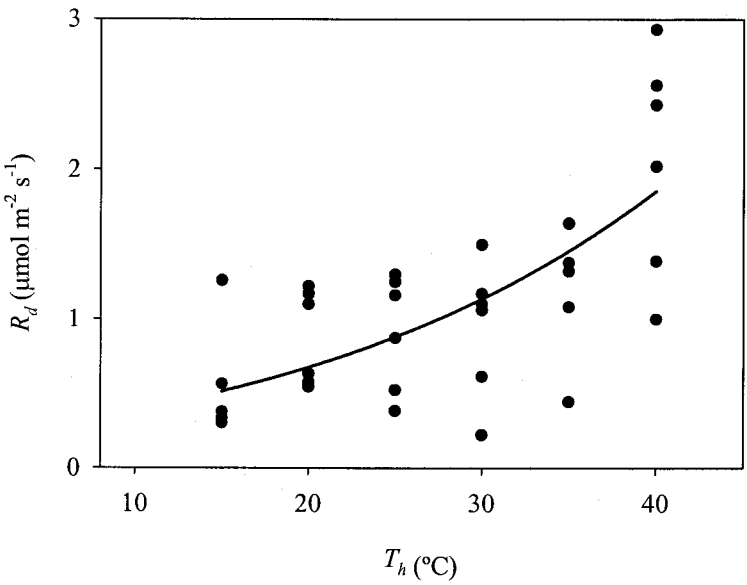


Fig. 3.8. Relación de la respiración de oscuridad a la luz (R_d) con la temperatura de la hoja (T_h) a partir del ajuste de la ecuación 3.2 a los datos de la curva de respuesta A-C_i.

Los valores de R_d mostrados en la Fig 3.6 se corresponden con las medidas tomadas con el LI-6400 en condiciones de oscuridad, instantes antes de que comenzara el fotoperiodo en la cámara de cultivo. En la Fig. 3.8 se muestran los valores calculados mediante el ajuste no lineal por mínimos cuadrados de los puntos de la curva A/C_i con valores inferiores a 250 μmol mol^{-1} de C_i a la ecuación 3.2. Se puede apreciar que existe una mayor dispersión para todas la temperaturas, pero a pesar de ello los valores son muy parecidos a los calculados mediante la otra técnica. Harley y col. (1992) ya advierten sobre

los pobres resultados que rinde la técnica de regresión de los mínimos cuadrados para R_d, de ahí que midiéramos R_d por la noche. Como actualmente no está esclarecido hasta qué punto la respiración de oscuridad es inhibida por la luz (Azcón-Bieto y Osmond, 1983; Brooks y Farquhar, 1985; Villar y col., 1995), hemos asumido que R_d era igual a los valores de la respiración durante la noche. Como R_d decrece asintóticamente conforme radiación aumenta (Brooks y Farquhar, 1985; Villar y col., 1995), esta asunción podría conducir a una sobrestima de R_d, particularmente a elevada irradiación. Sin embargo, esto probablemente representa sólo un pequeño efecto sobre las ganancias de carbono diarias simuladas por el modelo.

La capacidad fotosintética de una hoja está influenciada a largo plazo por un gran número de factores que incluyen la edad de la hoja, nutrición, ambiente de luz y régimen de temperatura. Farquhar y von Caemmerer (1982) sugirieron que tales efectos ambientales sobre la fotosíntesis a largo plazo podrían ser incorporados a su modelo, simplemente cambiando los valores y el cociente entre los dos parámetros clave que definen la asimilación de CO_2, V_{cmax} y J_{max}. Debido a que la determinación de estos parámetros a partir de medidas de intercambio gaseoso exigen mucho tiempo y requieren equipos sofisticados, las relaciones lineales entre los parámetros y la concentración de N ofrecen la posibilidad de estimar estos parámetros para todo el dosel vegetal, y de modificar estos parámetros en función del tiempo. Field y Mooney (1986) mostraron que, para diferentes especies, formas de vida y hábitats, la capacidad fotosintética (definida como la tasa de fotosíntesis máxima en condiciones de irradiación saturante y concentración de CO_2 ambiente) y la concentración de N están linealmente relacionadas. Este resultado les llevó a sugerir que esta relación puede ser fundamental, cumpliéndose para los procesos fotosintéticos de carboxilación y regeneración de RuBP en diferentes tipos de plantas como coníferas, árboles caducifolios, anuales, perennes, herbáceas y arbustos esclerófilos. Esto hace que sea de gran utilidad para modelar la asimilación de carbono a escala de ecosistema o escala global.

En la Fig. 3.9 se representan V_{cmax}, J_{max} y TPU frente a N_a para los plantones. La relación lineal con N_a se mantiene para los tres parámetros, indicando que efectivamente la capacidad fotosintética está relacionada con el contenido de N en las hojas. La menor presencia de puntos para el parámetro

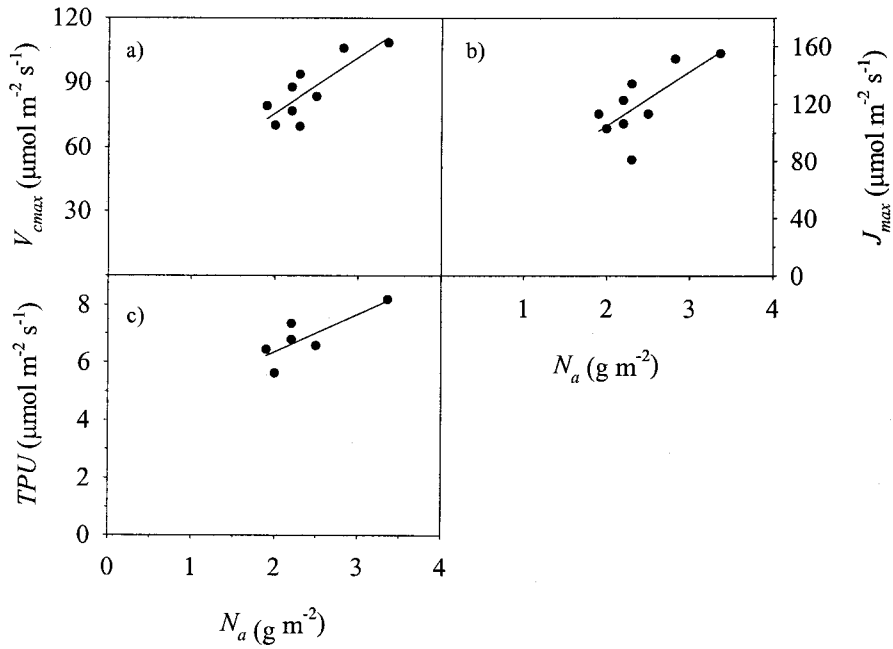


Figura 3.9. Relación con la concentración de nitrógeno en función del área foliar en plantones para a) V_{cmax}, $V_{cmax} = 24.13\ N_a + 25.79$, $r^2 = 0.66$; b) J_{max}, $J_{max} = 29.34\ N_a + 37.74$, $r^2 = 0.51$; c) TPU, $TPU = 1.31\ N_a + 3.72$, $r^2 = 0.64$.

TPU es debido a que no en todas las curvas de respuesta A/C_i se obtuvieron datos suficientes para realizar un buen ajuste de la curva A_p.

La utilidad de estas relaciones para extrapolar procesos desde la hoja hasta el dosel vegetal es clara. Sin embargo, hay evidencias de que tales relaciones dentro del dosel vegetal pueden no ser tan simples. Hollinger (1996) encontró que las distribuciones de N en las hojas y su capacidad fotosintética difería dentro de un dosel de *Nothofagus fusca*. Factores tales como la herbivoría, fotoinhibición, puntos de sol en el interior del dosel y daño por efecto del viento pueden servir para incrementar el coste de mantenimiento de hojas con elevada concentración de N en la parte superior del dosel, reduciendo, por tanto, la asimilación neta para una concentración de N dada. En tales casos, la distribución óptima de N resulta en una localización del N en lugares más oscuros dentro del dosel. Evans (1989) también llamó la atención sobre la variación significativa de la relación entre la capacidad fotosintética y la concentración de N. Esta variación refleja estrategias diferentes de la repartición

de N entre la proteína tilacoidal y las enzimas del ciclo de Calvin y puede ser consecuencia de la aclimatación o de la baja irradiación.

En julio de 1999 se midió N_a en las hojas de olivos de los tratamientos M y S localizadas en dos ambientes lumínicos muy diferentes: por una parte, en las hojas orientadas al sur en la parte más externa de la copa, con lo que recibían radiación directa la mayor parte del día. Por otra, en las hojas orientadas al norte y en el interior del dosel, donde la radiación era mínima. En la Fig. 3.10 se muestran los resultados de este análisis y se puede observar como todos los tratamientos están en torno al valor medio de N_a de 2.28 g m^{-2}. Las diferencias entre los tratamientos y entre las localizaciones de las hojas no fueron en ningún caso significativos.

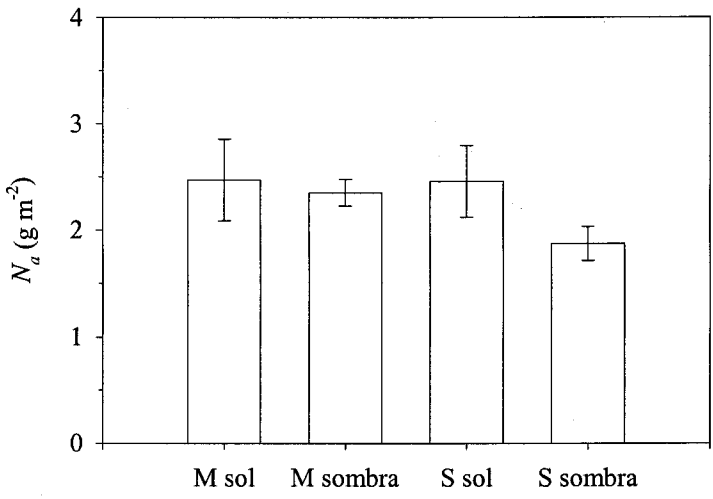


Fig. 3.10. Contenido en nitrógeno en función del área foliar (Na) para hojas de olivo en ambientes de sol y sombra. Muestras pertenecientes a ambos tratamientos de regadío (M) y secano (S) de la parcela experimental. Cada muestra corresponde a 20 hojas tomadas al azar en varios árboles de cada tratamiento. También se muestra el error estándar.

La mayoría de los modelos actualmente disponibles relacionan directamente la variación del potencial bioquímico foliar con variaciones en N_a (Hirose y col, 1988; Harley y col., 1992; Kull y Jarvis, 1995; Leuning y col., 1995). Sin embargo, como sugirió Niinemets y Tenhunen (1997), la variabilidad de N_a podría ser en gran medida atribuible a la variabilidad de la anatomía foliar

(Niinemets 1995, LeRoux y col. 1999). Esto hace pensar que los modelos tradicionales no se han hecho eco de los análisis teóricos basados en la inversión por parte de la planta de peso foliar por unidad de área foliar (Gutschick y Wiegel, 1988), y por lo tanto, el análisis del efecto del N sobre la fotosíntesis no se ha mejorado mucho. Más aún, los elevados potenciales bioquímicos por unidad de área requeridos para asegurar altas capacidades fotosintéticas bajo regímenes de luz elevada, pueden alcanzarse incrementando la cantidad de N total basándose en el área foliar (incrementando la concentración de N o el cociente entre el peso de la hoja y el área, o ambos), o cambiando la inversión de N en la hoja en varios compartimentos del sistema fotosintético (Sukenik y col., 1987; Ögren, 1993).

La capacidad fotosintética de las hojas de los árboles de la parcela experimental, caracterizada mediante el valor de los parámetros V_{cmax}, J_{max} y TPU, se analizó en los árboles M-1 y S-1, para comprobar si los valores eran similares a los obtenidos en los plantones (Fig. 3.11). Se elaboraron las curvas A/C_i a 25 ºC, y se obtuvo una V_{cmax} media fue de 84 μmol m^{-2} s^{-1} para los árboles de regadío (M), muy parecida a los 79 μmol m^{-2} s^{-1} obtenida para los plantones bajo esa mismas condiciones. El valor de V_{cmax} para los árboles de secano fue inferior, 59.54 μmol m^{-2} s^{-1}. En la Fig. 3.11 se representa la recta de regresión obtenida en la Fig. 3.9, a modo de referencia. Los parámetros V_{cmax} (Fig. 3.11a) y J_{max} (Fig. 3.11b) no muestran una respuesta al incremento de N_a tan aparente como en el caso de los plantones, manteniendo de hecho, unos valores bastante constantes en función de N_a.

Existen dos conclusiones importantes que podemos extraer en vista de los resultados mostrados en la Fig. 3.11. Por una parte tenemos la ausencia clara de respuesta de la capacidad fotosintética a N_a. Una explicación plausible a este hecho podría ser la inexistencia de ambientes lumínicos realmente diferentes en el dosel de los olivos de nuestra parcela experimental. Las "severas" podas a las que se someten los árboles cada año, pueden provocar que no exista un gradiente importante de la capacidad fotosintética en la copa. Esta hipótesis está respaldada por las diferencias nulas en N_a encontradas entre los lugares propios de sol y de sombra en ambos tratamientos. Actualmente se está trabajando en la caracterización de los gradientes de N_a en el árbol y en su relación con la capacidad fotosintética y la distribución de radiación en el interior del árbol, así

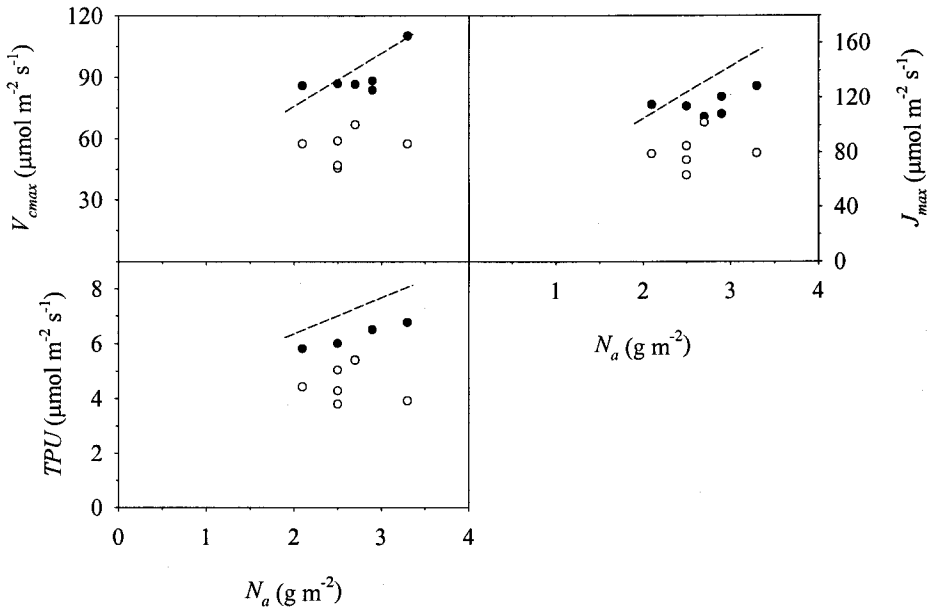


Figura 3.11. Igual que en la Figura 3.9 pero con puntos pertenecientes a hojas de árboles en campo. Tratamiento de regadío puntos negros y tratamiento de secano puntos blancos. También se muestra como referencia de regresión perteneciente al ajuste con los puntos de los plantones de la Figura 3.9.

como en el efecto de distintos tratamientos de fertilización sobre la misma. En el capítulo 5 se muestra una simulación de la distribución de la radiación en el interior de un árbol adulto en la parcela.

Por otra parte, la diferencia en capacidad fotosintética encontrada entre M y S podría ser un efecto del estrés hídrico. El estrés hídrico provoca la disminución en A no solamente reduciendo g_s, sino también inhibiendo procesos bioquímicos relacionados con la fotosíntesis y reduciendo a largo plazo la capacidad fotosintética (Lawlor, 1995). Esto implica que no es suficiente en el modelo para interpretar el efecto del estrés hídrico sobre A la reducción que sufre g_s. Tanto g_s como A, o mejor dicho, g_s máxima y A máxima que presenta una planta en un momento determinado bajo unas condiciones ambiente determinadas, están íntimamente relacionadas (Schulze y Hall, 1982). Esto le permite a la planta que la eficiencia del uso del agua y el gasto energético originado por el mantenimiento de su capacidad fotosintética esté optimizada.

También hay que tener en cuenta que 1999, año en el que se realizaron las medidas de campo de capacidad fotosintética, las condiciones de estrés hídrico motivadas por la reducción de θ fueron mayores que en 1998. Debido a la ausencia de datos sobre la capacidad fotosintética de las plantas en 1998 no es posible evaluar su efecto en el modelo comparándolo con las medidas de realizadas ese año. De cualquier modo es muy posible que en 1998 los árboles no estuvieran muy estresados como parecen indicar los datos de θ y Ψ_{pd} mostrados en el capítulo 2.

Varios autores (Martín y Ruiz-Torres, 1992; Antolín y Sánchez-Díaz, 1993) han puesto de manifiesto la posibilidad de un error en el cálculo de la capacidad fotosintética de plantas sometidas a estrés, debido a la heterogeneidad del cierre estomático que provocaría una sobrestima de la misma (Jones, 1983). El cierre heterogéneo se da preferentemente en especies heterobáricas y es improbable en las que son homobáricas como el olivo (Bongi y Loreto, 1989). Sin embargo, Loreto y Sharkey (1990) demostraron que en el olivo se producía también este fenómeno de cierre estomático heterogéneo. Hojas de olivo estresadas sometidas a cambios rápidos y bruscos de aumento en la demanda atmosférica de vapor de agua presentaban cierre estomático en la zona más apical de la hoja. En nuestro caso, es difícil que tengamos este problema debido a dos razones. En primer lugar, las medidas siempre fueron realizadas tras someter a las hojas a una aclimatación de 20 ó 30 minutos a bajas demandas atmosféricas. En segundo lugar, la zona apical en la que se ha registrado la ocurrencia del fenómeno de cierre estomático heterogéneo, en nuestro caso, debido a las dimensiones de la cámara de medida, siempre suele quedar fuera del área de medida.

En el capítulo 4, tras desarrollar el modelo de g_s, se discuten las consecuencias de la posible reducción de la capacidad fotosintética acompañada de la reducción de g_s en el tratamiento S, en comparación con M.

Una vez determinados los valores de los parámetros que definen la capacidad fotosintética de las hojas de olivo en función de T_h y de N_a, evaluamos la validez de los mismos con medidas tomadas en campo bajo condiciones naturales. Para ello utilizamos las medidas de 1998 mostradas en el capítulo anterior (Fig. 2.25).

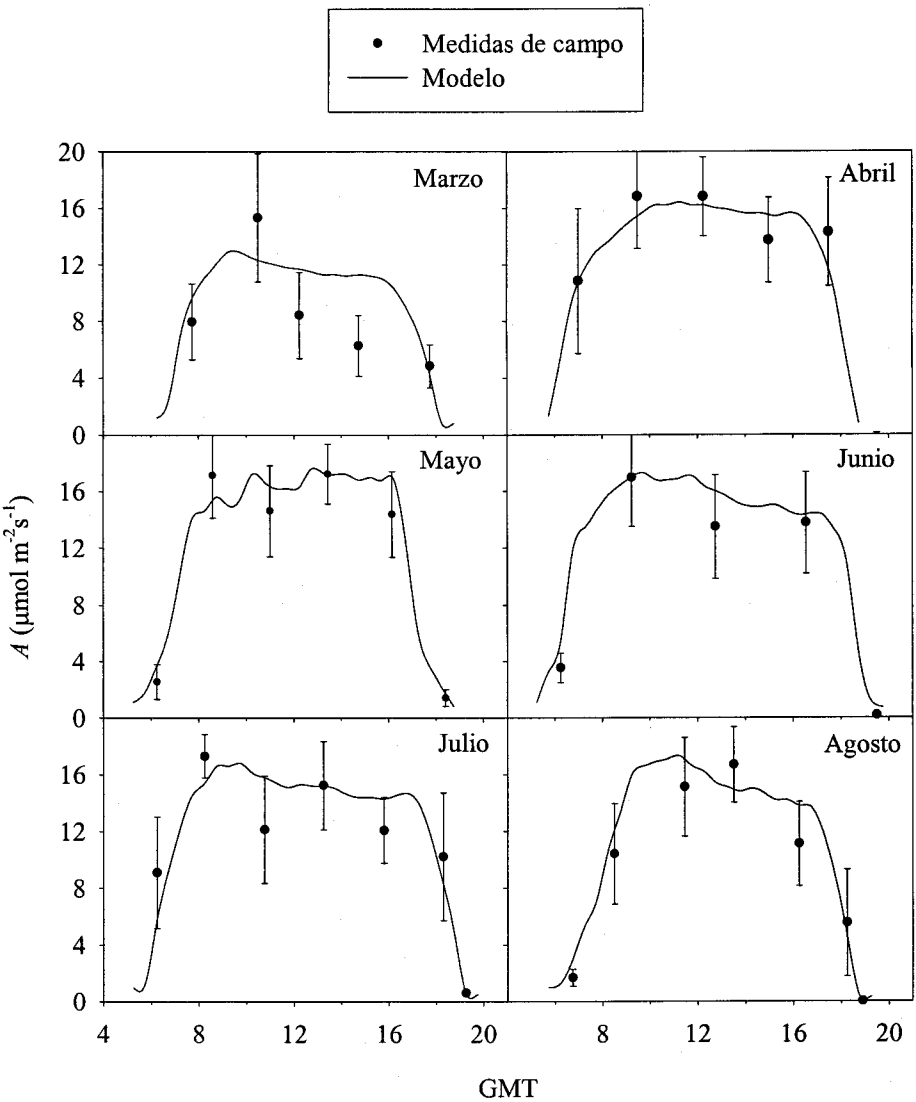


Figura 3.12a. Comparación de los valores de fotosíntesis (A) en campo para el tratamiento de regadío con los resultados del modelo de Farquhar de fotosíntesis acoplado al modelo de conductancia estomática de Jarvis. Cada punto de campo está determinado como la media de 10 medidas. Se muestra desviación estándar.

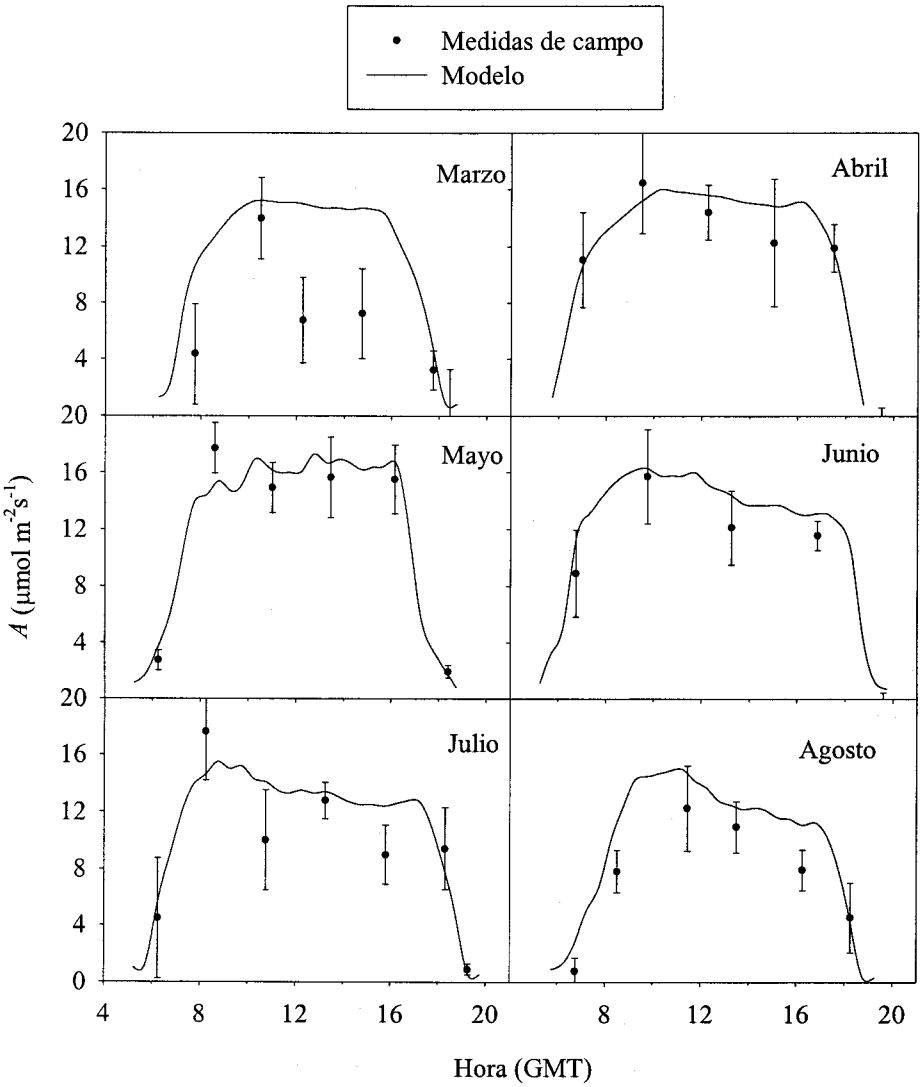


Fig. 3.12b. Lo mismo que la Figura 3.12a pero para el tratamiento de secano.

La escasa variabilidad de V_{cmax} y J_{max} hallada en los árboles de la parcela y la poca robustez de las relaciones de estos parámetros con N_a encontradas en este trabajo, no nos invita a incluir el efecto del N en el modelo de fotosíntesis para olivo. Esta ausencia de variabilidad encontrada en N_a (Fig. 3.10), V_{cmax} y J_{max} (Fig. 3.11) en campo, nos permite usar valores medios de V_{cmax0} y J_{max0} en el modelo de fotosíntesis para estimar A a partir de las variables ambientales registradas en la estación meteorológica.

En las Figs. 3.12a y 3.12b se muestra la evolución diaria de A, para los meses de más actividad, determinada en la parcela y en los tratamientos M y S, junto con los valores estimados por el modelo. Como podemos apreciar, para la mayor parte de los meses y para ambos tratamientos la predicción del modelo es buena, teniendo en cuenta que cada punto de medida en campo representa 10 medidas tomadas en un mínimo de media hora, con el consiguiente cambio en las condiciones ambientales. El modelo reproduce satisfactoriamente situaciones diferentes como la experimentada en abril o mayo, cuando A se mantuvo relativamente constante durante las horas centrales del día, o las de junio y agosto, cuando el cierre estomático limitó la tasa de asimilación a partir de las 10.00 GMT. En el mes de marzo, sin embargo, el modelo no ha sido capaz de simular la disminución de A al mediodía. No es fácil explicar este resultado, aunque posiblemente se deba a que las medidas se realizaron en hojas viejas del año anterior, ya que las nuevas no se encontraban aún plenamente desarrolladas.

De cualquier modo, los resultados del modelo son plenamente satisfactorios, a pesar de las dificultades que representa modelar A bajo condiciones naturales, y el obstáculo que supone incluir el estrés hídrico provocado por la carencia de agua en el suelo, que de momento en este modelo afecta únicamente a g_s.

CAPITULO 5

Modelo de conductancia estomática en olivo

Introducción

Los modelos basados en procesos son esenciales para comprender y predecir el crecimiento y el uso del agua de un olivo completo. Los procesos que explican el intercambio de CO_2 entre la atmósfera y las hojas individuales se conocen relativamente bien (Dewar, 1997). Existe un consenso general para aceptar el modelo de Farquhar (Farquhar y col., 1980) como el más idóneo para modelar la fotosíntesis a nivel de hoja. En el capítulo anterior se ha mostrado el desarrollo de este modelo para el caso concreto del olivo y se ha validado con medidas de campo, obteniéndose un notable acuerdo entre ambos valores. Para conocer el intercambio de CO_2 de un árbol completo se necesita dar el paso desde el nivel de hoja al de bóveda del árbol, usando para ello modelos para la interceptación de la radiación (Wang y Jarvis, 1990; McNaughton y col., 1992; Wang y Leuning, 1998; Sinoquet y col., 2000).

Un elemento clave en la modelización de intercambio gaseoso, sobre el que no existe aún consenso, es la conductancia estomática (Monteith, 1995). Los estomas han desarrollado mecanismos de control fisiológico para satisfacer el conflicto que supone para la planta permitir satisfacer la demanda de CO_2 al mismo tiempo que restringe la pérdida de agua hasta unos niveles aceptables bajo unas condiciones ambientales determinadas. A pesar de la gran cantidad de trabajo de investigación realizada en años recientes sobre los mecanismos de respuesta de los estomas, son pocos los trabajos que se han enfocado hacia los

procesos fisiológicos o ecológicos que están regulados u optimizados por los movimientos de los estomas en determinados ambientes. Quizás el intento más riguroso de considerar explícitamente el papel de los movimientos de los estomas fue el realizado por Cowan (Cowan, 1977; Cowan y Farquhar, 1977), quien desarrolló la idea de que el estoma opera de tal manera que minimiza las pérdidas de agua para una determinada cantidad de CO_2 asimilado. Cowan expresó este concepto de la siguiente manera: "La apertura estomática varía de modo tal que la tasa media de transpiración es mínima para una particular tasa media de asimilación".

En la base de otro análisis completamente diferente basado en un estudio del papel potencial del estoma para evitar la cavitación de los vasos del xilema y la aparición de embolismo (Tyree y Sperry, 1988), Jones y Sutherland (1991) han propuesto que el principal papel del estoma podría ser el de evitar daños a la planta provocados por el déficit hídrico. Hay una serie de evidencias en favor de esta hipótesis. Por una parte existe el buen control del estado hídrico de las hojas en las denominadas plantas isohídricas, como por ejemplo el maíz, en las que el potencial hídrico foliar de plantas sometidas a diferentes tratamientos hídricos, mantiene valores similares (Tardieu y Simonneau, 1998). Por otra parte se encuentra la evidencia expuesta por Cochard y col. (1996) en la que se explica cómo el cierre estomático actúa para evitar la cavitación en robles.

Por último existe la posibilidad de que el control estomático sobre la transpiración esté orientado a mantener la temperatura de la hoja dentro de un rango óptimo (Burke y col., 1988; Mahan y Upchurch, 1988). Por supuesto, estas diferentes funciones no son necesariamente excluyentes entre sí.

En la Fig. 4.1 se esquematizan los posibles mecanismos de control del movimiento estomático según Willmer (19??). Los bucles de *feedback*

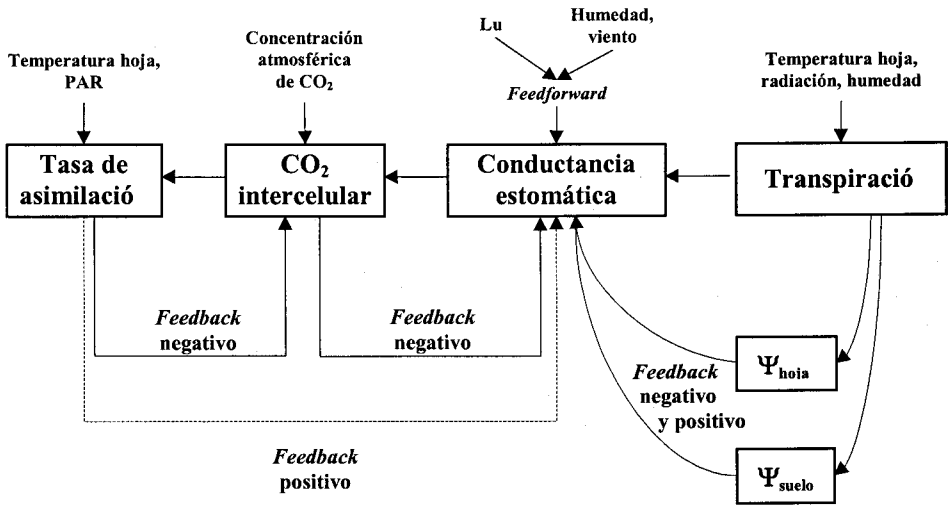


Figura 4.1. Esquema del sistema de control estomático utilizando bucles *feedforward* y *feedback* para optimizar la fijación de CO_2 y la pérdida de agua a través de los estomas (modificado de Wilmer, 19??).

negativos relacionados con el CO_2 y el agua no son capaces por sí mismos de optimizar el intercambio gaseoso entre la hoja y su ambiente, aunque sí podrían ser capaces de mantener los niveles de CO_2 y de agua. Para optimizar el intercambio gaseoso son necesarios una serie de sensores o señales que le permita a la planta adaptarse a las condiciones ambientales cambiantes antes de que estas produzcan efectos negativos en la planta. Estos son los bucles *feedforward* que representan cómo la planta es capaz de detectar cambios en la luz, humedad o viento.

Aunque es relativamente sencillo determinar el efecto de cualquier variable ambiental sobre la conductancia estomática, y a su vez el efecto de ésta en las tasas de transpiración o de asimilación, el análisis del papel de los estomas en el control de estos intercambios es complicado por la existencia de los bucles anteriormente mencionados (Jones, 1998).

Hay dos principales propuestas para modelar la conductancia estomática. Por un lado la aproximación puramente empírica que hace uso de un conjunto de funciones independientes de respuesta de la conductancia estomática a variables ambientales (Jarvis, 1976; Stewart, 1998). Actualmente existe un amplio rango de modelos de este tipo y de variables utilizadas, indicando el incompleto conocimiento que se tiene de las relaciones entre la conductancia estomática y las variables ambientales y el fracaso sufrido al tratar de representar parámetros con significado fisiológico de modo preciso (Van Wijk y col., 2000). La segunda aproximación entra dentro de los modelos orientados fisiológicamente en los cuales la conductancia estomática está vinculada directamente a la fotosíntesis (Ball y col., 1987; Leuning, 1995). Estos últimos son ampliamente utilizados porque requieren pocos parámetros empíricos relacionados con las características específicas de la planta, y pueden ser fácilmente incorporados a modelos de crecimiento o de funcionamiento de ecosistemas (Tenhunen y col., 1990; Leuning, 1995).

En este capítulo se explica cómo se ha obtenido los parámetros de los modelos de conductancia estomática necesarios para poder simular o predecir el movimiento de los estomas en función de las variables ambientales. Para ello se han desarrollado dos de los modelos más ampliamente utilizados por la comunidad científica (modelo de Jarvis y modelo de Ball y Berry, modificado por Leuning) serán desarrollados, comparando la eficacia de cada uno a partir de la validación de ambos con las medidas de campo de 1998, comentadas en el capítulo 2. Se ha realizado un esfuerzo especial por incluir el efecto del estrés hídrico provocado por la disminución del contenido de agua en el suelo, uno de los principales obstáculos en el desarrollo de estos modelos.

Material y métodos

Material vegetal y tratamientos hídricos. Los plantones utilizados se han descrito en el capítulo 3. Los 70 plantones se usaron para aplicar cuatro tratamientos de contenido de agua en el suelo: $\theta > 0.22$ m^3 m^{-3}, $\theta \cong 0.18$ m^3 m^{-3}, $\theta \cong 0.14$ m^3 m^{-3} y $\theta \cong 0.10$ m^3 m^{-3}. Las macetas se regaban regularmente tres veces por semana, en el caso del tratamiento de máximo riego, y dos veces en los otros tres tratamientos. En tres macetas de cada tratamiento se instalaron tres sondas de TDR (Time Domain Reflectrometry, Tektronix modelo 1502C, Beaverton, Oregon, EE. UU.) para medir la humedad volumétrica del suelo. Experimentos previos demostraron que tres sondas eran suficientes para caracterizar adecuadamente el volumen de suelo de la maceta. Las medidas se realizaron al menos una vez por semana. Las medidas de θ permitieron ajustar los riegos en cada tratamiento a los valores deseados.

