

Universidad Pública de Navarra
ESCUELA TÉCNICA SUPERIOR
DE INGENIEROS AGRÓNOMOS

Nafarroako Unibertsitate Publikoa
NEKAZARITZAKO INGENIARIEN
GOI MAILAKO ESKOLA TEKNIKOA

**INFLUENCIA DE LOS FACTORES AMBIENTALES Y DE GESTIÓN EN LOS RASGOS
FUNCIONALES DE LAS RAÍCES FINAS DE PINOS SILVESTRES EN DOS BOSQUES
DEL PIRINEO NAVARRO**

presentado por

HELENA ZOZAYA VELA *-k*

aurkeztua

GRADO EN INGENIERÍA AGROALIMENTARIA Y DEL MEDIO RURAL
GRADUA NEKAZARITZAKO ELIKAGAIEN ETA LANDA INGURUNEAREN INGENIARITZAN

Septiembre, 2019 / 2019, *Iraila*

Universidad Pública de Navarra
ESCUELA TÉCNICA SUPERIOR
DE INGENIEROS AGRÓNOMOS

Nafarroako Unibertsitate Publikoa
NEKAZARITZAKO INGENIARIEN
GOI MAILAKO ESKOLA TEKNIKOA

TRABAJO FIN DE GRADO

**INFLUENCIA DE LOS FACTORES AMBIENTALES Y DE GESTIÓN EN LOS RASGOS
FUNCIONALES DE LAS RAÍCES FINAS DE PINOS SILVESTRES EN DOS BOSQUES
DEL PIRINEO NAVARRO**

Trabajo Fin de Grado presentado por Helena Zozaya Vela para optar al título de Graduado en Ingeniería Agroalimentaria y del Medio Rural, siendo su director Juan Antonio Blanco Vaca, profesor del Departamento de Ciencias de la Universidad Pública de Navarra.

Director del Trabajo Fin de Grado:

Juan Antonio Blanco Vaca

Codirector del Trabajo Fin de Grado:

Antonio Yeste Yeste

Autor:

Helena Zozaya Vela

AGRADECIMIENTOS

Quiero expresar mi agradecimiento a Juan Blanco, director de este Trabajo Fin de Grado, por su interés y dedicación, así como al codirector, Antonio Yeste, por su gran ayuda, paciencia y disponibilidad prestada a lo largo de estos meses de trabajo. Además, quiero destacar la motivación y conocimientos transmitidos por los dos. Sin ellos, Juan y Antonio, no hubiera sido posible llevar a cabo este estudio.

Agradecer también a todas las personas que se han preocupado por mí he interesado en el trabajo durante los meses de su realización. Y por supuesto, mi más sentido agradecimiento a todas mis amigas y familia, en especial a Felixa y Eva, por haberme ayudado a lo largo de mi vida y apoyado en todas las decisiones que he ido tomando. Gracias por confiar en mí.

RESUMEN

En el presente Trabajo Técnico se evalúa los efectos del manejo de las entradas de nutrientes al ecosistema forestal, el sitio donde se desarrollan los árboles y la profundidad del suelo, sobre dos rasgos funcionales (longitud específica (cm/g) y área específica (cm²/g)) de las raíces finas de pinos silvestres (*Pinus sylvestris*) en dos bosques del Pirineo navarro próximos a Aspurz y Garde. Ya que ambos rasgos funcionales se comportan como buenos indicadores de la plasticidad de las raíces finas, estas han sido analizadas con el objetivo de profundizar en el entendimiento del funcionamiento del bosque, en concreto, cómo podría responder al cambio global. Los efectos fueron estudiados tras obtener los valores de los rasgos funcionales de cada muestra, recogidas en mayo de 2018, mediante WinRHIZO versión Pro 2019a (Régent Instruments Inc., 2019).

Se comprobó que las raíces finas de pino silvestre son poco variables en función de los factores estudiados puesto que el único factor que influyó significativamente en las cuatro variables respuesta estudiadas fue el sitio. El manejo de nutrientes no mostró ningún efecto y la profundidad sólo lo hizo interaccionando con el factor sitio generando diferencias significativas en el área específica de las raíces finas de transporte. Sería interesante estudiar rasgos no morfológicos para confirmar o descartar la posibilidad de que las respuestas a los efectos de los factores se hayan manifestado en la variación del rasgo en cuestión en lugar de morfológicamente. Realizar estos estudios a partir del 2020 serviría para corroborar que la insignificancia del efecto del manejo de nutrientes es debida al poco tiempo transcurrido entre su aplicación y la extracción de las muestras.

PALABRAS CLAVE: pino silvestre, raíces finas, absorción, transporte, longitud específica, área específica, gestión forestal, Pirineo.

ABSTRACT

In the following undergraduate thesis, the effects of manipulation of nutrient inputs into the forest ecosystem, the specific site of tree development, and soil depth, have been evaluated on two functional traits (specific length (cm/g) and specific area (cm²/g)) of Scots pine fine roots (*Pinus sylvestris*) in two Navarrese Pyrenean forests close to Aspurz and Garde. Since both functional features behave as good indicators of the plasticity of the fine roots, these have been analysed with the aim of deepening the understanding of the functioning of the forest, in particular, how it might respond to global change. The effects were studied after obtaining the values of the functional features of each sample, collected in May 2018, using WinRHIZO version Pro 2019a (Régent Instruments Inc., 2019).

It was found that the fine roots of Scots pine are little variable depending on the factors studied since the only factor that significantly influenced the four response variables studied was the site. Nutrient management showed no effect and depth only interacted with the site factor generating significant differences in the specific area of the fine roots of transport. It would be interesting to study non-morphological traits to confirm or rule out the possibility that responses to the effects of the factors were manifested in the variation of the trait in question rather than morphologically. Conducting these studies from 2020 would corroborate that the negligible effect of nutrient management is due to the short time elapsed between application and sample extraction.

KEY WORDS: Scots pine, fine roots, absorption, transport, specific length, specific area, forest management, Pyrenees.

LISTA DE SÍMBOLOS Y ABREVIATURAS

% . Símbolo del porcentaje.

°C. Símbolo de la unidad termométrica grado Celsius.

AE. Área específica.

C. Símbolo del elemento químico carbono.

C.O.P. Catálogo de Utilidad Pública.

cm. Centímetro. Símbolo de la unidad de longitud derivada en el Sistema Internacional de Unidades.

cm². Símbolo de la medida de superficie centímetro cuadrado.

dpi. Siglas en inglés de la medida de resolución de impresión Puntos Por Pulgada (Dots Per Inch).

