



**2025** | **16-20**  
GIJÓN | JUNIO

9º CONGRESO **FORESTAL** ESPAÑOL

**9CFE-1209**

---

Organiza





## La edad del árbol madre modula la capacidad germinativa y la posterior estrategia funcional frente a un estrés hídrico severo en plántulas de dos coníferas coexistentes, pero filogenéticamente distantes

PARDOS, M\*; GARCÍA, M; CABALLERO, C; MONTES, F; RUBIO, A.; CALAMA, R.

Departamento de Dinámica y Gestión Forestal. Instituto de Ciencias Forestales (ICIFOR) (INIA-CSIC). Carretera A Coruña, km 7.5, 28040 Madrid, España.\*pardos@inia.csic.es

### Resumen

Se estudia si la estrategia germinativa y respuesta funcional a la sequía de plantas de *Pinus uncinata* Ramond ex A.DC. y *Abies alba* Mill., coexistentes en el PN de Aigüestortes i Estany de Sant Maurici, puede verse modulada por la edad del árbol madre. Ambas presentan diferentes características ecológicas y funcionales, dinámicas de germinación y regeneración natural. Se seleccionaron 25-30 árboles de cada especie, en una formación de transición a 1900 m, con edades entre 30-361 años (abeto) y 21-219 (pino). Se recolectaron 20-25 piñas por árbol, seleccionándose 25 semillas por árbol, caracterizadas individualmente, en las que se realizan ensayos de germinación. Tras un periodo vegetativo en invernadero se inició el ensayo de sequía, suprimiendo el riego durante 90 días. Se realizaron mediciones periódicas de fluorescencia de la clorofila. La edad del árbol influyó en el peso de la semilla (menor en árboles jóvenes), pero no en la germinación (*Pinus uncinata*: 76%, *Abies alba*: 17.1%). Se observó una respuesta a la sequía asociada en mayor medida al descenso en humedad, que a la edad del árbol madre, y mediada por el tamaño de la semilla. Se corrobora la capacidad de los árboles extramaduros de producir planta viable y funcionalmente eficiente.

### Palabras clave

*Abies alba*, bosques envejecidos, estrategias de uso de los recursos, germinación, *Pinus uncinata*, tolerancia a la sequía

### 1. Introducción

Los bosques juegan un papel fundamental en la mitigación de los efectos antrópicos del cambio climático debido a su capacidad para almacenar carbono en sus diferentes compartimentos (GUNN et al. 2013). Por ello, los bosques se identifican como “soluciones naturales” al cambio climático (GONZÁLEZ et al. 2020). En este sentido, la conservación de los bosques envejecidos (“old-growth forests”) se contempla dentro de las políticas de la UE como una estrategia de mitigación para asegurar el secuestro de carbono a largo tiempo (PARDOS et al. 2024). Es, por tanto, la conservación de los bosques envejecidos una estrategia para reducir las emisiones de carbono y moderar la influencia del cambio global (FRASER et al. 2023). Además, bajo el paradigma de multifuncionalidad y gestión próxima a la naturaleza y, teniendo en cuenta los escenarios de cambio global, resulta de gran interés el estudio de estos bosques envejecidos, así como los procesos ambientales que pueden condicionar en mayor medida su funcionamiento y capacidad reproductiva (PARDOS et al. 2022). En Europa, debido



a la historia de gestión forestal y uso del suelo, resulta más adecuado interpretar el término “old-growth forests” como bosques que no han sido gestionados en los últimos 60-80 años, pero que han alcanzado un alto grado de madurez, con características de los bosques envejecidos y alto grado de naturalidad (O’BRIEN et al. 2021). En este sentido, los Parques Nacionales constituyen un escenario ideal para estudiar estos procesos funcionales, ya que el cese de actividad en los mismos tras su declaración ha permitido que los bosques evolucionen hacia su dinámica próxima a la naturaleza (PARDOS et al. 2019).

La regeneración natural constituye una fase clave de la dinámica forestal y la única manera de asegurar la persistencia de la masa a lo largo del tiempo (NYLAN 2002). Dentro de las etapas de la regeneración natural, la disponibilidad y viabilidad de las semillas son procesos clave para la persistencia de los bosques envejecidos. En este sentido, existen evidencias de que la senescencia de los árboles no disminuye la producción de semilla en edades avanzadas (PETIT y HAMPE, 2006; MUKASSABI et al., 2012; ALEJANO et al., 2019; PARDOS 2022). Los resultados encontrados en estudios en coníferas llevados a cabo sobre la relación entre la viabilidad de semilla y la capacidad germinativa con la edad del árbol madre parecen no ser concluyentes, ser dependientes de la especie, con una gran variabilidad entre individuos y, en todo caso, de la fase de senescencia alcanzada (LANNER y CONNOR 2001; TISCAR-OLIVER 2002; ALEJANO et. al 2019; PARDOS et al. 2022).

Por otra parte, resulta también de interés estudiar el comportamiento de las plántulas tras la germinación en respuesta a eventos de sequía, tanto en términos de supervivencia como de comportamiento funcional. Ante la esperada proyección de la influencia negativa del calentamiento climático en los bosques de montaña alpinos (BATLLORI et al. 2009), el estudio del efecto de la sequía sobre la supervivencia del regenerado y sus características funcionales, condicionado, a su vez, por el estado de madurez de los árboles de los que proceden, tiene una importancia científica y de gestión notables. REICH (2014) postula que las especies desarrollan estrategias funcionales diferentes en respuesta a gradientes de disponibilidad de recursos. Así, cuando los recursos son limitantes, tanto la conservación de los mismos como la tolerancia al estrés hídrico favorecerán la supervivencia. Por el contrario, en condiciones de alta disponibilidad de recursos se verá favorecida la estrategia que aumenta la capacidad de capturar los recursos más rápidamente.