Determinación de los parámetros de la curva h(θ). Las curvas de retención de humedad se determinaron en el laboratorio con muestras de suelo procedentes de las macetas donde se encontraban los plantones. Para obtener los valores correspondientes a h comprendidos entre 0 y 0.031 MPa se utilizaron técnicas de succión en placas porosas de vidrio según Vomocil, (1965). Las muestras estaban contenidas en cilindros de 2 cm de altura y 8 cm de diámetro. Para los valores de h comprendidos entre 0.1 y 15.0 MPa se utilizaron técnicas de presión en placas cerámicas según Richards (1948). Las muestras estaban contenidas en cilindros de 1 cm de altura y 3 cm de diámetro. La curva que representa la evolución del agua en suelo en función de la variación de PF se ajustó a la ecuación de van Genuchten (1980) mediante la técnica estadística de mínimos cuadrados,

$$\theta = \frac{\theta_s - \theta_r}{(1 + (\alpha h)^m)^n} \quad , \qquad (4.1)$$

donde θ_s ($m^3\ m^{-3}$) es el contenido de agua en suelo a saturación, θ_r ($m^3\ m^{-3}$) es el contenido de agua en suelo en el punto de marchitez, h (kPa) es el potencial mátrico del suelo y α, m y n son parámetros empíricos.

Descripción de los modelos

Modelo de Jarvis. El modelo empírico descrito por Jarvis (1976) proporciona una propuesta práctica para interpretar las medidas de campo de conductancia estomática (g_s) con relación a las variables ambientales. La respuesta de g_s a cada variable ambiental es descrita por medio de una función no lineal y se asume que cada variable actúa independientemente, de modo que,

$$g_s = g_{sref}\, f(Q)\, f(T_h)\, f(D_a)\, f(\theta) \quad , \qquad (4.2)$$

donde Q (μmol $m^{-2}\ s^{-1}$) es radiación PAR, T_h (°C) es la temperatura de la hoja, D_a (kPa) es la demanda atmosférica del aire y g_{sref} es el valor medio de g_s obtenido en nuestras experencias de campo y de laboratorio bajo condiciones estándar de Q = 1600 μmol $m^{-2}\ s^{-1}$, D_a = 1.5 kPa y T_h= 25 °C. El valor de g_{sref} disminuye al verse afectado por cada f (x), excepto en el caso de T_h, en la que el óptimo es superior a 25 °C. Esto crea una superficie de respuesta compleja y multidimensional, en donde no es posible incorporar la respuesta mecanística a cada variable, porque no se conoce. Ahora bien, las funciones pueden determinarse empíricamente tras representar las respuestas observadas al medir bajo condiciones controladas en cubetas de intercambio gaseoso. Usando esta aproximación, la mayor parte de la variabilidad de g_s en varias especies forestales ha sido simulada con éxito (Whitehead, 1998), así como en especies frutales como el manzano (Green y McNaughton, 1997) y el nogal (Le Roux y col., 1999).

Las funciones de la ecuación 4.2 se obtuvieron bajo condiciones controladas en cámaras fitotron. La respuesta de las hojas a cada variable se midió con dos aparatos Li-Cor 6400 en los que el resto de las variables podían ser mantenidas constantes con alta precisión. Las curvas de respuesta de g_s a Q fueron realizadas a primeras horas del día y en ambos sentidos, es decir, haciendo que los estomas abrieran mediante el aumento de Q y provocando su cierre mediante la disminución de Q. Para cada nueva intensidad de luz se esperó al menos 20 min, o bien hasta que los valores de g_s fueron estables, momento en el cual se tomaban 20 medidas durante cinco minutos. Las curvas de respuesta a T_h fueron obtenidas a partir de las curvas A-Ci descritas en el capítulo anterior. La respuesta a D_a fue realizada en 11 hojas diferentes, pertenecientes a 11 plantas diferentes cuyos θ abarcaban un rango comprendido entre 0.11 y 0.21 $m^3\ m^{-3}$. Como en el caso de Q, entre cada medida se esperaron 20 minutos o hasta que el valor de g_s fuera totalmente estable, momento en el cual se tomaban otras 20 medidas durante cinco minutos. Por último, la respuesta de g_s a θ fue establecida en el invernadero (ver material vegetal en material y métodos del capítulo 3) midiendo la g_s máxima alcanzada por cada planta bajo condiciones estándar y relacionando esta con el contenido de agua presente.

Modelo Leuning. Ball y col. (1987), presentaron una relación empírica que incorporaba la tan a menudo observada relación entre A y g_s e incluía los efectos de la humedad y la concentración de CO_2 ambiente, según

$$, \ g_s = g_0 + a\frac{A\ H_r}{C_a} \ , \qquad (4.3)$$

donde g_0 (mol m^{-2} s^{-1}) es la conductancia estomática residual conforme $A \rightarrow 0$ cuando $Q \rightarrow 0$, a es un coeficiente empírico, H_r (%) es la humedad relativa y C_a (μmol mol^{-1}) es la concentración de CO_2 ambiente.

Este modelo sufrió numerosas críticas (Aphalo y Jarvis, 1993) porque es ampliamente aceptado que los estomas responden al déficit de humedad en vez de a la humedad relativa (Sheriff 1984; Aphalo y Jarvis, 1991). El trabajo reciente de Mott y Parkhurst (1991) mostró sin embargo que el estoma responde a la humedad atmosférica a través de la evaporación de la hoja, más que debido al déficit de humedad por sí mismo, aunque debido a la estrecha relación entre transpiración y déficit de humedad es posible continuar utilizando D_a. Leuning (1990) y Lloyd (1991) sugirieron remplazar H_r por una función f (D_a) más general, en la que se puede usar la f (D_a) específica para cada especie. Finalmente, Leuning (1990), ante la imposibilidad del modelo de explicar el comportamiento de g_s a concentraciones de CO_2 bajas, remplazó C_a por C_a-Γ, de modo que la ecuación resultó de la siguiente forma,

$$g_s = g_0 + a\frac{A\ f(Da)}{(C_a - \Gamma)}\ , \qquad (4.4)$$

donde Γ es el punto de compensación de CO_2.

El mecanismo propuesto es que el estoma responde a una señal química transportada entre el mesófilo y las células guarda, y que la tasa de transporte es dependiente de A y regulada por Q (Wong y col., 1985)

Existen numerosas f (D_a) propuestas por diferentes autores para diferentes especies (Leuning, 1995). Nosotros hemos observado que las funciones de Lohammer (Lohammer y col., 1980) y Lloyd (1991) fueron las que

mejor interpretaban la respuesta de los estomas del olivo a la demanda atmosférica.

Lloyd: $f(D_a) = D_a^{-1/2}$ (4.5)

Lohammer: $f(D_a) = (1 + D_a / D_0)^{-1}$ (4.6) ,

donde D_0 es un coeficiente empírico.

Uno de los principales inconvenientes de este modelo es que no posee específicamente incorporada una función que explique el estrés hídrico. Tenhunen y col. (1990) y Wang y Leuning (1998) en un intento por incluirlo asumieron en sus trabajos que la constante empírica a, que vincula g_s con la relación empírica entre A, D_a, CO_2 y Γ, puede ser relacionada con θ para tener en cuenta los efectos del estrés hídrico. Sin embargo, no se ha demostrado hasta la fecha una relación clara entre a y θ, aunque Sala y Tenhunen (1996) han encontrado una relación con otra variable asociada como es el potencial hídrico al amanecer.

Validación de los modelos. Para validar los resultados de los modelos se utilizaron las medidas de campo obtenidas durante los meses de marzo a agosto de 1998, cuyos resultados se mostraron y comentaron en el capítulo 2. Las variables ambientales necesarias para ejecutar los modelos fueron suministradas por la estación meteorológica situada junto a la parcela experimental a excepción de la concentración de CO_2 ambiente que fue obtenida a partir de las medidas realizadas esos días con el Li-Cor 6400.

Modelo de Jarvis

Respuesta de la conductancia estomática a PAR en el olivo

En la Fig. 4.2 se muestra la respuesta de g_s a Q. La ecuación original propuesta por Jarvis (1976) no fue capaz de explicar satisfactoriamente nuestras medidas por lo que se ajustó una función exponencial. La respuesta de g_s a Q es similar a la mostrada para A (Fig. 3.2), sugiriendo la interdependencia de g_s con A. Aunque existen hipótesis que explican esta relación a través de la participación de intermediarios de la fotosíntesis como mensajeros, se ha demostrado que ambas respuestas son independientes la una de la otra, y su coincidencia es debida a la similitud de la respuesta de ambas variables a Q (Sharkey y Ogawa,

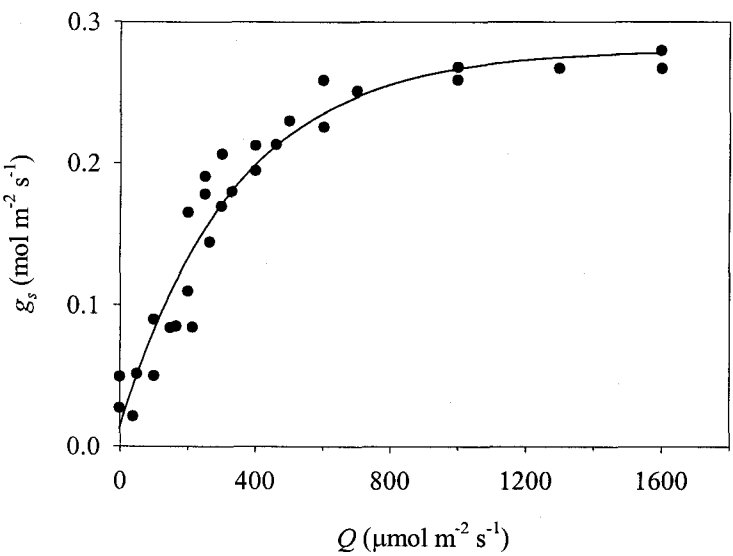


Figura 4.2. Curva de respuesta de la conductancia estomática (g_s) a la radiación PAR (Q) obtenida en condiciones controladas. Cada punto es la media de 20 medidas. Se han representado los puntos de tres curvas realizadas sobre tres plantas diferentes. $g_s = 0.012 + 0.267\ (1\text{-}e^{-0.029Q})$.

1987). La respuesta obtenida muestra una saturación de g_s a valores más elevados que la mostrada por Fernández y col. (1997) para el olivo en esta misma finca experimental. Según este trabajo la saturación de g_s se alcanzaba para valores de Q alrededor de 500 μmol m^{-2} s^{-1}, mientras que para esa radiación según los datos de la Fig. 4.2 los estomas estarían abiertos unas tres cuartas partes del máximo. A partir de los datos de campo se obtuvo la nube de puntos que muestra la respuesta de g_s a Q (Fig. 4.3). La función que define esta relación se obtuvo mediante análisis de los valores del límite superior. La ligera discrepancia que se observa entre la función de la Fig. 4.2 y la de la Fig. 4.3 podría ser debida a la técnica empleada para obtener la función que explique la respuesta de g_s a Q a partir de datos de campo. En otros trabajos como los mostrados por Jarvis (1976), Arneth y col. (1996) o Le Roux y col. (1999), o el anteriormente comentado para el olivo (Fernández y col., 1997) en los que se utilizó la misma técnica de análisis de los resultados también son parecidos. Sin

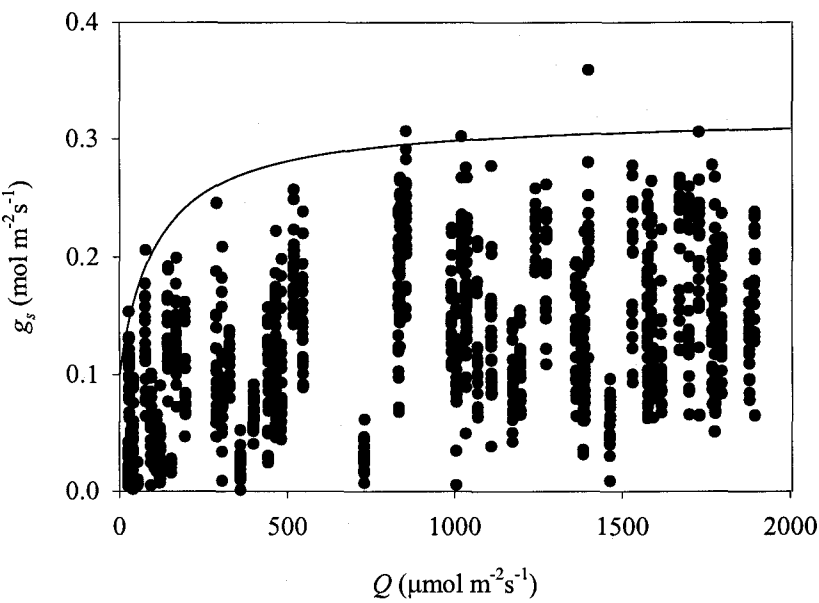


Figura 4.3. Curva de respuesta de la conductancia estomática (g_s) a la radiación PAR (Q) en condiciones de campo. El ajuste se realizó mediante análisis de la capa límite. Cada punto es una medida individual tomada en condicones de campo para los tratamientos de S y M. $g_s = 0.32 \times 0.0043 (Q + 33.8) / (0.32 + 0.0043 (Q + 33.8))$.

embargo en medidas bajo condiciones controladas como las realizadas por Jarvis y Morison (1981) la respuesta es más gradual, al igual que la obtenida en la Fig. 4.2. De cualquier modo, ambas funciones fueron utilizadas en ejercicios de simulación para valorar la utilidad de cada una de ellas obteniéndose una sobrestima de los valores de g_s a primeras horas del día y al atardecer (datos nos mostrados) cuando se utilizó la función obtenida mediante la técnica de análisis de los valores límite. Es por ello que en el modelo usaremos la función de la Fig. 4.2.

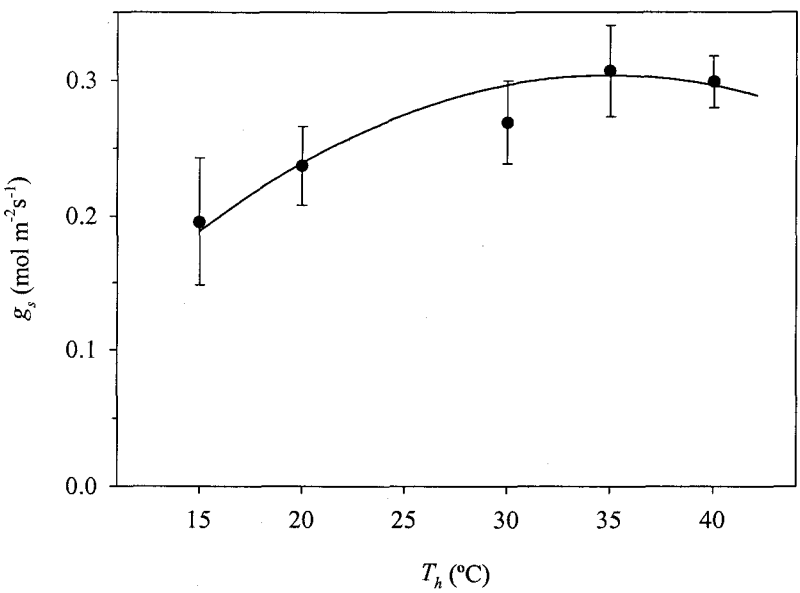


Figura 4.4. Respuesta de la conductancia estomática (g_s) a la temperatura de la hoja (T_h) obtenidas en condiciones controladas. Cada punto se corresponde con la media de seis medidas. Las barras verticales corresponden a ± el error estándar. $g_s = -0.05 + 0.02\ T_h - 2.9\ 10^{-4}\ T_h^2$.

Respuesta de la conductancia estomática a la temperatura de la hoja en el olivo

La relación de g_s con T_h se muestra en la Fig. 4.4. La respuesta no es demasiado marcada y no existen diferencias significativas entre los valores de g_s para las diferentes temperaturas. Como indica Hall (1982) hay que ser cautelosos a la

hora de interpretar estos resultados porque pueden verse afectados por la demanda atmosférica. En cualquier caso, se observa una tendencia a presentar un óptimo para temperaturas alrededor de 35 °C. Este valor es cercano al valor óptimo obtenido para los parámetros que definen A y que fueron mostrados en el capítulo 3, lo que parece indicar de nuevo que existe un fuerte vínculo entre A y g_s. Relaciones de este mismo tipo han sido anteriormente presentadas por Jarvis (1976) en *Picea sitchensis* y por Le Roux y col. (1999) en *Juglans regia*, aunque en el primer caso el óptimo se encontraba a 10 °C, mientras que en el segundo se encontraba en 25 °C. Willmer (19??) muestra valores de temperatura óptima para máxima apertura estomática en *Vicia faba* entre 35 y 40 °C. Sin duda, al igual que en el caso de A, este valor depende de la aclimatación al medio donde se desarrollan las plantas.

Respuesta de la conductancia estomática al contenido de agua en suelo en el olivo

En el capítulo 2 hemos visto cómo los árboles del tratamiento de secano transpiraban menos que los árboles del tratamiento de regadío, y cómo esta diferencia podía ser atribuible en principio a la mayor g_s de los árboles de regadío. El mayor rango de apertura de estos árboles parecía estar relacionada con el contenido de agua en el suelo, de modo que a mayor agua disponible mayor g_s (ver Fig. 2.27). La relación obtenida con valores correspondientes a los cuatro tratamientos hídricos durante el periodo de marzo a agosto se ajustaba a una recta de pendiente positiva. En la Fig. 4.5 se muestran los resultados obtenidos para los plantones (puntos negros) en los que también se han incluido los puntos correspondientes a las medidas de campo en el año 1997 y 1998 (puntos blancos). El mayor rango de θ presente en las macetas pone de manifiesto valores umbrales de θ a partir de los cuales la respuesta estomática es nula. Estos umbrales delimitan la zona de respuesta estomática que se sitúa entre 0.13 y 0.23 m^3 m^{-3}. Este tipo de respuesta sigmoidal ha sido descrita para

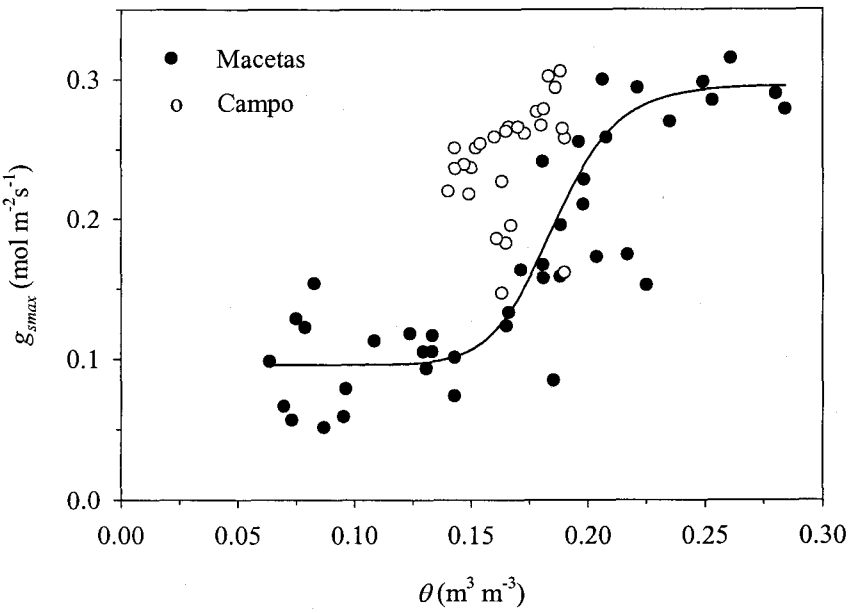


Figura 4.5. Relación entre la conductancia estomática máxima (g_{smax}) y el contenido de agua en suelo (θ) para plantas en condiciones de campo e invernadero. Los datos de campo se corresponden con las medidas de 1997 y 1998. Cada punto es una medida individual.

otras especies con anterioridad, como la también esclerófila *Nerium oleander* (Gollan y col., 1985), aunque en especies como *Helianthus annuus* (Turner y col., 1985) o *Triticum aestivum* (Gollan y col., 1986) no se observa una respuesta constante de g_{smax} a valores bajos de θ. Los resultados de Gollan y col. (1985) y Turner y col. (1985) les condujo a concluir que los estomas respondían al estado hídrico del suelo más que al estado hídrico de las hojas como hasta entonces se había postulado. En 1986, Gollan y col. diseñaron un aparato que presurizaba el suelo de las plantas de modo que permitía mantener el potencial de turgencia de las hojas constante a pesar de la disminución en θ de la maceta. Esto les permitió demostrar definitivamente que g_s estaba más controlada por θ que por Ψ_w. Como consecuencia, la idea de un mensajero químico procedente de las raíces capaz de comunicar a las partes aéreas de la planta la existencia de déficit hídrico, como había sido sugerido por Blackman y Davies (1985) y

Davies y col. (1986), comenzó a tomar consistencia. Años más tarde, Tardieu y Davies (1993) propusieron un modelo en el que integraban señales hidraúlicas y químicas, como el ácido abcísico (ABA), para modelar g_s, y en que el potencial hídrico foliar parece tener también su papel modificando la sensibilidad del estoma al ABA.

En la Fig. 4.5, se observa que los puntos pertenecientes a las medidas de campo están desplazados con respecto a las medidas de maceta, de modo que presentan una mayor g_s para valores de θ menores. Esta discrepancia entre plantones y árboles adultos en condiciones de campo hace poco segura la interpolación de los resultados obtenidos. Sadras y Milroy (1996) llaman la atención sobre los problemas asociados con el modelado de las diferentes respuestas de la planta en función de valores umbrales de agua en suelo disponible para la planta. Estas relaciones están muy influenciadas por muchos factores como son la demanda evaporativa, la distribución de las raíces y la textura del suelo y densidad del suelo, entre otros. La elevada variabilidad en θ encontrada en el campo (Fig. 2.6) podría explicar en parte la falta de acuerdo con las medidas en macetas. Como se puede observar en la Fig. 2.6 en el tratamiento M la mayor parte del agua se encuentraba en el primer metro de profundidad, mientras que en el tratamiento S es a partir de esta profundidad cuando θ era mayor. Parece lógico que la planta extraiga agua de lugares diferentes según nos encontremos en el caso del tratamiento M o S por la diferente localización de la misma en el suelo. Fernández y col. (1991, 1992) estudiaron la distribución y actividad de las raíces de las raíces en los olivos de la finca experimental, observando que los olivos de regadío distribuían más superficialmente sus raíces que los de secano y que la mayor parte del agua era absorbida por aquellos en los primeros centímetros de suelo, mientras que los de secano presentaban más actividad en las capas profundas del suelo. En nuestro caso, aunque no disponemos de datos sobre la distribución de raíces, si que podemos inferir a partir de los perfiles verticales de distribución de agua en

suelo de donde se está produciendo preferentemente la absorción de agua en cada tratamiento. Así por ejemplo, en el tratamiento S se observa cómo conforme avanza el verano el perfil permanece estático en el primer metro de suelo, mientras que existe una reducción de θ en la capa de 1-2 m de profundidad (Fig. 2.6). Este comportamiento obvio por parte de la planta de absorber agua de la zona donde esta está más disponible, con la consiguiente ventaja en términos energéticos que ello supone, se observó también en otro experimento en el que se regó la mitad del volumen de suelo explorado por las raíces de un olivo de la parcela (Fernández y Moreno, 1999). Antes del riego una de las raíces presentaba un mayor flujo de savia que otra del lado opuesto, pero tras regar este último, el flujo de savia de la raíz afectada se multiplicó por dos, mientras que la absorción de la raíz que permanecía en suelo seco disminuyó.

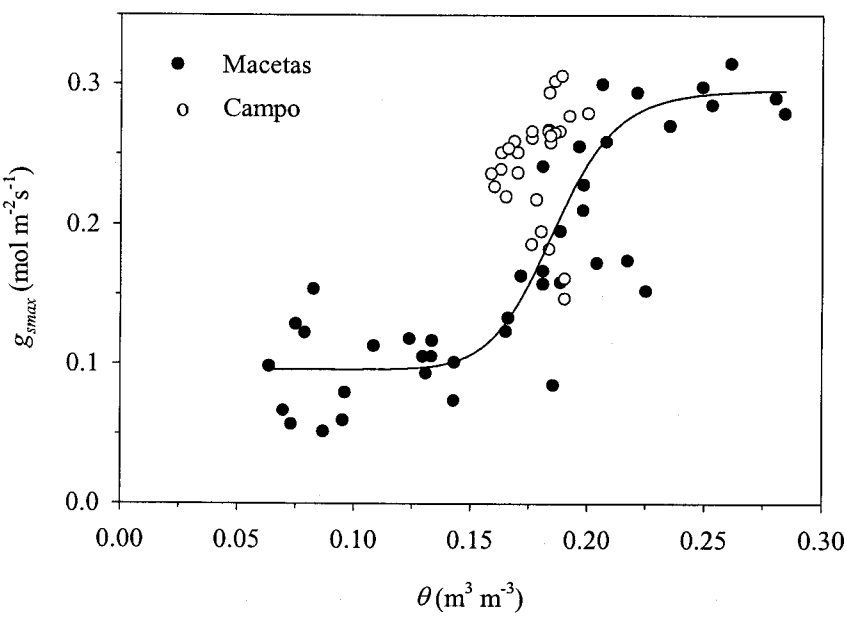


Figura 4.6. Igual que en la figura 4.5 salvo que los valores de θ para las medidas de campo ha sido calculado integrando únicamente la zona de perfil de suelo donde había más agua. Ver texto para detalles.

Estas observaciones obligan a considerar con cuidado el valor de θ al que realmente está respondiendo la planta. En la Fig. 4.5 el cálculo de θ en campo se realizó integrando todo el perfil. Sin embargo, es más calcular θ únicamente para la zona en la que la planta está absorbiendo el agua. Y en este caso hay evidencias suficientes para justificar la integración del contenido de agua en la capa de 0-1 m para el tratamiento M y la capa de 1-2 m en el tratamiento S. Si el razonamiento es correcto debería producirse una aproximación de los puntos de campo a los obtenidos en maceta en las que las medidas de θ eran más fiables. En la Fig. 4.6 se muestran estos resultados y se observa cómo efectivamente se produce un acercamiento hacia la relación obtenida con los plantones. Aún así no hay un acuerdo total, posiblemente porque otros factores como los comentados más arriba están aún influyendo.

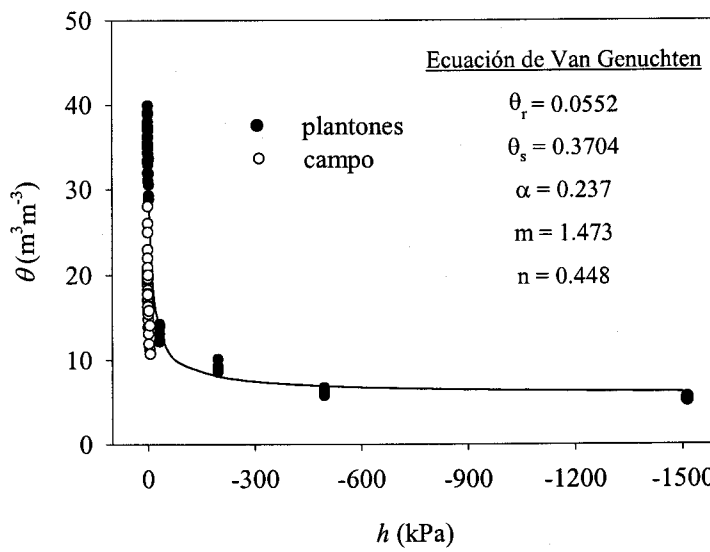


Figura 4.7. Relación entre el contenido de agua en suelo (θ) y el potenc mátrico (h). Se han representado datos de laboratorio y de campo. El aji se realizó según la ecuación de Van Genuchten: $\theta = (\theta_s - \theta_r)/(1/(\alpha h)^m)^n$. Cada punto es una medida individual.

En la Fig. 4.7 se muestra la relación entre el potencial mátrico del suelo y su contenido de agua, tanto para las macetas como para la parcela

experimental. Se puede observar cómo a medida que θ disminuye hasta aproximadamente 0.15 $m^3 m^{-3}$ se produce poca variación en el valor de h. Pero a partir de este valor pequeñísimos cambios en θ producen grandes cambios en h. Esto es característico de suelos como el de la parcela experimental en el que el porcentaje de arena es muy elevado, con lo que la capacidad de retención es muy pequeña. Existe una concordancia aceptable con los valores de campo, en vista de la cantidad de factores que pueden afectar a la relación $h(\theta)$ en condiciones naturales. A los puntos obtenidos se les ajustó la ecuación de van Genuchten. En la Fig. 4.8 se utiliza esta ecuación para estimar la variación que se produce en h para el rango de θ observado en campo. Como habíamos comentado antes existe un amplio rango de θ para el cual h apenas si varía, pero tras alcanzar un valor determinado, h disminuye bruscamente. La conclusión

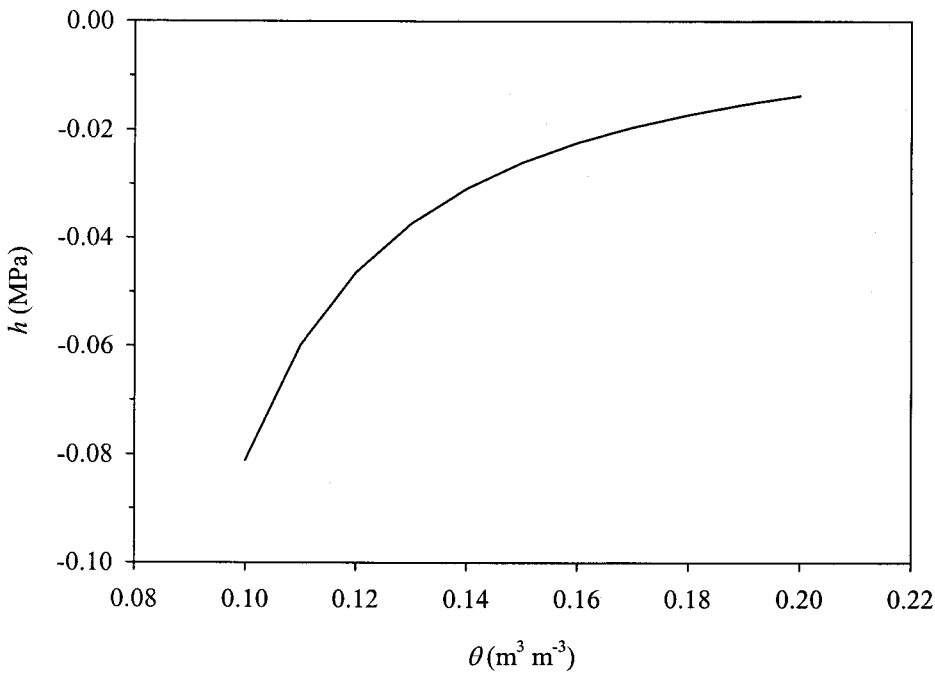


Figura 4.8. Evolución del potencial mátrico (h) en función del contenido de agua en el suelo (θ), para el rango de θ observado en campo. La curva mostrada corresponde a la ecuación de van Genuchten de la Fig. 4.7 para los valores de q más habituales de nuestros experimentos.

más importante que se puede obtener de esta gráfica es que el rango de θ donde el agua en términos energéticos está más disponible (hasta -0.03 MPa) coincide bastante bien con el rango de θ donde los estomas presentan su mayor respuesta (Fig. 4.6)

Los resultados obtenidos sobre el efecto de θ sobre g_s ponen de manifiesto que efectivamente se trata de una variable importante a la hora de modelar la respuesta de los estomas al medio. De hecho, g_{smax} depende de la disponibilidad de agua en el medio. Sin embargo, es complicado obtener una buena relación con esta variable debido a la dificultad en medir θ en condiciones de campo como consecuencia de la elevada heterogeneidad habitualmente encontrada. Esto, unido a la discriminación que realizan las raíces sobre el lugar donde extraer agua, así como el posible papel inhibidor de g_s que pueden jugar las raíces que permanecen en lugares más secos, hace muy complicado su inclusión en modelos.

En cuanto a las aplicaciones prácticas que pueda tener en agricultura la medida del estado hídrico del suelo como indicador de estrés para optimizar el riego del cultivo, dependerá del conocimiento que se tenga sobre las características texturales e hidraúlicas del suelo. En el caso de un suelo arenoso como el de este estudio,probablemente será más adecuado medir θ que medir h, ya que el rango de variación de este último parámetro es menor que el de θ. Un pequeño error en la medida de h puede influir notablemente en el valor de g_{smax} (Figs. 4.6 y 4.8).

Respuesta de la conductancia estomática a la demanda atmosférica en el olivo

La observación de la respuesta estomática a la humedad del aire fue originalmente descrita para la epidermis aislada de *Tradescantia* (Lange y col., 1971), en un estudio que introdujo un significativo cambio en la comprensión

de cómo las plantas responden a su medio ambiente. El concepto de la regulación *feedforward* por parte de las plantas con respecto a las señales ambientales (Farquhar, 1978) reemplazó el anterior argumento a favor de los mecanismos de *feedback* predominantemente regulados por las relaciones hídricas de las plantas. Numerosos estudios de laboratorio y de campo han documentado que la conductancia estomática en un amplio rango de especies disminuye a medida que se incrementa la demanda evaporativa (Grantz, 1990). Fernández y col. (1997) mostraron para el olivo y en la misma finca experimental como disminuía g_s a medida que D_a aumentaba. Cómo responde el estoma al contenido de vapor de agua del aire no está aún claro (Grantz, 1990; Monteith, 1995). Los estomas *de Hedera helix* responden directamente (*feedforward*) a la humedad (Aphalo y Jarvis, 1991). El cierre estomático en esta y en otras especies en respuesta a *Hr* baja es además aparentemente independiente del control de *feedback* mediado por la reducción en el contenido de agua de la hoja (Farquhar y col., 1978; Lösch y Tenhunen, 1981). En otros casos se ha descrito que los estomas pueden responder a la tasa de transpiración más que a la humedad (Friend, 1991; Mott y Parkhurst, 1991). Sin embargo, la mayoría de los estomas responden a D_a, no a H_r (Aphalo y Jarvis, 1991), ya que D_a representa de forma más precisa la fuerza difusiva que produce el flujo de vapor de agua. Además, puede ser relacionada con parámetros fisiológicos más facilmente que H_r (Grantz, 1990; Leuning, 1995). Los estomas pueden cerrar a elevada D_a incluso en presencia de elevados potenciales foliares y de suelo (Turner y col., 1985; Sharifi y Rundel, 1993). Los resultados obtenidos en condiciones de campo en olivo y presentados en el capítulo 2 son consistentes con estas observaciones.