FAO. Siglas en inglés de la Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura (The Food and Agriculture Organization of the United Nations)

g. Gramo. Símbolo de la unidad principal de masa del Sistema Cegesimal de Unidades, y la unidad de masa del sistema métrico decimal.

GFS. Gestión forestal Sostenible.

ha. Símbolo de la medida de superficie hectárea.

km. Símbolo de la unidad de longitud kilómetro.

LE. Longitud específica.

m. Metro. Símbolo de la unidad básica de longitud del Sistema Internacional de Unidades.

m³. Metro cúbico. Símbolo de la unidad de medida de volumen en el Sistema Internacional de Unidades.

mm. Símbolo de la unidad de longitud milímetro.

N. Símbolo del elemento químico nitrógeno.

NL. Siglas en inglés del tratamiento Sin Mantillo (No Litter).

n^o. Abreviatura de número.

ppm. Abreviatura de la unidad de medida partes por millón.

RFPiA. Raíces finas de *Pinus sylvestris* con función absorbente.

RFPiT. Raíces finas de *Pinus sylvestris* con función de transporte.

USDA. Siglas en inglés del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos (United States Department of Agriculture)

ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN	1
1.1. Los bosques.....	1
1.1.1. Concepto	1
1.1.2. Situación de los bosques en España	1
1.1.3. Situación de los bosques en Navarra.....	2
1.1.4. Importancia de los bosques	3
1.2. Gestión forestal sostenible (GFS)	3
1.3. Prácticas silvícolas	4
1.4. Efectos del cambio global	5
1.4.1. Efecto del entorno sobre la morfología de las raíces.....	6
1.5. Sistema radical de las plantas.....	9
1.5.1. Estructura y función de las raíces.....	9
1.5.2. Clasificación de las raíces	13
1.6. Antecedentes	14
1.6.1. Etapas de investigación en los rodales de Aspurz y Garde	15
1.7. Hipótesis del trabajo.....	16
2. OBJETIVOS	17
3. MATERIALES Y MÉTODOS	19
3.1. Descripción de las áreas de estudio.....	19
3.1.1. Localización	19
3.1.2. Meteorología y climatología	20
3.1.3. Geología	22
3.1.4. Suelo.....	23
3.1.5. Vegetación.....	26
3.2. Diseño experimental.....	28
3.2.1. Diseño original del ensayo de claras en las parcelas de estudio.....	28
3.2.2. Implementación del experimento de manipulación de la disponibilidad de nutrientes.	29
3.3. Estudio de los rasgos funcionales de las raíces finas de <i>P. sylvestris</i>	31
3.3.1. Método de campo. Diseño experimental.....	31
3.3.2. Métodos de laboratorio.....	32
3.3.3. Tratamiento de datos	33
4. RESULTADOS	37
4.1. Variable respuesta: Longitud específica de raíces finas de absorción.....	38
4.2. Variable respuesta: Longitud específica de raíces finas de transporte	39

4.3. Variable respuesta: Área específica de raíces finas de absorción	40
4.4. Variable respuesta: Área específica de raíces finas de transporte.....	41
5. DISCUSIÓN.....	43
5.1. Efecto del sitio en los rasgos funcionales de las raíces finas	43
5.2. Efecto de la profundidad en los rasgos funcionales de las raíces finas	47
5.3. Efecto de los tratamientos de disponibilidad de nutrientes en los rasgos funcionales de las raíces finas.....	49
6. CONCLUSIONES.....	53
7. RECOMENDACIONES.....	55
8. BIBLIOGRAFÍA.....	57
ANEXO	1
1. Variable respuesta: Longitud específica de raíces finas de absorción	3
2. Variable respuesta: Longitud específica de raíces finas de transporte	4
3. Variable respuesta: Área específica de raíces finas de absorción	6
4. Variable respuesta: Área específica de raíces finas de transporte	7

1. INTRODUCCIÓN

1.1. Los bosques

1.1.1. Concepto

Se entiende por bosque aquellas tierras que se extienden por más de 0.5 hectáreas (ha) dotadas de árboles de una altura superior a 5 metros y una cobertura de copa superior al 10 por ciento, o de árboles capaces de alcanzar esta altura in situ. Este concepto no incluye la tierra sometida a un uso predominantemente agrícola o urbano (FAO, 2018).

Los ecosistemas forestales son zonas de paisaje dominadas por árboles que consisten en comunidades biológicamente integradas por plantas, animales y microorganismos que interactúan entre sí y con el entorno donde viven, como los suelos locales y atmósferas. En base a ello y al concepto anteriormente señalado, los bosques no son únicamente extensiones de árboles, sino que son tanto un conjunto de procesos como un conjunto de componentes del ecosistema forestal (Hamish Kimmins, 2003).

Los cambios a corto plazo en la estructura de los bosques no significan pérdida del bosque. Sin embargo, si estos cambios producen desequilibrios operacionales a niveles no aceptables en los procesos del ecosistema forestal, se clasificará como pérdida de área boscosa. A pesar de que, a nivel mundial, la superficie de bosque continúa reduciéndose a medida que el crecimiento de las poblaciones humanas prosigue y la demanda de alimentos y tierras se intensifica, la tasa de pérdida neta de bosques ha disminuido en más de un 50% en los últimos 25 años (FAO, 2016). Según la última publicación de la FAO de la *Evaluación de los recursos forestales mundiales* (FRA 2015), en 2015 se registraron 3.999 millones de hectáreas de bosque, es decir, 129 millones de hectáreas menos que las que tenía la Tierra en el año 1990. Sin embargo, la tasa anual de pérdida está en declive, y la FAO informa de que los indicadores relativos a la gestión forestal sostenible indican progresos efectivos.

1.1.2. Situación de los bosques en España

En contraste a otras regiones del mundo, la superficie forestal de Europa y España, incluyendo también la superficie forestal presente en Navarra, ha aumentado en los últimos 25 años. El aumento de la superficie forestal está ocurriendo generalmente en los países desarrollados como consecuencia del desarrollo de políticas forestales basadas en la importancia de la ordenación, la conservación y el desarrollo sostenible de todos los tipos de bosques. Estos tres conceptos son de gran importancia al ser fundamentales para el desarrollo sostenible económico y social, la protección del medio ambiente y de los sistemas sustentadores de la vida del planeta (Ministerio de Medio Ambiente., 1999). La superficie boscosa de España, tal y como publicó la FAO (2015) en el compendio de datos de la *Evaluación de los recursos forestales mundiales*, en el año 2015 se registraron 18.418.000 hectáreas de extensión de bosques. En relación con las 13.809.000 hectáreas distribuidas en España en el año 1990, se ha producido un incremento de 1,2% de ha/año.