Los modelos de calentamiento global postulan un incremento de los eventos de sequía marcada en los bosques de montaña, que empeorará la disponibilidad hídrica, lo que conducirá a una mayor regulación a la baja de la fotosíntesis neta, junto con una reducción severa de la productividad neta (SANCHO-KNAPIK 2018). La fotosíntesis es un proceso vital para el crecimiento de las plantas, que se ve afectado por las condiciones de estrés en todas las etapas del desarrollo (HUNT 2003). Por su parte, la fluorescencia es la re-emisión de la luz derivada de la energía absorbida en la fotosíntesis, siendo un buen indicador de las variaciones fisiológicas, bioquímicas y fotosintéticas en respuesta a estreses bióticos (BUSSOTTI et al. 2020). Así, las plantas sometidas a estrés hídrico disminuyen el crecimiento, el intercambio gaseoso y los niveles de fluorescencia de la clorofila (LIU et al, 2019, 2020).

*Pinus uncinata* y *Abies alba* son dos especies filogenéticamente distantes, que conviven en la alta montaña pirenaica del PN de Aigüestortes i Estany de Sant



Maurici. *Pinus uncinata* es intolerante a la sombra en estado adulto, pero su regeneración crece mejor bajo cierta protección (BATLLORI et al. 2009), siendo especialmente sensible a la sequía estival (Camarero y Gutiérrez 2007). *Abies alba* es capaz de sobrevivir en el sotobosque, sin apenas crecimiento, esperando la apertura del dosel (GRASSI y BAGNARESI 2001), presenta un sistema radical profundo, con raíz pivotante (FORRESTER et al. 2013), relativamente tolerante a la sequía para ser una especie alpina (JOURDAN et al. 2020) y con altas tasas de evapotranspiración (GAZOL y CAMARERO 2016). El estudio de ambas especies resulta interesante para explorar cómo su capacidad germinativa, sus estrategias de supervivencia y funcionales en respuesta a la sequía, pueden verse moduladas por la edad del árbol madre.

## 2. Objetivos

En este estudio se explora cómo la edad del árbol madre influye sobre la estrategia germinativa de *Pinus uncinata* y *Abies alba*, Además, se estudia la influencia de la edad del árbol madre sobre el comportamiento del regenerado en ambas especies (en términos fluorescencia de la clorofila) en respuesta a un estrés hídrico severo. Las hipótesis que se plantean son las siguientes: (1) los árboles extramaduros mantienen su capacidad germinativa con la edad; (2) la variabilidad interindividual en términos de germinación puede ser mayor que el efecto de la edad del árbol madre; (3) el comportamiento funcional está influido en mayor grado por la sequía que por la edad del árbol madre, y se encuentra mediado por el tamaño de semilla; (4) la diferencias filogenéticas entre las especies pueden explicar su diferente comportamiento en términos de germinación, así como de comportamiento funcional ante un estrés hídrico severo.

## 3. Metodología

El área de estudio está situada en la vertiente sur del Parque Nacional de Aigüestortes i Estany de Sant Maurici (0°56'14"E, 42°34'11"N), a 1900 m de altitud, en el piso subalpino. Su clima es atlántico de alta montaña, con una temperatura media anual de 6°C y una precipitación media anual de 1.260 mm. El suelo se caracteriza por ser un leptosol drístico (PEMÁN et al., 2014). La masa forestal está formada por una formación mixta o de transición entre *Abies alba* y *Pinus uncinata*, favorecido por la humedad y umbría del valle (BLANCO y COSTA, 2005).

Se eligió una muestra de 25-30 árboles por especie (*Pinus uncinata* y *Abies alba*) en un área menor a una hectárea, abarcando la mayor variabilidad de diámetros de los árboles posibles. Se midieron en cada árbol el diámetro normal a 1.30 m (DBH), la altura total (H), los diámetros de copa en dos direcciones perpendiculares ( $D_{\text{copa}}$ ) y sus coordenadas. Además, se barrenaron los árboles para determinar su edad, empleando procedimientos dendrocronológicos estándar (SPEER 2010). La muestra de árboles seleccionada cubrió un rango de edades entre 21 y 219 años para *Pinus uncinata* y entre 30 y 361 para *Abies alba*. Las Tablas 1 y 2 muestran las características dasométricas de los árboles seleccionados, así como su edad.

*Tabla 1. Características dasométricas de los árboles de Pinus uncinata seleccionados*



No. árbol	edad	Clase edad	Diám (cm)	Altura (m)	No. árbol	edad	Clase edad	Diám (cm)	Altura (m)
1	67	2	54,35	12,2	14	38	1	31,5	9,5
2	58	2	22,85	8,7	15	34	1	42,85	8,1
3	130	3	72,61	15,9	16	23	1	24,4	6,3
4	81	2	40,3	10,7	17	159	3	74,52	14
5	26	1	10,9	4,9	18	64	2	33,3	9
6	21	1	19,9	7,3	19	67	2	51,85	12,5
7	79	2	38,75	13,1	20	196	3	46,25	10,8
8	36	1	16	6,6	21	172	3	79,62	15,5
9	219	3	40,25	13,1	22	75	2	54,7	16,5
10	69	2	32	10,5	23	127	3	35,2	10
11	127	3	47,2	12,1	24	54	2	18	6,2
12	28	1	23,75	7,2	25	47	1	24,8	9,6
13	123	3	58,5	13,5	26	25	1	18,25	6,1

*Tabla 2. Características dasométricas de los árboles de Abies alba seleccionados*

No. árbol	edad	Clase edad	Diám (cm)	Altura (m)	No. árbol	edad	Clase edad	Diám (cm)	Altura (m)
1	155	2	33,55	13,5	16	361	2	53,6	19,2
2	62	1	20,2	10,3	17	134	2	43,25	17,8
3	101	2	25,8	15,5	18	40	1	21,2	16,1
4	32	1	20,45	12	19	202	2	26,5	20,5
5	36	1	18,95	11,2	20	166	2	31	27
6	30	1	21,35	8,8	21	161	2	23,3	22,7
7	31	1	33,9	9,3	22	122	2	29	22,9
8	55	1	24,7	11,2	23	169	2	30,6	21,9
9	53	1	15,75	13,1	24	170	2	23,55	20,4
10	42	1	22,05	16,2	25	177	2	37,7	13,3