En la Fig. 4.9 se muestran tres ejemplos de las curvas de respuesta de g_s a D_a obtenidas para los plantones de olivo de nuestro invernadero sometidos a diferentes condiciones de estrés hídrico. Como se puede observar en la gráfica a medida que aumenta D_a disminuye g_s. Esta misma relación se observó en *Olea*

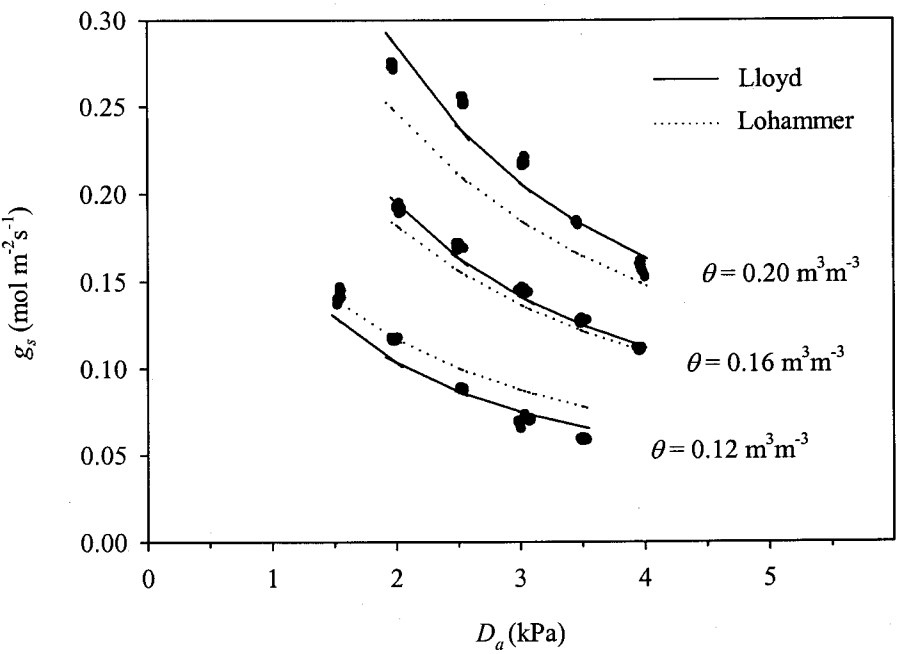


Figura 4.9. Relación entre la conductancia estomática (g_s) y la demanda de vapor de agua atmosférica (D_a) para plantones sometidos a diferentes grados de estrés hídrico en función del contenido de agua en el suelo (θ). Cada punto es una medida individual. Función de Lloyd: $g_s = g_{smax}$ f(θ) D_a-0.8;
Función de Lohammer: $g_s = g_{smax}$ f(θ) (1/(1 + (D_a/2.8)))

europaea por Fernández y col. (1997), sus datos obtenidos a partir de medidas en condiciones de campo en la parcela experimental mostraron que la relación podía considerarse lineal, de modo que g_s disminuía a medida que D_a aumentaba hasta valores alrededor de 3.5 kPa. La disminución de g_s desde D_a = 1 kPa hasta D_a = 3.5 kPa podía ser de hasta el 60 %. En nuestro caso, la respuesta se ajusta más a una función exponencial negativa, siendo este tipo de respuesta muy común en plantas que presentan un marcado control estomático como en *Vigna unguiculata*, *Corylus avellana*, *Sesamum indicum* (Schulze y Hall, 1982), *Anacardium excelsum* (Meinzer y col., 1993), *Eucalyptus grandis* (Leuning, 1995), *Populus tremuloides* (Hogg y Hurdle, 1997), *Quercus ilex* (Tognetti y col., 1998). Sin embargo, estos resultados no son tan diferentes a los obtenidos por Fernández y col. (1997) en *Olea europaea*, ya que sus datos

podían haber sido ajustados a una función exponencial negativa con lo que habrían explicado también g_s para valores de D_a superiores a 3.5 kPa.

Al realizar el ajuste de los puntos a una función exponencial, la función de Lloyd (curva de trazo continuo) se ajustó mejor a los puntos obtenidos que la función de Lohammer, la cual en plantas sometidas a estrés hídrico tendía a sobrestimar la g_s para D_a elevados. El valor del exponente de la ecuación de Lloyd tuvo que ser modificado de 0.5 a 0.8, mientras que el valor de D_0 de la función de Lohammer que se obtuvo fue 2.8. Todas las curvas obtenidas (11 en total, de las cuáles en la Fig. 4.9 se muestran las tres más significativas) pudieron ser ajustadas usando el mismo valor de los parámetros que definen la función f (D_a), lo que parece indicar que la sensibilidad de respuesta del estoma a D_a no se ve afectada por el contenido de agua en el suelo. De nuevo, aparece obvio el efecto de θ en la amplitud de la apertura estomática, que se refleja en la máxima g_s que es capaz de alcanzar la planta.

Cálculo de los parámetros del modelo de Jarvis

Una vez encontradas las funciones que explican el movimiento de los estomas en función de las principales variables ambientales que influyen en el mismo, en la Fig. 4.10 se ha expresado la relación de g_s respecto a g_{sref} en función de Q, T_h, D_a y θ.

La conductancia estomática de referencia determinada a partir de medidas en plantones y árboles adultos bajo condiciones de campo al principio de la estación de crecimiento, cuando no existía estrés hídrico, se observó que era de 0.270 mol m^{-2} s^{-1}.

Como se comentó anteriormente, estas funciones en el modelo reducen el valor de g_{sref}, a excepción de f(T_h) que suele incrementarlo ligeramente debido a que el óptimo de temperatura para g_s se encuentra por encima de 25 °C

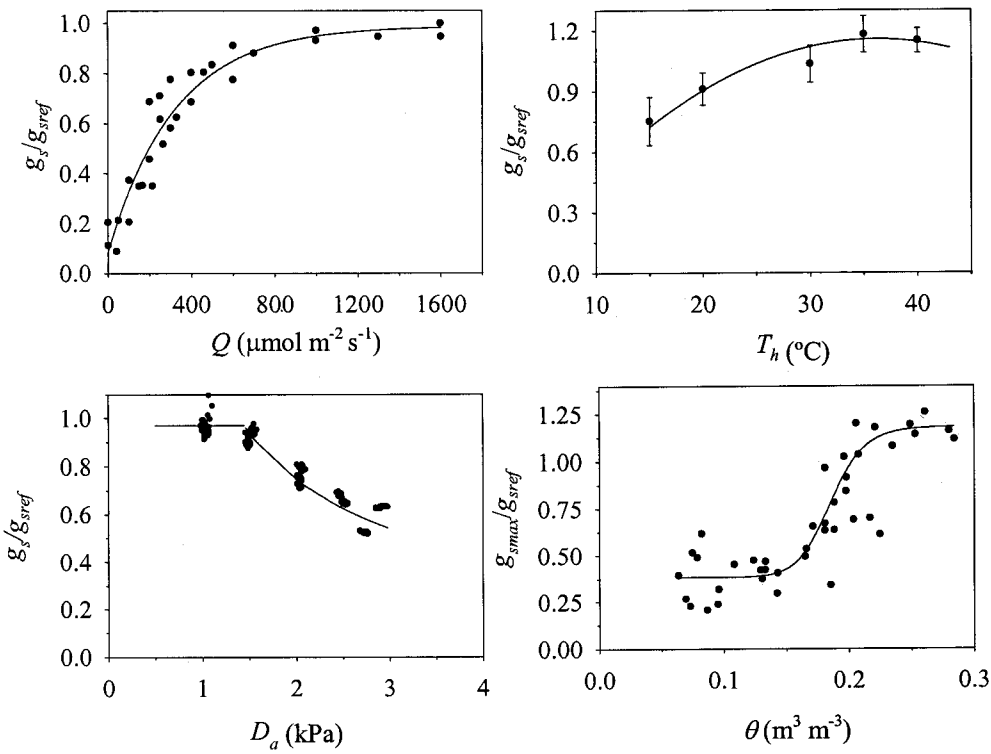


Figura 4.10. Relación del cociente entre la conductancia estomática (g_s) y la conductancia estomática de referencia (g_{sref}) con las principales variables ambientales que afectan a g_s. El significado de los símbolos, puntos y barras verticales se ha explicado en las figuras anteriores.

Q:	$g_s/g_{sref} = 0.081 + 0.9\ (1\text{-}e^{-0.003Q})$,	$R^2 = 0.92$
T_h:	$g_s/g_{sref} = -0.11 + 0.07\ T_h - 9.67\ 10^{-4}\ T_h^2$,	$R^2 = 0.85$
D_a:	$g_s/g_{sref} = 1.3\ D_a^{-0.8}$, para ($Da > 1.5$ kPa),	$R^2 = 0.91$
θ:	$g_s/g_{sref} = 0.38 + (0.8\ \theta^{13.63} / (0.19^{13.63} + \theta^{13.63}))$,	$R^2 = 0.90$

fijado por nosotros. La función de Q muestra que los estomas necesitan una radiación superior a 800 μmol m^{-2} s^{-1} para abrir completamente; a partir de ese momento son otras funciones las que comienzan a ser limitantes de g_s en el ciclo diario. En general, a lo largo del día, *Da* comienza a incrementarse más tarde de lo que lo hace Q, de modo que Q es limitante solamante a primeras horas de la mañana y últimas de la tarde. Para un valor de D_a de 3 kPa, valor

muy habitual durante primavera y verano, la reducción que se produce en g_s es de un 40 %. A esto hay que sumar el porcentaje de reducción que se esté produciendo en el valor de g_s máxima debido a la disponibilidad de agua en el suelo.

Validación del modelo de Jarvis

Queda por ver la validez del modelo a la hora de simular la respuesta de los estomas en hojas de árboles adultos de la parcela experimental en condiciones reales de campo. En la Fig. 4.11 se muestran los ciclos diarios para regadío y secano para los meses de marzo a agosto de 1998. En la mayor parte de los meses existió un buen acuerdo entre los valores simulados y los medidos, salvo en el mes de marzo. En este mes al coincidir con el comienzo de la época de crecimiento, las medidas tuvieron que ser hacerse en hojas del año anterior, las cuáles poseen características diferentes a las hojas del año, en las que se midieron los demás meses. Las hojas experimentan una evolución con la edad tanto en su capacidad fotosintética como su respuesta estomática máxima (Field, 1987). Este hecho, aunque fue puesto de manifiesto por Fernández y col. (1997) en olivo, aún no se ha cuantificado su efecto sobre la capacidad fotosintética o la g_{smax}, y por lo tanto, no ha sido incluido en el modelo. Pero de cualquier modo, es de suponer que la mayor parte de las hojas de un olivo adulto sean del año, por lo que en principio podemos asumir que el ejercicio de simulación va a reproducir el comportamiento más mayoritario del árbol.

El modelo reproduce bien el comportamiento de g_s durante las primeras horas del día y del atardecer, lo que demuestra la correcta descripción de la respuesta de g_s a Q expresada mediante la ecuación de la Fig. 4.2. En el modelo, la g_s máxima es interpretada principalmente por f (θ), ya que se produce en un momento del día en el que Q, D_a y T_h no están limitando prácticamente. Durante el día es D_a la que provoca la disminución de g_s, aunque en el mes de mayo el

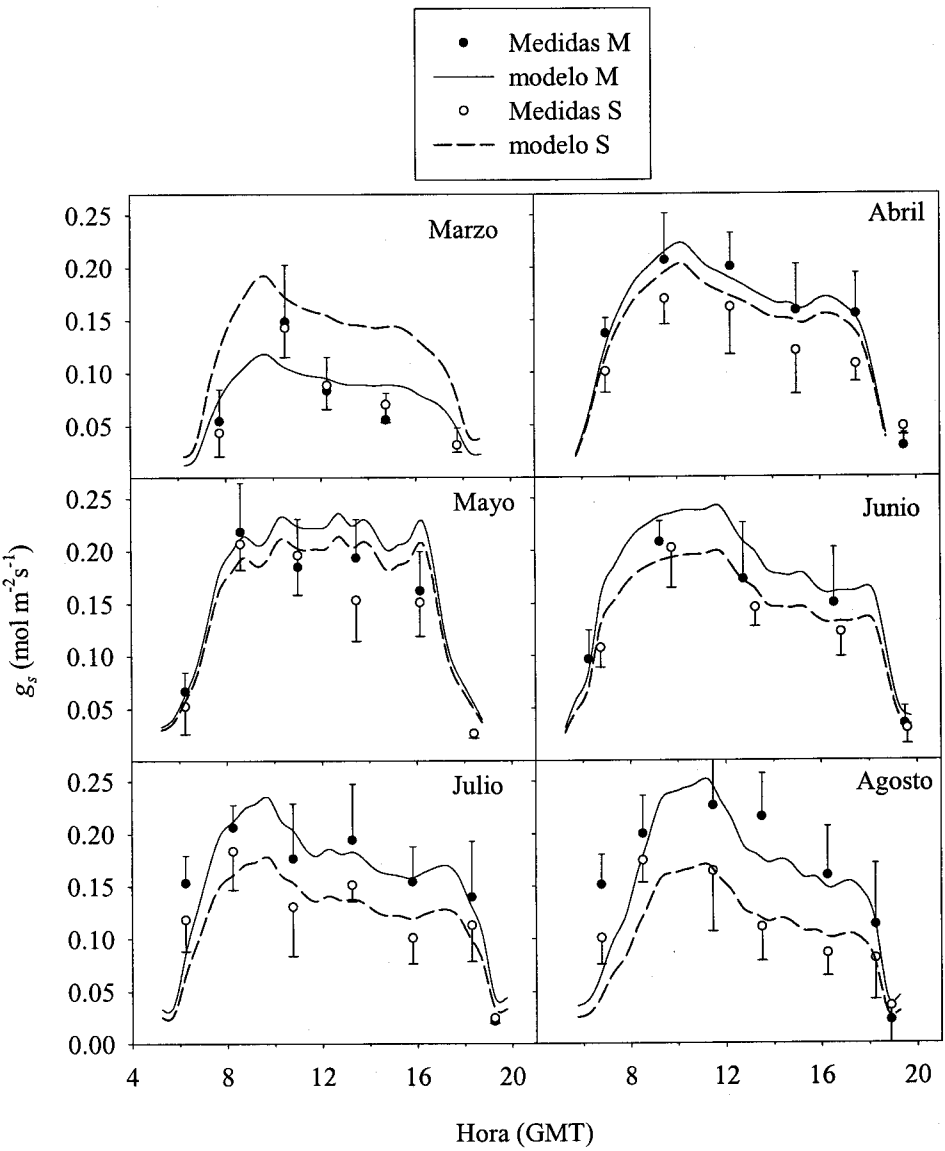


Figura 4.11. Comparación de los valores de conductancia estomática (g_s) medidas en hojas de árboles de la parcela experimental con los simulados por el modelo tras incluir en el mismo las ecuaciones de la Fig. 4.10. Cada punto es la media de 10 medidas, una por hoja, hechas con el Li-6400. Las barras verticales indican el error estándar. M y S son los tratamientos de riego y secano, respectivamente, descritos en el capítulo 2. Las medidas se realizaron una vez al mes durante la época de riego de 1998.

modelo fue incapaz de reproducir la caída en g_s que se produjo en el tratamiento S, a pesar de que D_a no alcanzara valores altos.

Obviamente, deben de existir otros factores que afecten a g_s distintos de la respuesta a las variables ambientales incluidas en el modelo. El modelo de Jarvis, a diferencia de lo que ocurre con el modelo de Ball y Berry, no contempla una influencia directa de A sobre g_s, sino lo contrario. Cuando el modelo de Jarvis es acoplado a un modelo de fotosíntesis, g_s afecta a A, pero A no influye sobre g_s. Aunque no existen pruebas concluyentes, algunos autores afirman que las hojas pueden modificar o ajustar su actividad fotosintética a las condiciones ambientales durante el día (Kaiser, 1987), sobre todo lo que se refiere a su actividad fotosintética. En un modelo como el de Jarvis, las modificaciones experimentadas en A, aunque estuvieran bien caracterizadas en el modelo de fotosíntesis, no tendrían ningún efecto sobre g_s. Otra explicación plausible a la falta de acuerdo entre los datos de g_s simulados y los observados en el mes de mayo puede ser el efecto de inercia que pudiera tener la respuesta estomática, ya que el día representado presentó unos valores de D_a (máximo 1.4 kPa) bajos en contraste con los días anteriores (máximo 2.8 kPa).

En cualquier caso, el modelo recoge satisfactoriamente la hipótesis sugerida por nuestros resultados para el olivo (capítulo 2) de que el máximo de g_s está controlada por θ y que la evolución durante el día se debe principalmente al efecto de D_a. Con estas dos funciones, es posible explicar el comportamiento de g_s de las hojas de olivo durante la mayor parte del día, y por lo tanto, predecir la transpiración de un árbol completo, ya que ésta depende principalmente de g_s y D_a (ecuación 2.9).

Modelo de Leuning

Cálculo de los parámetros del modelo de Leuning

En la Fig. 4.12 se muestra el cálculo de a (ecuación 4.4) para dos plantas sometidas a diferente estrés hídrico y mediante el uso de las dos funciones de D_a que mejor interpretan la respuesta de g_s a D_a para el olivo (ecuaciones 4.5 y 4.6). En la Fig. 4.12 a) y c) se utilizó la función de Lloyd. Como se muestra en la Fig. 4.9 la función que mejor interpreta la disminución de g_s en función de D_a es la de Lloyd. Sin embargo, al incluirla en el índice de Ball ($A/(C_a\text{-}\Gamma)$ f (D_a))

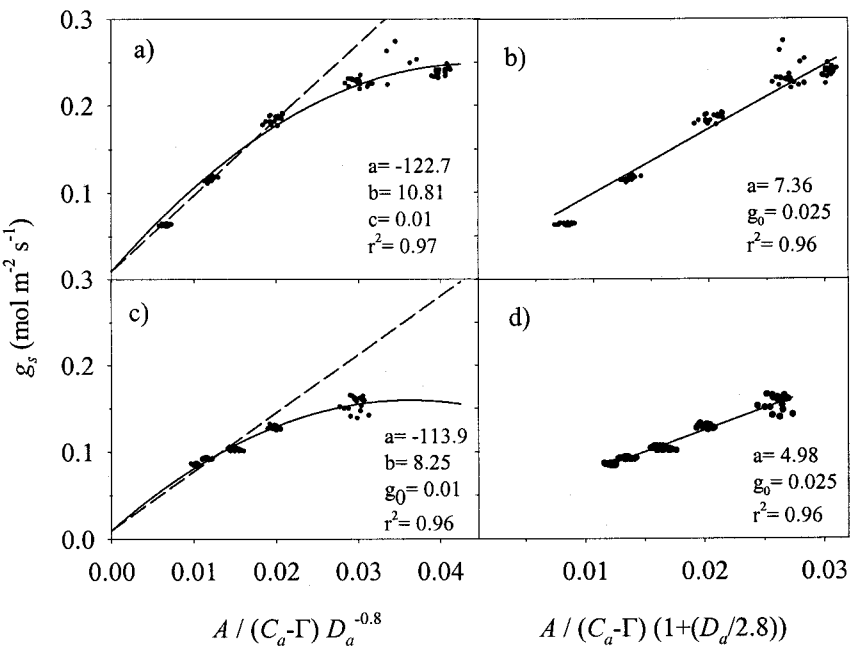


Figura 4.12. Modelo empírico de Ball y Berry (1982), modificado por Leuning (1995) para olivo. Cada punto es una medida individual realizada bajo condiciones controladas. Se muestra la relación de la conductancia estomática (g_s) con el producto de la tasa de asimilación (A), concentración ambiente de CO_2 (C_a), demanda de vapor de agua atmosférica (D_a) y punto de compensación para CO_2 (Γ) para dos plantas con diferente contenido de agua en el suelo. a) y b) 0.19 m3 m^{-3}; c) y d) 0.18 m3 m^{-3}. a) y c) se calcularon en función de la ecuación de Lloyd, b) y d) función de Lohammer. En a) y c)la linea discontinua indica la relación lineal.

para calcular a, la respuesta que aparece no es lineal, lo cual exige que el ajuste se realice a una función distinta de una polinómica de primer grado. Esto impide la resolución simultánea de los modelos de conductancia estomática y fotosíntesis para la que actualmente sólo se conoce la solución cuando la relación es lineal. En la Fig. 4.12 b) y d) se muestran los mismos datos pero utilizando la función de Lohammer. En este caso la respuesta es lineal hasta valores bajos de D_a (que se corresponden con valores altos del índice de Ball), con lo cual a se puede conocer con facilidad, ya que es la pendiente de la recta obtenida. En el caso de la función de Lloyd, la función curva que se obtiene impide determinar a. Leuning (1995) también obsevó respuestas de tipo no lineal con algunas especies como *Nerium oleander* y *Pistacia vera*, resultados que el autor consideró eran debidos a que la apertura estomática debía de ser máxima a un valor de $D_a > 0$ en vez de un valor de $D_a = 0$, como exige el modelo. Las curvas de respuesta de g_s a D_a para diferentes contenidos de agua en suelo, mostraron que por debajo de 1.5 kPa no existe una respuesta clara de g_s, tal y como muestra la Fig. 4.10, tal y como se consideró en el modelo de Jarvis. En el caso de que se quisiera realizar algo similar a lo que Leuning sugiere con la función de Lloyd, implicaría que los estomas no responderían hasta un valor superior a 2.5 kPa, ya que a partir de este valor la relación de g_s con el índice de Ball es lineal. En la Fig. 4.9 y 4.10 se aprecia que esta consideración es errónea. Por lo tanto, de momento y hasta que no se resuelva el problema matemático impuesto por la función de Lloyd se utilizará la función de Lohammer. Las implicaciones de usar esta ecuación en vez de la de Lloyd quizás no sean más que teóricas y basadas en el hecho de que una explica mejor la respuesta de g_s a D_a que la otra. Sin embargo, la inclusión de la función de Lohammer en el índice de Ball da lugar a una respuesta de g_s totalmente lineal, lo que a efectos prácticos permite que la función de Lohammer es capaz de vincular A y g_s entre sí correctamente, lo cual, en definitiva, es el objetivo del uso de este índice.

Relación del parámetro a con el contenido de agua en suelo

En la Fig. 4.12 b) y d) se ha calculado el valor de a para plantas con diferente θ (0.19 y 0.18 m^3 m^{-3} respectivamente) y se puede apreciar como a aumenta al incrementarse θ. La pregunta siguiente, por lo tanto, es averiguar si la variación en el parámetro a presenta alguna relación con θ.

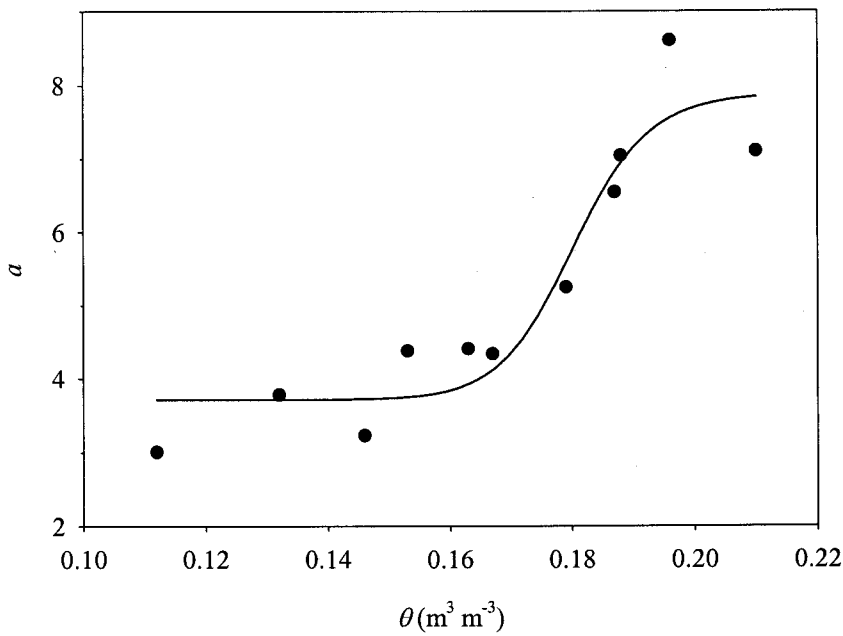


Figura 4.13. Relación entre el valor del parámetro empírico del modelo de Leuning a y el contenido de agua en suelo (θ) para plantones de olivo sometidos a diferentes grados de estrés hídrico. El valor de a de cada punto se calculó a partir de una curva de respuesta de la conductancia estomática a la demanda atmosférica.
$a = 3.71 + (4.17\ \theta^{29.1} / (0.18^{29.1} + \theta^{29.1}))$; $R^2 = 0.9$.

El valor de g_0 empleado se fijó en 0.025 mol $m^{-2}s^{-1}$ y fue obtenido en un primer ajuste de la relación entre g_s y el índice de Ball en el que se usaron de incógnitas g_0 y a. Posteriormente se calculó el valor medio de g_0 y se usó como valor constante en un posterior ajuste y calculo de a. En la Fig. 4.13 se

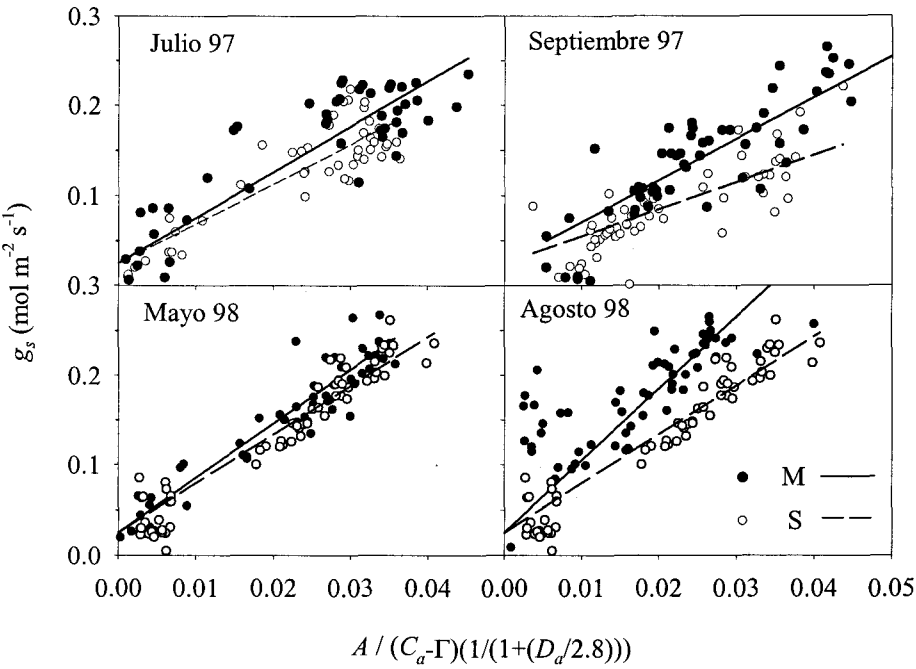


Figura 4.14. Relación empírica entre la conductancia estomática y el índice de Ball y Berry modificado por Leuning con f (Da) de Lohammer para los datos de campo de los tratamientos de regadío (M) y secano (S). Cada punto es una medida individual realizada durante un ciclo diario.

representa a frente a θ, mostrándose que se obtiene una relación análoga a la encontrada entre g_s máxima y θ (Fig. 4.5). Para valores superiores a 0.2 m^3 m^{-3} el valor de a presenta un valor máximo. A medida que θ disminuye el valor de a se hace menor, hasta que alrededor de 0.16 m^3 m^{-3} alcanza de nuevo un valor constante.

Como en el caso de los datos utilizados en el modelo de Jarvis se procedió a comprobar si la relación obtenida en los plantones era consistente con lo que ocurría en condiciones de campo. Para ello se calculó a a partir de los datos de las curvas diarias de A y g_s para los meses de julio y septiembre de 1997 y de marzo hasta agosto de 1998. El valor de a se representó frente a θ, calculado siguiendo el mismo criterio de integración en profundidad que

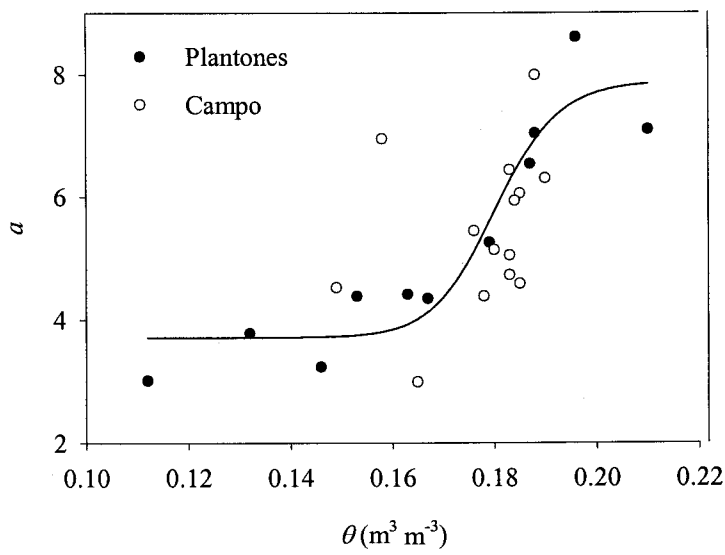


Figura 4.15. Igual que en la figura 4.13 pero incluyendo los datos de campo de los tratamientos de regadío y secano de los años 1997 y 1998.

anteriormente se aplicó para el modelo de Jarvis (ver apartado de respuesta de g_s a θ). Los resultados se muestran en la Fig. 4.14. La función de D_a empleada es la de Lohammer y g_0, como en el caso anterior, fue fijado como 0.025 mol m^{-2} s^{-1}. Se muestran los tratamientos M y S al principio y al final del periodo de mayor estrés hídrico y se puede observar como tanto en el año 1997 como en el 1998, las diferencias entre las pendientes de M y S aumentan tras el verano. Todos los valores de a calculados de este modo se representaron junto a los valores de los plantones (Fig. 4.15), obteniéndose un buen acuerdo entre ambos.

Validación del modelo de Leuning

En la Fig. 4.16 se muestran los ciclos diarios de g_s medidos en campo junto con los valores estimados por el modelo. Como se puede apreciar claramente, el modelo es incapaz de simular el comportamiento de las hojas pertenecientes al tratamiento de regadío. En todos los meses se produce una

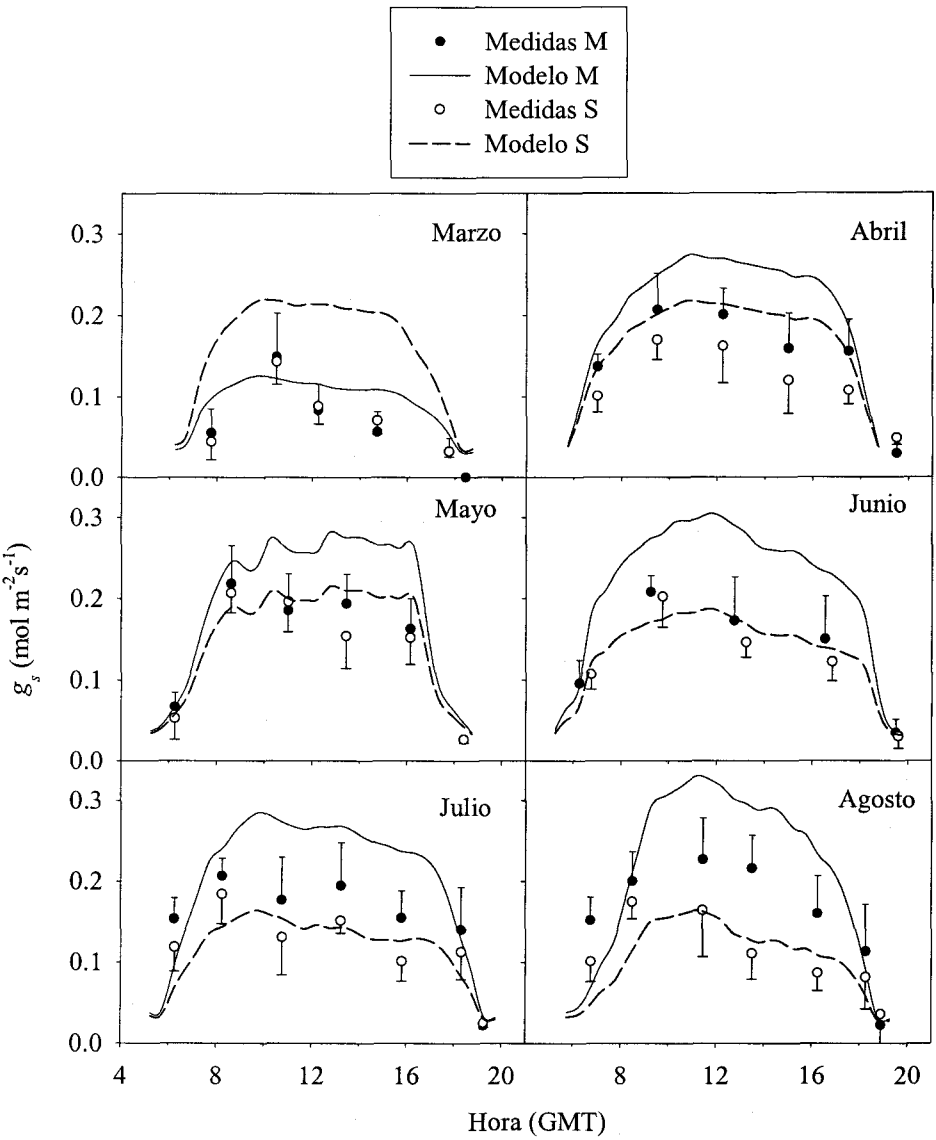


Figura 4.16. Lo mismo que la Figura 4.11 pero para el modelo de Leuning.

sobrestima de los valores correspondientes a este tratamiento. La evolución del tratamiento de secano es mejor reflejada por el modelo, aunque en meses como marzo y abril, cuando θ era elevado, tampoco se produce un buen acuerdo. Esta discrepancia es una consecuencia de la relación de a con θ, que presenta una

respuesta excesivamente pronunciada respecto a la encontrada para los datos utilizados en el modelo de Jarvis. Esto hace que la relación de a con θ sea mucho más sensible a cambios en el estado hídrico del suelo.

Esto pudiera ser un efecto de la relación de A con g_s en la que se basa el modelo de Ball y Berry. La relación de A con g_s suele ser más estrecha para la zona lineal de la curva, mientras que la dispersión es mayor al hacerse la curva asintótica para valores elevados de g_s. En la Fig. 2.23 se puede observar cómo la mayor parte de los puntos pertenecientes al tratamiento S se encuentran desplazados hacia la parte lineal, mientras que los del tratamiento M se sitúan en la zona de la asíntota debido a su mayor g_s. Esto podría ser una de las razones por las que el modelo no es capaz de interpretar correctamente lo que ocurre con las plantas sometidas a menos estrés. La variabilidad en la relación entre A y g_s para valores altos de g_s afecta más, obviamente a las plantas que presentan g_s elevadas, que son precisamente las plantas que están sometidas a menor estrés hídrico. Durante el año 1998 no se dieron condiciones de excesivo estrés para los olivos de la parcela experimental, como demuestran los valores mínimos de Ψ_{pd} medidos en agosto, que llegaron a ser tan sólo de -0.6 MPa. Sala y Tenhunen (1996), modelando el intercambio gaseoso en *Quercus ilex* en Cataluña durante un periodo de sequía, usaron el modelo de Ball y col. (1987) para simular g_s y cuantificaron la relación de a con el estrés hídrico en función del potencial hídrico antes del amanecer (Ψ_{pd}). Los autores obtuvieron una relación lineal para el rango de Ψ_{pd} comprendido entre -4 y -1 MPa, pero a partir de -1 MPa se producía una marcada dispersión de puntos que hacía imposible cualquier relación. En realidad esta relación también tiende a ser lineal en el caso del olivo, ya que como se muestra en la Fig. 4.17, la relación de g_s máxima con Ψ_{pd} es explicable también mediante una función sigmoidal o exponencial, lo que significa que la relación de a con Ψ_{pd} en el caso del olivo también tiende a ser lineal, como en el caso de *Quercus ilex*. Esta relación sigmoidal de g_s máxima con Ψ_{pd} ha sido encontrada anteriormente por Dichio y

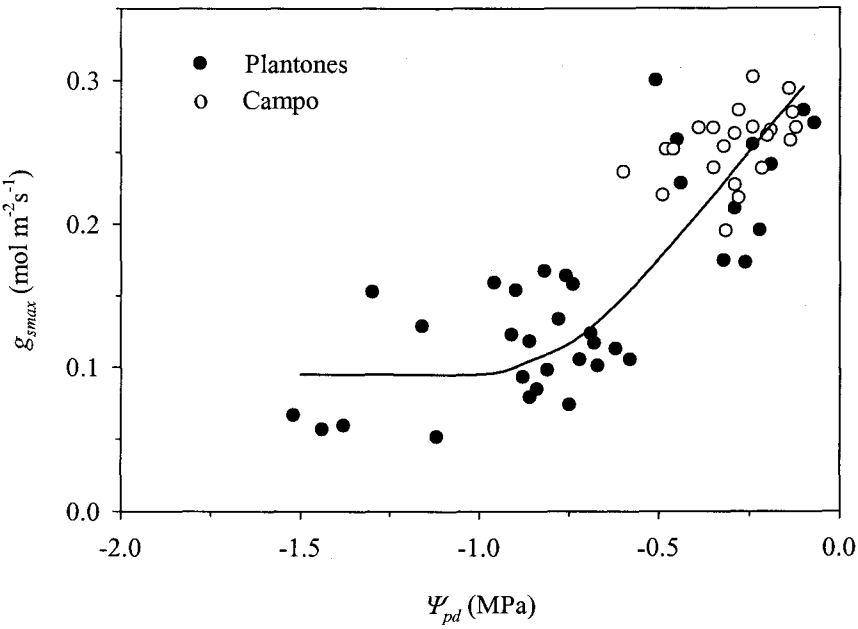


Figura 4.17. Relación entre la conductancia estomática máxima (g_{smax}) y el potencial hídrico antes de amanecer (Ψ_{pd}). Los datos del campo son los correspondientes a las medidas de 1997 y 1998. Cada punto es una medida individual. Se ha dibujado la curva que mejor muestra la tendencia encontrada.

col. (1994) para el olivo. Más conocida es la relación entre g_s y Ψ_w que ha sido mostrada para varias especies (Gollan y col., 1985; Turner y col., 1985), la cual, posee la misma forma que la relación de la concentración de ABA en la savia del xilema con Ψ_{pd} (Tardieu, y Simonneau, 1998). Ellsworth y Reich (1992) mostraron esta misma relación como una función exponencial para *Acer saccharum*. Fernández y col. (1997), sin embargo, no encontraron una buena relación de g_s y Ψ_w en olivos adultos en condiciones de campo.