En función del clima y la latitud, se diferencian los bosques templados, bosques boreales, bosques tropicales y bosques subtropicales. En el territorio español, están distribuidos los bosques templados en las regiones dónde durante cuatro a ocho meses del año la temperatura oscila alrededor de los 10 °C y los bosques de clima subtropical en zonas más cálidas dónde las temperaturas medias anuales oscilan los 22 °C.

En función de la vegetación, los bosques se clasifican en bosques de coníferas, bosques de frondosas o bosques mixtos en los cuales existe una combinación de especies frondosas y coníferas. La extensión de los bosques de coníferas es similar a la de frondosas (5,7 y 5,2 millones de hectáreas, respectivamente) mientras que los mixtos pueblan algo menos (3,9 millones de hectáreas) (MAPA, 2019). Centrándonos en la zona norte de España, el bosque templado está compuesto principalmente por árboles caducifolios dónde predomina el género *Pinus*. A pesar de dicha tendencia, también encontramos bosques templados mixtos, un ejemplo son los estudiados en este documento compuestos por *Pinus sylvestris* y *Fagus sylvatica* L.

Las hayas se distribuyen únicamente por la Cordillera Cantábrica, el Pirineo y por aquellas zonas del Sistema Ibérico de moderada continentalidad. Sin embargo, el pino silvestre ocupa una superficie aproximada de 1.140.000 hectáreas en masas donde es la especie dominante teniendo mayor presencia en Aragón (25%), Castilla y León (23%) y Cataluña (16%).

1.1.3. Situación de los bosques en Navarra

Navarra es una de las regiones con mayor superficie forestal (superficie arbolada, pastos, formaciones arbustivas y de matorral) relativa en Europa. El 64% del territorio es forestal y de esa superficie 450.000 hectáreas están cubiertas por árboles, siendo el resto matorrales o pastizales. El 80% de estos bosques son autóctonos y en los últimos 20 años la superficie arbolada en Navarra se ha incrementado en un 24% (Gobierno de Navarra, 2019).

Debido a la alta variabilidad climática, edáfica y orográfica de Navarra, los sistemas forestales que se encuentran en dicha región son muy diversos. El haya es el árbol más abundante en Navarra con cerca de 145.000 hectáreas, lo que supone un tercio de las hayas de la Península Ibérica (Gobierno de Navarra, 2019). Los municipios con mayores superficies de hayedos son Baztan, Erro, Ochagavía, Larraun y Orbaizeta. En los Valles de Roncal y Salazar, los bosques están compuestos principalmente por pino silvestre, que tras el haya, constituye la segunda masa forestal de Navarra con mayor superficie. También existen zonas en las que el haya o el abeto, forman masas mixtas.

La zona noroccidental, muy húmeda, está poblada por bosques atlánticos mixtos. Las formaciones forestales de la Zona Media y sur de Navarra están caracterizadas por la presencia de robledales mediterráneos, encinas y coscojas principalmente (Gobierno de Navarra, 2019).

1.1.4. Importancia de los bosques

Los bosques, considerados conjunto de procesos y componentes de los ecosistemas forestales, brindan una serie de servicios ecosistémicos. Los servicios ecosistémicos se definen como recursos o procesos de los ecosistemas naturales (bienes y servicios) a través de los cuales se satisfacen y benefician directa o indirectamente los seres humanos (Rodríguez García et al., 2016).

La clasificación de los servicios ecosistémicos se realiza en base a sus funciones siguiendo el criterio de la Evaluación de los Ecosistemas del Milenio (Millennium Ecosystem Assessment, 2005). Se distinguen 4 categorías: (1) servicios de aprovisionamiento; (2) servicios de regulación; (3) servicios culturales; y (4) servicios de apoyo.

En primer lugar, los servicios de aprovisionamiento son los servicios ecosistémicos más fácilmente reconocibles ya que se tratan de bienes tangibles, más concretamente, recursos naturales. En segundo lugar, en la categoría de los servicios de regulación se incluyen procesos ecosistémicos complejos mediante los cuales se regulan las condiciones del ambiente como la regulación del agua y del clima. En tercer lugar, los servicios culturales de los bosques son los beneficios no materiales que las personas obtienen de los mismos, por ejemplo, actividades recreacionales, valores espirituales y culturales. Finalmente, la categoría de los servicios de apoyo hace referencia a procesos como el ciclo de nutrientes, la formación del suelo y la producción vegetal.

En definitiva, la importancia de los bosques radica en que son fuente de vida tanto para el planeta como para sus habitantes. Todas las sociedades dependen de los bosques y tienen responsabilidades por la biodiversidad, la regulación del clima, el aire limpio, la conservación del suelo y el agua, la seguridad alimentaria, los productos madereros y no madereros, los servicios de energía, los medicamentos y los valores culturales (FAO, 2003).

1.2. Gestión forestal sostenible (GFS)

La Política Forestal en España se desarrolla a través de un Programa Forestal con el objetivo de contribuir al desarrollo rural desde la actividad forestal manteniendo y mejorando el estado de conservación de los montes y su potencial económico. Dicho programa demuestra el compromiso actual hacia una gestión ecológicamente sostenible de los ecosistemas forestales.

La gestión forestal sostenible, tal y cómo la describe las Naciones Unidas, es un concepto dinámico y en desarrollo, el cual pretende mantener y mejorar el valor económico, social y ambiental de todos los tipos de bosques, para beneficio de las actuales y futuras generaciones (FAO, 2018). Los bosques, a efectos de la gestión forestal, deben considerarse como sistemas forestales de usos múltiples ya que cumplen distintas funciones de manera simultánea y ofrecen diversas combinaciones de bienes y servicios (Ministerio de Medio Ambiente, 1999). La manera de cumplir cada una de sus funciones,

así como de brindar bienes y servicios, es diferente para cada masa forestal ya que depende de sus características, estructura, condiciones locales y nacionales, cambiantes en el tiempo. Por ello, y debido a que los bosques siempre estarán sujetos a perturbaciones naturales o antrópicas, la GFS debe verse como un proceso dinámico.

Para poder llevarse a cabo la GFS adecuadamente, es fundamental informarse previamente acerca de los procesos ecológicos y de los mecanismos implicados en ellos. De forma complementaria, distribuir espacialmente el valor de cada uno de los servicios ecosistémicos del bosque, permite ampliar el conocimiento y la información útil para los responsables encargados de la toma de decisiones con el fin de minimizar los impactos negativos sobre el medio ambiente (Rodríguez García et al., 2016). Todo ello queda recogido en la Política Forestal en España en los Planes de Ordenación de los Recursos Forestales (PORF).