11	33	1	31	16,6	26	123	2	30,1	12,1
12	154	2	25,5	11,4	27	48	1	20,75	15,3
13	202	2	33,55	12	28	127	2	36,9	15,1
14	31	1	20,2	23,8	29	361	2	20,4	13,5
15	36	1	25,8	18	30	134	2	43,25	17

En septiembre de 2022 se recolectaron entre 5 y 45 piñas por árbol seleccionado de *Pinus uncinata* y entre 30 y 12 piñas por árbol de *Abies alba*. Las piñas se llevaron a estufa a 40°C para acelerar su apertura. Posteriormente, las semillas se guardaron en cámara fría a 3°C hasta su utilización. En mayo 2023, del conjunto de semillas extraídas, se seleccionaron aleatoriamente 25 semillas sanas por árbol de cada una de las dos especies (*Pinus uncinata* y *Abies alba*) para realizar el ensayo de germinación. Antes del inicio del ensayo de germinación, se pesó individualmente cada semilla. Las semillas de *Pinus uncinata* se esterilizaron sumergiéndose en una disolución del 1% de lejía en agua destilada durante media hora, lavándose con agua destilada posteriormente. Para las semillas de *Abies alba* se realizó una estratificación en bandejas semilleras con arena húmeda a 4°C durante un mes con la finalidad de romper la dormición. La germinación se llevó a cabo bajo condiciones controladas (18 a 25°C) en invernadero. Las semillas se sembraron en envases FP-300, llenados con una mezcla de turba y vermiculita (80:20, v:v), con 32 g de NUTRICOTE por bandeja. Las 25 semillas de cada árbol se colocaron en cinco bloques de cinco piñones cada uno. Se realizó un seguimiento de la germinación cada 2-3 días, prolongándose hasta no registrarse más germinación. Se calculó el porcentaje de supervivencia acumulado para cada fecha de medición.

Una vez finalizado el ensayo de germinación (de 25 mayo a 31 agosto 2023), las plantas se cultivaron bajo un riego por aspersión homogéneo a capacidad de campo durante un periodo vegetativo, hasta que las plantas alcanzaron una altura de 4,5 cm en *Pinus uncinata* y 3,5 cm en *Abies alba*. En septiembre 2024 se inició un ensayo de estrés hídrico severo, dejándose de regar todas las plantas. Se seleccionaron 5 plantas por familia en *Pinus uncinata* (125 plantas) y todas las plantas vivas en *Abies alba* (84 plantas). Se realizó un seguimiento tanto de la humedad en cada alveolo (Figura 1), como de la fluorescencia de la clorofila. El seguimiento fue inicialmente semanal, pasándose posteriormente a realizarse dos veces por semana. El ensayo se prolongó durante 90 días.

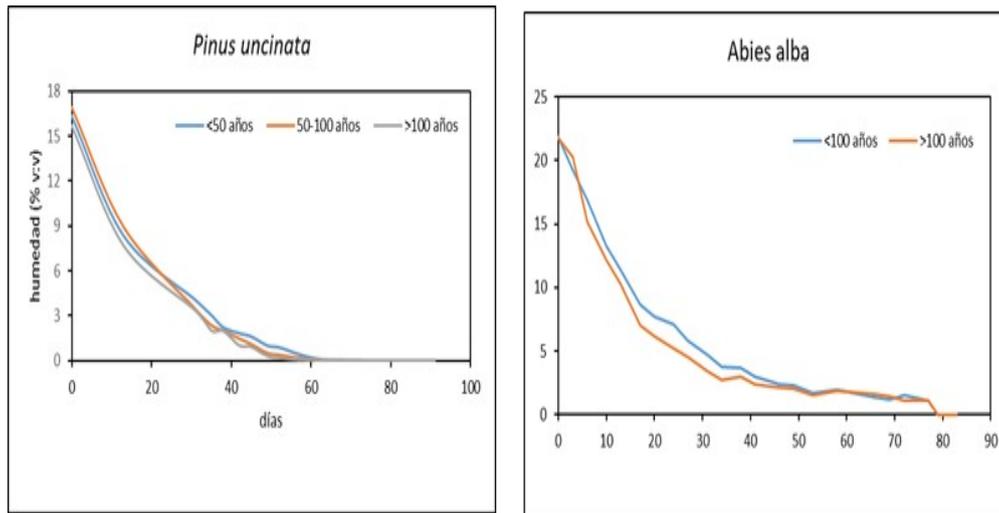


Figura 1. Evolución de la humedad en el sustrato en a) *Pinus uncinata* y b) *Abies alba* en función de la clase de edad.

El contenido de agua volumétrico del sustrato se monitorizó con un TDR, equipado con dos varillas de 16 cm. Se partió de un valor medio de humedad a capacidad de campo del 20%. La Figura 1 muestra la evolución de la humedad con el tiempo para ambas especies. La fluorescencia de la clorofila *a* se midió empleando un fluorímetro portátil de pulso modulado (FMS2, Hansatech Instruments Ltd., UK). Se midió  $F_v/F_m$  al amanecer, en acículas adaptadas a la oscuridad durante 30 minutos.

Para el análisis estadístico de los diferentes parámetros relacionados con la semillas analizadas (peso semillas, porcentaje de germinación, días transcurridos hasta la germinación, germinación acumulada) se realizó un modelo mixto, considerando tanto el efecto del árbol individual como el efecto de la edad del árbol madre. Para ello, se agruparon los árboles en tres clases de edad en *Pinus uncinata* (clase 1: <50 años, clase 2: 50-100 años y clase 3: >100 años) y dos clases de edad en *Abies alba* (clase 1: < 100 años y clase 2: >100 años), comparándose las clases de edad. Se empleó un análisis de medidas repetidas en el ensayo de estrés hídrico severo, para analizar el efecto de la la clase de edad del árbol madre en la humedad y en  $F_v/F_m$ . Se realizó un análisis de correlación entre el peso de la semilla y el día de germinación. La germinación acumulada para cada árbol se ajustó a la siguiente función: Germinación acumulada= $A/(1+\exp(B-C*t))$ , comparándose los parámetros de la curva en función de la edad y la clase de edad. En el caso de  $F_v/F_m$  se ajustó para cada planta la función  $F_v/F_m = L * (1 - \exp(k*(92 - \text{dia})))^c$ , comparándose los parámetros de la curva en función de la edad y la clase de edad. Para todos los análisis estadísticos se empleó el paquete estadístico SAS.