Comparación de ambos modelos. En la Fig. 4.18 se representan los valores medidos frente a los simulados por ambos modelos. La dispersión de puntos es mayor en el caso del modelo de Leuning, como ya hemos comentado, debido

sobre todo a la sobrestima que se produce en el tratamiento de regadío. El modelo de Jarvis es capaz de incluir mejor el efecto del agua en el suelo sobre g_s que el de Leuning, lo que justifica la utilización de este modelo en el capítulo 3 para acoplarlo al modelo de fotosíntesis y será utilizado en el capítulo 5 como submodelo dentro del modelo a nivel de árbol.

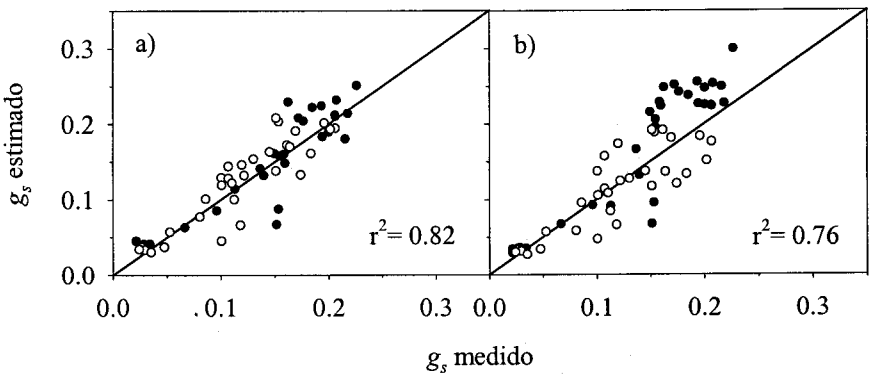


Figura 4.18. Relación entre los valores de conductancia estomática (g_s) medidos y estimados por los modelos de a) Jarvis y b) Leuning, para los tratamientos de regadio (•) y secano (o). La línea representa la relación 1 : 1.

Análisis de la respuesta de las hojas de olivo a las condiciones ambientales a partir de los modelos

Una vez elaborados los modelos de A y g_s y demostrado que son capaces de simular adecuadamente la evolución de ambas variables en función de las condiciones ambientales, pueden usarse en confianza para simular escenarios o para contestar a preguntas sobre la respuesta de la planta, en este caso el olivo, a determinadas situaciones ambientales.

Los factores que principalmente contribuyen a los efectos limitantes de la sequía sobre A y la eficiencia en el uso del agua (*WUE*) pueden ser estomáticos y no estomáticos. Es complicado cuantificar la influencia de cada

uno de estos dos tipos de factores limitantes y aún no se conoce con exactitud cuáles son los mecanismos que permiten que ambos se combinen de tal modo que confieran una mayor *A* y *WUE* a largo plazo a una planta en un medio ambiente determinado (Martin y Ruiz-Torres, 1992). Está claro que el comportamiento estomático es importante porque las variaciones en g_s afectan proporcionalmente a la transpiración (E_p) más que a *A* (E_p se incrementa linealmente con g_s mientras que *A* alcanza un nivel de saturación a valores elevados de g_s). Otro mecanismo que hace incrementar *WUE* es aumentar la capacidad fotosintética del mesófilo, lo cual permitiría un incremento de *A* a pesar de que E_p permanezca constante.

El análisis de las curvas *A*-C_i (Fig. 4.19) permite dilucidar el funcionamiento de estos mecanismos. Estas curvas, también denominadas de

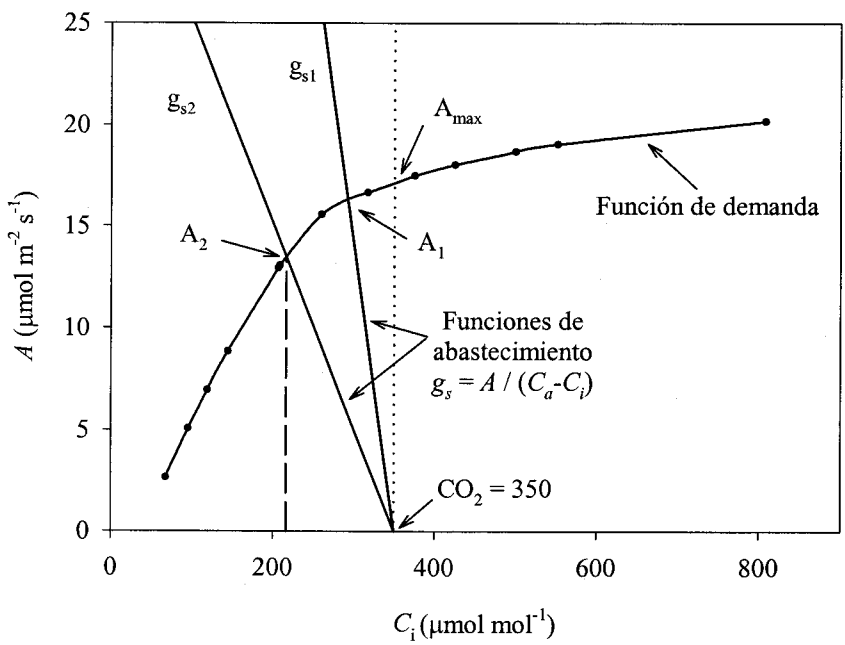


Figura 4.19. Evaluación teórica de la limitación estomática de la asimilación (*A*), basado en Assmann (1988). El punto A_1 representa el valor de *A* cuando la conductancia estomática (g_s) es igual a g_{s1} a concentración de CO_2 en el ambiente. Lo mismo para A_2 cuando g_s disminuye hasta g_{s2}. A_{max} representa el valor que alcanzaría A si no existiera limitación estomática.

función de demanda, muestran la dependencia de la tasa de asimilación de CO_2 con la concentración de CO_2 en los sitios de carboxilación, de acuerdo al modelo de Farquhar y col. (1980). La concentración de CO_2 en los sitios de carboxilación se asume que es igual a la concentración de C_i. Como explicamos en el capítulo 3, estas curvas se pueden describir, en la mayoría de los casos, en función de dos parámetros, V_{cmax} y J_{max}. En la Fig. 4.19 también se representa la función de abastecimiento que describe la difusión gaseosa de CO_2 desde la atmósfera hasta los espacios intercelulares. La tasa de asimilación de CO_2 para unas condiciones determinadas viene definida por la intersección de la función de demanda y la función de abastecimiento. La pendiente de la función de abastecimiento es igual a g_s, por lo que A será igual a A_1 cuando la pendiente de la función de abastecimiento sea igual a g_{s1}, y a A2 cuando g_s disminuya hasta g_{s2}. Si queremos conocer cuál es la limitación impuesta por los estomas a A, basta con estimar A cuando g_s es infinito (C_i = CO_2 ambiente, valor al que denominaremos A_{max}. La limitación impuesta por los estomas (l_{gs}) la calcularemos según Farquhar y Sharkey (1982) y Sharkey (1985), como,

$$l_{gs} = \frac{A_{max} - A}{A_{max}} \times 100\ (\%) \quad .$$

En la Fig. 4.20 se muestra el porcentaje de l_{gs} que experimenta una hoja de olivo a lo largo del día para los tratamientos M y S y para abril y agosto de 1998. En este ejercicio estamos asumiendo que las hojas de ambos tratamientos poseen la misma capacidad fotosintética y que ésta no se modifica a medida que avanza el periodo de sequía. En abril, el máximo de l_{gs} se alcanza sobre las 14.00 GMT, y es muy similar entre ambos tratamientos (27 % para M y 30 % para S). La hora en la que se alcanza la máxima l_{gs} coincide con la hora en la que se da el valor máximo de D_a, en unos momentos en los que las condiciones de luz son de saturación para la fotosíntesis. En agosto, sin embargo, las diferencias entre los tratamientos se incrementan, siendo la máxima l_{gs} de 38 %

para M y de 50 % para S, existiendo también diferencias importantes entre ambos tratamientos de hasta un 10 % a las 10.00 GMT, cuando g_s es máxima.

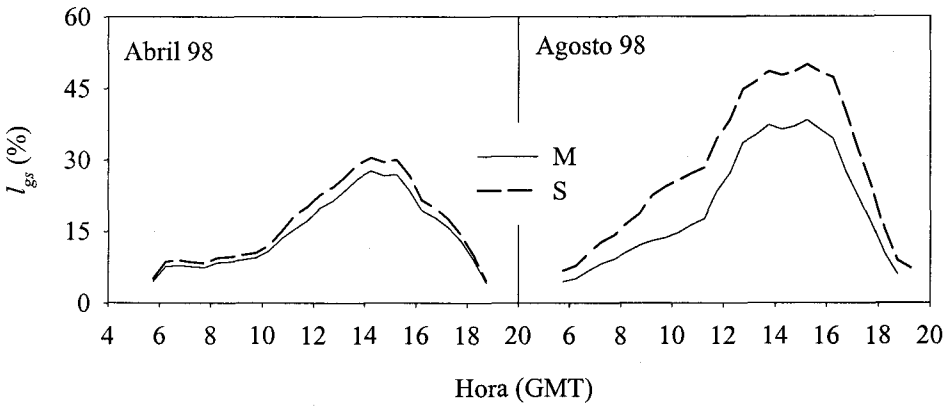


Figura 4.20. Simulación del porcentaje de limitación estomática (l_{gs}) a lo largo del día en los tratamientos de regadío (M) y de secano (S) en los meses de abril y agosto de 1998. Las condiciones del medio para ambos tratamientos son las presentes durante los días de medida mostrados en el capítulo 2. Los valores de V_{cmax} y J_{max} son 34 μmol m^{-2} s^{-1} y 60μmol m^{-2} s^{-1} respectivamente, medidos a 20 °C..

La evolución de l_{gs} a lo largo del periodo de estudio se muestra en la Fig. 4.21. Aunque los datos mostrados se corresponden con días concretos que no tienen por qué ser representativos de cada mes, se intuye que los porcentajes de limitación por parte de los estomas se ven afectados por la evolución de θ. En el mes de marzo θ era superior en S que en M, lo que provocó que l_{gs} fuera superior en M que en S. Tras las lluvias de principios de primavera l_{gs} máxima disminuyó y luego, a medida que θ disminuyó, la limitación aumentó, incrementándose las diferencias entre los dos tratamientos.

La máxima limitación se alcanzó en el tratamiento S, en el mes de agosto (50 %). Esto indica que en estas condiciones existe un uso reducido de la capacidad fotosintética, debido a las restricciones estomáticas. Las plantas suelen exhibir comportamientos más ahorrativos que el que parecen demostrar estos datos a la hora de hacer uso de los recursos de que disponen. Y más aún

cuando la planta se encuentra sometida a estrés hídrico, momento en el cual debe optimizar la ganancia neta de carbono relativa al uso de agua. El mantener

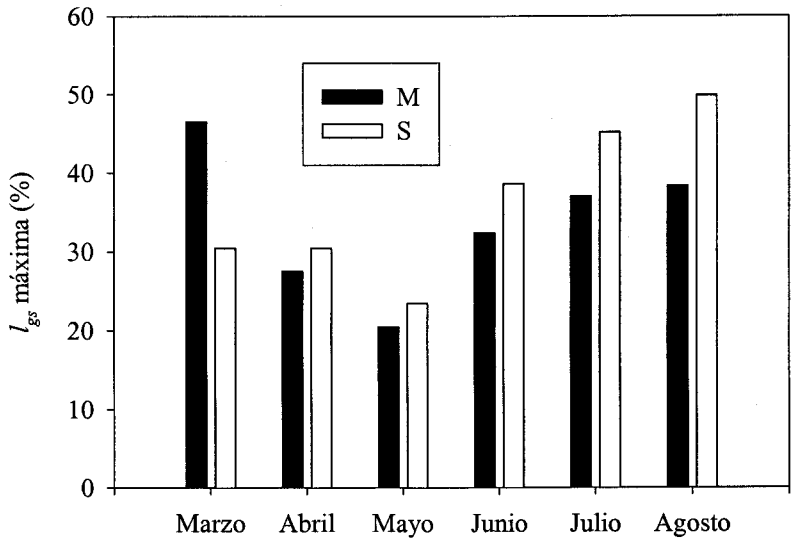


Figura 4.21. Evolución de la limitación estomática de la tasa de asimilación (l_{gs}) máxima durante el periodo de estudio de 1998 en los tratamientos de regadío (M) y secano (S). Capacidad fotosintética utilizada como en la Fig. 4.20.

la maquinaria fotosintética requiere un gasto energético para el mantenimiento de los componentes del sistema de transporte electrónico y las enzimas del proceso. Por lo tanto, desde un punto de vista teórico la planta debería ajustar la capacidad fotosintética al mismo tiempo que reduce su g_s para mantener un óptimo balance energético durante los periodos más adversos del año. Dhindsa y Cleland (1975), estudiando los mecanismos de aclimatación al estrés hídrico en trigo, observaron una inhibición de síntesis de proteínas que estaba regulada por la concentración de ABA y que afectaba a la síntesis de RuBisCO. Por otra parte, Seemann y Critchley (1985) observaron que en *Phaseolus vulgaris* la capacidad fotosintética se redujo debido a una reducción en la eficiencia aparente de la RuBisCO y no debido a una reducción del contenido foliar de la enzima.

Otro aspecto a tener muy en cuenta es el de la fotorrespiración. Las condiciones ambientales bajo las que se produce estrés hídrico en el olivo están asociadas con elevada intensidad de luz. Cuando los estomas cierran debido al estrés hídrico, la reducción en C_i causada por el consumo fotosintético y menor difusión de CO_2 a través de la apertura estomática, podría provocar un aumento en la tasa de fotorrespiración (Lawlor, 1995). Si las hojas continúan expuestas a niveles bajos de CO_2 y altas intensidades de luz, la fotoinhibición puede ocurrir debido al daño que se puede producir sobre el aparato fotosintético (Bradford y Hsiao, 1982). Es posible que cuando los estomas cierran debido a un rápido aumento del estrés hídrico en condiciones de alta luminosidad, la reducción en C_i, asociada quizás a algún mecanismo desconocido inducido por el estrés hídrico, provoque fotoinhibición, debido a la reducción en el rendimiento cuántico e incremento en la resistencia intracelular a la difusión de CO_2. El transporte electrónico continúa, y los electrones pasan a los aceptores fisiológicos (NADP+ y ferrodoxina), o aceptores alternativos como el oxígeno, que producirían radicales oxidantes que pueden dañar la maquinaria fotosintética. Sin embargo, cuando el estrés se desarrolla gradualmente las plantas pueden ajustar ambos componentes estomático y no estomático de fotosíntesis de manera coordinada, de acuerdo con la hipótesis de Cowan (1983).

En el capítulo 3 se mostró, al comprobar la capacidad fotosintética de las hojas de los tratamientos M y S en el campo, que la capacidad fotosintética de las hojas de S era menor que la de M, a pesar de que las hojas de ambos tratamientos tenían el mismo contenido de nitrógeno (Fig. 3.10). Esto indica que las hojas de olivo sujetas a estrés, además de ajustar su g_s, están ajustando su capacidad fotosintética. En la Fig. 4.22 se muestra como varía el valor de l_{gs} a medida que aumenta la capacidad fotosintética para un día del mes de agosto. Se ha calculado con y sin efecto del estrés hídrico sobre g_s, de modo que pueda establecerse similitud con los tratamientos M y S (el posible efecto que pudiera

tener el estrés hídrico sobre A no ha sido tenido en cuenta). Como se puede apreciar, l_{gs} es menor cuanto menor es la capacidad fotosintética y la diferencia entre plantas con estrés y sin él se mantiene constante para cada valor de

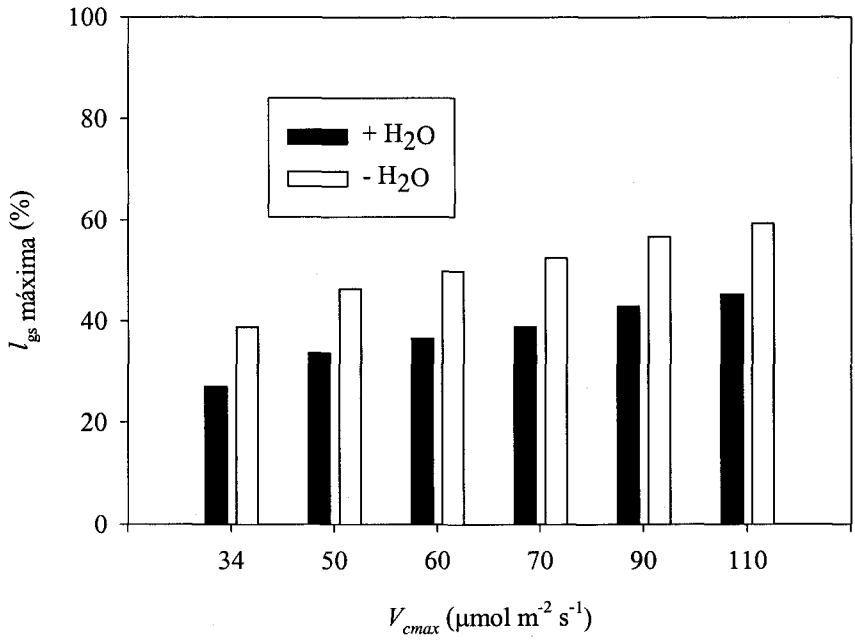


Figura 4.22. Simulación de la limitación estomática (l_{gs}) máxima para hojas con diferente capacidad fotosintética (expresada como V_{cmax}) con (+H_2O) y sin (-H_2O) efecto de estrés hídrico sobre g_s máxima.

capacidad fotosintética. En agosto de 1999, momento en el cual se realizaron las medidas en el campo, el tratamiento S mostraba un valor medio de V_{cmax} de 34 µmol m^{-2} s^{-1}, mientras que en M era de 60 µmol m^{-2} s^{-1}. Si nos fijamos en la Fig. 4.22, los valores de l_{gs} máxima para S con V_{cmax} 34 y M con V_{cmax} 60 es, en ambos casos alrededor de 40 %. En la Fig. 4.23 se muestra la evolución diaria de l_{gs} para los tratamientos M y S; vemos cómo en ambos tratamientos se superponen las curvas, sin que se den diferencias significativas ni entre las horas centrales del día, ni a primeras horas de la mañana, cuando g_s es máxima (Fig. 4.20). Harley y col. (1986) observaron en *Arbutus unedo* valores similares de l_{gs} máxima a los mostrados para olivo en la Fig. 4.23 y en los que la

limitación también se produjo debido a la limitación en la regeneración de la ribulosa bifosfato.

Por lo tanto, las hojas de olivo del tratamiento S durante los periodos de estrés hídrico disminuyen su capacidad fotosintética, de modo que reducen l_{gs} hasta valores similares a los presentados por M. Resulta interesante analizar la repercusión de este hecho en la *WUE* del tratamiento S.

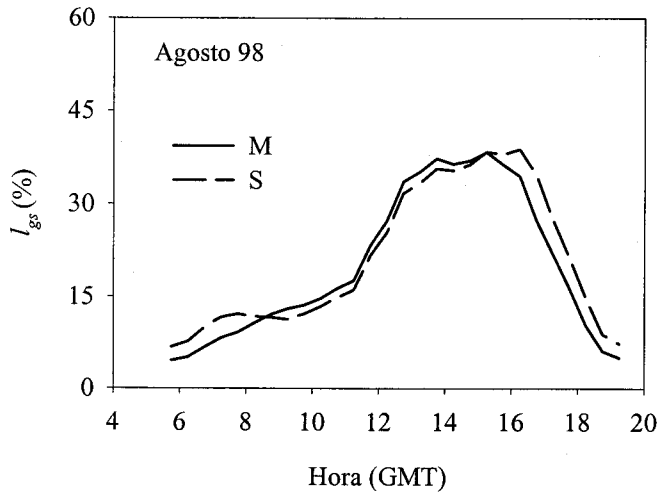


Figura 4.23. Simulación de la evolución de la limitación estomática (l_{gs}) durante el día para una hoja del tratamiento M con V_{cmax} = 60 μmol m-^{2} s^{-1} y otra hoja del tratamiento S con V_{cmax} = 34 μmol m^{-2} s^{-1}.

En la Tabla 4.1 se comparan hojas de ambos tratamientos para dos capacidades fotosintéticas diferentes. Si calculamos *WUE* como A/g_s (*WUE* instantánea) y comparamos los valores para ambos tratamientos en el momento de máxima l_{gs}, encontramos que son muy similares (82.6 g CO_2 kg H_2O^{-1} para S y 87.2 g CO_2 kg H_2O^{-1} para M) cuando la capacidad fotosintética de S se reduce (V_{cmax} = 34 μmol m^{-2} s^{-1}). Además, la combinación del cierre estomático y reducción de la capacidad fotosintética provoca que el valor de C_i sea también similar en ambos tratamientos (222 4 μmol mol^{-1} para S y 210.4 μmol mol^{-1}

para M). En el caso de *Arbutus unedo* comentado anteriormente, C_i también fluctuó en torno a 200 μmol mol^{-1} (Harley y col., 1986).

Tabla 4.1. Ejercicio de simulación utilizando los modelos de Farquhar y Leuning para dos hojas del tratamiento de secano (S) y regadío (M), en las que se comparan la limitación estomática a la tasa de asimilación de CO_2 (l_{gs}, %), la concentración interna de CO_2 (C_i, μmol mol^{-1}) y la eficiencia del uso del agua instantánea (*WUE*, g CO_2 kg $H2O^{-1}$) para dos capacidades fotosintéticas diferentes, V_{cmax} = 34 μmol m^{-2} s^{-1} y 60 μmol m^{-2} s^{-1}.

	l_{gs}		C_i		WUE	
	34	**60**	**34**	**60**	**34**	**60**
S	38.8	49.9	222	177.6	82.6	107.8
M	27.1	36.6	253	210.4	60.5	87.2

La razón de esta similitud podemos verlo en la Fig. 4.24. En esta figura se representan dos curvas de demanda y cuatro de abastecimiento. La curva de demanda superior presenta una V_{cmax} de 60 μmol m^{-2} s^{-1} y se corresponde con la del tratamiento M. La curva de demanda inferior presenta una V_{cmax} de 34 μmol m^{-2} s^{-1} y se corresponde con el tratamiento S. Las curvas de abastecimiento de trazo grueso pertenecen a M y las de trazo fino a S. Las de trazo continuo representan g_s en el momento de máxima l_{gs} y las de trazo discontinuo representan la g_s máxima que alcanza ese tratamiento. El motivo por el que en ambos tratamientos se mantienen unos valores similares de l_{gs}, *WUE* y C_i es que en ambos casos el rango de g_s fluctúa en torno a la región de máxima curvatura de la curva de demanda que se corresponde con la región de transición de la limitación en A debido a la carboxilación y a la regeneración de la ribulosa bifosfato. La RuBisCO y las restantes enzimas involucradas en la regeneración de la ribulosa bifosfato son "caros" en términos de nitrógeno, el mayor factor limitante en muchos ecosistemas (Field y Mooney, 1986). Con respecto a la distribución eficiente del nitrógeno en las hojas para la fotosíntesis, von Caemmerer y Farquhar (1981) sugirieron que las plantas deberían operar en la

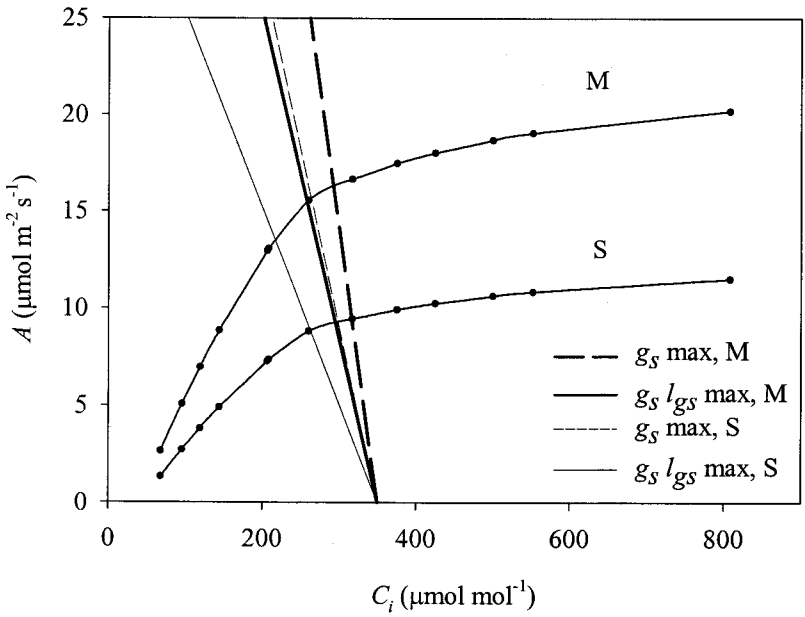


Figura 4.24. Curvas de demanda y de abastecimiento de los tratamientos M y S. A = tasa de asimilación; C_i = concentración interna de CO_2; g_s = conductancia estomática; l_{gs} = limitación en A debido a g_s. La curva de demanda M está realizada para V_{cmax} = 60 μmol m^{-2} s^{-1}, y la de S para V_{cmax} = 34 μmol m^{-2} s^{-1}.

región de transición entre la limitación de la carboxilación de la ribulosa y la de regeneración de la ribulosa bifosfato, de tal modo que los dos procesos se limitan entre si y el exceso de nitrógeno se distribuye por igual a ambos. Estos autores demostraron que en *Phaseolus vulgaris*, bajo condiciones de crecimiento diferentes con respecto a la fertilización con nitrógeno y a la luz, la C_i operativa permanecía cerca de la zona de transición. Harley y col. (1985) alcanzaron la misma conclusión con soja. Sin embargo, en un ambiente natural fluctuante, es poco realista esperar que C_i permanezca en esta región de transición durante todo el día. Lo que ocurre en la Naturaleza es que las plantas distribuyen el nitrógeno eficazmente de forma que se contribuye a que la concentración de C_i permanezca en la región de transición cuando la condiciones ambientales se aproximan a la condiciones medias del hábitat (Harley y col., 1986). Kicheva y col. (1994) observaron en dos variedades de

trigo con diferente resistencia a la sequía, que la disminución en A bajo condiciones de estrés fue acompañada por una disminución en la eficiencia de carboxilación que mantuvo constante el valor de C_i. Resultados similares han sido presentados por Winter y Schramm (1986), Downton y col. (1988) y Renou y col. (1990). El decremento en A sin la correspondiente disminución en C_i es interpretado como un efecto no estomático del estrés hídrico en los procesos fotosintéticos.

La teoría de variación de g_s óptima propuesta por Cowan (1986), sostiene que la proporción $\frac{\partial A}{\partial g_s} / \frac{\partial E_p}{\partial g_s}$ se mantiene constante, con lo que la asimilación diaria de CO_2 es optimizada para un nivel diario de transpiración. Estas diferenciales parciales describen la sensibilidad de A a la tasa de transpiración E_p debido a cambios en g_s (Schulze y Hall, 1982). En la Fig. 4.24 se puede observar que variaciones importantes en g_s dentro de un mismo tratamiento apenas si producen disminuciones importantes en A. Sin embargo, por ejemplo, el efecto del rango de g_s del tratamiento S sobre la curva de demanda del tratamiento M, provocaría que A se redujera de manera más notable de lo que lo hace en el propio tratamiento S cuando g_s disminuye. Un resultado similar fue obtenido por Ball y Farquhar (1984) estudiando la respuesta de dos especies de manglar al estrés salino, demostrándose que este comportamiento permitió a las plantas una pérdida de agua mínima relativa a la ganancia de carbono.

Aunque las simulaciones de A mostradas en el capítulo 3 son bastante satisfactorias, parece que el modelo no es capaz de simular correctamente la asimilación ante situaciones de estrés hídrico, caracterizadas por la depresión de la fotosíntesis a mediodía (Fig. 3.x). La razón de esta ligera discrepancia no es debida al modelo de conductancia estomática acoplado al de fotosíntesis, ya que el modelo de Jarvis utilizado sí es capaz de simular la evolución de g_s durante el

día correctamente (Fig. 4.11). Se ha demostrado que la depresión de la fotosíntesis a mediodía está no sólo asociada con el cierre estomático, sino también con una reducción reversible a corto plazo de la máxima capacidad fotosintética (J_{max}) y la pendiente inicial de la curva A-C_i (V_{cmax}) (Resemann y Raschke, 1984; Tenhunen y col., 1984, Tenhunen y col, 1985; Weber y col., 1985). Los efectos directos del estrés hídrico o los efectos de D_a sobre V_{cmax} y J_{max} (Lange y col., 1985), quizás controlados hormonalmente (Burschka y col., 1985), no son incorporados al modelo, con la consecuencia de que el modelo sobrestima A durante la depresión del mediodía.

La ausencia de información acerca de los valores de V_{cmax} y J_{max} en los olivos en condiciones de campo durante el año 1998 nos impide incluir el posible efecto del estrés hídrico en el modelo de fotosíntesis. Aunque las condiciones de sequía fueron más pronunciadas en 1999, momento en el que se midió V_{cmax} y J_{max} en campo, que en 1998, el análisis de los resultados parece indicar que efectivamente el olivo realiza un ajuste a largo plazo de su capacidad fotosintética como respuesta al estrés hídrico. Esto viene respaldado por el hecho de que las hojas, tanto del tratamiento M o como las del tratamiento S, presentaron unos valores de C_i similares, lo que significa que si S disminuyó su rango de g_s, tuvo también que disminuir su capacidad fotosintética para mantener C_i constante. Por lo tanto, es necesario realizar un trabajo orientado a determinar los factores que provocan la disminución en la capacidad fotosintética y su relación con la disminución de g_s, para poder incluirlos en los modelos de intercambio gaseoso.

Por otra parte, en el capítulo 3 vimos cómo las hojas de ambos tratamientos mantenían unos niveles de capacidad fotosintética fijos alrededor del árbol, lo cual presumiblemente es atribuible a la estructura abierta de la copa, que hace que la distribución de la radiación en el interior del dosel sea muy homogénea. Sin embargo, la relación con el contenido de N de las hojas

era inexistente, de modo que hojas con 2 g m^{-2} de nitrógeno presentaban unos valores de V_{cmax} similares que otras de 3.4 g m^{-2}. Esto permite plantear la hipótesis de que, antes de que comenzara el periodo de estrés, es muy probable que las hojas de ambos tratamientos mantuvieran valores similares de N, y también de capacidad fotosintética. El mayor estrés hídrico al que eran sometidas las plantas de secano hizo que su g_s disminuyera con el objetivo de ahorrar agua, y que su capacidad fotosintética se ajustara a las restricciones impuestas por los estomas, de forma que también disminuiría. Esto explicaría que los elevados contenidos de nitrógeno se correspondan con valores bajos de capacidad fotosintética. El hecho de que los valores de V_{cmax} respecto al nitrógeno de las hojas de M se encuentren cercanos a la relación encontrada para los plantones, mientras que los de S se alejen de esta relación (ver Fig. 3.11) también apoya esta hipótesis. Field y col. (1983) encontraron, para cinco especies de matorral mediterráneo en California, que en la mayoría de los casos el coste de una elevada eficiencia en el uso del agua implica una baja eficiencia en el uso del nitrógeno.

Las consecuencias que se desprenden de la aceptación de esta hipótesis como válida son muy importantes en la programación del riego asociado con la fertilización. Esta hipótesis implicaría que la cantidad de fertilizante a suministrar para obtener una cierta cantidad de nitrógeno en hoja, estaría determinado por la cantidad de agua que se piensa aplicar a lo largo del periodo de riego, teniendo en cuenta el efecto que esta cantidad de agua produce en el estado de estrés hídrico de la planta.

CAPÍTULO 6

Modelo de intercambio gaseoso a nivel de árbol

Introducción

Los modelos de intercambio de carbono y de agua entre la vegetación y la atmósfera pueden ser utilizados para una amplia variedad de aplicaciones que abarcan desde la evaluación de la cantidad de CO_2 fijado, la producción primaria neta y el uso de agua a escala de plantación o de zona, hasta estimaciones de prácticas de manejo de la plantación a la escala de órgano, como por ejemplo el estudio de los factores que afectan a la cantidad y calidad del fruto. Aunque los procesos son los mismos en cada aplicación, las asunciones usadas en los modelos pueden tener diferentes implicaciones de acuerdo con la escala de aplicación. En el caso de los bosques, plantaciones o parcelas de cultivos herbáceos, el modelado de los flujos de CO_2 y agua a escala del dosel vegetal completo se ha demostrado eficaz para investigar el potencial de producción y el efecto de factores ambientales en términos de producción global (Monteith, 1977; Varlet-Grancher y col., 1982; Jarvis y Leverenz, 1983).

Los objetivos que fijamos son claves a la hora de elegir el tipo de modelo que más nos interesa para nuestros propósitos. En primer lugar, podemos elegir entre los modelos denominados *Big Leaf* o los tridimensionales (3D) y multicapa. El primer tipo considera a la vegetación como una superficie homogénea análoga a una gran hoja que presenta unas resistencias estomáticas y aerodinámicas medias análogas a las de una hoja tipo; la transpiración se calcula a partir de la ecuación de Penman-Monteith. Los modelos 3D y multicapa, aunque también basados en esta ecuación, son más ambiciosos, ya que intentan resolver la heterogeneidad que impone la estructura de la vegetación en la distribución de las variables microclimáticas. En cultivos como

los cereales, en los que la estructura es bastante homogénea, se puede aplicar la propuesta de los modelos *Big Leaf* en los que únicamente habría que tener en cuenta el gradiente vertical desde el suelo. Los árboles, sin embargo, son más complejos, y su estructura provoca que las transferencias de radiación y convectivas no sean tan simples como en el caso anterior (Fig. 5.1). Esto provoca la incapacidad de los modelos *Big Leaf* para describir correctamente los requerimientos de agua de los cultivos arbóreos y menos aún la distribución de la ganancia neta de CO_2, mucho más sensible a las variaciones en irradiación (Raupach y Finnigan, 1988).

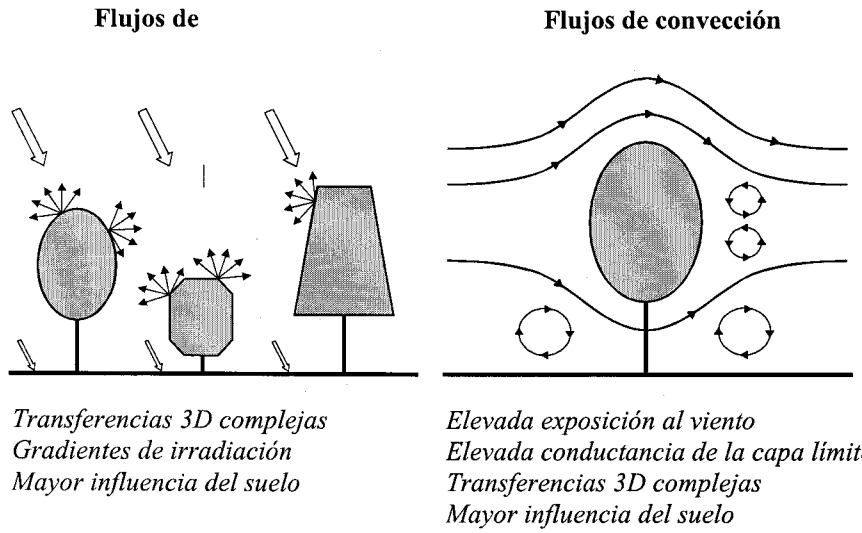


Figura 5.1. Esquema de algunas de las características de los doseles vegetales arbóreos.