En definitiva, la clave para la GFS es mantener la resiliencia del bosque para soportar las perturbaciones (tanto naturales como antrópicas), a la vez que se asegura su capacidad de adaptarse a cambios ambientales a largo plazo considerando la mitigación y adaptación al cambio climático, la conservación de la biodiversidad, suelos y agua, la reducción de residuos, así como la disminución y regulación del uso de productos químicos en las operaciones forestales (FAO, 2019a).

1.3. Prácticas silvícolas

La silvicultura es la herramienta fundamental de la gestión forestal ya que la mayor parte de las actuaciones en el ámbito forestal requiere la utilización de técnicas silvícolas. La silvicultura, entendiéndola como una ciencia aplicada, rige el manejo ecológicamente sostenible de los ecosistemas forestales para la satisfacción de las demandas de la sociedad (bienes y servicios) (Piqué Nicolau & Vericat Grau, 2014).

Tradicionalmente, se atribuía a la gestión forestal un carácter “monofuncional” basado en la producción maderera como objetivo principal, sin embargo, desde mediados del siglo XIX, la silvicultura en montes españoles incorporó un importante grado de multifuncionalidad (Piqué Nicolau & Vericat Grau, 2014). Ello supuso un reto al tener que encaminar la práctica silvícola, en base a las necesidades de la sociedad y los objetivos específicos de gestión del propietario, tanto hacia la producción de productos forestales madereros y no madereros como hacia la conservación y suministro de los diferentes servicios ecosistémicos que brindan los bosques.

La elección acertada del sistema silvícola en una unidad de gestión forestal (o unidad de manejo) determinada depende de las metas, los objetivos de gestión y los medios disponibles para alcanzarlos, así como de las características ecológicas del bosque. Por ello las operaciones silvícolas se lleva a cabo tras la planificación de la gestión forestal. La práctica silvícola engloba operaciones desde la preparación del lugar hasta la quema prescrita para mitigar incendios forestales descontrolados, pasando por intervenciones de

plantación, regeneración, clareo, poda, fertilización, cosecha, etc. (FAO, 2019b; Rolf et al. 2018)

La creciente demanda por los usos múltiples de los bosques y por la cosecha de árboles para la obtención de productos madereros, actualmente se enfrenta a la importancia de preservar los diferentes ecosistemas forestales. Aun así, cada día y con perspectiva de futuro, la sostenibilidad de los bosques está cada vez más garantizada gracias a los nuevos avances tecnológicos y a la educación e información sobre los beneficios de la silvicultura en la gestión sostenible de los bosques. A pesar de ello, no se debe olvidar que esta ciencia aplicada se basa en la ecología y en los procesos naturales, y que, demasiadas interferencias antrópicas no planificadas, pueden afectar negativamente el ecosistema del bosque. Por ello, es necesario conocer el funcionamiento del ecosistema en cuestión, y su influencia sobre ecosistema adyacentes, antes de explotarlo para garantizar la sostenibilidad del mismo a largo plazo mediante el mantenimiento natural de los ciclos de nutrientes (Imbert et al., 2004).

1.4. Efectos del cambio global

La importancia del conocimiento de los flujos de energía, agua, carbono y nutrientes, es decir, el funcionamiento de los ecosistemas, es cada vez mayor debido a la situación actual de cambio global ante la cual nuestro planeta se encuentra. Dicho cambio global influye sobre los ecosistemas provocando cambios en ellos. De esta manera, si queremos entender y anticiparnos al cambio de un determinado ecosistema forestal debemos conocer su funcionamiento. A través del conocimiento básico del funcionamiento del ecosistema por parte del gestor forestal, podrá anticiparse a los cambios que se predicen en el futuro en el ecosistema, evaluar la sostenibilidad de las prácticas forestales previstas en dicho entorno y adaptar las técnicas forestales con el fin de alcanzar los objetivos planteados conservando el ecosistema.

Para evitar alteraciones importantes en la productividad y otras funciones del bosque, es esencial que los flujos de nutrientes en los bosques se mantengan de forma natural. Para ello, debido a que las actividades forestales tienen efecto sobre estos flujos, es imprescindible conocer previamente el funcionamiento del bosque y evaluar la práctica forestal. El ciclo de nutrientes en un ecosistema forestal está constituido por la entrada y salida de nutrientes al ecosistema (ciclo externo), y del flujo de nutrientes entre las plantas y el suelo (ciclo interno) (Imbert et al., 2004). En primer lugar, las entradas de nutrientes se producen a través del proceso de meteorización, fijación biológica de nitrógeno, aportes atmosféricos y en menor medida, transferencia por biota. Los procesos de absorción radicular y foliar, retraslocación, pluviolavado, pérdidas por herbivoría, desfronde y descomposición constituyen el flujo de nutrientes entre las plantas y el suelo. Por último, las salidas de nutrientes del ecosistema se producen mediante los procesos de lixiviación, escorrentía, emisión de gases y aerosoles, transferencia por biota y explotación de recursos. A parte de conocer el ciclo de nutrientes, es esencial conocer los

compartimentos que están conectados a través de estos procesos. Estos compartimentos son la biomasa aérea, el suelo orgánico, las raíces, el suelo mineral y la roca madre.

Debido a los cambios que se están dando y se darán a nivel global, se prevé la alteración tanto del ciclo externo como del ciclo interno de los nutrientes. En cuanto al ciclo externo, se espera un incremento de las deposiciones atmosféricas de nitrógeno como consecuencia de la elevación de las emisiones antrópicas. Junto a ello, el aumento de las temperaturas, provocarían un aumento de la tasa de descomposición de los restos vegetales y, por ende, un aumento de la mineralización de los nutrientes de la hojarasca en descomposición (ciclo interno) (Imbert et al., 2004). El exceso de deposición de nitrógeno atmosférico, a su vez, acidifica el suelo y provoca la liberación de aluminio. El aluminio genera una disminución de la absorción ya que es un compuesto es tóxico para las raíces.

Atendiendo a lo anteriormente comentado, el grupo de Ecología y Medio Ambiente de la Universidad Pública de Navarra en el año 2017 aplicó un tratamiento de fertilización simulando esas posibles condiciones futuras de deposiciones atmosféricas (consultar subapartados 1.6 *Antecedentes* y 3.2.2. *Implementación del experimento de manipulación de la disponibilidad de nutrientes*). Mediante dicho experimento, en el presente trabajo final de grado se ha analizado la respuesta a los tratamientos de las raíces finas de pinos silvestres localizados en dos bosques del Pirineo navarro en base a dos rasgos funcionales. Es decir, se ha analizado morfológicamente uno de los compartimentos (las raíces) conectado a través de los diferentes procesos del ciclo de nutrientes.