#### 4. Resultados

En *Pinus uncinata*, los árboles de menos de 50 años mostraron un peso de semilla significativamente menor que el de las otras dos clases de edad ( $P=0,0013$ ), registrándose una gran variabilidad entre árboles dentro de una clase de edad ( $P<0,0001$ ). De forma similar, en *Abies alba*, se encontraron diferencias significativas entre las dos clases de edad ( $P=0,0002$ ) y entre árboles ( $P=0,0007$ ), siendo los árboles de menos de 100 años los que presentaron menor peso de

semilla (Figura 2).

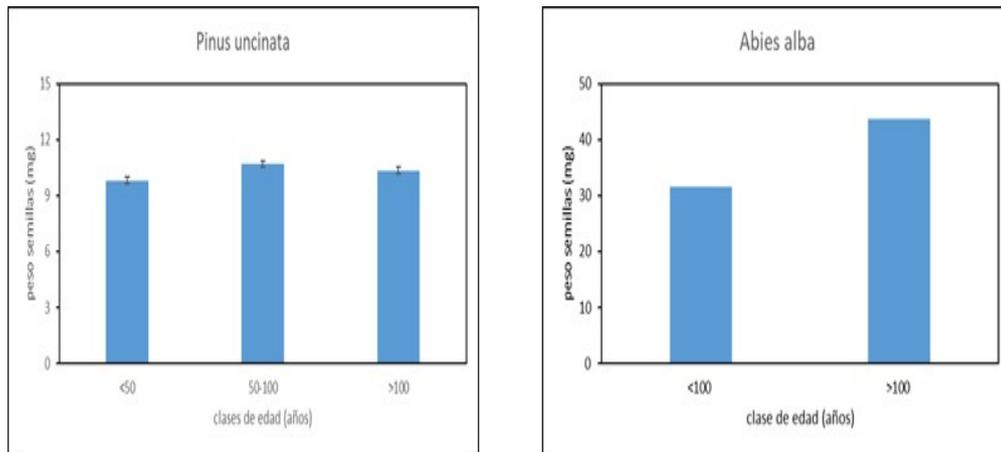


Figura 2. Peso de semilla en *Pinus uncinata* y *Abies alba* en función de la clase de edad.

La germinación se prolongó durante 90 días en *Pinus uncinata*, con valores finales del 76%, sin registrarse diferencias entre clases de edad y observándose una gran variabilidad entre árboles dentro de cada clase de edad ( $P=0,0003$ ) (Figura 3). El 96% de las semillas habían germinado a los 40 días. Se vuelve a observar gran variabilidad entre árboles en el tiempo para germinar ( $P=0,0003$ ) (Figura 4), pero no entre clases de edad. La correlación entre el peso de la semilla y los días hasta germinación no es significativa.

En *Abies alba*, la germinación se prolongó durante 40 días, con valores finales de 17,1%, sin observarse diferencias entre clases de edad, pero con una gran variabilidad entre árboles ( $P=0,0002$ ). En cinco de los 25 árboles seleccionados no germinó ninguna semilla (Figura 3). El 98% de las semillas habían germinado a los 20 días. Como en *Pinus uncinata*, se vuelve a observar gran variabilidad entre árboles en el tiempo para germinar ( $P=0,0003$ ) (Figura 4), pero no entre clases de edad. Se muestra una correlación negativa entre el peso de la semilla y los días hasta germinación ( $P=0,0328$ ,  $r=0,48$ ), de forma que se acorta el tiempo de germinación al aumentar el peso de la semilla.

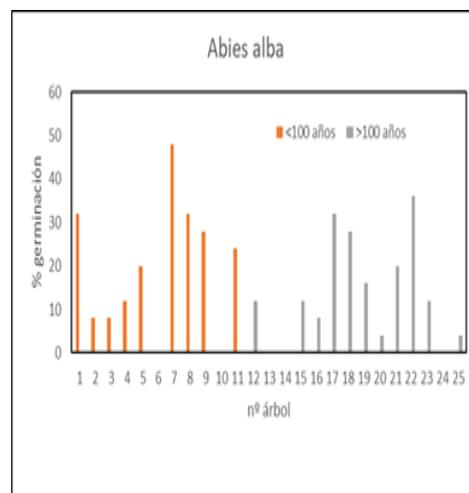
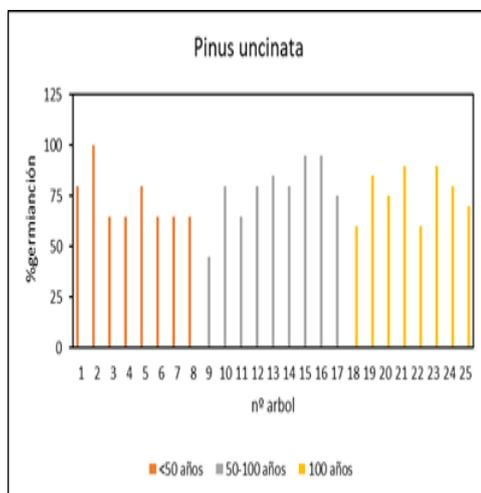


Figura 3. Porcentaje de germinación en *Pinus uncinata* y *Abies alba* para cada árbol.