La variabilidad de los atributos del dosel vegetal, tanto entre plantas como entre órganos, puede contribuir enormemente al valor de la producción vegetal. Este es el caso, por ejemplo, de la distribución de frutos en cultivos hortícolas, o de la distribución de nudos en árboles para madera. La calidad de los frutos depende del abastecimiento de asimilados, del estado hídrico y de la temperatura del fruto (Génard y Huguet, 1996), como por ejemplo el conjunto de propiedades locales relacionadas con el microclima en la zona del fruto (Tustin y col., 1988). Del mismo modo, la distribución de nudos es el resultado del desarrollo de ramas laterales, cuya morfología depende del abastecimiento

de carbono local (Sprugel y col., 1991; Takenaka, 1994; Kellomäki y Strandman, 1995). En ambos casos, la distribución del microclima dentro del dosel vegetal resulta en una variación espacial en los intercambios entre la vegetación y la atmósfera y, por lo tanto, en las propiedades del fruto y de la madera.

En la literatura se pueden encontrar diversos modelos 3D que simulan los intercambios de carbono y agua entre la planta y la atmósfera. En estos modelos, la estructura del dosel vegetal está representada por un conjunto de celdas 3D (Myneni, 1991; Chen y col., 1994; Sinoquet y col., 2000) o siluetas geométricas representando plantas individuales (Thorpe y col., 1978; Wang y Jarvis, 1990). Estos modelos se basan en la simulación de la interceptación de la radiación por el dosel vegetal y en el cálculo de la temperatura de los componentes de la vegetación por medio de un balance de energía.

El objetivo de este capítulo es dar un paso más en el modelado del intercambio gaseoso en el olivo, siguiendo la línea de trabajo expuesta en los capítulos 3 y 4 en los que se exponen los modelos, a nivel de hoja, de conductancia estomática al vapor de agua y de fotosíntesis. Se describen, en primer lugar, los fundamentos del modelo RATP (Sinoquet y col., 2000). A continuación se describe cómo se determinaron los parámetros y variables necesarias para hacer funcionar el modelo, como son las variables ambientales, la caracterización de la arquitectura de un olivo adulto de 30 años de edad y las características ópticas de las hojas del olivo, entre otras. A continuación, los resultados de la estima de la transpiración del árbol por el modelo son comparados con los valores determinados con la técnica de compensación de pulso de calor. Por último, el modelo se utiliza en la simulación de escenarios en los que se plantean cuestiones como el marco de plantación o la intensidad de poda y sus consecuencias en la optimización del uso de los recursos por parte del agricultor.

Descripción del modelo

El modelo RATP (Radiation Absorption, Transpiration, Photosynthesis) fue desarrollado con el objetivo de simular la distribución espacial de las variables microclimáticas (especialmente radiación), transpiración y fotosíntesis en doseles vegetales para uno o más componentes vegetales (descritos en el párrafo siguiente). Las entradas del modelo son la geometría del dosel vegetal (en nuestro caso la copa de un olivo), las variables meteorológicas que tienen influencia en los procesos que se desea estudiar y las propiedades de los componentes vegetales.

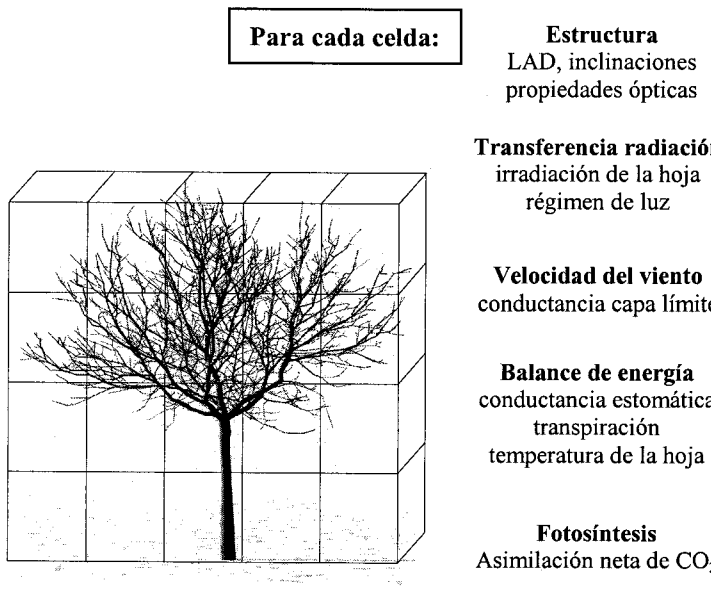


Figura 5.2. Esquema de las variables tenidas en cuenta por el modelo RATP, en cada una de las celdas en las que ha sido descrito el árbol objeto de estudio.

La geometría de la copa del árbol se describe como un conjunto de celdas 3D, el tamaño y situación de las cuales es definido por el usuario de acuerdo con los ejes X, Y y Z (Fig 5.2). Cada celda puede estar vacía o contener el área de uno o varios componentes del dosel vegetal. Los componentes pueden ser definidos de una manera muy flexible como: clases de órganos (hojas, partes leñosas y frutos), clases de hojas (por ejemplo, de acuerdo con la edad), diferentes especies o tipos de vegetación creando un dosel vegetal mono o multiespecífico. En la práctica, los componentes generalmente son las hojas.

Cada celda ocupada es caracterizada por la densidad de área (m^2 m^{-3}) de cada componente en la celda.

Las variables meteorológicas incluyen la radiación solar separada en *PAR* (Radiación Fotosintéticamente Activa, 400-700 nm) y *NIR* (Radiación del Infrarrojo Cercano, por encima de 750 nm), contemplándose en ambas tanto la componente de radiación directa como difusa, y en la radiación de onda larga. Todas ellas deben medirse por encima del dosel vegetal. También se contempla temperatura del aire, presión de vapor de agua y concentración de CO_2 y velocidad del viento. Todas estas variables pueden ser incorporadas al modelo como valores uniformes, perfiles verticales o a la escala de las celdas 3D.

Las propiedades de los componentes vegetales incluyen propiedades físicas, como la inclinación de las hojas, coeficiente de dispersión de la radiación en las longitudes de onda de *PAR* y *NIR* y las propiedades biológicas caracterizadas por las respuestas de conductancia estomática y fotosíntesis de las hojas.

Las salidas del modelo son el balance de radiación, temperatura del órgano, la ganancia de CO_2 y la pérdida de agua del área soleada y sombreada de cada componente del follaje en cada celda 3D.

Interceptación de la radiación solar

El modelo RATP ha sido desarrollado a partir del modelo de transferencia de radiación de Sinoquet y Bonhomme (1992), donde el dosel vegetal es tratado como un medio turbio. Los rayos de luz procedentes de varias direcciones se proyectan dentro de la vegetación, en las celdas 3D (Fig. 5.3). La trayectoria del rayo en el dosel se deriva a partir de cálculos geométricos (Kimes y Kirchner, 1982). Cuando atraviesa una celda k, la fracción p_{0k} no interceptada de cualquier rayo de dirección Ω se calcula a partir de la ley de Beer

$$p_{0k} = \exp\left[-\sum_{j=1}^{J(k)} G_{jk}(\Omega) a_{jk} \delta s_k \right]. \qquad (5.1)$$

MODELO DE TRANSFERENCIA DE RADIACIÓN

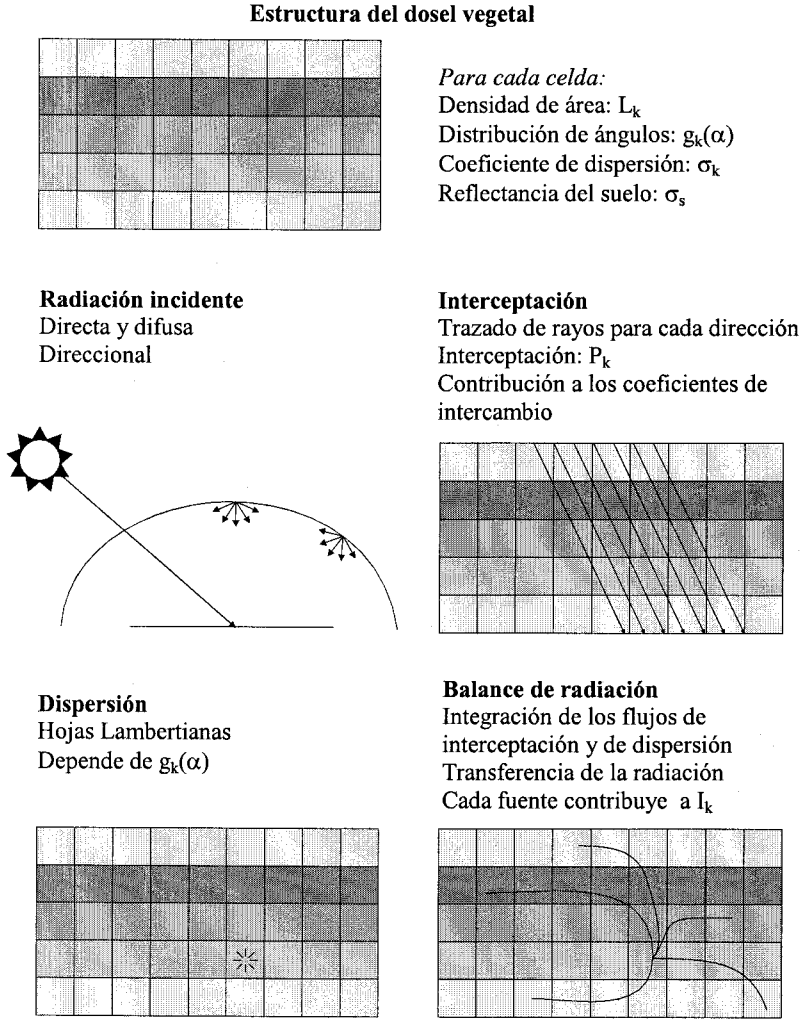


Figura 5.3. Esquema del modelo de transferencia de la radiación utilizado en el modelo RATP.

El coeficiente $G_{jk}(\Omega)$ es la proyección de la unidad de área foliar sobre un plano perpendicular a la dirección Ω (función-G, Ross, 1981). $G_{jk}(\Omega)$ depende de la dirección Ω y de la distribución de ángulos del componente j del follaje en la celda k. El término a_{jk} es la densidad de área (m^2 m^{-3}) del componente j en la celda k, mientras que δ_{sk} es la longitud de la trayectoria del rayo en la celda k. La radiación interceptada se reparte entre los componentes de

vegetación *J(k)* presentes en la celda *k*. Los fitoelementos se asume que están uniforme, azarosa e independientemente distribuidos dentro la celda. La fracción de radiación interceptada por el componente *i* en la celda *k* (p_{ik}) puede por consiguiente, escribirse como (Sinoquet y Bonhomme, 1991)

$$p_{ik} = \frac{G_{ik}(\Omega)a_{ik}}{\sum_{j=1}^{J(k)} G_{jk}(\Omega)a_{jk}}\left[1 - p_{0k}\right] \quad . \qquad (5.2)$$

El cálculo de la interceptación de un rayo de luz es usado para derivar los coeficientes de intercambio de la radiación $C_{S\to R}$ entre las fuentes S y los receptores R. Las fuentes de radiación son el cielo (las fracciones de radiación directa y difusa), así como los componentes del follaje y la superficie del suelo, ya que estos son capaces de dispersar una fracción de la radiación interceptada. Los receptores son la vegetación y la superficie del suelo, ya que interceptan la radiación, y el cielo para la radiación reflejada. Los coeficientes de intercambio $C_{S\to R}$ se construyen progresivamente añadiendo la contribución de los rayos procedentes de la fuente S cuando se encuentran con el receptor R.

La radiación directa está caracterizada por la única dirección del sol Ω_s, mientras que la radiación incidente difusa y la dispersada se distribuyen en sectores angulares definidos por la intersección entre las clases de elevación y azimuth del sol. La distribución direccional de la radiación difusa incidente es calculada según un cielo cubierto estándar (SOC, Moon y Spencer, 1942). La dispersión por los fitoelementos y la superficie del suelo se asume que es isotrópica (Sinoquet y Bonhomme, 1992).

Los coeficientes de intercambio son utilizados para calcular los flujos de radiación interceptada en las celdas 3D, incluyendo la interceptación de la radiación incidente y la dispersión múltiple. El flujo I_{jk} interceptado por cada componente *j* en cada celda *k* se escribe usando un formalismo cercano al método de la transferencia de la radiación (Ozisik, 1981)

$$I_{jk} = I_{b0}C_{b0\to jk} + I_{d0}C_{d0\to jk} + \sum_{l=1}^{K}\sum_{i=1}^{J(l)} I_{il}\rho_i C_{il\to jk} + \sum_{i=1}^{J(l)} I_s\rho_s C_{s\to jk} \quad . \quad (5.3)$$

BIBLIOTECA UNIVERSIDAD SEVILLA

Los distintos componentes de la ecuación 5.3 crea un sistema lineal donde los flujos I_{jk} (y I_{il}) son desconocidos. I_{b0} y I_{d0} son las fuentes de radiación directa y difusa, ρ_i es el coeficiente de dispersión del componente i (calculado como la suma de transmitancia y la reflectancia de la hoja), y ρ_s es la reflectancia del suelo. Los cuatro miembros del término de la derecha de la ecuación 5.3 representan, respectivamente, la radiación directa, difusa y dispersada por los componentes de la planta y la superficie del suelo. Se aplican ecuaciones similares para los flujos I_s transmitidos hacia cada superficie elemental del suelo s. Como los coeficientes ρ_i y ρ_s dependen de la longitud de onda, el modelo de radiación solar es sucesivamente aplicado a las longitudes de onda *PAR* y *NIR*.

Como los rayos directos son interceptados solamente por el área soleada, la cantidad de área soleada y sombreada del componente j en la celda k (definido como A^{sol}_{jk} y A^{sombra}_{jk}, respectivamente) son calculados a partir del coeficiente de intercambio $C_{b0\to jk}$. Los flujos de radiación interceptados por el área soleada y sombreada del componente j en la celda k pueden escribirse

$$I^{e}_{jk} = I_{b0} + I_{d0} C_{d0\to jk} + \sum_{l=1}^{K} \sum_{i=1}^{J(1)} I_{il} \rho_i C_{il\to jk} + \sum_{s=1}^{S} I_s \rho_s C_{s\to jk} \,. \qquad (5.4)$$

$$I^{0}_{jk} = I_{d0} + I_{d0} C_{d0\to jk} + \sum_{l=1}^{K} \sum_{i=1}^{J(1)} I_{il} \rho_i C_{il\to jk} + \sum_{s=1}^{S} I_s \rho_s C_{s\to jk} \qquad (5.5)$$

Las salidas del modelo de radiación solar son la irradiación de las áreas soleadas y sombreadas de cada componente de la vegetación en cada celda 3D.

Balance de energía

En el modelo RATP el modelo de radiación ha sido acoplado a un modelo de balance de energía. Para cada celda 3D, el balance de cada componente j puede ser escrito

$$Rn_{jk} - H_{jk} - E_{jk} = 0 \quad , \qquad (5.6)$$

donde Rn_{jk} es la radiación neta y H_{jk} y E_{jk} son los flujos de calor sensible y latente respectivamente. La solución de la ecuación del balance de energía permite encontrar la temperatura de la superficie de la hoja que satisface el equilibrio entre las ganancias y pérdidas de flujos de calor. El modelo separa el balance de energía de las áreas soleada y sombreada ya que son esperables diferencias en la temperatura de la superficie debido al efecto energético de la radiación directa y el efecto de la luz sobre el control estomático.

Las siguientes ecuaciones se dan únicamente para el área soleada, aunque para el área sombreada las ecuaciones son similares. La radiación neta puede ser escrita separando el balance de energía de acuerdo a tres longitudes de onda (*PAR*, *NIR* y *TIR* o radiación infrarroja térmica)

$$Rn_{jk}^{sol} = I_{jk}^{sol,PAR} + I_{jk}^{sol,NIR} + I_{jk}^{TIR} - 2\sigma I_{jk}^{sol^4} A_{jk}^{sol} \quad , \qquad (5.7)$$

donde el último término del miembro de la derecha representa la radiación emitida. Los flujos $I_{jk}^{sol,PAR}$ y $I_{jk}^{sol,NIR}$ se obtienen a partir de la ecuación 5.4, donde los flujos incidentes y las propiedades ópticas dependen de las longitudes de onda. Las radiaciones PAR y NIR se asumen que contribuyen a la radiación solar en 48 y 52 % respectivamente (Varlet-Grancher, 1975). El flujo de *TIR* interceptado I_{jk}^{TIR} se calcula según los mismos principios utilizados para *PAR* y *NIR* (ver ecuación 5.3), pero incluye una radiación *M* adicional emitida por los componentes de la planta y la superficie del suelo

$$I_{jk}^{TIR} = I_{d0}^{TIR} C_{d0\to jk} + \sum_{l=1}^{K}\sum_{i=1}^{J(l)} (I_{il}\rho_i + M_{il}) C_{il\to jk} + \sum_{s=1}^{S} (I_s \rho_s + M_s) C_{s\to jk} \quad (5.8)$$

con

$$M_{il} = (1-\rho_i)\frac{A_{il}^{sol}\sigma T_{il}^{sol^4} + A_{il}^{sombra}\sigma T_{il}^{sombra^4}}{A_{il}} \quad . \qquad (5.9)$$

En la ecuación 5.8, I_{d0}^{TIR} representa la radiación atmosférica. La radiación emitida depende de la emisividad del fitoelemento ($1-\rho_i$), la constante de Stephan-Boltzman (σ = 5.67 10^{-8} W m^{-2} s^{-1} $^oK^{-4}$) y la temperatura de la

superficie de las superficies del follaje soleada T_{il}^{sol} y sombreada T_{il}^{sombra}. La radiación emitida por la superficie del suelo M_s es calculada de una manera similar. Como la emisividad de las superficies de la planta y del suelo es cercana a 1 (Monteith y Unsworsth, 1990), los coeficientes ρ_i y ρ_s en la ecuación 5.8 se asume que son cero. Esta asunción evita resolver el sistema lineal para *TIR*.

La pérdida de flujo de calor sensible desde el área soleada del componente *j* en la celda *k* puede ser escrito como

$$H_{jk}^{sol} = \rho c_p g_b (T_{jk}^{sol} - T_{ak}) A_{jk}^{sol} \quad , \qquad (5.10)$$

donde ρ, c_p y g_b son la densidad del aire (kg m^{-3}), la capacidad de calor del aire (J kg^{-1} K^{-1}) y la conductancia de la capa límite (m s^{-1}), respectivamente. T_{ak} es la temperatura del aire en la celda k. La conductancia g_b es parametrizada en función de la velocidad del viento U_k.

La pérdida de flujo de calor latente por el área soleada del componente *j* en la celda *k* es

$$E_{jk}^{sol} = \frac{\rho c_p}{\gamma} g_w^{sol} (e_{s\,jk}^{sol} - e_{ak}) A_{jk}^{sol} \quad , \qquad (5.11)$$

donde γ es la constante psicrométrica (Pa K^{-1}), $e_{s\,jk}^{sol}$ (Pa) es la presión de vapor de agua saturada a la temperatura T_{jk}^{sol}, e_{ak} es la presión de vapor de agua, el cual es calculada combinando las conductancias de la capa límite y estomática para las superficies inferior y superior de la hoja, g_{su}^{sol} y g_{sl}^{sol}

$$g_w^{sol} = \frac{1}{\frac{1}{g_b} + \frac{1}{g_{su}^{sol}}} + \frac{1}{\frac{1}{g_b} + \frac{1}{g_{sl}^{sol}}} \quad . \qquad (5.12)$$

De acuerdo con Jarvis (1976) y según vimos en el capítulo 4, la conductancia estomática se puede asumir que está afectada por interacciones no

sinérgicas entre la planta y las variables ambientales. Para hojas hipoestomatosas, como son las del olivo, g_{sl}^{sol} (m s^{-1}) se puede calcular como

$$g_{sl}^{sol} = g_{sl}^{ref} f_{\theta}(\theta) f_{D_a}(e_{s\,jk}^{sol} - e_{ak}) f_{PAR}(I_{jk}^{sol,PAR}) f_T(T_{jk}^{sol}), \qquad (5.13)$$

donde g_{sl}^{ref} es la conductancia estomática bajo condiciones estándar definida en el capítulo 4, ($e_{s\,jk}^{sol}$ - e_{ak}) es el déficit de presión de vapor de agua en la superficie de la hoja (Pa) y θ es el contenido de agua en el suelo.

Los balances de energía de las áreas soleada y sombreada de cada componente en cada celda 3D crea un sistema de ecuaciones no lineales donde las temperaturas de ambas superficies T_{jk}^{sol} y T_{jk}^{sombra} son desconocidas. La no linealidad es debida al efecto de la temperatura de la superficie sobre la radiación emitida, la presión de vapor de agua y la conductancia estomática. Además, las ecuaciones del balance de energía son teóricamente interdependientes debido al intercambio de radiación térmica infrarroja. Sin embargo, en la práctica, el balance de energía de cualquier componente soleado o sombreado es mayoritariamente sensible a su propia temperatura superficial, por lo que las ecuaciones pueden resolverse independientemente. Cada balance de energía, por lo tanto, se resuelve usando el método iterativo de Newton-Raphton (Naugier, 1985).

Las salidas del modelo de balance de energía son finalmente la temperatura de la superficie y los flujos de transpiración de las áreas soleadas y sombreadas de cada componente del follaje en cada celda 3D.

Fotosíntesis

La ganancia de CO_2 es calculada para las hojas de sol y de sombra de cada componente de la vegetación en cada celda 3D. Las tasas de fotosíntesis son calculadas de acuerdo con el modelo de Farquhar y col. (1980) según la versión de Leuning (1995) desarrollado en el capítulo 3. Las variables de entrada son la irradiación de la hoja y la temperatura de la hoja, calculadas mediante los modelos de radiación y de balance de energía, y la concentración de CO_2 ambiente.

En el modelo RATP original, para una temperatura determinada, los parámetros clave del modelo de fotosíntesis, tasa máxima de carboxilación (V_{cmax}), tasa máxima de transporte electrónico (J_{max}) y respiración (R_d), están linealmente relacionados con el contenido de nitrógeno de la hoja por unidad de superficie. El contenido de nitrógeno N_{jk} de un componente j en una celda k se calcula a partir de la irradiación media dada por el modelo de radiación a través de una relación lineal empírica. Esta relación representa la heterogeneidad encontrada habitualmente en los doseles vegetales debido a los gradientes de luz dentro de los mismos (Ellsworth y Reich, 1993). En nuestro caso, debido a la ausencia de diferencias significativas en la concentración de nitrógeno entre diferentes localizaciones del árbol y a los valores constantes de V_{cmax} y J_{max}, como se explicó en el capítulo 3, no se usan estas relaciones.

Material y Métodos

El modelo

El modelo está escrito en Fortran 90. Para su funcionamiento necesita de cinco ficheros de entrada: *mmeteo*, fichero de datos meteorológicos; *leafarea*, fichero donde se enumeran las celdas ocupadas por cada componente de la vegetación, así como la densidad de área foliar y el contenido de nitrógeno que poseen; *inclinat*, fichero donde se definen las clases de inclinación de las hojas para cada componente; *spectral*, fichero en el que se definen las características ópticas de las hojas de cada componente y del suelo; *cropchar*, fichero en el que se detallan el número de celdas horizontales y verticales, así como su tamaño, el número de componentes de vegetación, el contenido de agua del suelo, la configuración de la radiación direccional procedente del cielo para el azimuth, la altura del sol y opciones para modificar ciertas características del dosel, como la distribución homogénea de la densidad de área foliar, el incremento de la densidad de área foliar para un volumen total constante y la distribución homogénea de nitrógeno.

Existen ocho ficheros de salida: *bilan*, balance del árbol completo para cada uno de los intervalos de tiempo definidos en el fichero de datos meteorológicos; *bilspa*, balance para cada celda y cada intervalo de tiempo;

spatialday, balance para cada celda durante todo el día; *parirradia*, transecto vertical en una determinada posición del árbol para conocer la cantidad de PAR diaria interceptada en cada celda del transecto; *photoxyz*, lo mismo para la distribución de la fotosíntesis diaria; *evapoxyz*, lo mismo para la transpiración; *omega*, lo mismo para el factor Ω de McNaughton y Jarvis; *azotexyz*, lo mismo para el nitrógeno.

Arquitectura del árbol y distribución del follaje

En la finca experimental de La Hampa (capítulo 2) se seleccionó un árbol representativo de la parcela con el objeto de describir su copa para aplicar el modelo RATP. El marco de plantación era de 7×5 m^2. El árbol tenía 30 años de edad y alcanzaba 6 m de altura en la parte más alta, un ancho máximo de 4.8 m en el lado de 5 m de la parcela y de 5.4 m en el de 7 m. Las medidas se realizaron durante el verano y principios de otoño de 1999.

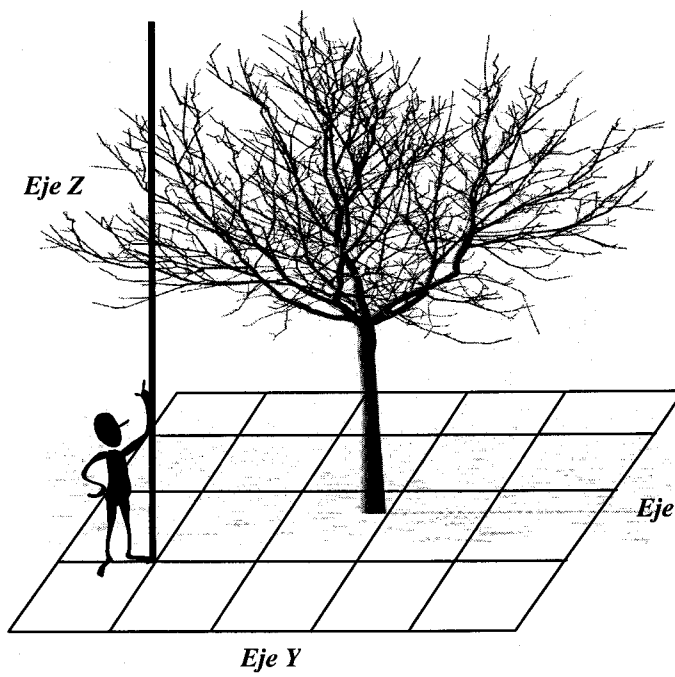


Figura 5.4. Procedimiento utilizado para definir las celdas de 0.2 x 0.2 x 0.2 m^3 ocupadas por la copa del árbol. La barra estaba graduada en centímetros, de modo que se podía ver el intervalo del eje Z que estaba ocupado por hojas para cada punto (x, y).

Si bien en la versión original del modelo RATP la caracterización de la copa del árbol se realiza mediante un digitalizador 3D electromagnético (Sinoquet y Rivet, 1997), en nuestro caso, la distribución espacial de las celdas ocupadas se hizo referiéndolas a un sistema de coordenadas XYZ. En primer lugar se seleccionó el tamaño de las celdas 3D en 0.2 x 0.2 x 0.2 m^3. Para obtener su distribución espacial se delimitó una superficie de 7 x 5 m^2, correspondiente al área ocupada por un árbol en el marco de plantación de la parcela. En ésta se dispuso una cuadrícula de 0.2 m x 0.2 m en el suelo, correspondiente a las coordenadas X Y, y con la ayuda de una barra graduada en centímetros se obtuvo el valor de la coordenada Z para las celdas que contenían hojas (Fig. 5.4).

La densidad de área foliar asociada a cada celda se estimó a partir de medidas independientes realizadas en árboles vecinos en diferentes localizaciones y orientaciones de la copa del árbol. Para realizar estas medidas se utilizó un cubo de (0.3 x 0.3 x 0.3 m^3) de aristas de alambre desmontables de modo que permitía situarlo en cualquier zona de la copa del árbol. El tamaño del cubo fue elegido de forma que el número de hojas que englobaba permitía que la muestra fuera representativa estadísticamente. Una vez fijado el cubo en una localización determinada se recogían todas las hojas de su interior y se medía su área foliar total mediante un medidor de área foliar (Skye Instruments, Ltd.). Tras observar la distribución habitual de las hojas, la copa se dividió en tres zonas: baja (0 - 1.6 m), media (1.6 - 4 m) y alta (4 - 6 m). En cada una de ellas, y alrededor de la copa se realizaron cinco muestreos.

El área foliar total del árbol podía obtenerse a partir del número de celdas y su valor de densidad de área. El área total se estimó también, independientemente, mediante relaciones alométricas del diámetro de las ramas con el área foliar. El diámetro se midió con un calibre electrónico con precisión de 0.01 mm, y el área foliar se determinó del mismo modo que en el caso anterior. El diámetro de la rama se calculó a partir de la media de dos o tres medidas. Para evitar las ramas afectadas por las podas anuales a las que son sometidos los olivos cada año, se midieron únicamente los de pequeño diámetro ($\leq$ 12 mm).

En cuanto a los valores de inclinación de las hojas se consideraron los facilitados por Mariscal y col. (2000), obtenidos para olivo, cuyos resultados muestran una distribución planófila para un olivo adulto. La distribución de la inclinación se muestra en la Tabla 5.1.

Tabla 5.1. Distribución de los ángulos de inclinación de las hojas de olivo. Obtenido de Mariscal y col., 2000.

Clases (grados)	**5**	**15**	**25**	**35**	**45**	**55**	**65**	**75**	**85**
Densidad de inclinación %	17.5	15	14.5	15.5	12.5	8.5	7.5	5.5	3.5

Propiedades de las hojas

Las propiedades ópticas de las hojas, absortancia, reflectancia y transmitancia, fueron medidas usando un espectrofotómetro Li-1800 (Li-Cor, Inc., Lincoln, NE, USA) para las longitudes de onda correspondientes a *PAR* y *NIR*. Las medidas fueron realizadas en dos hojas, y en ambas caras, adaxial y abaxial.

El contenido de nitrógeno y la capacidad fotosintética de las hojas, así como su distribución en el árbol, son los mostrados en el capítulo 3 para el tratamiento de secano (S).

Flujo de savia

Se instalaron seis sondas de medida de flujo de savia basadas en la técnica de compensación de pulso de calor (Green y Clothier, 1988). En cada una de las dos ramas principales en las que se bifurca el tronco se colocaron tres grupos de sondas situadas en diferentes orientaciones. Las sondas se situaron aproximadamente a 1.5 m de altura respecto al suelo. Una de las ramas tenía un diámetro de 12.3 cm y se encontraba orientada hacia el SO y la otra 13.5 cm y estaba orientada hacia el NE. Las medidas de cada rama eran almacenadas en un *datalogger* Campbell CR10X cada media hora. Las medidas se realizaron los días 313 al 316 de 1999.

Datos meteorológicos

Los datos se obtuvieron a partir de una estación meteorológica automática modelo Campbell, que disponía de dos sensores de radiación *PAR*, que nos permitieron medir la radiación directa y difusa de manera independiente, un sensor de radiación global, un sensor de radiación neta, un sensor de humedad y temperatura del aire, un anemómetro situado a 2 m de altura y un pluviómetro automático. Todos los sensores de la estación eran Campbell, excepto los de radiación, que eran Skye. Los datos se almacenaron cada media hora.

La radiación *NIR* directa se obtuvo a partir de la diferencia entre *PAR* directa y la radiación global. La radiación *NIR* difusa se obtuvo a partir de la relación

$$\frac{PAR_{difusa}}{PAR_{directa}} = \frac{NIR_{difusa}}{NIR_{directa}} \quad .$$

La radiación térmica infrarroja procedente del cielo no fue medida, y se estimó según

$$R_{atmos} = Rn + \sum_{k=1}^{nsuelo} GT_{suelo}^4 C_{suelo \to cielo} + \sum_{k=1}^{nveget} \sum_{j=1}^{ncomp(k)} 2GT_{hoja}^4 C_{k,j \to cielo} -$$

$$PAR_{incidente} - NIR_{incidente} + PAR_{incidente}\ reflectancia(PAR) +$$

$$NIR_{incidente}\ reflectancia\ (NIR),$$

donde

$$reflectancia = \sum_{k=1}^{nveget} \sum_{j=1}^{ncomp(k)} I_{k,j}^{PAR,NIR} (R_{hoja} + T_{hoja}) C_{k,j \to cielo} + \sum_{k=1}^{nsuelo} I_k R_{suelo} C_{k \to cielo}$$

.

La reflectancia del suelo se consideró 0.1 y 0.2 para las longitudes de onda *PAR* y *NIR* respectivamente.

Contenido de agua en suelo

Para la medida del contenido volumétrico de agua en suelo (θ, m^3m^{-3}) se utilizó el método de moderación de neutrones, mediante el empleo de una sonda de neutrones modelo Troxler 3333 (Research Triangle Park, North Carolina, USA). Para permitir el acceso de la sonda a capas profundas del suelo se instalaron cuatro tubos, hasta una profundidad de 1.2 a 2 m. En los 0.2 m superficiales θ se determinó por gravimetría en muestras de suelo tomadas en las cercanías de cada tubo, transformándose los datos gravimétricos en volumétricos tras multiplicar por la densidad aparente del suelo.

Resultados y discusión

Arquitectura del árbol y distribución del follaje

La parcela de 7 x 5 m^2 correspondiente al árbol estudiado se dividió en celdas de 0.2 x 0.2 x 0.2 m^3, de modo que el eje X contenía 35 celdas, el eje Y 25 y el Z 29. Por lo tanto, el árbol se dividió en 25.375 celdas. De estas, únicamente 1.834 contenían hojas. Se diferenciaron dos componentes de vegetación correspondientes a cada una de las ramas principales del árbol. El componente 1, correspondiente a la rama orientada al SW tenía 1325 celdas (70 %), y el componente 2 las restantes 509.

Los resultados de las medidas de LAD mostraron que la mayor densidad de área foliar se encontraba en la zona media (1.6 - 4 m) con un valor de 3.32 ± 0.11(error estándar) m^2 m^{-3}. En la zona baja (0 - 1.6 m) LAD fue de 1.92 ± 0.06 m^2 m^{-3}. El valor más bajo correspondió a la parte superior (4 - 6 m) y fue de 0.63 ± 0.06 m^2 m^{-3}, debido a que la mayor parte de las ramas presentes allí eran "chupones" aislados. Esta estructura de distribución del área foliar es típica de los doseles vegetales (Myneni y col., 1986; Caldwell y col., 1986; Wang, 1988; Hirose y col., 1988), con una menor cantidad de hojas en la parte superior, que es donde se está produciendo el crecimiento vertical, a continuación una zona central con una mayor heterogeneidad de ambientes microclimáticos debido a la mayor presencia de elementos de la vegetación, y

finalmente una zona inferior donde las condiciones de luz son menos favorables y donde se encuentran estructuras más senescentes.

A partir de estos datos de distribución de LAD en el árbol se puede obtener una estima del área foliar conociendo la distribución vertical de las celdas. El número de celdas correspondientes a cada una de las clases de altura en las que hemos separado la copa del árbol son: en la parte baja 395, en la media 1053 y en la alta 446. Esto hace que el área total del árbol sea 36.26 m^2.

El área total del árbol se estimó independientemente mediante otro método basado en la relación alométrica existente entre el diámetro de las ramas y el área sustentada por ésta. Este tipo de relaciones son bastantes robustas y están fundamentadas en la relación entre el área foliar y la superficie conductora de xilema que aporta la savia a esa área (Coyea y Margolis, 1992; Mencuccini y Grace, 1995; Vertessy y col., 1995). En la Fig. 5.5 se muestra la relación existente entre el diámetro de la rama y el área foliar. El resultado es una relación exponencial similar a la encontrada por otros autores (Vertessy y col., 1995). En la misma figura, en la parte inferior y representados por triángulos, se muestran los datos de los chupones, cuya relación es lineal y se aparta completamente de la relación exponencial encontrada para el resto del árbol. En el árbol seleccionado se midieron los diámetros de 174 ramas, con diámetros inferiores a 12 mm. El área de nuestro árbol experimental obtenida a partir de las ecuaciones mostradas en la Fig. 5.5 fue de 30.64 m^2.