1.4.1. Efecto del entorno sobre la morfología de las raíces

La morfología general de los sistemas radicales es característica de cada especie, pero su desarrollo puede verse influido por diversos factores. Es decir, se pueden hacer representaciones de la morfología de los sistemas radicales ya que en base a la genética hereditaria se conoce el número de ejes radicales y la posición relativa de sus ramificaciones laterales (Wild, 1992). Sin embargo, únicamente obtendríamos generalizaciones amplias sobre la profundidad de enraizamiento y la distribución relativa de las raíces debido a que, de forma práctica, el desarrollo del sistema radical de cada individuo está influido por el entorno en el que se encuentra (Wild, 1992).

La Figura 1 muestra las limitaciones hereditarias y ambientales en el crecimiento de las raíces de las plántulas de tres especies de árboles que crecen en tres ambientes diferentes.

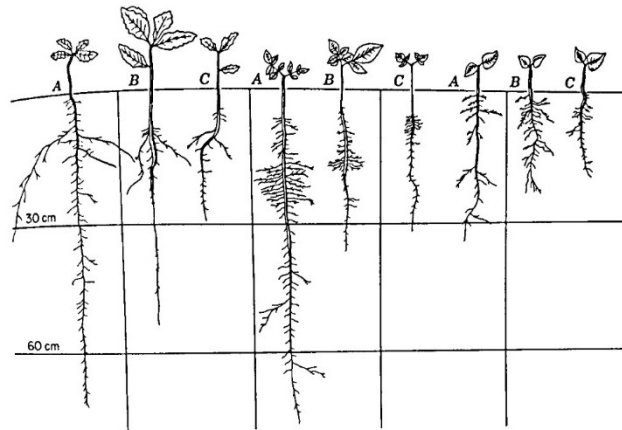


Figura 1. Interacción de la herencia y el medio ambiente en la cantidad de crecimiento radicular producido por tres especies de árboles que crecen en tres ambientes. Izquierda, *Quercus rubra*; centro, *Hicoria ovada*; derecha, *Tilia americana*. La plántula A crecía en praderas abiertas, B en un bosque de robles y C a la sombra profunda de un bosque húmedo de tilos. Era necesario regar las plántulas de tilo en la pradera para evitar la muerte por desecación. El roble desarrolló los sistemas radiculares más profundos y los tilos los más superficiales en los tres hábitats (Wild, 1992; en Holch, 1931 & Kramer, 1983).

Además de los aportes de nutrientes, o por medio de aplicaciones de fertilizantes o debido al ciclo de nutrientes natural del ecosistema, la textura y estructura, la humedad del suelo, la aireación del suelo, la temperatura del suelo, el nivel de toxinas y patógenos del suelo y el aporte de nutrientes son factores del entorno que influyen en el crecimiento y desarrollo del sistema radical (Wild, 1992). De esta forma, toda práctica silvícola que afecte alguna de las características y condiciones nombradas, influirá en el desarrollo del sistema radical y en consecuencia en la morfología de las raíces de los árboles respetados.

El clima puede influir tanto en el contenido de humedad como en la temperatura de los diferentes suelos dónde se desarrollan los árboles objeto. En cuanto a la humedad, tanto una deficiencia como un exceso de agua puede limitar el crecimiento de las raíces, aunque el agua por sí misma no es directamente perjudicial para estos órganos. La cantidad de agua disponible para el crecimiento de las plantas se encuentra entre la capacidad de campo y el punto permanente de marchitez. Por ello, toda cantidad de agua superior o inferior a este rango influirá negativamente en el crecimiento de las raíces. El agua en exceso, de forma indirecta, tiene efectos dañinos sobre el desarrollo del sistema radical debido a que en el suelo desplaza el aire del espacio de los poros no capilares y produce una deficiencia de oxígeno que puede reducir el crecimiento y el funcionamiento y causar incluso la muerte de raíces (Kramer & Boyer, 1995). Asimismo, una deficiencia severa del agua en el suelo generalmente provoca una reducción o una interrupción del crecimiento. Si la cantidad de agua en el suelo es inferior al punto permanente de marchitez el crecimiento de las raíces será poco o ninguno.

Mientras las bajas temperaturas alcanzadas por el suelo debido al entorno a menudo son un factor limitante del crecimiento de las raíces, ocasionalmente el suelo se calienta lo suficiente como para repercutir negativamente en el desarrollo del sistema radical (Kramer & Boyer, 1995). La reducción del crecimiento debido a las bajas temperaturas

se asocia a la limitación de la absorción de agua. Se ha demostrado que los suelos fríos reducen la absorción de agua por parte de las raíces presentes en el medio. La principal causa es el aumento de la resistencia de la raíz al movimiento del agua a través de las raíces, causado en parte por el aumento de la viscosidad del agua (Kramer & Boyer, 1995).

A lo largo de los perfiles verticales podemos encontrar diferentes texturas que caracterizan el suelo del sitio en el que nos encontramos y sobre el que se desarrollan los árboles. La textura tiene un efecto directo sobre el crecimiento de las raíces debido a la restricción de la penetración de dichos órganos y un efecto indirecto al influir en la aireación y contenido de agua en el suelo (Kramer & Boyer, 1995). Influye en el desarrollo del sistema radical de las plantas, ya que determinan cómo es el sistema de poros en el que pueden crecer las raíces junto a la resistencia al esfuerzo cortante y la compresibilidad del suelo (Wild, 1992). La textura indica la proporción de las partículas fundamentales del suelo: arcilla, limo y arena. Y la estructura del suelo es definida como la forma en que se agrupan dichas partículas fundamentales generando espacios vacíos denominados poros (Torres Guerrero et al., 2013). Los suelos de textura arcillosa o fina, al contrario que los suelos de textura arenosa o gruesa, se caracterizan por tener una alta capacidad de retención de agua debido a la gran cantidad de microporos respecto al número de poros de mayor diámetro. Sin embargo, los suelos con textura arcillosa tienden a compactarse con facilidad generando un impedimento mecánico para el desarrollo de las raíces. De esta forma, mientras los sistemas radicales de los individuos vegetales que se encuentran en suelos de textura fina exploran de forma horizontal los primeros horizontes del perfil del suelo sin llegar a alcanzar grandes profundidades, los que se encuentran en suelos arenosos o gruesos desarrollan sistemas radicales más alargados y estrechos debido a que exploran los horizontes en profundidad.