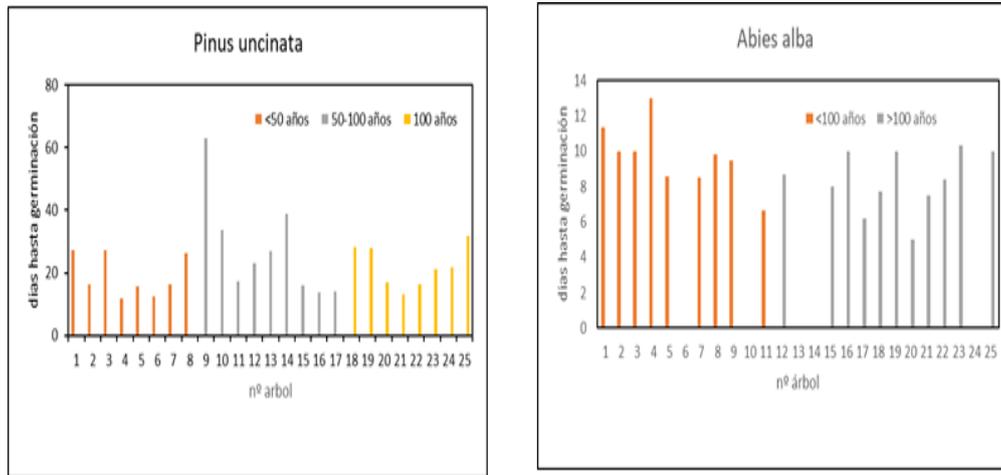


Figura 4. Tiempo hasta germinación en *Pinus uncinata* y *Abies alba* para cada árbol.

La Figura 5 muestra la germinación acumulada para *Pinus uncinata* y *Abies alba*. Los parámetros del ajuste de la función [Germinación acumulada= $A/(1+\exp(B-C*t))$ ] se muestran en la Tabla 2. No se encontraron diferencias en los parámetros del modelo entre clases de edad para ninguna de las dos especies.

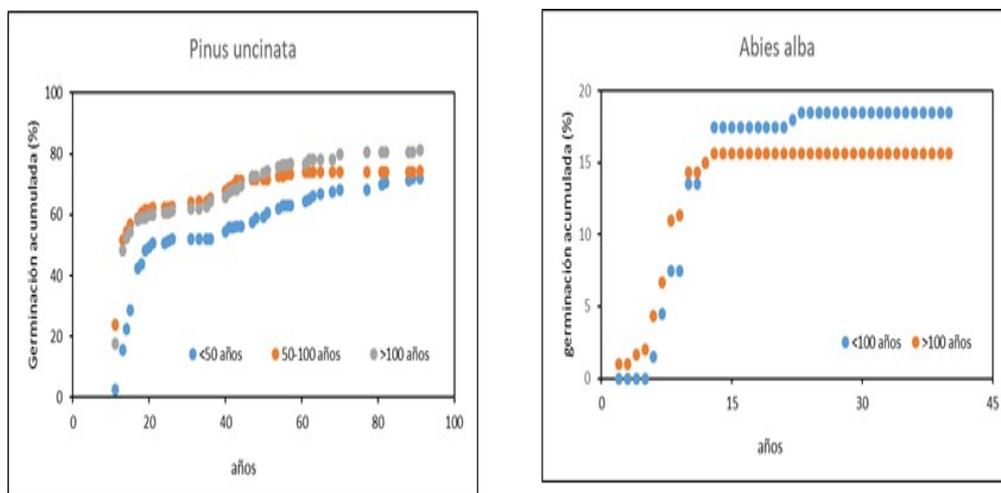


Figura 5. Germinación acumulada en *Pinus uncinata* y *Abies alba* para cada clase de edad.

Tabla 2. Parámetros de la función ajustada a la curva de germinación acumulada según la clase edad, para cada especie. (Germinación acumulada= $A/(1+\exp(B-C*t))$ )



Especie	Clase de edad	A	B	C	P-valor
<i>P. uncinata</i>	<50 años	61,47	4,94	0,31	<0,0001
	50-100 años	71,89	1,40	0,15	<0,0001
	>100 años	81,56	0,35	0,05	<0,0001
<i>A. alba</i>	<100 años	18,23	5,89	0,65	<0,0001
	>100 años	15,67	5,30	0,73	<0,0001

La Figura 6 muestra la evolución de  $F_v/F_m$  con el tiempo para *Pinus uncinata* y *Abies alba*, que se corresponde con la supervivencia de la planta (i.e., la planta sigue viva mientras los valores de  $F_v/F_m > 0$ ). En *Pinus uncinata* se representan por separado las plantas que, transcurridos los 90 días del ensayo de sequía, habían muerto de las que no. Para las plantas que habían muerto, la Tabla 3 muestra los parámetros del ajuste de la función  $[F_v/F_m = L * (1 - \exp(k * (92 - dia))^c)]$ . No se encontraron diferencias significativas en los parámetros del modelo entre clases de edad. Por su parte, para las plantas de *A. alba* no se ajusta la curva, pues no habían muerto transcurridos los 90 días. No se observan diferencias significativas entre clases de edad en  $F_v/F_m$  a lo largo del tiempo para *Abies alba*.

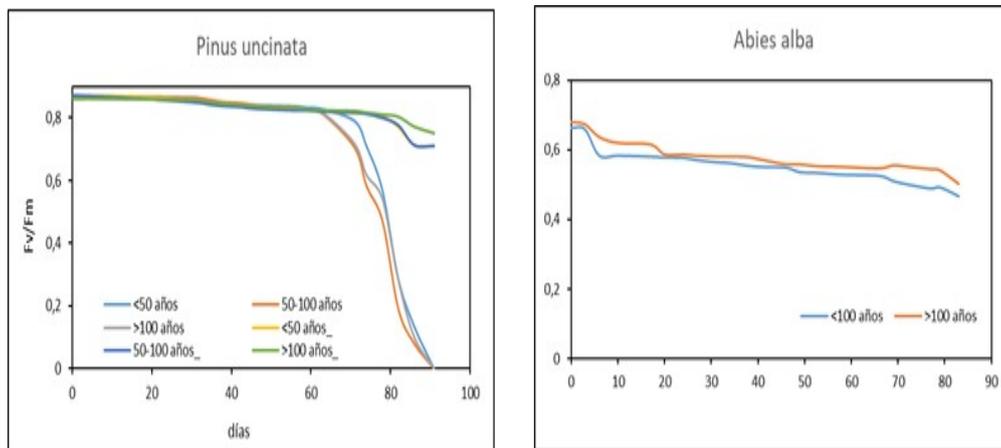


Figura 6. Evolución de  $F_v/F_m$  con el tiempo en *Pinus uncinata* y *Abies alba* para cada clase de edad. En *P. uncinata* se representan separadamente las plantas que habían muerto de las que sobreviven transcurridos 90 días del ensayo de sequía.