Hay que mencionar que la aplicación de esta relación presenta validez porque ha sido realizada durante el periodo en el que se ha efectuado el experimento. No hay que olvidar que, esta relación se ve muy afectada por eventos relacionados con la abcisión de las hojas, tales como ataques de repilo en la plantación, por lo que debe hacerse de nuevo cada vez que se quiera utilizar.

Como vemos, el método basado en la relación con el diámetro de la rama da un 15 % menos de área foliar que el basado en LAD y el número de celdas. Aunque no sabemos el valor del área total real, es más probable que éste se encuentre más cercano a la estima realizada con el diámetro que a la realizada con el otro método. En este último se están utilizando valores medios

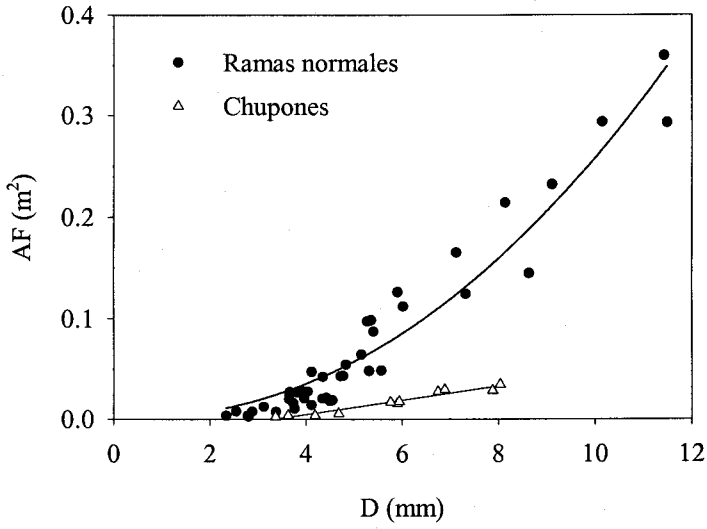


Figura 5.5. Relación entre el diámetro de las ramas (D) y el área foliar (AF) sustentado por esta. Cada punto es una medida individual. Las ramas normales se ajustaron a una ecuación exponencial: $AF = 0.00175\ (D)^{2.168}$; $R^2 = 0.93$. Los chupones, representados por triángulos se ajustaron a una ecuación lineal: $AF = 0.00712\ D - 0.02$; $r^2 = 0.94$

de LAD para definir unas zonas arbitrarias de la copa. En la parte superior de la copa, existen celdas ocupadas por una sola rama, por lo que es fácil sobrestimar el LAD de la celda, mientras que en las celdas más inferiores, al estar ocupadas por un mayor número de ramas, este error es menor .

Por lo tanto, para obtener a partir de los datos de distribución de las celdas el valor de área total estimado por el método del diámetro de las ramas, se normalizó el valor de LAD en cada zona de la copa por el valor del cociente entre ambas estimas del área (0.844). Los valores resultantes de LAD asignados a cada zona son: parte baja 1.62 $m^2\ m^{-3}$, media 2.8 $m^2\ m^{-3}$ y alta 0.53 $m^2\ m^{-3}$.

Propiedades de las hojas

En la Fig. 5.6 se muestran las características de reflectancia, transmitancia y absortancia de dos hojas de olivo, tanto para el haz como para el envés. La absortancia fue obtenida a partir de las medidas de reflectancia y transmitancia

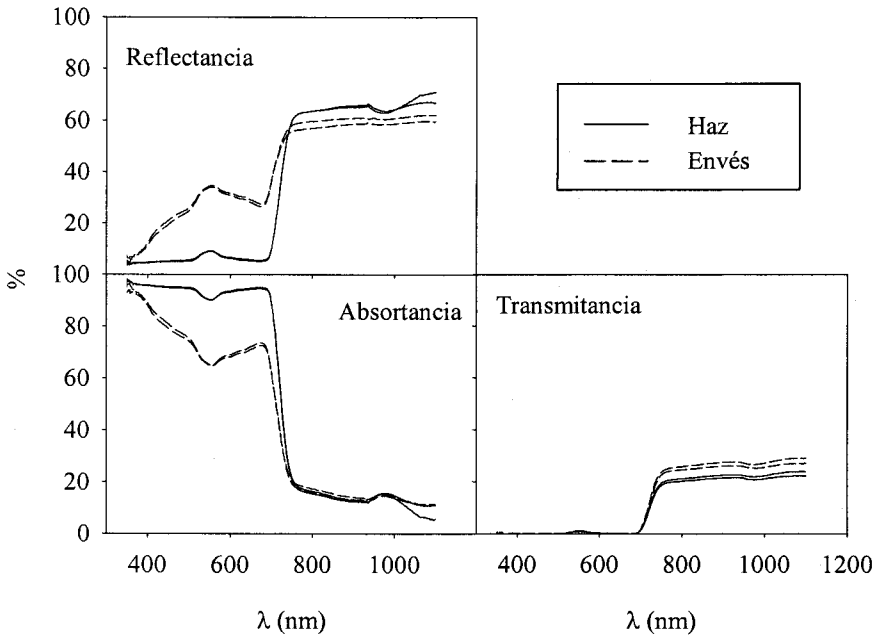


Figura 5.6. Porcentaje de a) reflectancia, b) transmitancia y c) absortancia para el rango de longitudes de onda (λ) desde 380 hasta 1100 nm, para el haz y el envés de dos hojas de olivo.

realizadas con el espectrofotómetro Li-Cor 1800. Se puede observar cómo la mayor parte (alrededor del 97 %) de la radiación del dominio *PAR* que llega al haz de las hojas es absorbida, y que la mayor parte de *NIR* es reflejada o transmitida a través de la hoja. En el caso de que la luz llegue desde la parte inferior de la hoja, las diferencias son pequeñas para el dominio NIR, pero para PAR existe una mayor cantidad de radiación reflejada (hasta un 37 %) respecto a la que se refleja desde la cara superior (7 %). Estas diferencias entre ambas caras de la hoja son debidas a la presencia de tricomas (pelos peltados) en el envés de la hoja, que reflejan la luz que les llega. Los valores de las dos hojas de la Fig. 5.6 fueron muy similares, por lo que no se midieron más hojas. Baldy y col. (1985) midieron la reflectancia y la transmitancia de hojas de olivo de la variedad *Lucques* también para ambas caras de la hoja, obteniendo resultados similares a los nuestros.

En el modelo se utilizaron los valores de la cara adaxial exclusivamente, ya que según la distribución de los ángulos de orientación de las hojas, la

mayoría de éstas interceptan la radiación por esta cara de la hoja. El valor de la reflectancia, absortancia y transmitancia obtenida con el espectrofotómetro se normalizó respecto al porcentaje de radiación solar de cada longitud de onda que llega a la superficie de la Tierra para obtener los valores medios de reflectancia y transmitancia para *PAR* y *NIR*. Posteriormente, el valor del coeficiente de dispersión ρ se calculó como la suma del valor de la reflectancia y la transmitancia.

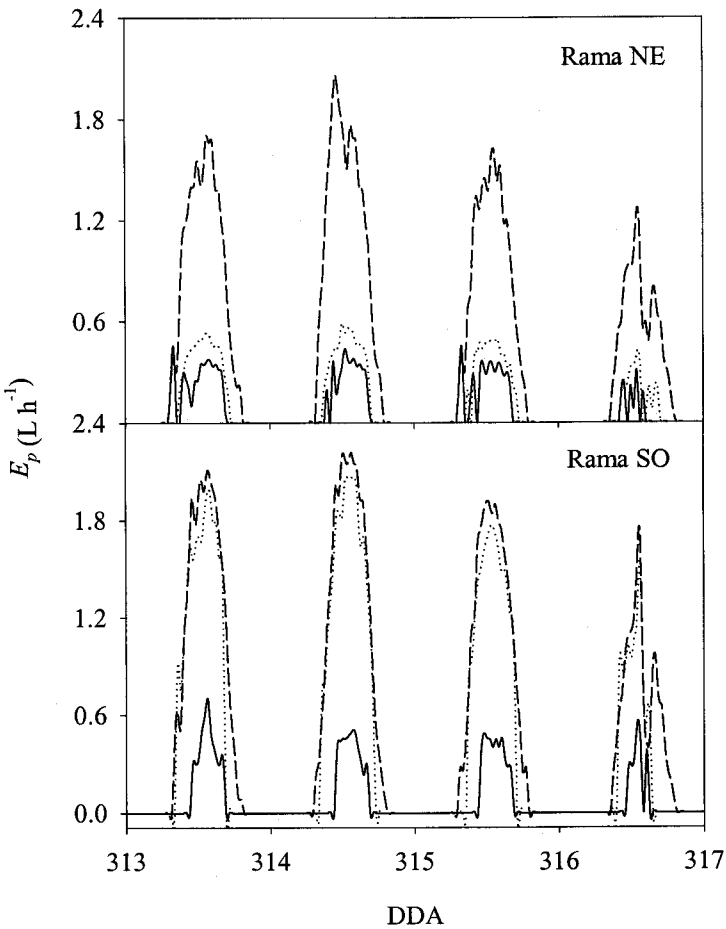


Figura 5.7. Transpiración (E_p) en cada una de las tres sondas instaladas en ambas ramas del árbol experimental. En ambos casos existió una sonda que midió bastante diferente a las otras dos. DDA= día del año.

Flujo de savia

En la Fig. 5.7 se muestra la transpiración calculada a partir de los flujos de savia medidos en ambas ramas del árbol experimental, para cada una de las tres sondas instaladas en cada rama y para los días 313 al 316. En ambas ramas existió una gran variabilidad en la tasa de transpiración estimada. En el caso de la rama SO dos de las sondas midieron cinco veces más flujo que la tercera, mientras que en la rama NE una de las ramas mide cuatro veces más. Las medias de las tres sondas indican que la rama que posee un mayor área foliar (SO con 21.1 m^2, 70 % del total) presentó una mayor transpiración. Los valores de transpiración son más bajos que los registrados en las épocas de mayor demanda, debido a que en el mes de noviembre, momento en el que se realizaron las medidas, la temperatura era baja (máxima 22 °C), la demanda atmosférica de vapor de agua también era baja (máxima 1.3 kPa) y la altura y las horas de sol son menores que en verano. Esto hace que la transpiración baje desde los hasta 80 litros por árbol y día medidos en esta parcela experimental durante el verano, hasta los alrededor de 17 litros por día para el árbol de este experimento.

Validación de la transpiración simulada por el modelo

En la Fig. 5.8 se muestran los valores de transpiración estimados a partir de las medidas de flujo de savia y los simulados por el modelo, para ambas ramas. En el caso de la rama SO ambas estimas son bastante parecidas, obteniéndose un buen acuerdo incluso durante el intervalo nuboso después de mediodía el DDA 316. En el caso de la rama NE las diferencias son mayores (hasta un 33 % de diferencia). El porcentaje de la transpiración total del árbol estimado mediante el modelo es del 86 % respecto de la transpiración estimada por la técnica del flujo de savia. Esta diferencia puede ser debido a la enorme variabilidad encontrada en las densidades de flujo de savia alrededor del perímetro de ambas ramas, lo que sugiere la necesidad de utilizar un mayor número de sondas para caracterizar correctamente la transpiración de una rama determinada, o a la falta de ajuste del modelo, principalmente en lo referido a la descripción detallada de la copa del árbol.

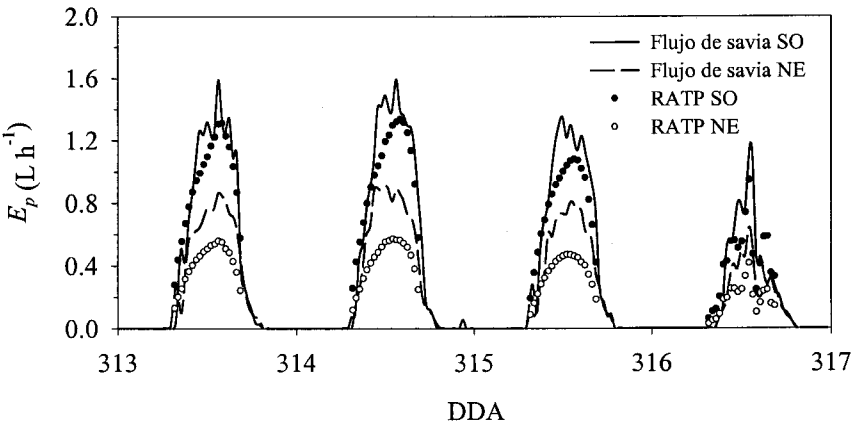


Figura 5.8. Comparación entre la tasa de transpiración (E_p) estimada mediante el flujo de savia y la simulada por el modelo RATP. DDA = día del año.

Otros resultados del modelo

Aunque estimar el consumo de agua por parte de un olivo a partir de variables ambientales es el principal objetivo de este trabajo, el modelo permite además responder a otro tipo de cuestiones, como cuál es la cantidad total de CO_2 fijada por un árbol adulto, cuál es la cantidad de radiación interceptada o cuál es la distribución espacial de la radiación o de la fotosíntesis dentro del dosel del árbol.

En la Fig. 5.9 se muestra la cantidad de CO_2 fijada durante los cuatro días de estudio. Como se puede apreciar, la mayor parte la tasa de asimilación es soportada por las hojas de sol. El DDA 316, debido a la alternancia de nubes y claros, la fijación de CO_2 se repartió por igual entre la superficie soleada y sombreada. Esta es la primera vez, que sepamos, que se obtienen datos sobre la fotosíntesis total de un árbol teniendo en cuenta la distribución de *PAR* dentro del dosel del mismo a partir de datos de su arquitectura. Durante un día despejado como el DDA 313 se fijaron 96 g CO_2, mientras que el DDA 316 se fijaron 70 g CO_2.

En verano, debido a las mayores temperaturas y a la mayor cantidad de horas de sol la cantidad fijada de CO_2 se incrementa. Así por ejemplo, un árbol de las mismas características que el anteriormente descrito el DDA 205 (= 24

julio) puede llegar a fijar hasta 115.2 g CO_2. El incremento no es tan grande como cabría esperar, en principio, si tenemos en cuenta la cantidad de PAR interceptada en ambos casos (1455.5 W m^{-2} el DDA 313 y 3358.5 W m^{-2} el 205). Esto se debe a la limitación estomática comentada en el capítulo anterior.

Para ver el efecto del cierre estomático sobre la fijación de CO_2 en un olivo, vamos a simular lo que ocurriría si no existiese respuesta a D_a, la variable meteorológica que más influencia tiene en el cierre estomático. En la Tabla 5.2 se muestran los resultados de lo que ocurre en un olivo de 30 m^2 de área foliar para julio, con y sin respuesta estomática a D_a. Como se puede apreciar se produce un incremento tanto en la transpiración total del árbol como en la fijación de CO_2. El incremento es proporcionalmente más elevado en las hojas de sol que en las de sombra y éste a su vez es superior para E_p que para A. Sin embargo, mediante el cierre estomático la planta es capaz de ahorrar agua respecto al CO_2 fijado como demuestra el valor de *WUE* que disminuye de 1.7 a 1.3 cuando no hay respuesta a D_a. Se demuestra, una vez más, el valor del cierre estomático como mecanismo de adaptación.

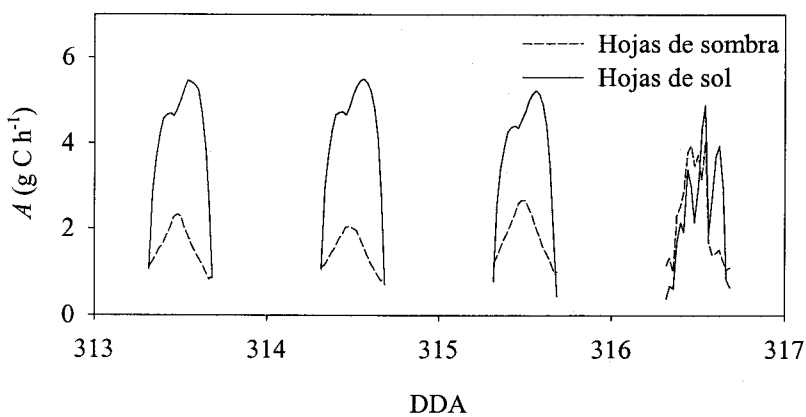


Figura 5.9. Tasa de asimilación de CO_2 (A) de un olivo adulto de 30 años en la parcela experimental. Se ha separado la aportación a A de las hojas soleadas y las sombreadas a lo largo del día. DDA= día del año.

Tabla 5.2. Resultados de la simulación en un árbol de olivo para un día de julio con ($+D_a$) y sin ($-D_a$) el efecto de la respuesta al déficit de presión atmosférica de los estomas. El área foliar de ambos árboles es 30 m^2. La densidad de área foliar es también idéntica y distribuida verticalmente en tres zonas como se indica en la Fig. 5.x. Se muestra la tasa de transpiración (E_p, L d^{-1}) y la tasa de fijación de CO_2 (A, gCO_2 d^{-1}) correspondientes a las hojas soleadas (sol) y sombreadas (somb). También se muestra la eficiencia del uso del agua (WUE, g CO_2 kg H_2O) para todo el árbol.

	E_{psol}	E_{psomb}	E_{total}	A_{sol}	A_{somb}	A_{total}	WUE
$+D_a$	39.1	28.4	67.5	79.9	35.3	115.2	1.7
$-D_a$	69.2	48.3	117.5	113.3	40.0	153.3	1.3

En la Fig. 5.10 se muestra la evolución del porcentaje de la superficie foliar expuesta directamente al sol y la que se encuentra en la sombra respecto de la superficie total del árbol a lo largo de dos días, en julio y en noviembre.

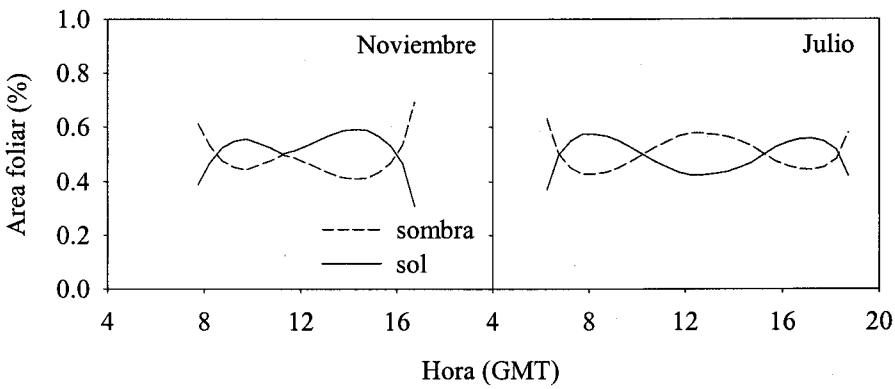


Figura 5.10. Simulación de la evolución del porcentaje de áreas foliares soleadas y sombreadas respecto del área total en el olivo descrito para el modelo. La simulación se realizó en los meses de noviembre y julio para ver el efecto en la proporción de sol/ sombra según la altura del sol.

En primer lugar hay que llamar la atención de que la relación entre ambos porcentajes no es constante a lo largo del día. El área expuesta al sol es mayor durante las mañanas y al atardecer que en las horas centrales del día. También hay diferencias debido a la época del año. Este hecho es bastante beneficioso para el árbol ya que al mediodía, que es cuando existe mayor demanda transpirativa, es el momento en el que el árbol tiene una mayor proporción de hojas a la sombra. Esto es más acentuado en julio que en noviembre.

La eficiencia de absorción de la radiación también se modifica durante el día y según la época del año. En la Fig. 5.11 se muestra la eficiencia de absorción de *PAR* (E_{PAR}) y *NIR* (E_{NIR}) durante el DDA 205 y el 313. Como vemos la absorción es menor en las horas centrales del día y la absorción en julio es menos eficiente que en noviembre. También se pueden observar en la figura las diferencias existentes entre *PAR* y *NIR*, debidas a las propiedades ópticas de las hojas que les permiten reflejar una mayor proporción de la radiación en la banda del espectro *NIR*.

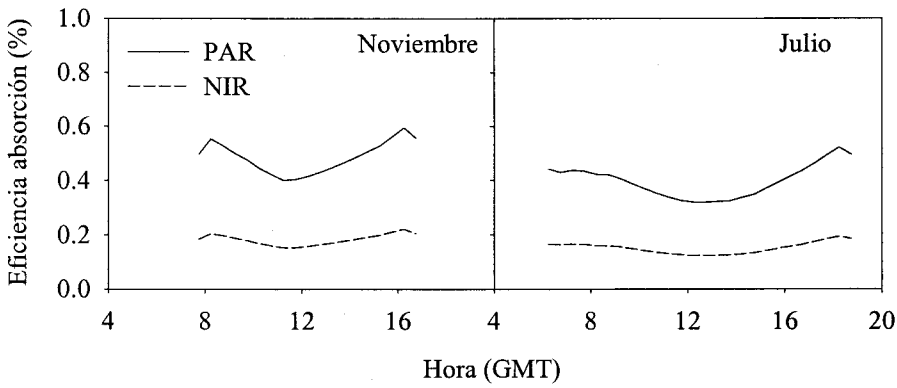


Figura 5.11. Evolución de la eficiencia de absorción de *PAR* y *NIR* que llega a una parcela de 7 x 5 m^{-2} en los meses de noviembre y julio. El árbol utilizado en la simulación es el de la Fig. 5.10.

Otra de las posibilidades del modelo es la de poder representar la distribución de una variable determinada en una sección a través de un eje del árbol en la dirección E-O. En la Fig. 5.12 se muestra la distribución de PAR (mol d^{-1} m^{-2}) interceptada por la vegetación acumulada durante todo el día. Irradiaciones acumuladas entre 10 y 20 mol d^{-1} m^{-2} se estimaron hasta más de 2 m de profundidad en la parte superior de la copa y el resto de celdas presentaron valores entre 0 y 10 mol d^{-1} m^{-2}. La parte derecha de la figura se encuentra orientada hacia el SO, de modo que la exposición al sol es mayor, siéndolo también por tanto, los valores que presenta.

El efecto de esta distribución de la luz en la distribución de la fijación de CO_2 se puede observar en la Fig. 5.13. Las tasas máximas se encuentran en la

parte superior de la copa y valores importantes entre 25 y 75 mg C d^{-1} se distribuyen por la parte central del árbol.

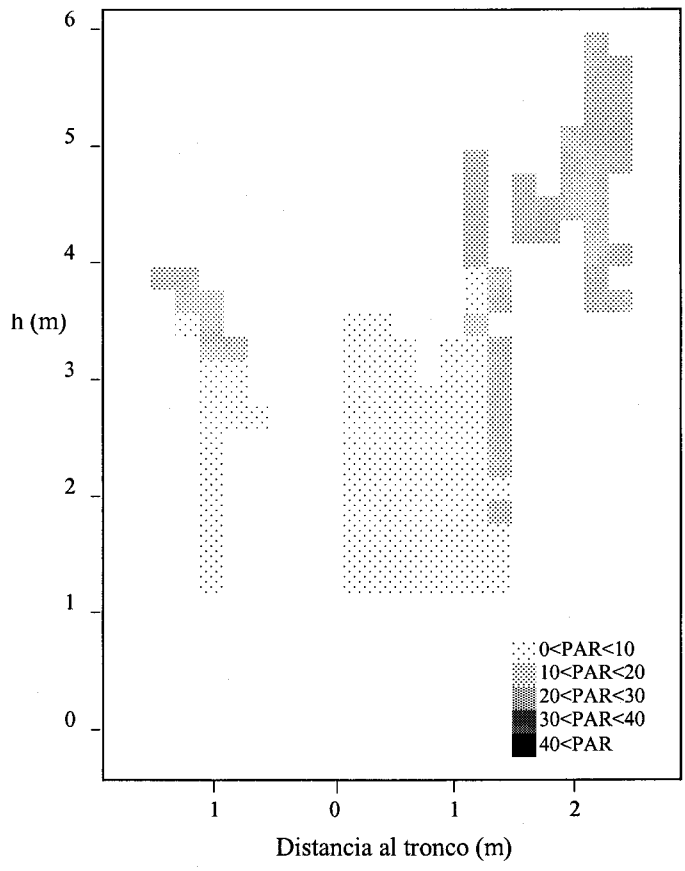


Figura 5.12. Distribución de *PAR* acumulada durante el día por metro cuadrado (mol d^{-1} m^{-2}) en cada una de las celdas de 0.2 m de lado en una sección al eje longitudinal del árbol que pasa por el centro del tronco y en la dirección E-O del árbol de estudio. La simulación fue realizada en noviembre.

En las Figs. 5.14 y 5.15 se muestra la distribución de *PAR* y *A* en la misma sección del árbol, esta vez para el mes de julio. Como se puede apreciar en este caso, la distribución de *PAR* es más gradual debido principalmente a la mayor altura del sol que permite que penetre más radiación por el centro de la copa y a la mayor cantidad de horas de sol. Esto provoca que la mayor parte de los valores de *A* se encuentran por encima de los 50 mg CO_2 d^{-1}.

Por lo tanto, aunque en noviembre la distribución de *PAR* aparece más homogéneamente distribuida, parece que esta es suficiente para crear

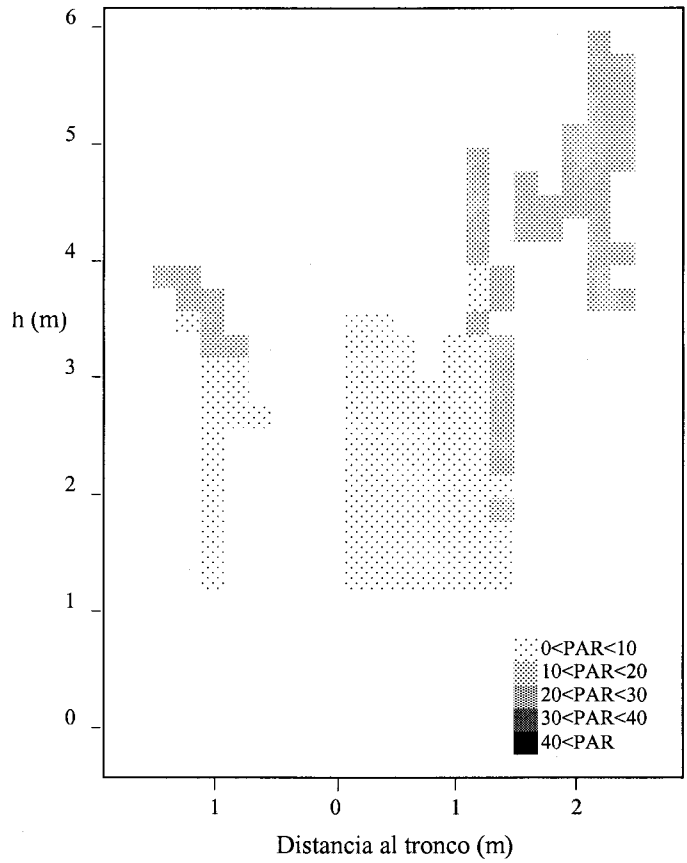


Figura 5.12. Distribución de *PAR* acumulada durante el día por metro cuadrado (mol d^{-1} m^{-2}) en cada una de las celdas de 0.2 m de lado en una sección al eje longitudinal del árbol que pasa por el centro del tronco y en la dirección E-O del árbol de estudio. La simulación fue realizada en noviembre.

diferencias en la fijación diaria de CO_2 en la copa del árbol. En julio las diferencias en la distribución de *PAR* son mayores y la luz que penetra por el dosel es suficiente para mantener tasas de fotosíntesis elevadas (mayores de 50 mg d^{-1}) hasta las capas inferiores, exceptuando algunas localizaciones 4 m por debajo de la copa.

La razón de esto es la baja *LAD* y su distribución en el árbol. Para ilustrar mejor este hecho, hagamos que *LAD* se incremente proporcionalmente en las tres zonas de la copa para las que hemos definido el valor de *LAD*. El incremento va a provocar, por lo tanto, un aumento del área foliar, ya que el volumen se va a mantener constante. El incremento impuesto fue de 2.6 en cada

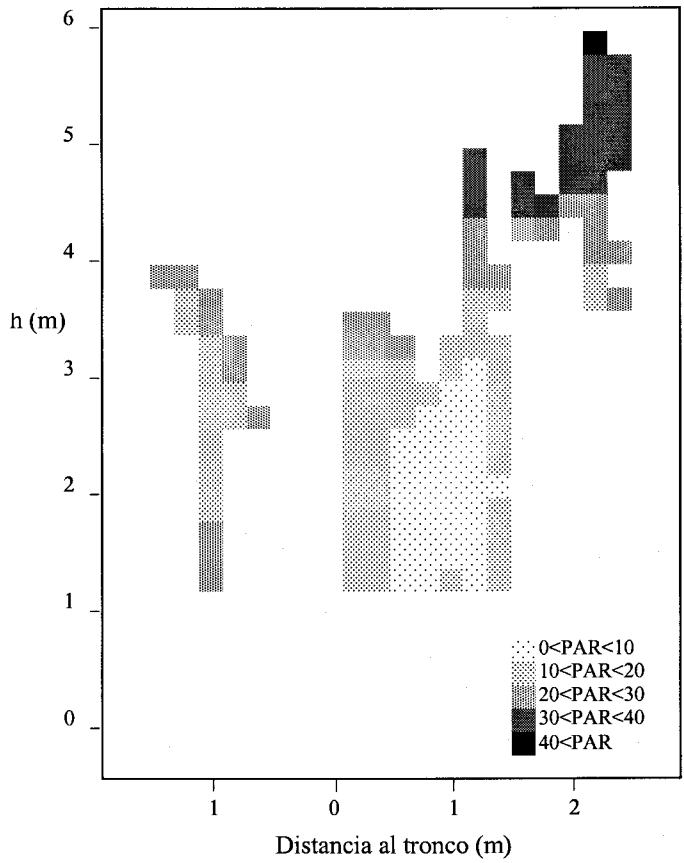


Figura 5.14. Lo mismo que la Fig. 5.12 pero para el mes de julio.

una de las zonas. El resultado se muestra en las Figs. 5.16 y 5.17. Como se puede apreciar, la cantidad de radiación que alcanza la parte central del dosel es menor que en el caso anterior, recibiendo la mayor parte de las celdas valores comprendidos entre 0 y 10 mol d^{-1} m^{-2}. En la parte superior también existe una menor incidencia de irradiación de modo que la radiación se extingue antes que cuando *LAD* era menor. De hecho, las irradiaciones acumuladas entre 10 y 20 mol d^{-1} m^{-2} se simularon hasta 2 m de profundidad en la parte superior de la copa. Las consecuencias de esto en la fijación de CO_2 son claras, existiendo una disminución importante en las tasas de asimilación, de modo que valores comprendidos entre 75 y 100 mg C d^{-1} se encuentran únicamente en los primeros 1.5 m, mientras que en el caso de un *LAD* menor estos valores de esta cuantía se encuentran hasta los 3.2 m a partir de la parte superior de la copa. A

pesar de haberse incrementado el área foliar en un 60 %, la fijación total de CO_2 disminuyó en un 42 %.

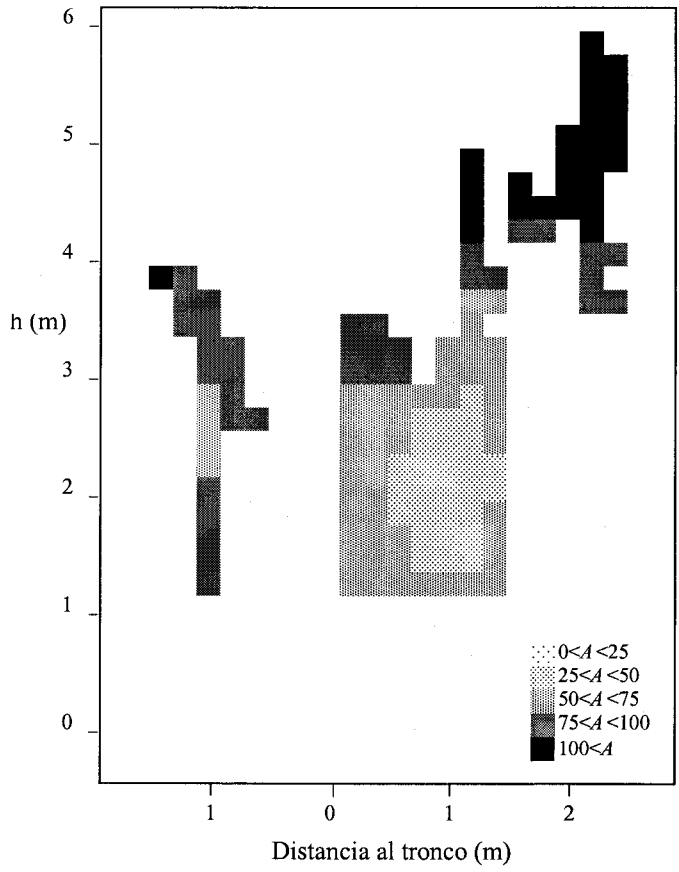


Figura 5.15. Lo mismo que la Fig. 5.13 pero para el mes de julio.

Sin embargo, hay que ser cautelosos a la hora de interpretar estos resultados, ya que hemos asumido que a pesar del inceremento de *LAD*, la distribución de la capacidad fotosintética continúa manteniéndose constante por toda la copa del árbol, hecho que no tiene por que ser cierto. La ausencia de árboles en la parcela experimental con valores elevados de *LAD* nos impidieron validar esta asunción.

Como conclusión de este ejercicio podemos decir que los olivos de nuestra parcela experimental, debido a su copa tan abierta y poco densa, permiten una distribución de la radiación en su interior suficiente como para

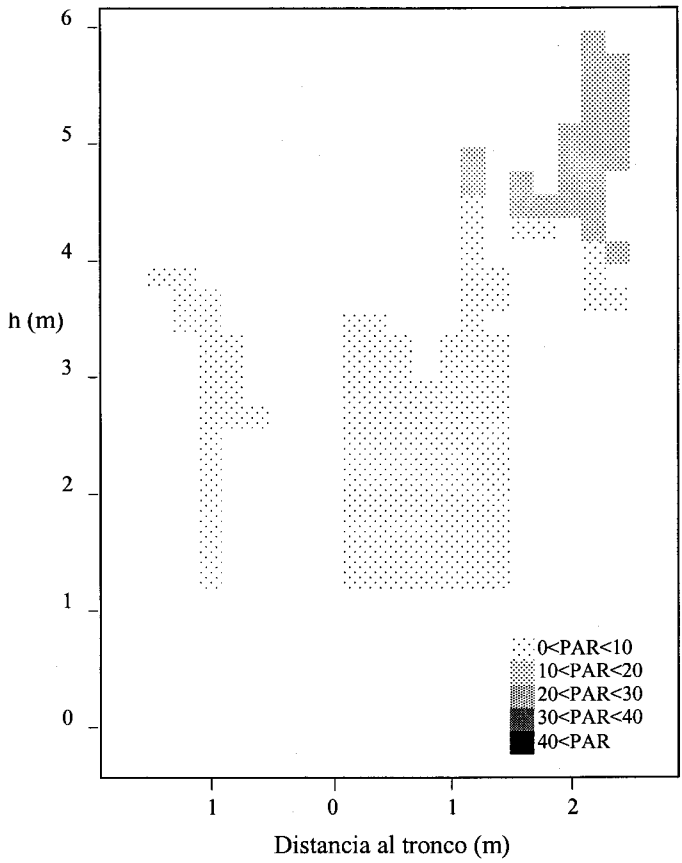


Figura 5.16. Lo mismo que en la Fig. 5.12, pero multiplicando la densidad de área foliar por un factor de 2.6, al mismo tiempo que se mantenía el volumen ocupado por el árbol constante.

mantener unas tasas de fijación de CO_2 apreciables en la parte más inferior del dosel. Aunque esto concuerda bastante bien con los resultados obtenidos al muestrear la capacidad fotosintética de las hojas a diferentes alturas y localizaciones del árbol, que presentó valores constantes (capítulo 3), los resultados no son tan concluyentes como cabría esperar en un principio y, posiblemente, el estrés hídrico como comentamos en el capítulo 4, está afectando también a la distribución homogénea de la capacidad fotosintética dentro del dosel del olivo, por lo que no se puede hablar únicamente de un efecto de la radiación.