Por último, a través del análisis de las propiedades químicas del suelo de cada lugar, podemos ver las diferencias entre los nutrientes presentes. La cantidad, forma y distribución de los nutrientes en los suelos puede también influir en la intensidad y distribución del crecimiento de las raíces. En general, un suelo carente de un nutriente dará como resultado un crecimiento reducido, aunque los distintos componentes del sistema radical (ejes y ramificaciones laterales) pueden ser afectados de diferente forma. Aun así, generalmente, se producen un aumento en la ramificación de las raíces en volúmenes de suelo donde los nutrientes están más concentrados. Sin embargo, aunque la densidad de raíces sea mayor en aquellos horizontes más ricos en cuanto a recursos, las raíces presentarán mayor longitud específica (cm/g) y área específica (cm²/g) en aquellos horizontes más pobres. Este cambio en la morfología de las raíces finas se realiza como estrategia efectiva para mejorar la nutrición a través del aumento de la capacidad de explorar el suelo y de absorción de recursos.

En definitiva, las raíces finas de los pinos silvestres seleccionados en la investigación se esperan que presenten diferente morfología ya que, a pesar de ser la misma especie, diferentes árboles se están desarrollando en diferentes localidades y bajo condiciones distintas.

1.5. Sistema radical de las plantas

La raíz es el órgano subterráneo de las plantas vasculares. Al conjunto de raíces de una misma planta se le denomina sistema radical. No todos los cultivos presentan el mismo sistema radical, por ello es interesante estudiar el de cada especie vegetal ya que cada uno presenta características diferentes. La capacidad que tienen las diferentes especies vegetales en explorar el suelo a través de sus raíces es diferente. Esta característica, en gran medida, condiciona la eficiencia de la absorción de los nutrientes y del agua por los vegetales.

La longitud radical, la densidad radical y la profundidad alcanzada por el sistema radical a través de su desarrollo fenológico, son los parámetros que definen la exploración por volumen de suelo de cada especie vegetal (Miranda Cárcamo, 2004). Estos tres parámetros van variando a lo largo del tiempo conforme se va desarrollando la planta.

La capacidad de las raíces para explorar el suelo está determinada por las características morfológicas de cada especie en particular, lo cual es controlado genéticamente, y por la influencia del medio ambiente en el que las raíces se desarrollan, principalmente la atmósfera que rodea la raíz, impedimentos mecánicos y el nivel de nutrientes en el suelo (Miranda Cárcamo, 2004). La longitud específica y el área específica son los rasgos funcionales más empleados como indicadores del volumen de suelo explorado por unidad de masa radicular. Dichos rasgos han sido estudiados en el presente trabajo final de grado ya que nos aportan información relevante sobre la estrategia adquisitiva de las plantas para explotar los recursos disponibles (Vera, 2013).

Para el crecimiento exitoso de las plantas es tan importante que el sistema de raíces sea fisiológicamente vigoroso como los brotes vigorosos, ya que el crecimiento de las raíces y los brotes son tan interdependientes que uno no puede suceder sin el otro (Kramer & Boyer, 1995).

1.5.1. Estructura y función de las raíces

Conocer la estructura de la raíz es importante porque afecta a la ruta y a la resistencia al movimiento del agua y los solutos. A lo largo del crecimiento y la maduración del sistema radical del vegetal en particular, las raíces experimentan cambios en la anatomía a varias distancias detrás del ápice. Estos cambios en la estructura afectan la permeabilidad al agua y los solutos (Kramer & Boyer, 1995).

Asociado a la anatomía de las raíces que constituyen el sistema radical de la planta particular, se distinguen diferentes funciones desempeñadas por estos órganos.

Estructura de las raíces

A lo largo del desarrollo del sistema radical nos encontramos con raíces jóvenes, raíces en proceso de envejecimiento y en muchas plantas, excepto las gramíneas, raíces viejas en la fase de engrosamiento secundario.

La raíz joven (Figura 2) está constituida por un ápice de crecimiento, tras el cual están las células meristemáticas que más tarde se diferencian en las células que forman la epidermis, la corteza y el cilindro central o estela (Wild, 1992). En esta fase de diferenciación, las células aumentan de tamaño y se alargan empujando a la raíz a través del suelo. Detrás de esta zona de elongación, las células del cilindro central se diferencian en células endodérmicas, floema y xilema (Wild, 1992).

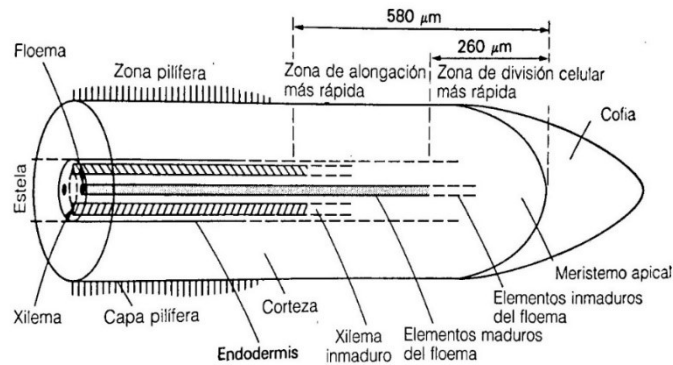


Figura 2. Representación esquemática de la sección longitudinal de un ápice radicular de tabaco mostrando las relaciones espaciales y el orden de maduración de diferentes tejidos (Wild, 1992; en Esau, 1953).

Las raíces en proceso de envejecimiento se detectan por un cambio de color, la parte envejecida se torna marrón claro y se produce la suberización en las células endodérmicas conforme se deposita una banda de suberina (sustancia cerosa) dentro de sus paredes radiales y transversales (Wild, 1992).

Las raíces de muchas plantas, tras la suberización de las células endodérmicas, pueden iniciar un engrosamiento secundario. El crecimiento secundario de las raíces es resultado de la actividad cambial ya que consiste en el desarrollo de una capa de cámbium bajo la endodermis (Kramer & Boyer, 1995). Este proceso provoca el aumento del diámetro de la raíz, pero causa la pérdida de tejidos primarios, como la epidermis y la corteza, que incluyen la hipodermis y la endodermis, y el desarrollo de una capa exterior suberizada de corteza que provoca un aumento a la resistencia del agua y la entrada de solutos (Kramer & Boyer, 1995).

La variación en la estructura de la raíz con la edad y la etapa de desarrollo provoca que existan grandes variaciones en la permeabilidad y la absorción de agua y de iones a lo largo de las raíces.

➤ Pelos radicales

La capa pilífera (Figura 2) alberga los pelos radicales del sistema radical de la planta. Estas estructuras son el resultado de la elongación de ciertas células epidérmicas localizadas detrás del meristemo apical (Wild, 1992). La zona de la capa pilífera, en las raíces en crecimiento, va avanzando conforme las raíces se alargan ya que el ápice produce diariamente nuevas células y, por consiguiente, también pelos radicales. Los pelos radicales más viejos mueren generalmente al ser destruidos por la suberización de

las células epidérmicas, aunque en algunas plantas leñosas viven indefinidamente (Kramer & Boyer, 1995).