Tabla 3. Parámetros de la función ajustada a la evolución de  $F_v/F_m$  con el tiempo según la clase edad, para *Pinus uncinata*. ( $F_v/F_m = L * (1 - \exp(k * (92 - dia))^c$ )

Especie	Clase de edad	L	k	c	P-valor
<i>P. uncinata</i>	<50 años	0,849	-0,199	7,869	<0,0001
	50-100 años	0,853	-0,159	5,813	<0,0001
	>100 años	0,847	-0,155	4,321	<0,0001



## 5. Discusión

En *Pinus uncinata* y *Abies alba*, y para los parámetros de semilla y germinación analizados, se ha observado una elevada variabilidad entre árboles, mayor que las diferencias asociadas a la edad del árbol, indicando un fuerte efecto materno, que puede relacionarse tanto con aspectos genéticos, como fisiológicos y ambientales, más que con la edad del árbol (ALEJANO, 2019; PARDOS et al. 2022).

Cabe destacar la variabilidad observada en la producción de piña (entre 5 y 45 piñas recolectadas por árbol) y de semilla (5 a 44 semillas en *Pinus uncinata*, 143-238 semillas en *Abies alba*), habiendo árboles de más de 100 años en ambas especies que muestran la menor y mayor producción de semilla. Las diferencias encontradas en la producción de piña y semilla entre árboles no parecen estar relacionados con la edad del árbol, lo que corrobora la idea de que la senescencia de los árboles no disminuye la fecundidad (PETIT et al. 2006, MUKASSABI et al. 2012). Por su parte, los valores medios del peso de las semillas de los árboles, para el rango de edades muestreado ( $10,3 \pm 0,17$  mg en *Pinus uncinata*;  $37,7 \text{ mg} \pm 0,66$  en *Abies alba*), se encuentran dentro del rango descrito para las especies, que oscilan en torno a 9 mg para *Pinus uncinata* (NOTIVOL et al. 2014) y entre 30 y 50 mg para *Abies alba* (PEMÁN et al., 2014). A pesar de la notable variabilidad individual, se observa un efecto de la edad del árbol madre sobre el peso de la semilla, observándose menor peso en los árboles jóvenes (árboles menores de 50 años en *Pinus uncinata* y menores de 100 años en *Abies alba*), lo que pone de relieve de nuevo la capacidad de los árboles envejecidos de mantener su capacidad de producción de semilla, incluso de mayor tamaño que los árboles jóvenes.

En general, la capacidad germinativa viene determinada por las condiciones ambientales y la viabilidad de la semilla (ZHU et al. 2006). En nuestro estudio, las tasas de germinación obtenidas fueron del 76% en *Pinus uncinata* y del 16% en *Abies alba*, y los tiempos de germinación comenzaron a los 11 días en *Pinus uncinata* y entre 6 a 12 días en *Abies alba*. En *P. uncinata*, el relevante componente temporal del proceso de maduración del fruto, la frecuente vecería (3-4 años entre cosechas abundantes) y la limitada estacionalidad de la recogida de la piña puede afectar a las tasas de germinación, que suelen ser de media del 82%, aunque pueden disminuir si la recolección es muy temprana (NOTIVOL et al. 2014). Por su parte, *Abies alba*, aunque es una especie cadañera, presenta variaciones interanuales en la cantidad y calidad de la semilla, con buenas cosechas cada 2-4 años (PEMÁN et al., 2014). La viabilidad de las semillas de *A. alba* se pierde muy rápidamente si el almacenamiento no es adecuado, debido al proceso de oxidación de las resinas. En cualquier caso, en semillas estratificadas, con exposición a frío, la germinación no supera el 50%, debido al letargo interno, a los daños durante la manipulación de las semillas, a los ataques de hongos (PARDOS et al. 2024) y la presencia de semillas vanas (PEMÁN et al., 2014).

En nuestro estudio, al igual que se observa para la producción de piña y semilla y el peso de la semilla, los parámetros analizados relativos a la capacidad germinativa (porcentaje de germinación, días transcurridos desde la germinación, parámetros de la curva ajustada de germinación) muestran una marcada variabilidad individual, lo que parece apuntar de nuevo a un efecto materno. Sin embargo, dichos parámetros no se relacionan con la edad del árbol madre, por lo que no hay evidencias de una disminución en las tasas de germinación en los árboles más viejos muestreados, en coincidencia con lo mostrado para otras especies (PARDOS et al. 2022; ALEJANO et al. 2019; MÜLLER et al. 2014). Además, a



pesar de mostrarse valores menores del peso del piñón en las clases de edades menores, esto no se tradujo en tasas de diferenciales en las tasas de germinación asociadas a la edad del árbol, no pudiéndose comprobar la hipótesis que postula mayores tasas de germinación y emergencia asociadas a semillas más pesadas (XU et al. 2016).

El comportamiento funcional de las plantas en respuesta a la sequía prolongada se vio principalmente afectado por la pérdida de humedad en el sustrato y no por la edad del árbol madre. Al igual que para el resto de parámetros analizados se observa una gran variabilidad entre plantas. Se observa en ambas especies cómo las plantas desarrollan diversos mecanismos fisiológicos que les permiten obtener agua del sustrato, mientras que mantienen los procesos de crecimiento, aunque se vean afectados por el estrés hídrico. Por tanto, hasta el momento del colapso, las plantas mantienen intacto el funcionamiento del PSII incluso bajo estrés hídrico severo, ayudándose para ello del control estomático (MARTÍNEZ-VILLALTA et al. 2009).