En la simulación realizada en las Figs. 5.16 y 5.17, se muestra claramente que un incremento en *LAD* en el árbol debe llevar asociado una

distribución no homogénea de la capacidad fotosintética, como medio de optimizar la fotosíntesis y, por consiguiente, la eficiencia del uso del agua y del nitrógeno.

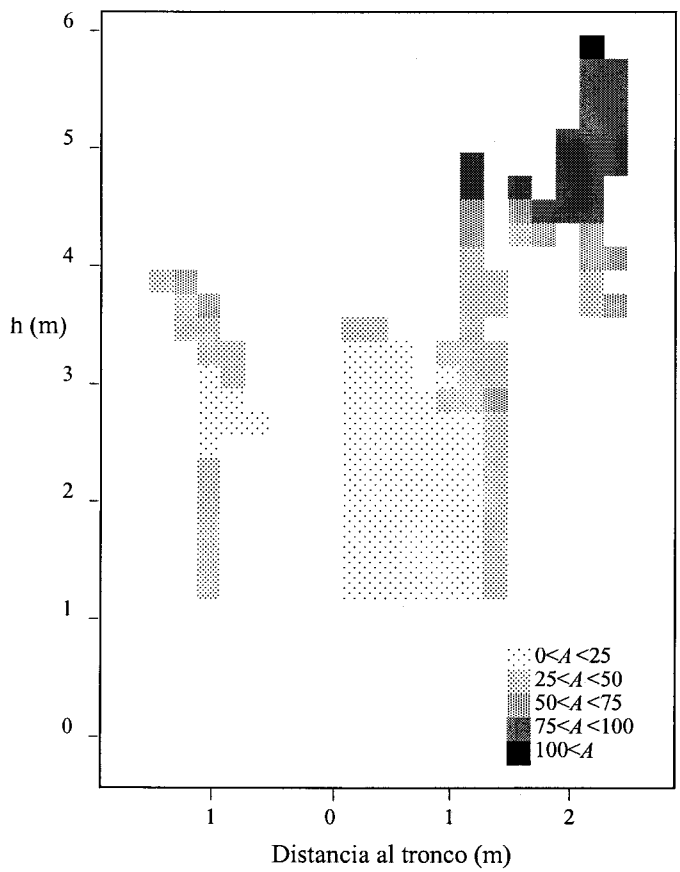


Figura 5.17. Lo mismo que en la Fig. 5.13, tras multiplicar la densidad de área foliar por un factor de 2.6, manteniendo constante el volumen ocupado por el árbol.

Aplicaciones prácticas. Análisis de escenarios

El uso de modelos permite obtener respuestas a diversas preguntas sobre el funcionamiento del sistema para el que han sido diseñados. En nuestro caso, el sistema es un olivo o un olivar, dependiendo del nivel que queramos estudiar. Los escenarios son las diferentes condiciones hipotéticas a las que podemos someter a la planta para predecir su respuesta. La información obtenida hasta el

momento en este trabajo nos permite dar un primer paso en el intento de responder a muchas de las principales cuestiones que se plantean los agricultores o técnicos olivareros. Algunas de las preguntas principales que se plantean en la gestión de un olivar intensivo son:

1) ¿Qué densidad de plantación me permite mantener una producción óptima para las condiciones ambientales en las que se va a desarrollar la plantación?

2) ¿Cuál es la intensidad de poda más adecuada?

3) ¿Qué tipo de forma del árbol optimiza el uso de la luz y del agua?

Resulta complicado dar una respuesta definitiva a cualquiera de las preguntas que se han planteado, porque existen muchas lagunas en el conocimiento sobre la respuesta de la planta al cambio en las condiciones ambientales o de la propia estructura de la planta que aún no han sido cuantificadas para el olivo. Por ejemplo, si incrementamos la densidad de área foliar, no sabemos si el olivo va a modificar la distribución de su capacidad fotosintética, y cómo, con objeto de optimizar la eficiencia del uso del nitrógeno y del agua. Es por ello que, en los ejercicios que se muestran a continuación, realizamos una serie de asunciones que indicaremos antes de responder a las preguntas.

Densidad de plantación

Objetivo. El objetivo es conocer cuál es el efecto de incrementar la densidad de árboles de una parcela. Con el modelo RATP en su estado de desarrollo actual no podemos responder a esta pregunta con fiabilidad, ya que al aumentar la densidad de plantación se va a producir un efecto debido a la competencia por la luz y otro debido a la circulación tridimensional del aire que afecta principalmente a las conductancias de la capa límite para el CO_2 y H_2O. El último aspecto no puede ser respondido por el modelo ya que actualmente no incluye la descripción de las transferencias convectivas de calor y masa entre el suelo, la atmósfera y la vegetación. Si está, sin embargo, en condiciones de responder al efecto de la competencia por la luz. Otros factores tales como la

competencia por el agua o por los nutrientes son obviados ya que en las plantaciones intensivas no son generalmente un factor limitante.

Características de los árboles utilizados. El árbol utilizado ha sido el descrito en la parcela experimental. Se ha mantenido el área foliar de 30 m^2, y la distribución y valores de *LAD* con la altura, así como su capacidad fotosintética se ha asumido constante en toda la copa e igual a la encontrada en el árbol descrito en este capítulo, y que denominaremos árbol tipo. La simulación se realizó para un día del mes de julio (DDA = 205). El contenido de agua en suelo se fijó en 0.17 $m^3\ m^{-3}$.

Para modificar el marco de plantación se añadieron tantas celdas vacías alrededor del árbol como fueron necesarias para obtener marcos de plantación desde 6 × 4 hasta 7 × 7 m^2. La transpiración y la tasa de asimilación de CO_2 se calculó para una hectárea.

Resultados. Los resultados se muestran en la Fig. 5.18. En esta figura se puede apreciar como tanto E_p como A aumentan, como es de esperar, a medida que la densidad de plantación se incrementa. El aumento de A es mayor que el de E_p. Al analizar los valores absolutos de un árbol se obtiene que éste transpira el 2 % más en una parcela de 7 × 7 (204 árboles ha^{-1}) que en una de 6 × 4 (417 árboles ha^{-1}), y que su A es mayor en un 8 %. Palmer y col, (1992) también encontraron diferencias debido a la competencia por la luz en manzanos, aunque ellos trabajaron con densidades entre 2000 y 8333 árboles ha^{-1}, valores muy superiores a los utilizados por nosotros. Navarro y Parra (1996) discuten la gran importancia de un diseño adecuado de la plantación de un olivar para que no se produzcan efectos de sombreado de unos árboles con otros, de modo que se optimice la interceptación de la radiación por parte del árbol. Las densidades utilizadas en plantaciones tradicionales de olivar son muy variables, según las zonas de cultivo, yendo desde 20 olivos ha^{-1} en olivares de Sfax (Túnez), con precipitaciones anuales inferiores a los 200 mm, hasta 400 olivos ha^{-1} en algunas comarcas de Toscana (Italia). En España, según Morettini (1972), las plantaciones tradicionales medias están en torno a 75 olivos ha^{-1}. La aplicación de riego permite incrementar estas densidades hasta 450 olivos ha^{-1}, que duplica en producción a la de 200 olivos ha^{-1}. En los estudios realizados hasta la fecha las conclusiones se han centrado en la mayor demanda de agua que necesitan las

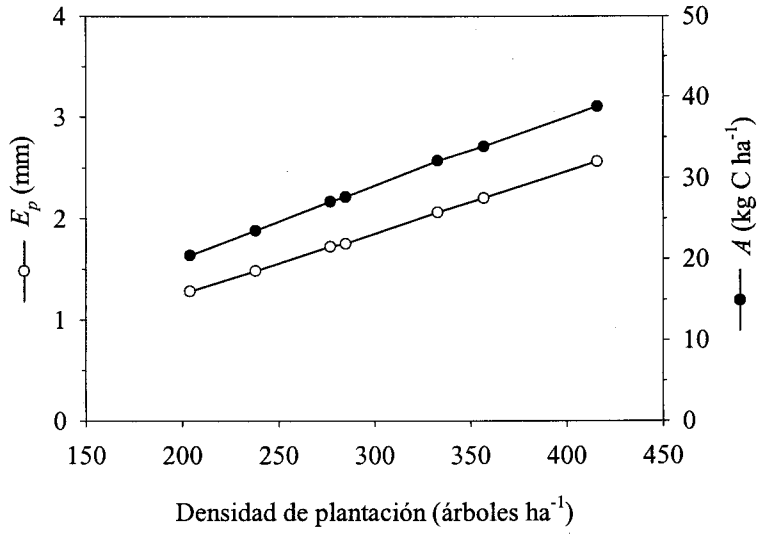


Figura 5.18. Simulación del efecto del marco de plantación (árboles ha^{-1}) sobre la transpiración (E_p) y sobre la fijación de CO_2 (A) por hectárea.
Se utilizó como árbol tipo el descrito en la parcela experimental, manteniendo la densidad de área foliar y la distribución vertical descrita. La simulación se realizado para el mes de julio.

densidades de plantación más elevadas, y no se ha estudiado suficientemente la competencia por la luz, por lo que este trabajo supone una primera valoración al respecto.

Conclusiones. El aumento de la densidad de plantación, dentro de los rangos estudiados, tiene poco efecto sobre la producción o la transpiración de un árbol individual desde el punto de vista de la competencia por la radiación.

Densidad de área foliar

Objetivo. Ver el efecto que supone en el árbol el incrementar su densidad de área foliar, es decir, mantener al árbol más "vestido". Las conclusiones podrían tener repercusiones en la práctica de poda anual.

Características de los árboles utilizados. Se ha utilizado de nuevo el mismo árbol que en el caso anterior. El marco de plantación utilizado es el existente en la parcela experimental (7×5 m^2). Se mantiene la distribución de *LAD* adaptada para el árbol tipo. La distribución de la capacidad fotosintética se mantiene constante en toda la copa y con valores idénticos a los medidos en árbol descrito para el experimento. La simulación se realizó para un día del mes de julio (DDA= 205). El contenido de agua en suelo se fijó en 0.17 m^3 m^{-3}. El incremento de LAD se realizó multiplicando la LAD de cada celda por un factor determinado. El volumen ocupado por la copa del árbol se mantiene constante.

Resultados. Los resultados se muestran en la Fig. 5.19. En la figura se observa la evolución del área foliar total (S_{tot}) y de sol (S_{sol}) y de sombra (S_{somb}) a medida que aumenta el valor de *LAD*. A medida que *LAD* aumenta S_{tot} aumenta, lo mismo que S_{somb}, mientras que S_{sol} tiende a estabilizarse a partir de entre 3 y 4 m^2 m^{-3}. Por lo tanto, a partir de esos valores el incremento de A_{tot} se debe casi exclusivamente al aumento de hojas de sombra. La E_p también presenta un comportamiento similar, de modo que para unos valores de *LAD* similares a los anteriormente comentados E_p aumenta, debido principalmente a la aportación en la transpiración por las hojas de sombra.

La tasa de fijación de CO_2 tiene un comportamiento ligeramente diferente, ya que tanto las hojas de sol como las de sombra presentan un comportamiento hiperbólico, de modo que la *A* total también tiende a un máximo para el cuál un incremento en *LAD*, superior al valor máximo contemplado en la figura no produciría ningún incremento en *A*. Como consecuencia de lo anterior, *WUE* disminuye a medida que *LAD* aumenta.

Nuestros árboles de la parcela experimental presentan valores de LAD alrededor de 2 m^2 m^{-3}, valor por encima del cual no se incrementa significativamente el área foliar soleada. Sin embargo, *A* continúa incrementándose de manera apreciable hasta valores superiores a 4 m^2 m^{-3}, por lo que en el caso de que el agua no sea un factor limitante, la mayor fijación de CO_2 podría compensar el aumento de E_p.

La poda debe mantener el equilibrio entre las funciones vegetativa y reproductiva, haciendo compatible la máxima producción y vitalidad del árbol

(García-Ortiz y col., 1996). La intensidad de la poda debe adecuarse a la fase en la que se encuentre el árbol, improductivo, adulto o de vejez y de nuevo estos autores indican que se debe de adecuar el tamaño del árbol a la disponibilidad de agua, principal factor limitante de este cultivo. En el caso de plantaciones intensivas, sin embargo, en las que el agua no es un factor limitante se puede incrementar *LAD*, como medio para incrementar la producción del árbol, siempre y cuando se mantengan formas de copa que expongan una elevada superficie al sol, ya que la fructificación se da mayoritariamente en esas zonas (García-Ortiz y col., 1996). Con carácter general se puede afirmar que la poda excesiva reduce la cosecha de un árbol (Rallo, 1996), aunque puede paliar los efectos de una sequía o aumentar el tamaño de los frutos.

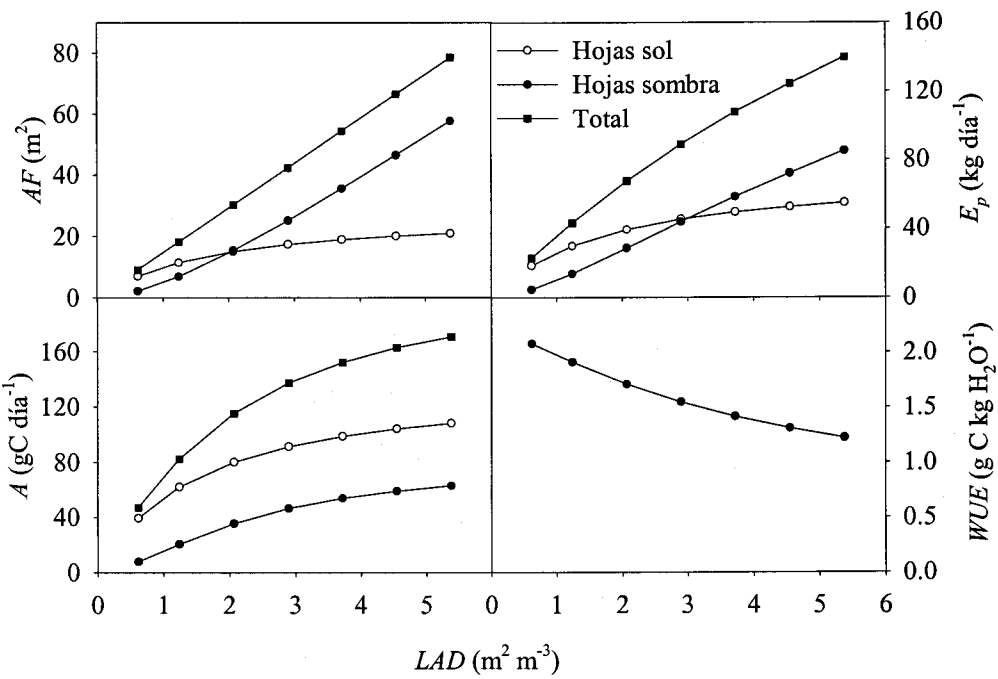


Figura 5.19. Simulación del efecto del incremento de la densidad de área foliar (*LAD*) sobre el área foliar (AF) soleada y sombreada, la transpiración (E_p), la fijación de CO_2 (A) y *WUE*. El árbol utilizado es el árbol tipo descrito de la parcela experimental. El marco de plantación era 7 x 5 m^2.

Conclusiones. Los resultados parecen indicar que existen unos valores de *LAD* óptimos para la planta por encima de los cuales el incremento en E_p podría no compensar el incremento en A. Hay que recordar que el valor de la capacidad

fotosintética de las hojas se ha considerado constante e igual al medido para un *LAD* medio de 2.07 m^2 m^{-3}. Las respuestas del olivo a otras condiciones de *LAD* en la copa del árbol no se conocen y podrían modificar los resultados de este ejercicio.

Forma de la copa

Objetivos. Estudiar la influencia de la forma de la copa salvo sobre el consumo de agua y la producción del olivo.

Características de los árboles utilizados. El marco de plantación utilizado es el existente en la parcela experimental (7 × 5 m^2). Se mantiene la distribución de *LAD*. La distribución de la capacidad fotosintética se mantiene constante en toda la copa y con valores idénticos a los medidos en el árbol descrito para el experimento. La simulación se realizó para un día del mes de julio (DDA= 205). El contenido de agua en suelo se fijó en 0.17 m^3 m^{-3}. Se probaron dos tipos de copa. Una en forma de vaso con una abertura central, similar a la de los olivares de secano de la zona de El Aljarafe, que denominaremos F1, y otra de forma esférica, truncada en la parte inferior, que denominaremos F2, y que es la forma natural hacia la que tiende el olivo. Ambas se representan en la Fig. 5.20. Ya que *LAD* es igual, el volumen de F1 y F2 es el mismo, pero la proyección horizontal de F1 es mayor.

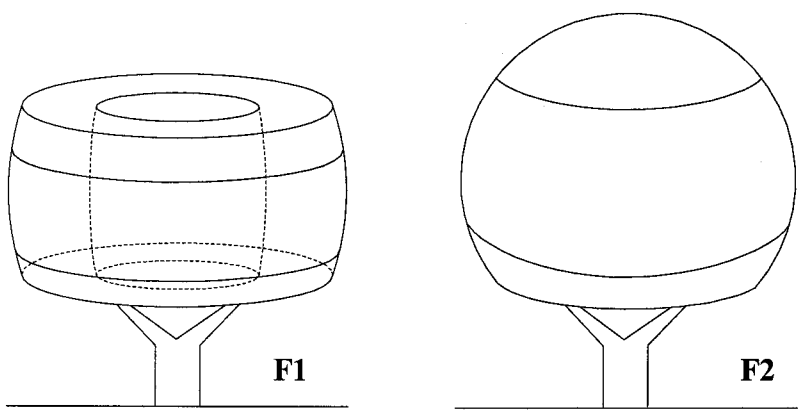


Figura 5.20. Formas geométricas utilizadas para simular mediante el modelo RATP el efecto de la forma de la copa en el comportamiento del árbol.

En El Aljarafe, y en nuestra parcela, el sistema de poda consiste en la formación de un tronco con dos ramas principales, denominadas palancas. Este sistema es muy aplicado en la zona de Sevilla en olivares de aceituna de mesa (García-Ortiz, 1996).

Resultados. Los resultados se muestran en la Tabla 5.3. La forma F1 permite interceptar más radiación que la forma F2, tanto *PAR* como *NIR* (datos de *NIR* no mostrados). La eficiencia de absorción de *PAR* (E_{PAR}) es un 6 % mayor en F1 que en F2, y la *NIR* un 4%. Las implicaciones de esto en E_p y A totales son sorprendentes, ya que la forma F1 transpira ligeramente más que la F2 (62.65 frente a 59.39 kg H_2O $día^{-1}$), y su A es significativamente mayor (99.6 frente a 83.68 g C $día^{-1}$), cuando lo esperable es lo contrario. La razón de esta aparente contradicción es que el área soleada es un 9 % mayor en F1 que en F2, probablemente debido al hueco central, que permite exponer más área foliar a la radiación directa. El valor de WUE es menor en F2, 1.4 g CO_2 kg H_2O^{-1} frente a los 1.59 de F1.

Tabla 5.3. Resultados de la simulación en olivo con dos copas de árbol diferentes, representadas en la Fig. 5.20, para un día de julio. El área foliar en ambos casos es 30 m^2. La densidad de área foliar es también idéntica y distribuida verticalmente en tres zonas como se indica en la Fig. 5.x. Se muestra la superficie foliar media (S, %) soleada y sombreada, la tasa de transpiración (E_p, L d^{-1}), la tasa de fijación de CO_2 (A, gCO_2 d^{-1}) y la eficiencia de absorción de radiación PAR (E_{PAR}, %) correspondientes a las hojas soleadas (sol) y sombreadas (somb). También se muestra la eficiencia del uso del agua (WUE, g CO_2 kg H_2O) para todo el árbol.

	S_{sol}	S_{somb}	E_{p}	E_{psomb}	A_{sol}	A_{somb}	E_{PAR}	WUE
F1	0.42	0.58	30.6	32.05	60.9	38.6	0.22	1.6
F2	0.33	0.67	25.3	34.09	50.0	33.4	0.28	1.4

En los olivares tradicionales con densidades de plantación alrededor de 100 olivos ha^{-1}, sólo un 30 % de la radiación total incidente es interceptada por la superficie foliar de los olivos Rallo (1996). En nuestro caso el porcentaje es menor para el caso de F1 y muy parecido para F2 (para el mes de julio).

Conclusiones. La forma F1 resulta más idónea, ya que permite mayores tasas de asimilación de CO_2 para valores similares de transpiración. El hueco central

permite que la superficie expuesta al sol sea mayor, con lo que se favorece la fotosíntesis.

7. CONCLUSIONES

1. El olivo presenta un marcado control estomático, que permite estabilizar la transpiración durante las horas centrales del día, a pesar del incremento en la demanda atmosférica. Este hecho ha sido documentado por primera vez a nivel de árbol mediante la medida de los flujos de transpiración por el uso de la técnica de compensación de pulso de calor.

2. Las principales variables ambientales que determinan la respuesta de los estomas son el déficit de presión de vapor y el contenido de agua en suelo. La conductancia estomática máxima se da hasta 1.5 kPa. A partir de ese valor, a medida que aumenta el déficit de presión de vapor, la conductancia estomática disminuye, según la función de Lloyd. El contenido de agua en suelo afecta a la conductancia estomática máxima que la hoja alcanza, con lo que debe tenerse en cuenta al elaborar un modelo fiable. La respuesta de la conductancia estomática máxima al contenido de agua en suelo es sigmoidal, con ausencia de respuesta a valores altos y bajos de agua.

3. El modelo de conductancia estomática de Jarvis fue capaz de simular satisfactoriamente el efecto del estrés hídrico de las hojas de olivos adultos en condiciones de campo, tras considerar la respuesta de los estomas a cuatro variables ambientales: contenido de agua en suelo, déficit de presión de vapor, temperatura de la hoja y radiación PAR. Las funciones de respuesta de la conductancia estomática para cada una de estas variables se han determinado para el caso del olivo en este trabajo.

4. Los parámetros del modelo de conductancia estomática de Ball y Berry, modificado por Leuning, son más sencillos de calcular que los del modelo de Jarvis, pero no es capaz de interpretar satisfactoriamente el efecto del estrés hídrico, al sobrestimar la conductancia estomática para contenidos de agua altos. Parece ser que esto es debido a que la relación entre la tasa de asimilación de CO_2 y la conductancia estomática en la cual se basa este modelo no es lineal, tendiendo, en cambio, a hacerse asintótica para valores de contenido de agua alto, lo que provoca un incremento en la variabilidad de

parámetro *a* del modelo. Debido a esto y a la conclusión anterior, se establece que el modelo de Jarvis es más adecuado que el de Ball y Berry, modificado por Leuning, para simular la conductancia estomática en olivo.

5. Tras determinar los valores de los parámetros del modelo de fotosíntesis de Farquhar para el olivo y su respuesta a la temperatura, y acoplarlo al modelo de Jarvis de conductancia estomática, se consiguió simular satisfactoriamente la fotosíntesis de hojas de olivo adulto en condiciones de campo sometidas a diferentes grados de estrés hídrico.

6. El cierre estomático es el principal causante de la limitación de la tasa de asimilación de CO_2 en el olivo, que puede llegar a ser de hasta el 40%. se debe al cierre estomático, llegando a alcanzar valores superiores al 40 %. Bajo condiciones de estrés hídrico la planta disminuye su capacidad fotosintética, ya que la limitación comentada no le permitiría desarrollar su máximo potencial. De este modo puede conseguir un importante ahorro en la inversión de energía relacionada con la fotosíntesis.

7. No se encontraron diferencias significativas en la distribución en el árbol del contenido de nitrógeno en las hojas, ni de la capacidad fotosintética. Sí se encontró, sin embargo, que la capacidad fotosintética era menor en los árboles más estresados. La homogeneidad encontrada dentro de cada tratamiento puede ser una consecuencia tanto de la distribución uniforme de la radiación en la copa de los olivos de la parcela experimental, como de un efecto de la disminución de la capacidad fotosintética debido al estrés hídrico.

8. El modelo RATP, tras considerar en él los modelos de conductancia estomática y fotosíntesis validados para el olivo a nivel de hoja, y tras una adecuada caracterización de la arquitectura del árbol, generó valores fiables de transpiración a nivel de árbol (el valor simulado de transpiración fue el 84 % de la transpiración determinada a partir de medidas de flujo de savia).

9. El análisis de escenarios llevado a cabo tras validar el modelo RATP a nivel de árbol, indica que es una herramienta potencial útil para evaluar distintas estrategias de manejo de la plantación. De hecho, el uso del modelo

RATP podría evitar llevar a cabo costosos y laboriosos experimentos de campo que, en el caso de árboles frutales requerirían, además, de muchos años de experimentación antes de obtener conclusiones definitivas.

8. BIBLIOGRAFÍA

Abd-El-Rahman AA , Shalaby AF y Balegh MS, 1966. Water economy of olive under desert conditions. *Flora, Abt. B., Bd.* **156**: 202-219.

Abd-El-Rahman AA y El-Sharkawi HM, 1974. Response of olive and almonds orchards to partial irrigation under dry-farming practices in semi-arid regions: II. Plant-soil water relations in olive during the growing season. *Plant and Soil*, **41**: 13-31.

Angelopoulos K, Dichio B y Xiloyannis C, 1996. Inhibition of photosynthesis in olive trees (*Olea europaea* L.) during water stress and rewatering. *J. Exp. Bot.*, **47**: 1093-1100.

Antolín MC y Sánchez-Díaz M, 1993. Effects of temporary droughts on photosynthesis of alfalfa plants. *Journal of Experimental Botany*, **44** (265): 1341-1349.

Aphalo PJ y Jarvis PG, 1991. Do stomata respond to relative humidity? *Plant, Cell and Environment*, **14**: 127-132.

Aphalo PJ y Jarvis PG, 1993. An analysis of Ball's empirical model of stomatal conductance. *Annals of Botany*, **72**: 321-327.

Arneth A, Kelliher FM, Bauer G, Hollinger DY, Byers JN, Hunt JE, McSeveny TM, Ziegler W, Vygodskaya NN, Milukova I, Sogachov A, Varlagin A y Schulze E-D, 1996. Environmental regulation of xylem sap flow and total conductance of *Larix gmelinii* trees in eastern Siberia. *Tree Physiology*, **16**: 247-255.

Assmann SM, 1988. Stomatal and non-stomatal limitations to carbon assimilation: an evaluation of the path-dependent method. *Plant, Cell and Environment*, **11**: 577-582.

Azcón-Bieto J y Osmond CB, 1983. Relationship between photosynthesis and respiration: The effects of carbohydrate status on the rate of CO2 production by respiration in darkened and illuminated wheat leaves. *Plant Physiology*, **71**: 574-581.

Badger M y Collatz GJ, 1977. Studies on the kinetics mechanisms of ribulose-1, 5-biphosphate carboxylase and oxygenase reactions, with particular reference to the effect of temperature on kinetic parameters. *Carnegie Institute of Washington year Book*, **76**: 355-361.

Badr SA y Hartmann HT, 1971. Effect of diurnally fluctuating vs. constant temperatures on flower induction and sex expression in the olive (Olea europaea). *Physiologia Plantarum* **24**: 40-45.

Baldy C, Lhotel JC y Hanocq JF, 1985. Efectos de la radiación solar en la función fotosintética del olivo. *Olivae* **8**: 18-23.

Ball MC y Farquhar GD, 1984. Photosynthetic and stomatal responses of two mangrove species, *Aegiceras corniculatum* and *Avicennia marina*, to long term salinity and humidity conditions. *Plant Physiology*, **74**: 1-6.

*Ball TJ, Woodrow IE y Berry JA, 1987. A model predicting stomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under different environmental conditions. En: Biggens J (ed.), *Progress in photosynthesis research*. Martinus Nijhoff Publishers, Dordrecht, the Netherlands, **Vol. IV. 5**: 221-224.

Becker P, Tyree MT y Tsuda M, 1999. Hydraulic conductances of angiosperms versus conifers: similar transport sufficiency at the whole plant level. *Tree Physiology*, **19**: 445-452.

Berry J y Björkman O, 1980. Photosynthetic temperature response and adaptation to temperature in higher plants. *Annual Review on Plant Physiology*, 31: 491-543.

Blackman PG y Davies WJ, 1985. Root to shoot communication in maize plants of the effects of soil drying. *Journal of Experimental Botany*, **162** (36): 39-48.

Bongi G y Loreto F, 1989. Gas-exchange properties of salt-stressed olive (*Olea europaea* L.) leaves. *Plant Physiology*, **90**: 1408-1416.

Bongi G y Palliotti A, 1994. Olive. En: Schaffer B y Andersen PC (eds.), *Handbook of Environmental Physiology of Fuit Crops. Volume I: Temperate Crops*. CRC Press, Inc., pp. 165-187.

Bongi G, Mencuccini M y Fontanazza G, 1987. Photosynthesis of olive leaves: effect of light flux density, leaf age, temperature, peltates, and H2O vapor pressure deficit on gas exchange. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **112** (1): 143-148.

Bonhomme R, 1993. The solar radiation: characterization and distribution in the canopy. En: Varlet-Grancher C, Bonhomme R y Sinoquet H. (eds.), *Crop structure and light microclimate. Characterization and applications.* INRA, París. 518 pp.

Bradford KJ y Hsiao TC, 1982. Physiological responses to moderate water stress. En: Lange OL, Nobel PS, Osmond CB y Ziegler H (eds.), *Physiological plant ecology II. Water relations and carbon assimilation.* Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 263-324.

Bréda N, Granier A, Barataud F y Moyne C, 1995. Soil water dynamics in an oak stand. *Plant and Soil*, **172**: 17-27.

Brooks A y Farquhar GD, 1985. Effect of temperature on the CO2/O2 specificity of ribulose-1, 5-biphosphate carboxylase/oxygenase and the rate of respiration in the light. *Planta*, **165**: 397-406.

Burke JJ, Mahan JR y Hatfield JL, 1988. Crop-specify thermal kinetic windows in relation to wheat and cotton biomass production. *Agronomy Journal*, **80**: 553-556.

Burschka C, Lange OL y Hartung W, 1985. Effects of abcisic acid on stomatal conductance and photosynthesis in leaves of intact *Arbutus unedo* plants under natural conditions. *Oecologia*, **67**: 593-595.

Caemmerer S von y Farquhar GD, 1981. Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta*, **153**: 376-387.

Caldwell MM, Meister H-P, Tenhunen JD y Lange OL, 1986. Canopy structure, light microclimate and leaf gas exchange of Quercus coccifera L. in a Portuguese macchia: measurements in different canopy layers and simulations with a canopy model. *Trees*, **1**: 25-41.

Cermák J, Cienciala E, Kucera J y Hällgren JE, 1992. Radial velocity profiles of water flow in trunks of Norway spruce and oak and the response of spruce to severing. *Tree Physiology*, **10**: 367-380.

Cermak J y Nadezhdina NE, 1998. Sapwood as the scaling parameter-defining according to xylem water content or radial pattern of sap flow? *Ann. Sci. For.*, **55**: 509-521.

Chen SG, Shao BY, Impens I y Ceulemans R, 1994. Effects of plant canopy structure on light interception and photosynthesis. J. Quant. Spectrosc. Radiat. Transfer, 52: 115-123.

Clothier BE y Green SR, 1994. Rootzone processes and the efficient use of irrigation water. *Agricultural Water Management*, **25**: 1-12.

Cochard H, Bréda N y Granier A, 1996. Whole tree hydraulic conductance and water loss regulation in *Quercus* during drought: evidence for stomatal control of embolism? *Ann. Sci. For.*, **53**: 197-206.

Cowan, IR, 1977. Stomatal behavior and environment. *Advances in Botanical Research*, **4**: 117-228.

Cowan IR, 1982. Regulation of water use in relation to carbon gain in higher plants. En: Lange OL, Nobel PS, Osmond CB y Ziegler H (eds.), *Physiological plant ecology II. Water relations and carbon assimilation*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 589-613.

Cowan IR, 1986. Economics of carbon fixation in higher plants. En: Givnish TJ (ed.), *On the economy of plant form and function*. Cambridge University Press, 133-170.

Cowan IR y Farquhar GD, 1977. Stomatal function in relation to leaf metabolism and environment. *Symposium of Society for Experimental Biology*, **31**: 471-505.

Coyea MR y Margolis HA, 1992. Factors affecting the relationship between sapwood area and leaf area of balsam fir. *Can. For. J. For. Res.*, **22**: 1684-1693.

Daudet FA, Le Roux X, Sinoquet H y Adam B, 1999. Spatial variation of wind sped and leaf boundary layer conductance within a walnut tree (*Juglans regia* L.) crown; consequences on gas exchange and leaf-to-atmosphere coupling. *Agricultural and Forest Meteorology*, **35**: 309-327.

Davies WJ, Metcalfe J, Lodge TA y da Costa AR, 1986. Plant growth substances and the regulation of growth under drought. *Australian Journal Plant Physiology*, **13**: 105-125.

Dehindsa RS y Cleland RE, 1975. Water stress and protein synthesis. I. Differential inhibition of protein synthesis. *Plant Physiology*, **55**: 778-781.

Denney JO y McEachern GR, 1985. Modeling the thermal adaptability of the olive (Olea europaea L.) in Texas. *Agricultural and Forest Meteorology*, **35**: 309-327.

Dewar, RC, 1997. A simple model of light and water use evaluated for *Pinus radiata*. *Tree Physiology*, **17**: 259-265.

Dichio B, Xiloyannis C, Celano G y Angelopoulos K, 1994. Response of olive trees subjected to various levels of water stress. *Acta Horticulturae*, **356**: 211-214.

Dichio B, Nuzzo V, Xiloyannis C y Angelopoulos K, 1997. Drought stress-induced variation of pressure-volume relationships in *Olea europaea* L. cv "Coratina". Proc. 2nd Int. Sym. on irrigation of hort. crops. Acta Hort., **442** (2): 401-409.

Doorenbos J y Pruitt WO, 1977. Guidelines for predicting crop water requirements. *FAO Irrigation and Drainage Paper No. 24*, 2nd ed., FAO, Rome.

Downton WJS, Loveys BR y Grant WJR, 1988. Non-uniform stomatal closure induced by water stress causes putative non-stomatal inhibition of photosynthesis. *New Phytologist*, **110**: 503-509.

Drossopoulos JB y Niavis CA, 1988. Seasonal changes of the metabolites in the leaves, bark and xilem tissues of olive tree (*Olea europaea*, L) II. Carbohydrates. *Annals of Botany*, **62**: 321-327.

Ehleringer J y Björkman O, 1977. Quantum yields for CO_2 uptake in C3 y C4 plants. Dependence on temperature, CO_2 y O_2 concentration. *Plant Physiology*, **59**: 86-90.

Elfving DC, 1991. Crop response to trickle irrigation. *Horticultural Reviews*, **4**: 1-48.

Ellsworth DS y Reich PB, 1992. Water relations and gas exchange of *Acer saccharum* seedlings in contrasting natural light and water regimes. *Tree Physiology*, **10**: 7306-7316.

Ellsworth DS y Reich PB, 1993. Canopy structure and vertical patterns of photosynthesis and related leaf traits in a deciduous forest. *Oecologia*, **96**: 169-178.

Evans J. (1989) Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C3 plants. *Oecologia*, **78**: 9-19.

Farquhar GD, 1978. Feedforward responses of stomata to humidity. *Australian Journal of Plant Physiology*, **5**: 787-800.

Farquhar GD y Caemmerer S von, 1982. Modelling of photosynthetic response to environmental conditions. En: Lange OL, Nobel PS, Osmond CB y Ziegler H (eds.), *Physiological plant ecology II. Water relations and carbon assimilation.* Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 549-587.

Farquhar GD, Caemmerer S von y Berry JA, 1980. A biochemical model of photosynthetic CO_2 assimilation in leaves of C3 species. *Planta*, **149**: 78-90.