Gracias a su existencia, aumenta la superficie de la raíz en contacto con el suelo y disminuye la distancia que los iones y el agua deben atravesar para alcanzar la fuente de la raíz. Este hecho facilita la absorción de agua y minerales.

➤ Rizosfera

A finales del siglo XIX, Hiltner, agrónomo alemán, utilizó por primera vez el término rizosfera para referirse al efecto de las raíces de leguminosas sobre el suelo próximo, en términos de mayor actividad microbiana por la liberación de materia orgánica desde las raíces (Probanza Lobo, 2012). La rizosfera se considera una zona donde las raíces de las plantas y los microorganismos del suelo interactúan de forma única y dinámica.

Los compuestos orgánicos que liberan las raíces y estimula la actividad microbiana se pueden clasificar en: exudados radicales, secreciones, gases, compuestos liberados tras procesos de lisis y mucílagos. Los mucílagos, formados principalmente por polisacáridos, recubren principalmente la coña de la raíz. Dichos polisacáridos, procedentes tanto de la planta como de los microorganismos, tienen la capacidad de retener gran cantidad de agua formando así los mucigeles (Probanza Lobo, 2012).

Funciones de las raíces

Las raíces desempeñan funciones variadas. Actúan como órganos absorbentes de nutrientes minerales y agua disponible en el suelo; son el lugar de síntesis de varias hormonas vegetales y reguladores del crecimiento; asimismo, pueden actuar como órganos de reserva; y también son las encargadas de anclar la planta en el suelo. A continuación, se describen cada una de las funciones mencionadas con anterioridad.

➤ La raíz como órgano absorbente

La entrada de agua y nutrientes minerales se produce fundamentalmente en una región a pocos centímetros detrás del ápice, exactamente donde los pelos radicales son más abundantes, es decir, en la zona pilífera (Kramer & Boyer, 1995). Esto es debido a la anatomía de la raíz. Entorno a la zona meristemática ingresa a la raíz poca agua y nutrientes minerales debido a la falta de xilema funcional para arrastrarlos, y tras la región de la zona pilífera, a pesar de que el xilema es funcional, la suberización y la lignificación de la hipodermis y endodermis reduce la permeabilidad en estas regiones más antiguas (Kramer & Boyer, 1995). De este modo, la función de absorción se lleva a cabo principalmente por las raíces jóvenes y pelos radicales.

En la Figura 3 se muestra gráficamente la localización de la zona absorbente en relación con los diferentes tejidos que constituyen la raíz.

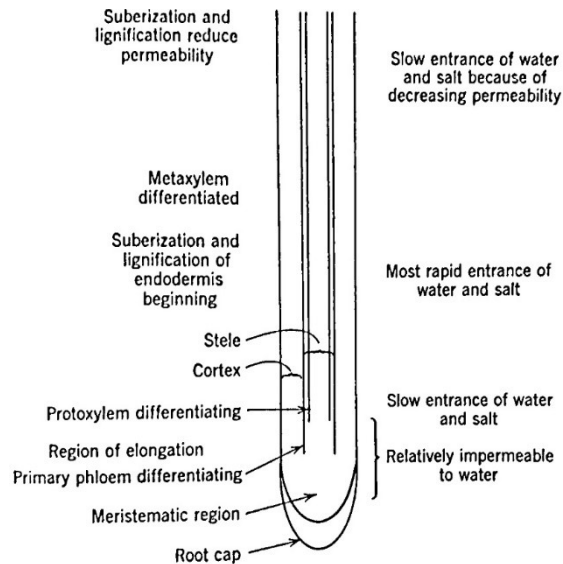


Figura 3. La ubicación de los tejidos primarios en una raíz de elongación y las cantidades relativas de absorción a varias distancias detrás del ápice. La distancia desde el ápice en el que se producen las diferentes etapas de maduración depende de la especie y de la tasa de elongación de la raíz (Kramer & Boyer, 1995; en Kramer, 1983).

La absorción del agua a través de los pelos radicales se lleva a cabo por ósmosis dado que en el interior de la raíz existe mayor concentración de sales que en el medio externo próximo al órgano. Sin embargo, los minerales que se encuentran en forma iónica penetran en la raíz gracias a la ayuda de unas proteínas que actúan como transportadores especializados. Este transporte requiere de un gasto energético en forma de ATP.

➤ La raíz como órgano de síntesis

Las fitohormonas son compuestos naturales sintetizados en una parte u órgano de la planta en bajas concentraciones. Estas hormonas vegetales actúan en el lugar dónde se han sintetizado o pueden ser translocadas a otro lugar dónde regulan eventos fisiológicos determinados como estimular, inhibir o modificar el desarrollo del individuo vegetal (Díaz Montenegro, 2017). Teniendo en cuenta la definición, las raíces son capaces de sintetizar ciertas fitohormonas que definen en cierto modo el desarrollo de la planta.

Las raíces producen citoquininas y ácido abscísico. Las primeras se producen en tejidos dónde hay intensa división celular, por ello las raíces son el principal órgano de síntesis de estas hormonas vegetales. Mientras que las citoquininas activan el crecimiento de las yemas laterales, estimulan el crecimiento de frutos, retardan la senescencia en hojas y estimulan la movilización de nutrientes, el ácido abscísico regula eventos contrarios al crecimiento y desarrollo de las plantas (Díaz Montenegro, 2017).

➤ La raíz como órgano de reserva

Las raíces del sistema radical de ciertas especies vegetales tienen la capacidad de almacenar almidón y otras sustancias importantes para la supervivencia de la planta.

Generalmente, la mayor parte de las plantas que presentan un sistema radical capaz de almacenar sustancias son bianuales, es decir, su ciclo vital se produce en dos temporadas (*Brassica napus*, *Daucus carota*, etc.). Durante el primer año, la energía obtenida por la

planta es utilizada fundamentalmente para el engrosamiento de la raíz donde acumulan sustancias de reserva (Martínez Centelles, 2019). En el segundo año, cuando las hojas mueren, aprovechan estas sustancias almacenada para desarrollar los tallos externos, nuevas hojas y las flores a partir de las cuales se desarrollarán los frutos y semillas necesarias para garantizar la supervivencia de la especie (Martínez Centelles, 2019).

➤ La raíz como órgano de anclaje

El papel de las raíces como órganos de anclaje a menudo se da por sentado, sin embargo, es de gran importancia ya que el éxito de la mayoría de las plantas terrestres depende de su capacidad para mantenerse erguido. Asimismo, la fuerza mecánica de estos órganos es fundamental para evitar que los árboles sean derribados por el viento (Kramer & Boyer, 1995).