Además, en *P. uncinata* se observa un primer grupo de plantas donde  $F_v/F_m$  disminuye drásticamente a partir de que la humedad alcance el 0% (día 63), mientras que un segundo grupo mantiene valores de  $F_v/F_m$  superiores a 0,7 transcurridos 90 días de sequía. En el primer grupo, se observa un cierto retraso en alcanzar valores decrecientes de  $F_v/F_m$  en las plantas procedentes de semillas de árboles entre 50 y 100 años. Este resultado podría estar relacionado con el mayor tamaño de semilla en esta clase de edad, que podría traducirse en una ventaja inicial en términos de supervivencia y crecimiento de las plántulas (SMITH y FRETWELL 1974; WILLSON 1993), pudiendo crecer más antes del comienzo de la sequía extrema (ARANDA et al. 2007). Estas diferencias en los valores de  $F_v/F_m$  asociadas a la edad del árbol madre, sin embargo, desaparecen cuando la sequía se intensifica y la planta depende, exclusivamente, para su supervivencia de los recursos disponibles en el sustrato, que absorbe a través del sistema radical (ZHU et al. 2006). El segundo grupo de plantas es capaz de mantener la actividad fotosintética una vez alcanzada el 0% de humedad, pudiéndose alargar su supervivencia, incluso hasta dos semanas en otras coníferas de montaña (PARDOS et al. 2022). Esto parece debido a la capacidad de las plantas de mantener un contenido de agua en los tallos relativamente constante, con independencia de las condiciones hídricas del sustrato, aunque llega un momento en que dicho contenido de agua colapsa bajo condiciones de estrés hídrico severo, y la plántula muere (MUILU-MÄKELÄ et al 2015). Por su parte, en *A. alba* no se alcanza la humedad del 0% hasta el día 79 y, transcurridos 90 días, los valores de  $F_v/F_m$  se mantienen en el mismo rango que los valores al inicio de la sequía. Tanto en las plantas del segundo grupo de *P. uncinata* como en las de *A. alba* se sugiere alargar el ensayo de sequía para estudiar su efecto sobre la fisiología de las especies estudiadas.

## 6. Conclusiones

Dentro del rango de edades estudiado para *P. uncinata* (21 y 219 años) y *A. alba* (30 y 361 años) se ha observado un efecto de la edad del árbol madre en el peso medio de la semilla, pero no sobre la estrategia germinativa, ni sobre el comportamiento funcional de las plantas tras someterlas a un estrés severo durante 90 días. Los resultados prueban las hipótesis planteadas, por lo que se demuestra la capacidad de ambas especies de mantener su capacidad germinativa, aún en edades



avanzadas, incluso presentando mayores pesos de semilla, lo que asegura la persistencia de estas masas envejecidas. Además, se pone de manifiesto la elevada variabilidad interindividual en todos los parámetros estudiados. También se demuestra que el comportamiento funcional del regenerado está mediado por la sequía. Las diferencias ecológicas y funcionales de las especies pueden explicar su diferente comportamiento en términos de estrategia germinativa, así como de comportamiento funcional ante un estrés hídrico severo.

## 7. Agradecimientos

Este trabajo se ha financiado con el proyecto PID2022-136906OB-C21 (Plan Nacional de I+D+i) del Ministerio de Ciencia e Innovación y el proyecto I101 WHATIF. El proyecto WHATIF cuenta con el apoyo de la Fundación Biodiversidad del Ministerio para la Transición Ecológica y el Reto Demográfico (MITECO) en el marco del Plan de Recuperación, Transformación y Resiliencia (PRTR), financiado por la Unión Europea - NextGenerationEU.

## 8. Bibliografía

- ALEJANO ET AL.; 2019 ALEJANO, R.; DOMÍNGUEZ-DELMÁS, M.; GARCÍA-GONZÁLEZ, I.; WAZNY, T.; VÁZQUEZ-PIQUÉ, J.; FERNÁNDEZ-MARTÍNEZ, M; 2019. The age of black pine (*Pinus nigra* Arn. ssp. *salzmannii* (Dunal) Franco) mother trees has no effect on seed germination and on offspring seedling performance. *Ann For Sci* 76,15.
- ARANDA, I.; PARDOS, M.; PUÉRTOLAS, J.; JIMÉNEZ, M. D.; PARDOS, J. A. (2007). Water-use efficiency in cork oak (*Quercus suber*) is modified by the interaction of water and light availabilities. *Tree Physiol*, 27(5), 671-677.
- BATLLORI, E.; CAMARERO, J. J.; NINOT, J. M.; GUTIÉRREZ, E. (2009). Seedling recruitment, survival and facilitation in alpine *Pinus uncinata* tree line ecotones. Implications and potential responses to climate warming. *Glob Ecol Biog*, 18(4), 460-472.
- BLANCO, E. ; COSTA, M. 2005. Los bosques ibéricos: una interpretación geobotánica (4). Planeta.
- BUSSOTTI, F.; GEROSA, G.; DIGRADO, A.; POLLASTRINI, M. 2020. Selection of chlorophyll fluorescence parameters as indicators of photosynthetic efficiency in large scale plant ecological studies. *Ecol Indic*, 108, 105686.
- CAMARERO, J.J.; GUTIÉRREZ, E. 2007. Response of *Pinus uncinata* recruitment to climate warming and changes in grazing pressure in an isolated population of the Iberian system (NE Spain). *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 39(2), 210-217.
- FORRESTER, D.I.; KOHNLE, U.; ALBRECHT, A.T.; BAUHUS, J. 2013. Complementarity in mixed-species stands of *Abies alba* and *Picea abies* varies with climate, site quality and stand density. *For Ecol Manag* 304: 233-242
- FRASER, J. S.; KNAPP, L. S. P.; GRAHAM, B.; et al. 2023. Carbon dynamics in old-growth forests of the Central Hardwoods Region, USA. *For Ecol Manag*, 537, 120958.
- GAZOL, A.; CAMARERO, J. J. 2016. Functional diversity enhances silver fir growth resilience to an extreme drought. *J Ecol*, 104(4), 1063-1075.