Farquhar GD, Dubbe DR y Raschke K, 1978. Gain of the feedback loop involving carbon dioxide and stomata. Theory and measurement. *Plant Physiology*, **62**: 406-412.

Farquhar GD y Sharkey TD, 1982. Stomatal conductance and photosynthesis. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **33**: 317-345.

Farquhar GD y Wong SC, 1984. An empirical model of stomatal conductance. *Aust. J. Plant Physiol.*, **11**: 191-210.

Fernández JE, 1989. *Comportamiento del olivo (Olea europaea L., var. Manzanillo) sometido a distintos regímenes hídricos, con especial referencia a la dinámica del sistema radicular y de la transpiración.* Tesis Doctoral, Departamento de Agronomía, Universidad de Córdoba. 271 pp.

Fernández JE y Moreno F, 1999. Water use by the olive tree. *Journal of crop production*, **2**: 101-162.

Fernández JE, Moreno F, Cabrera F, Arrue JL y Martín-Aranda J, 1991. Drip irrigation, soil characteristics and the root distribution and root activity of olive trees. *Plant and Soil*, **133**: 239-251.

Fernández JE, Moreno F, Girón IF y Blázquez OM, 1997. Stomatal control of water use in olive tree leaves. *Plant Soil*, **190**: 179-192.

Fernández JE, Moreno F, Clothier BE y Green SR, 1996. Aplicación de la técnica de compensación de flujo de calor a la medida de flujo de savia en olivo. *Proc. del XIV Congreso Nacional de Riegos*. Aguadulce (Almería), 11-13 Junio, pp. 1-7.

Fernández JE, Moreno F, Martín-Aranda J y Fereres E, 1992. Olive-tree root dynamics under different soil water regimes. *Agr. Med.*, **122**: 225-235

Fernández JE, Palomo MJ, Díaz-Espejo A, Girón IF y Moreno F. 1998. Measuring sap flow in olive trees: potentialities and limitations of the compensation heat-pulse technique. *Proc. of the 4th Workshop on Measuring Sap Flow in Intact Plants*. Zidlochovice, Czech Republic, 3-4 November, 16.

Fernández-Escobar R, 1997. Fertilización. En: Barranco D, Fernández-Escobar D y Rallo L (eds.), *El cultivo del olivo*. MundiPrensa Madrid, Barcelona, Méjico. 605 pp.

Field CB, 1987. Leaf-Age effects on stomatal conductance. En: Zeiger E, Farquhar GD y Cowan IR (eds.), *Stomatal Function*. Stanford University Press, Stanford, California, 367-384.

Field C, Merino J y Mooney HA, 1983. Compromises between water-use efficiency and nitrogen-use efficiency in five species of California evergreens. *Oecologia*, **60**: 384-389.

Field C y Mooney HA, 1986. The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. En: Givnish TJ (ed.), *On the economy of plant form and function.* Cambridge University Press, 25-55.

Franks PJ, Cowan IR y Farquhar GD, 1997. The apparent feedforward response of stomata to air vapour pressure deficit: information reveled by different experimental procedures with two rainforest trees. *Plant, Cell and Environment*, **20**: 142-145.

Friend AD, 1991. Use of a model of photosynthesis and leaf microambient to predict optimal stomatal conductance and leaf nitrogen partitioning. *Plant, Cell and Environment*, **14**: 895-905.

Gallego HA, Rico M, Moreno G y Santa Regina I, 1994. Leaf water potential and stomatal conductance in *Quercus pyrenaica* Willd. forest: vertical gradients and response to environmental factors. *Tree Physiology*, **14**: 1039-1047.

García-Ortiz A, Fernández A, Pastor M y Humanes J, 1996. En: Barranco D, Fernández-Escobar D y Rallo L (eds.), *El cultivo del olivo*. MundiPrensa Madrid, Barcelona, Méjico. 605 pp.

Génard M y Huguet J-G, 1996. Modelling response of peach fruit growth to water stress. *Tree Physiol.*, **16**: 407-415.

Gollan T, Passioura JB y Munns R, 1986. Soil water status affects the stomatal conductance of fully turgid wheat and sunflower leaves. *Aust. J. Plant Physiol.*, **13**: 459-464.

Gollan T, Turner NC y Shulze E-D, 1985. The responses of stomata and leaf gas exchange to vapour pressure deficits and soil water content. III. In the sclerophyllous woody species *Nerium oleander*. *Oecologia*, **65**: 356-362.

Grammatikopoulos G, Karabourniotis G y Kyparissis A, 1994. Leaf hairs of olive (Olea europaea) prevent stomatal closure by ultraviolet-B radiation. *Australian Journal of Plant Physiology*, **21**: 293-301.

Grantz DA, 1990. Plant response to atmospheric humidity. *Plant, Cell and Environment*, **13**: 667-679.

Green SR, 1998. Measurements of sap flow by the heat-pulse method. An Instruction Manual for the HPV system. *HortResearch internal Report IR98*.

Green SR y Clothier BE, 1988. Water us of kiwifruit vines and apple trees by the heat-pulse technique. *Journal of Experimental Botany*, **198**: 115-123.

Goldhamer DA, Dunai J y Ferguson F, 1994. Irrigation requirements of olive trees and responses to sustained deficit irrigation. *Acta Horticulturae*, **356**: 172-175.

Gutierrez MV, Meinzer FC y Grantz DA, 1994. Regulation of transpiration in coffee hedgerows: covariation of environmental variables and apparent responses of stomata to wind and humidity. *Plant, Cell and Environment*, **17**: 1305-1313.

Gutschick VP y Wiegel FW, 1988. Optimizing the canopy photosynthetic rate by patterns of investment in specific leaf mass. *American Naturalist*, **132**: 67-86.

Hall AE, 1982. Mathematical models of plant water loss and plant water relations. En: Lange OL, Nobel PS, Osmond CB y Ziegler H (eds.), *Physiological plant ecology II. Water relations and carbon assimilation.* Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 231-261.

Harley PC y Tenhunen JD, 1991. Modelling the photosynthetic response of C3 leaves to environmental factors. En: Boote KJ y Loomis RS (eds.), *Modelling crop photosynthesis-from Biochemistry to canopy*. CSSA Special Publication no.19, American Society of Agronomy and Crop Science of America, Madison, Wisconsin, USA, 17-39.

Harley PC, Tenhunen JD y Lange OL, 1986. Use of an analytical model to study limitations on net photosynthesis in *Arbutus unedo* under field conditions. *Oecologia*, **70**: 393-401.

Harley PC, Thomas RB, Reynolds JF y Strain BR, 1992. Modelling photosynthesis of cotton grown in elevated CO2. *Plant, Cell and Environment*, **15**: 271-282.

Harley PC, Weber JA y Gates DM, 1985. Interactive effects of light, leaf temperature, CO2 and O2 on photosynthesis in soybean. *Planta*, **165**: 249-263.

Hartmann HT, 1953. Effect of winter chilling on fruitfulness and vegetative growth in the olive. *Proceedings of the American Society for Horticultural Science*, **62**: 184-190

Hartmann HT y Opitz KW, 1980. *Olive production in California*. University of California, leaflet 2474.

Hinckley TM, Duhme F, Hinckley AR y Ritcher H, 1980. Water relations of drought hardy shrubs: osmotic potential and stomatal reactivity. *Plant, Cell and Environment*, **3**: 131-140.

Hirose T y Werger MJA, 1987. Maximizing daily canopy photosynthesis with respect to the leaf nitrogen allocation patterns in the canopy. *Oecologia*, **72**: 520-526.

Hirose T, Werger MJA, Pons TL y Van Rheenen JWA, 1988. Canopy structure and leaf nitrogen distribution in a stand of *Lysimachia vulgaris* L. as influenced by stand density. *Oecologia*, **77**: 145-150.

Hogg EH y Hurdle PA, 1997. Sap flow in trembling aspen: implications for stomatal responses to vapor pressure deficit. *Tree Physiology*, **17**: 501-509.

Hollinger DY, 1996. Optimality and nitrogen allocation in a tree canopy. *Tree Physiology*, **16**: 627-634.

Hsiao TC, 1973. Plant responses to water stress. *Ann Rev. Plant Physiol.*, **24**: 519-570.

Infante JM, Rambal S y Joffre R, 1997. Modelling transpiration in holm-oak savannah: scalling up from the leaf to the tree scale. *Agricultural and Forest Meteorology*, **87**: 273-289.

Isebrands JG, Rauscher HM, Crow TR y Dickmann DI, 1989. Whole-tree growth process models based on structural-functional relationships. En: Dixon RK, Meldahl RS, Ruark GA y Warren WG (eds.), *Process modelling of forest growth responses to environmental stress*. Timber Press, Portland, 96-112.

Jarvis PG, 1976. The interpretation of the variation in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* , **273**: 593-610.

Jarvis PG y Leverenz JW, 1983. Productivity of temperate, deciduous and evergreen forest. En: Lang OL, Nobel PS, Osmond CB y Zielgler H (eds.). Physiological Plant Ecology IV. Ecosystem processes: Mineral cycling, productivity and Man's influence. *Encyclopedia of Plant Physiology, New Series, Vol. 12D* Springer-Verlag, Berlin. Pp **243-280**.

Jarvis PG y McNaughton KG, 1986. Stomatal control of transpiration: scaling up from leaf to region. *Adv. Ecol. Res.*, **15**: 1-49.

Jarvis PG y Morison JIL, ??. The control of transpiration and photosynthesis by stomata. En: Jarvis PG y Mansfield TA (eds.), *Stomatal Physiology*. Cambridge University Press.

Jones HG, 1983. *Plants and microclimate*. Cambridge University Press, New York. 323 pp.

Jones HG, 1998. Stomatal control of photosynthesis and transpiration. *Journal of Experimental Botany*, **49**: 387-398.

Jones HG y Sutherland RA, 1991. Stomatal control of xylem embolism. *Plant, Cell and Environment*, **14**: 607-612.

Jones JB, 1982. *Journal of Plant Nutrition*, **5** (8), 1003-1030.

Kaiser W M, 1987. Effects of water deficit on photosynthetic capacity. *Physiol. Plantarum*, **71**: 142-149.

Karabourniotis G, Kyparissis A y Manetas Y, 1993. Leaf hairs of Olea europaea protect underlying tissues against ultraviolet-B radiation damage. *Environmental and Experimental Botany*, **3**: 341-345

Kellomäki S y Strandman H, 1995. A model of the structural growth of young Scots pine crowns based on light interception by shoots. *Ecol. Model.*, **80**, 237-250.

Kicheva MI, Tsonev TD y Popova LP, 1994. Stomatal and nonstomatal limitations to photosynthesis in two wheat cultivars subjected to water stress. *Photosynthetica*, **30** (1): 107-116.

Kimes DS y Kirchner JA, 1982. Radiative transfer model for heterogeneous 3D scenes. *Appl. Opt.*, **21**: 4119-4129.

Koide RT, Robichaux RH, Morse SR y Smith CM, 1989. Plant water status, hydraulic resistance and capacitance. En: Pearcy RW, Ehleringer J, Mooney HA y Rundel PW (eds.), *Plant Physiological Ecology*. 161-183.

Kramer PJ y Boyer JS, 1995. *Water relations of plants and soils*. Academic Press, New York, London. 495 pp.

Kull O y Jarvis PG, 1995. The role of nitrogen in a simple scheme to scale up photosynthesis from leaf to canopy. *Plant, Cell and Environment*, **18**: 1174-1182.

Lange OL, Harley PC, Beyschlag W y Tenhunen JD, 1987. Gas exchange methods for characterizing the impact of stress on leaves. En: Tenhunen LD, Catarino FM, Lange OL y Oechel WC (eds.), *Plant response to stress. Functional analysis in Mediterranean ecosystems*. Springer-Verlag. Berlín, New York, London.

Lange OL, Lösch R, Schulze ED y Kappen L, 1971. Responses of stomata to changes in humidity. *Planta*, **100**: 76-86.

Lange OL, Tenhunen JD y Beyschlag W, 1985. Effects of humidity during diurnal courses of the CO2 and light saturated rate of net CO2 uptake in the sclerophyllus leaves of *Arbutus unedo*. *Oecologia*, **67**: 301-304.

Larsen FE, Higgins SS y Al Wir A, 1989. Diurnal water relations of apple, apricot, grape, olive and peach in an arid environment (Jordan). *Scientia Horticulturae* , **39**: 211-222.

Lavee S, 1985. Olea europaea. En: Halevy AH (ed.) *CRC Handbook of flowering, Volumen III*. CRC Press, Inc., pp. 261-276.

Lavee S, Nashef M, Wodner M y Harshemesh H, 1990. The effect of complementary irrigation added to old olive trees (*Olea europaea* L.) cv. Souri on fruit characteristics, yield and oil production. *Advances in Horticultural Science*, **4**: 135-138.

Lavee S, 1996. Biology and physiology of the olive. En: *World Olive Enciclopaedia*, ed. COI, pp. 59-110.

Lawlor DW, 1995. The effects of water deficit on photosynthesis. En: Smirnoff (ed.), *Environment and plant metabolism. Flexibility and acclimation*. Bios Scientific Publishers, Oxford. 270 pp.

Le Roux X, Grand S, Dreyer E y Daudet F-A, 1999. Parameterization and testing of a biochemically based photosynthesis model for walnut (*Junglans regia*) trees and seedlings. *Tree Physiology*, **19**: 481-492.

Le Roux X, Sinoquet H y Vandame M, 1999. Spatial distribution of leaf dry weight per area and leaf nitrogen concentration in relation to local radiation regime within an isolated tree crown. *Tree Physiology*, **19**: 181-188.

Leon JM y Bukovac MJ, 1978. Cuticle development and surface morphology of olive leaves with reference to penetration of foliar-applied chemicals. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, **103**: 465-472.

Leuning R, 1995. A critical appraisal of a combined stomatal-photosynthesis model for C3 plants. *Plant, Cell and Environment*, **18**: 339-355.

Leuning R, 1997. Scaling to a common temperature improves the correlation between the photosynthesis parameters Jmax and Vcmax. *Journal of Experimental Botany*, **48** (307): 345-347.

Leuning R, Cromer RN y Rance S, 1991. Spatial distributions of foliar nitrogen and phosphorus in crows of *Eucalytus grandis*. *Oecologia*, **88**: 504-510.

Leuning R, Kelliher FM, De Pury DGG y Schulze E-D, 1995. Leaf nitrogen, photosynthesis, conductance and transpiration: scaling from leaves to canopies. *Plant, Cell and Environment*, **18**: 1183-1200.

Lewis JD, Griffin KL, Thomas RB y Strain BR, 1994. Phosphorus supply affects the photosynthetic capacity of loblolly pine grown in elevated carbon dioxide. *Tree Physiology*, **14**: 1229-1244.

Lo Gullo MA y Salleo S, 1988. Different strategies of drought resistance in three Mediterranean sclerophyllous trees growing in the same environmental conditions. *New Phytol.*, **108**: 267-276.

Lohammer T, Larsson S, Linder S y Falk SO, 1980. FAST - Simulation models of gaseous exchange in Scots Pine. *Ecological Bulletin*, **32**: 505-523.

Long SP y Hällgren J-E, 1987. Measurement of CO2 assimilation by plants in the field and the laboratory. En: Coombs J, Hall DO, Long SP y Scurlock JMO (eds.), *Techniques in bioproductivity and photosynthesis*. 2ª edición. 298 pp.

Loreto F y Sharkey TD, 1990. Low humidity can cause uneven photosynthesis in olive (*Olea europaea* L.) leaves. *Tree Physiology*, **6**: 409-415.

Lösch R y Tenhunen JD, ??. Stomatal responses to humidity-phenomenon and mechanism. En: Jarvis PG y Mansfield TA (eds.), *Stomatal Physiology*. Cambridge University Press.

Lloyd J, 1991. Modelling stomatal responses to environment in *Macadamia integrifolia*. *Aust. J. Plant Physiol.*, **18**: 649-660.

Mahan JR y Upchurch DR, 1988. Maintenance of constant leaf temperature by plants. I. Hypothesis-limited homeothermy. *Enviromental and Experimental Botany*, **28**: 351-357.

Mantovani CE, 1994. Desarrollo y evaluación de modelos para el manejo del riego: determinación de la evapotranspiración y efectos de la uniformidad de aplicación del riego sobre la producción de los cultivos. *Tesis Doctoral. Universidad de Córdoba.*

Mariscal MJ, Orgaz F y Villalobos F, 2000. Modelling and measurement of radiation interception by olive canopies. *Agricultural and Forest Meteorology*, **100**: 183-197.

Martin B y Ruiz-Torres NA, 1992. Effects of water-deficit stress on photosynthesis, its components and component limitations, and on water use efficiency in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Physiology*, **100**: 733-739.

Martín-Aranda J, Arrúe-Ugarte JL, Muriel-Fernández JL, 1975. Evapotranspiration regime and water economy physical data in olive grove soils in SW Spain. *Agrochimica*, 1: 82-87.

McNaughton KG, Green SR, Black TA, Tynan BR y Edwards WRN, 1992. Direct measurement of net radiation and photosynthetically active radiation absorbed by a single tree. *Agricultural and Forest Meteorology*, **62**: 87-107.

McNaughton KG y Jarvis PG, 1991. Effects of spatial scale on stomatal control of transpiration. *Agricultural and Forest Meteorology*, **54**: 279-301.

Meinzer FC, Goldstein G, Holbrook NM, Jackson P y Cavelier J, 1993. Stomatal and environmental control of transpiration in a lowland tropical forest tree. *Plant, Cell and Environment*, **16**: 429-436.

Meinzer FC y Grantz DA, 1991. Coordination of stomatal, hydraulic, and canopy boundary layer properties: Do stomata balance conductances by measuring transpiration? *Physiol. Plant.*, **83**: 324-329.

Meinzer FC, Hinckley TM y Ceulemans R, 1997. Apparent responses of stomata to transpiration and humidity in a hybrid poplar canopy. *Plant Cell Environment*, **20**: 1301-1308.

Mencuccini M y Grace J, 1995. Climate influences the leaf area/sapwood area ratio in Scots pine. *Tree Physiology*, **15**: 1-10.

Michelakis N, Vouyoukalou E y Clapaki G, 1996. Water use and soil moisture depletion by olive trees under different irrigation conditions. *Agricultural and Forest Meteorology*, **29**: 315-325.

Mohanty P y Boyer JS, 1976. Chloroplast response to low leaf water potentials. IV. Quantum yield is reduced. *Plant Physiology*, **57**: 704-709.

Monteith JL, 1973. *Principles of environmental physics*. Edward Arnold. London. 214 pp.

Monteith JL, 1977. Climate and the efficiency of crop production in Britain. *Phil. Trans. R. Soc. London, Series B*, **281**: 277-294.

Monteith JL, 1995. A reinterpretation of stomatal responses to humidity. *Plant, Cell and Environment*, **18**: 357-364.

Monteith JL y Unsworth MH, 1990. Principles of environmental physics. Edward Arnold, London.

Moon P, Spencer DE, 1942. Illumination from a non-uniform sky. *Trans. Illum. Eng. Soc.*, **37**: 707-712.

Moreno F, Vachaud G y Martín-Aranda J. 1983. Caracterización hidrodinámica de un suelo de olivo. Fundamentos teóricos y métodos experimentales. *An. Edaf. Agrobiol.*, **42**: 695-721.

Moreno F, Fernández JE, Clothier BE y Green SR, 1996. Transpiration and root water uptake by olive trees. *Plant and Soil*, **184**: 85-96.

Morettini A, 1972. Olivicoltura. R.E.D.A. Roma.

BIBLIOTECA FACULTAD BIOLOGIA SEVILLA

Mott KA y Parkhurst DF, 1991. Stomatal responses to humidity in air and helox. *Plant, Cell and Environment*, **14**: 509-515.

Mudarra JL, 1988. *Reconocimiento de los suelos de la comarca de El Aljarafe (Sevilla)*. Publicaciones del CSIC.

Myneni RB, Asrar G, Kanemasu ET, Lawlor DJ y Impens I, 1986. Canopy architecture, irradiance distribution on leaf surfaces and consequent photosynthetic efficiencies in heterogeneous plant canopies. Part I. Theoretical considerations. *Agricultural and Forest Meteorology*, **37**: 189-204.

Myneni RB, 1991. Modeling radiative transfer and photosynthesis in three-dimensional vegetation canopies. *Agric. For. Meteorol.*, **55**: 323-344.

Naugier JP, 1985. *Méthodes de calcul numérique*. 2nd Ed. Masson Ed., París. 325 pp.

Navarro C y Parra MA, 1996. Plantación. En: Barranco D, Fernández-Escobar D y Rallo L (eds.), *El cultivo del olivo*. MundiPrensa Madrid, Barcelona, Méjico. 605 pp.

Niinemets Ü, 1995. Distribution of foliar carbon and nitrogen across the canopy of *Fagus sylvatica*: adaptation to a vertical light gradient. *Oecologia*, **16**: 525-541.

Niinemets Ü y Tenhunen JD, 1997. A model separating leaf structural and physiological effects on carbon gain along light gradients for the shade-tolerant species *Acer saccharum*. *Plant, Cell and Environment*, **20**: 845:866.

Ögren E, 1993. Convexity of the photosynthetic light-response curve in relation to intensity and direction of light during growth. *Plant Physiology*, **101**: 1013-1019.

Orgaz F y Fereres E, 1996. Riego. En: Barranco D, Fernández-Escobar D y Rallo L (eds.), *El cultivo del olivo*. Ed. Mundiprensa. 606 pp.

Ozisik NM, 1981. *Radiative transfer*. Wiley, New York, 575 pp.

Palliotti A, Bongi G y Rocchi P, 1994. Peltate trichomes effects on photosynthetic gas exchange of Olea europaea L leaves. *Plant Physiology*, **13**: 35-44.

Palmer JW, Avery DJ y Wertheim SJ, 1992. Effect of apple tree spacing and summer pruning on leaf area distribution and light interception. *Scientia Horticulturae*, **52**: 303-313.

Palomo MJ, 2000. *Aplicación del método de compensación de pulso de calor para medir flujo de savia en olivo.* Tesis doctoral. Departamento de Agronomía. Universidad de Córdoba.

Palomo MJ, Díaz-Espejo A, Fernández JE, Moreno F y Girón IF, 1999. Water balance in an olive orchard. *Proc. of the Third International Symposium on Irrigation of Horticultural Crops*. Estoril, Portugal, 28 junio - 2 julio. Pp. 91.

Phillips N, Oren R y Zimmermann R, 1996. Radial patterns of xylem sap flow in non-, diffuse- and ring- porous tree species. *Plant, Cell and Environment*, **19**: 983-990.

Rallo L, 1997. Fructificación y producción. En: Barranco D, Fernández-Escobar D y Rallo L (eds.), *El cultivo del olivo*. MundiPrensa Madrid, Barcelona, Méjico. 605 pp.

Raupach MR, Finnigan JJ, 1988. `Single-layer models of evaporation from plant canopies are incorrect but useful, whereas multilayer models are correct but useless': Discuss Aust. J. Plant Physiol., 15: 705-716.

Renou J-L, Gerbaud A, Just D y André M, 1990. Differing substomatal and chloroplastic CO2 concentrations in water-stressed wheat. *Planta*, **182**: 415-419.

Resemann A y Raschke K, 1984. Midday depressions in stomatal and photosynthetic activity of leaves of *Arbutus unedo* are cause by large water-vapor pressure differences between leaf and air. *Plant Physiology*, **75**, Suppl: 66.

Rhizopoulou S, Meletiou-Christou MS y Diamantoglou S, 1991. Water relations for sun and shade leaves of four Mediterranean evergreen sclerophylls. *J. Exp. Bot.*, **42**: 627-635.

Richards LA, 1948. Porous plate apparatus for measuring moisture retention and transmission by soil. *Soil Sci.*, **66**: 105-110.

Rieger M, 1995. Offsetting effects of reduced root hydraulic conductivity and osmotic adjustment following drought. *Tree Physiology*, **15**: 379-385.

Ross J, 1981. *The radiation regime and architecture of plant stand.* Dr. Junk Publishers, The Hague, 391 pp.

Sadras VO y Milroy SP, 1996. Soil-water thresholds for the responses of leaf expansion and gas exchange: a review. *Field Crops Research*, **47**: 253-266.

Sage RF y Sharkey TD, 1987. The effect of temperature on the occurrence of O2 and CO2 insensitive photosynthesis in field grown plants. *Plant Physiology*, **84**: 658-664.

Sage RF, Sharkey TD y Seeman JR, 1989. Acclimatation of photosynthesis to elevated CO2 in five C3 species. *Plant Physiology*, **84**: 590-596.

Sala A y Tenhunen JD, 1996. Simulations of canopy net photosynthesis and transpiration in *Quercus ilex* L. under the influence of seasonal drought. *Agricultural and Forest Meteorology*, **78**: 203-222.

Schwabe WW y Lionakis SM, 1996. Leaf attitude in olive relation to drought resistance. *Journal of Horticultural Science*, **71**: 157-166.

Schulze E-D y Hall AE, 1982. Stomatal responses, water loss and CO2 assimilation rates of plants in contrasting environments. En: Lange OL, Nobel PS, Osmond CB y Ziegler H (eds.), *Physiological plant ecology II. Water relations and carbon assimilation*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 181-229.

Seemann JR y Critchley, 1985. Effects of salt stress on the growth, ion content, stomatal behaviour and photosynthesis capacity of a salt-sensitive species, *Phaseolus vulgaris. Planta*, **164**: 151-162.

Sharkey TD, 1985. Photosynthesis in intact leaves of C3 plants: physics, physiology and rate limitations. *The Botanical Review*, **51**: 669-677

Sharkey TD y Ogawa T, 1987. Stomatal responses to light. En: Zeiger E, Farquhar GD y Cowan IR (eds.), *Stomatal Function*. Stanford University Press, Stanford, California, 195-208.

Sheriff DW, 1977. The effect of humidity on water uptake by, and viscous flow resistance of excised leaves of a number of species: physiological and anatomical observations. *Journal of Experimental Botany*, **41**: 1081-1082.

Sheriff DW, 1984. Epidermal transpiration and stomatal responses to humidity: some hypothesis explored. *Plant, Cell and Environment*, **7**: 669-677.

Shrive SC y McBride RA, 1995. Physiological responses of red maple saplings to sub-irrigation with an untreated municipal landfill leachate. *Waste Management & Research*, **13**: 219-239.

Sinoquet H, Bonhomme R, 1991. A theorical analysis of radiation interception in a two species plant canopy. *Math. Biosc.*, **105**: 23-45.

Sinoquet H y Bonhomme R, 1992. Modeling radiative transfer in mixed and row intercropping systems. *Agric. For. Meteorol.*, **62**: 219-240.

Sinoquet H y Rivet P, 1997. Measurement and visualization of the architecture of an adult tree based on a three-dimensional digitising device. *Trees*, **11**: 265-270.

Sinoquet H, Le Roux X, Ameglio T y Daudet FA, 2000. Modélisation de la distribution spatiale du microclimat lumineux, de la transpiration et de la photosynthèse: application à un arbre isolé. En: INRA, París (ed.), *Fonctionnement des peuplements végétaux sous contraintes environmentales*. París (France). INRA, París, 20-21 January 2000.

Smith GS, Klages KU, Green TGA y Walton EF, 1995. Changes in abcisic acid concentration, surface conductance, and water content of developing kiwifruit. *Scientia Horticulturae*, **61**: 13-27.

Sprugel DG, Hinckley TM y Schaap W, 1991. The theory and practice of branch autonomy. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **22**: 309-334.

Stewart JB, 1988. Modelling surface conductance of pine forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 43: 19-35.

Sukenik A, Bennett J y Falkowski P, 1987. Light-saturated photosynthesis-limited by electron transport or carbon fixation? *Bioquim. Byophys. Acta*, **891**: 205-215.

Swanson RH, 1962. An instrument for detecting sap movement in woody plants. USDA Forest Service, Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station, Fort Collins, Colorado, Station paper, **68**, Pp. 16.

Swanson RH, 1983. *Numerical and experimental analyses of implanted-probe heat pulse velocity theory.* Ph. D. Thesis, Department of Botany, University of Alberta, Canada.

Swanson RH, 1994. Significant historical developments in thermal methods for measuring sap flow in trees. *Agricultural and Forest Meteorology*, **72**: 113-132.

Swanson RH y Whitfield DWA, 1981. A numerical analysis of heat pulse velocity theory and practice. *Journal of Experimental Botany*, **32**: 221-239.

Takenaka A, 1994. A simulation model of tree archictecture development based on growth response to local light environment. J. Plant Res., 107: 321-330.

Tardieu F y Simonneau T, 1998. Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modelling isohydric and anisohydric behaviours. *Journal of Experimental Botany* , **49**: 419-432.

Tenhunen JD, Lange OL, Gebel J, Beyschlag W y Weber JA, 1984. Changes in photosynthetic capacity, carboxilation efficiency and CO_2 compensation point associated with midday stomatal closure and midday depression of net CO_2 exchange of leaves of *Quercus suber*. *Planta*, **162**: 193-203.

Tenhunen JD, Lange OL, Harley PC, Beyschlag W y Meyer A, 1985. Limitations due to water stress on leaf net photosynthesis of *Quercus coccifera* in the Portuguese evergreen scrub. *Oecologia*, **67**: 23-30.

Tenhunen JD, Lange OL y Jahner D, 1982. The control by atmospheric factors and water stress of midday stomatal closure in *Arbutus unedo* growing in a natural macchia. *Oecologia*, **55**: 165-169.

Tenhunen JD, Sala Serra A, Harley PC, Dougherty RL y Reynolds JF, 1990. Factors influencing carbon fixation and water use by Mediterranean sclerophyll shrubs during summer drought. *Oecologia*, **82**, 381-393.

Thorpe MR, Saugier B, Auger S, Berger A y Méthy M, 1978. Photosynthesis and transpiration of an isolated tree: model and validation. *Plant, Cell and Environment.*, **1**: 269-277.

Tognetti R, Longobucco A, Miglietta F y Raschi A, 1998. Transpiration and stomatal behaviour of *Quercus ilex* plants during the summer in a Mediterranean carbon dioxide spring. *Plant, Cell and Environment*, **21**: 613-622.

Tombesi A, Proietti P y Nottiani G, 1984. Effect of water stress on photosynthesis, transpiration, stomata resistance and carbohydrate level in olive trees. *Olea* **17**: 35-40.

Turner NC, 1991. Measurement and influence of environmental and plant factors on stomatal conductance in the field. *Agricultural and Forest Meteorology*, **54**: 137-154.

Turner NC, Schulze ED y Gollan T, 1985. The responses of stomata and leaf gas exchange to vapour pressure deficits and soil water content II. In the mesophytic herbaceous species *Heliantus annuus*. *Oecologia*, **65**: 348-355.

Tustin DS, Hirst PM y Warrington IJ, 1988. Influence of orientation and position of fruiting laterals on canopy light penetration, yield, and fruit quality of 'Granny Smith' apple. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **113**: 693-699.

Tyree MT y Sperry JS, 1988. Do woody plants operate near the point of catastrophic xylem dysfunction caused by dynamic water stress? *Plant Physiology*, **88**: 574-580.

USDA (United States Department of Agriculture), 1975. *Soil taxonomy. A basic system of soil classification for making and interpreting soil surveys*. Hadbook 463. Washington DCUS Goverment Printing Office.

Van Genuchten MT, 1980. A closed-form equation for predicting the hydraulic conductivity of unsaturated soils. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, **44**: 892-898.

Van Rensburg L y Krüger GHJ, 1993. Comparative analysis of differential drought stress-induced suppression of and recovery in carbon dioxide fixation: stomatal and non-stomatal limitation in *Nicotiana tabacum* L. *J. Plant Physiol.*, **142**: 296-306.

Van Wijk MT, Dekker SC, Bouten W, Bosveld FC, Kohsiek W, Kramer K y Mohren GMJ, 2000. Modelling daily gas exchange of a Douglas-fir forest: comparison of three stomatal conductance models with a without a soil water stress function. *Tree Physiology*, **20**: 115-122.

Varlet-Grancher C, 1975. Variation et estimation de l'énergie d'origine solaire reçue sur des plans d'inclinaison et d'azimut variables. *Ann. Agron.*, **26**: 245-264.

Varlet-Grancher C, Bonhomme R, Chartier M y Artis P, 1982. Efficience de la conversion de l'energie solaire par un couvert végétal. *Acta oecol., Oecol. Plant.*, **3**: 3-26.

Vertessy RA, Benyon RG, O'Sullivan SK y Gribben PR, 1995.Relationships between stem diameter, sapwood area, leaf area and transpiration in a young mountain ash forest. *Tree Physiology*, **15**: 559-567.

Villalobos FJ, Orgaz F y Mateos L, 1995. Non-destructive measurement of leaf area in olive (*Olea europaea* L.) trees using a gap inversion method. *Agricultural and Forest Meteorology*, **73**: 29-42.

Villar R, Held AA y Merino J, 1995. Dark leaf respiration in light and darkness of an evergreen and a deciduous plant species. *Plant Physiology*, **107**: 421-427.

Vomocil JA, 1965. Porosity. En: CA Black (ed.), Methods of soil Analysis. Part I. Agronomy. *Am. Soc. Agron.*, Madison, WI, pp. 229-314.

Walcroft AS, Whitehead D, Silvester WB y Kelliher FM, 1997. The response of photosynthetic model parameters to temperature and nitrogen concentration in *Pinus radiata* D. Don. *Plant, Cell and Environment*, **20**: 1338-1348.

Wang YP, 1988. Crown structure and its influences on radiation absorption,

Wang YP y Jarvis PG, 1990. Description and validation of an array model – MAESTRO. *Agricultural and Forest Meteorology*, **51**: 257-280.

Wang YP y Jarvis PG, 1990. Influence of crown structural properties on PAR absorption, photosynthesis, and transpiration in Sitka spruce: application of a model (MAESTRO). *Tree Physiology*, **7**: 297-316.

Wang YP y Jarvis PG, 1993. Influence of shoot structure on the photosynthesis of Sitka spruce (*Picea sitchensis*). *Functional Ecology*, **7**: 433-451.

Wang YP y Leuning R, 1998. A two-leaf model for canopy conductance, photosynthesis and partitioning of available energy I: Model description and comparison with a multi- layered model. *Agricultural and Forest Meteorology*, **91**: 89-111.

Weber JA, Tenhunen JD y Lange OL, 1985. Effects of temperature at constant air dew point on leaf carboxilation efficiency and CO2 compensation point of different leaf types. *Planta*, **166**: 81-88.

Willmer CM, 1990. Stomatal responses to environment factors. En: *Stomata*.

Winter K y Schramm MJ, 1986. Analysis of stomatal and nonstomatal components in the environmental control of CO2 exchange in leaves of Welwitschia mirabilis. *Plant Physiology*, **82**, 173-178.

Wong S-C, Cowan IR y Farquhar GD, 1985. Leaf conductance in relation to rate of CO2 assimilation. III. Influences of water stress and photoinhibition. *Plant Physiology*, **78**: 830-834.

Wullschleger SD, 1993. Biochemical limitations to carbon assimilation in C3 plants- A retrospective analysis of the A/Ci curves from 109 species. *Journal of Experimental Botany*, **44** (262): 907-920.

Yañez J y LaChica M, 1971. El olivar. Revisión de las condiciones de cultivo. *Anales de Edafología y Agrobiología*, **30**: 789-816.

Yeoh HH, Badger MR y Watson L, 1981. Variations in kinetic properties of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylases among plants. *Plant Physiology*, **67**: 1151-1155.

5013421222

FBI E TD / 506

UNIVERSIDAD DE SEVILLA

Reunido el Tribunal integrado por los abajo firmantes en el día de la fecha, para juzgar la Tesis Doctoral de

D. ANTONIO DIAZ ESPEJO

titulada Modelización del intercambio gaseoso en el olivo: aplicación en la optimización del riego

acordó otorgarle la calificación de Sobresaliente Cum Laude por unanimidad

Sevilla, 7 de septiembre 2000

El Vocal,

El Vocal,

El Vocal,

El Presidente

El Secretario,

El Doctorando,