- GONZÁLEZ-DÍAZ, P.; RUIZ-BENITO, P.; ASTIGARRAGA, J.; et al. 2020. Los bosques españoles como soluciones naturales frente al cambio climático: herramientas de análisis y modelización. Manual para la estimación del efecto sumidero de los bosques españoles y su aplicación a la planificación ambiental. MITECO.
- GRASSI, G.; BAGNARESI, U. 2001. Foliar morphological and physiological plasticity in *Picea abies* and *Abies alba* saplings along a natural light gradient. *Tree Physio*,21(12-13), 959-967.
- GUNN, J. S.; DUCEY, M. J.; WHITMAN, A. A. 2014. Late-successional and old-growth forest carbon temporal dynamics in the Northern Forest (Northeastern USA). *For Ecol Managem*,312, 40-46.
- HUNT, S. 2003. Measurements of photosynthesis and respiration in plants. *Physiol Plant* 117:314–325.
- JOURDAN, M.; KUNSTLER, G.; MORIN, X. 2020. How neighbourhood interactions control the temporal stability and resilience to drought of trees in mountain forests. *J Ecol*,108(2), 666-677.
- LANNER R.M., CONNOR K.F. 2001. Does bristlecone pine senesce? *Exp Gereont* 36(4-6): 675-685.
- LIU, B.; LIANG, J.; TANG, G.; WANG, X.; LIU, F.; ZHAO, D. 2019. Drought stress affects on growth, water use efficiency, gas exchange and chlorophyll fluorescence of Juglans rootstocks. *Scientia Horticulturae*,250, 230-235.
- LIU, D.; ZHANG, C.; OGAYA, R.; ESTIARTE, M.; PEÑUELAS, J. 2020. Effects of decadal experimental drought and climate extremes on vegetation growth in Mediterranean forests and shrublands. *J Veg Sci*,31(5), 768-779.
- MARTÍNEZ-VILALTA, J.; COCHARD, H.; MENCUCCINI, M.; et al. 2009. Hydraulic adjustment of Scots pine across Europe. *New Phytol* 184, 353-364.
- MUILU-MÄKELÄ, R.; VUOSKU, J.; LÄÄRÄ, E.; SAARINEN, M.; et al. 2015. Water availability influences morphology, mycorrhizal associations, PSII efficiency and polyamine metabolism at early growth phase of Scots pine seedlings. *Pl Physiol Biochem* 88, 70-81.
- MUKASSABI, T.A.; POLWART, A.; COLESHAW, T.; THOMAS, P.A. 2012. Scots pine seed dynamics on a waterlogged site. *Trees* 26, 1305-1315.
- MÜLLER, M.; SILES, L.; CELA, J.; MUNNÉ-BOSCH, S. 2014. Perennially young: seed production and quality in controlled and natural populations of *Cistus albidus* reveal compensatory mechanisms that prevent senescence in terms of seed yield and viability. *J Expl Bot* 65(1),287–297.
- NOTIVOL, E., OLIET, J.; SERRADA R. 2014. *Pinus uncinata* Ram. En: Producción y manejo de semillas y plantas forestales (ed. J. Pemán, R.M. Navarro-Cerrillo, J.L. Nicolás, M.A. Prada, R. Serrada). *Naturaleza y Parques Nacionales. Serie Forestal. OAPN, MAPAMA.*
- NYLAND, R. 2002. *Silviculture: Concepts and Applications*. 2nd ed. The McGraw-Hill Companies, New York .
- O'BRIEN, L.; SCHUCK, A.; FRACCAROLI, C.; et al. 2021. Protecting old-growth forests in Europe—a review of scientific evidence to inform policy implementation. Final report. European Forest Institute, Bonn, Germany.
- PARDOS, M., CALAMA, R., ALEJANO, R. et al. 2024. Carbon storage potentiality in successional and secondary old growth forests. *Eur J Forest Res.* <https://doi.org/10.1007/s10342-024-01750-5>.



PARDOS, M., VÁZQUEZ-PIQUÉ, J., BENITO, L., et al. 2022. Does the Age of *Pinus sylvestris* Mother Trees Influence Reproductive Capacity and Offspring Seedling Survival?. *Forests*, 13(6), 937.

PARDOS, M.; MADRIGAL, G.; ROBLEDO, J.J.; et al. 2019. Efecto del envejecimiento sobre la capacidad reproductiva de *Quercus suber* en los bosques maduros de espacios protegidos. *Cuadernos de la SECF* 45 (3), 19-36. ISSN 2386-8368.

PEMÁN, J.; COSCULLUELA, J.; NAVARRO-CERRILLO, R.F. 2014. *Abies alba* Mill. En: Producción y manejo de semillas y plantas forestales (ed. J. Pemán, R.M. Navarro-Cerrillo, J.L. Nicolás, M.A. Prada, R. Serrada). *Naturaleza y Parques Nacionales. Serie Forestal*. OAPN, MAPAMA.

PETIT, R., HAMPE, A. 2006. Some evolutionary consequences of being a tree. *Ann Rev Ec Evol System* 37, 187-214.

REICH P.B. 2014. The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. *J. Ecol* 102: 275–301.

SANCHO-KNAPIK, D.; MENDOZA-HERRER, Ó.; GIL-PELEGRÍN, E.; PEGUERO-PINA, J. J. 2018. Chl fluorescence parameters and leaf reflectance indices allow monitoring changes in the physiological status of *Quercus ilex* L. under progressive water deficit. *Forests*, 9(7), 400.

SMITH, C.C.; FRETWELL, S.D. (1974): The optimal balance between size and number of offspring. *Am Nat* 108, 499-506.

SPEER, J. H. (2010). *Fundamentals of tree-ring research*. University of Arizona Press.

TISCAR-OLIVER, P.A. 2002. Capacidad reproductiva de *Pinus nigra* subsp. *Salzmannii* en relación con la edad de la planta madre. *Invest Agr: Sist Recur For* 11(2), 357-371.

WILLSON, M.F. 1993. Dispersal mode, seed shadows, and colonization patterns. *Vegetatio*, 107, 261-280.

XU, Y.; CAIL, N.; HE, B.; ZHANG, R.; ZHAO, W.; MAO, J.; DUAN, A.; LI, Y.; WOESTE, K. 2016. Germination and early seedling growth of *Pinus densata* Mast. provenances. *J For Res* 27(2), 283-294.

ZHU, J.; KANG, H.; TAN, H.; XU, M. 2006. Effect of drought stresses induced by polyethylene glycol on germination of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* seeds from natural and plantation forests on sandy soils. *J For Res* 11, 319-328.