La función que desempeñan de anclaje no sólo repercute en el aumento de su estabilidad, sino que también beneficia la del suelo. Actualmente, se están utilizando especies vegetales endémicas, por ejemplo, especies del género *Salix*, que se caracterizan por desarrollar un sistema radical extenso, con profundo y rápido enraizamiento para sujetar terrenos y estabilizar suelos de laderas o riberas del río con grandes erosiones.

1.5.2. Clasificación de las raíces

En plantas herbáceas la mayor parte de las raíces intervienen en la absorción, aunque de forma secundaria también participan en el anclaje. En plantas leñosas la diferencia funcional es más clara y hay que definir qué raíces realizan absorción y cuáles no. Las raíces finas juegan un papel importante en el ciclo del agua, de nutrientes y del carbono en ecosistemas terrestres. Atendiendo a la importancia del conocimiento del funcionamiento del ecosistema para entender y prever los cambios que se pueden dar en este debido a la situación de cambio global ante la que nos encontramos, y, por ende, poder gestionarlo de forma sostenible, creemos fundamental el estudio de las raíces finas. Tradicionalmente, las raíces se clasificaban en base a sus diámetros. Aquellas raíces con un diámetro igual o inferior a 2 milímetros (mm) se clasificaban como raíces finas las cuales llevaban a cabo fundamentalmente la función de absorción, y el resto de las raíces se clasificaban como raíces gruesas. Hoy en día se reconoce que este enfoque no logra capturar la diversidad de forma y función observada entre órdenes de raíces finas. Se reconoce que dentro de las raíces de 2 mm (o menos) de diámetro puede haber a su vez varios tipos funcionales. Las raíces finas con función absorbente representan las raíces más distales involucradas principalmente en la adquisición y absorción de los recursos del suelo. Por encima de ellas, basándonos en la jerarquía de ramificación, se encuentran las raíces finas con función de transporte las cuales cumplen funciones estructurales primarias y funciones de transporte con alguna capacidad adicional de almacenaje (McCormack et al., 2015).

Tal y como se puede intuir, la captación de recursos y el transporte también varían constantemente entre los órdenes de las raíces. En particular, la capacidad de absorción disminuye con el aumento de orden de la raíz, mientras que aumenta la capacidad de transporte. Esta transición está asociada a la ontogenia y al desarrollo secundario dentro

de la raíz (Figura 4). En base a ello, se determinó que las raíces finas englobadas en los tres primeros órdenes desempeñan fundamentalmente la función de absorción, mientras que el resto de las raíces finas no participan en dicha función, o lo hacen a un nivel mucho menor, considerándolas por ello, raíces finas de transporte (McCormack et al., 2015). Estas últimas, debido a su estructura, presentan una vida más larga que las de absorción.

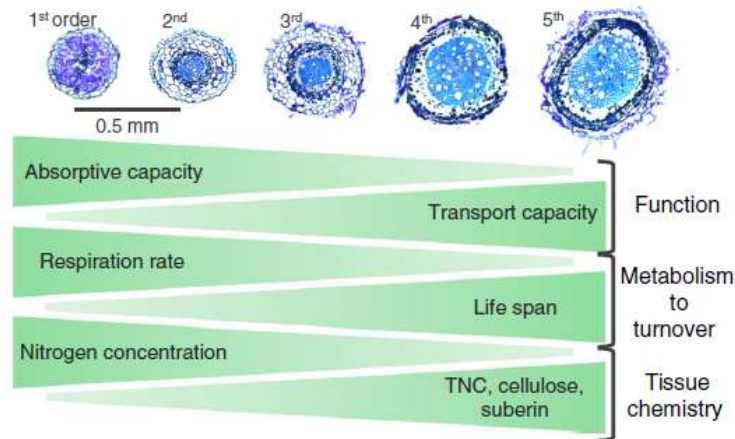


Figura 4. Patrón típico de aumento del diámetro de la raíz y desarrollo secundario con el aumento del orden de las raíces. Los triángulos representan los patrones de la función de la raíz (capacidad de absorción y transporte) y los rasgos de la raíz (frecuencia respiratoria de la raíz, duración de la vida, carbohidratos no estructurales totales (TNC) y otros aspectos de la química de los tejidos) con un orden creciente de las raíces. Dependiendo del rasgo o especie, los cambios en el orden de las raíces pueden ser no lineales (McCormack et al., 2015).

En definitiva, la clasificación funcional de las raíces finas basada en los órdenes proporciona una oportunidad para comprender mejor los procesos subterráneos en la biosfera terrestre. Utilizando una clasificación basada en los órdenes permite realizar comparaciones de rasgos de raíces entre especies y sitios más estandarizadas, especialmente en especies leñosas perennes. Y una clasificación funcional proporciona información útil y generalizable basada en diferencias en la función de absorción y transporte entre raíces finas. Por todo ello, se ha visto la importancia del estudio de los rasgos funcionales (longitud específica y área específica) de las raíces finas con función absorbente y función de transporte.

1.6. Antecedentes

Siendo una de las regiones con mayor superficie forestal, Navarra, tanto desde el punto de vista medioambiental, como social y económico, es una comunidad con un gran atractivo por su riqueza forestal. Aunque actualmente en esta región, la abundancia de hayas predomina sobre el pino silvestre, tradicionalmente la especie *Fagus sylvatica* L. era eliminada para promover el crecimiento de *Pinus sylvestris* L. Sin embargo, el mantenimiento del haya en el sotobosque es cada vez más frecuente debido a las ventajas que brindan los bosques mixtos al conservar la diversidad biológica (Primicia Alvarez et al., 2016).

Los resultados del estudio realizado coordinadamente con el Gobierno de Navarra (Proyecto INIA SC96-078) en el periodo 1999-2003, motivó al Grupo de Ecología y Medio Ambiente de la Universidad Pública de Navarra a continuar con el diseño y ejecución a través de varios proyectos de la línea de investigación que en la actualidad continúa llevando dicho grupo. El proyecto surgió con el objetivo de desarrollar un instrumento adecuado para la gestión silvícola de las masas naturales de *Pinus sylvestris* L. que permitiera planificar el manejo de este recurso forestal. Esta iniciativa nació tras determinar la posibilidad real de producción en base a una serie de montes cuya especie principal era el pino silvestre y considerar que $1,1 \text{ m}^3 \text{ ha/año}$ era una producción potencial excesivamente baja, posiblemente consecuencia del desconocimiento de una silvicultura adecuada para la gestión de los montes (Castillo et al., 2003).

Desde entonces, el Grupo de Ecología y Medio Ambiente lleva 20 años estudiando diferentes aspectos de los procesos ecológicos en dos zonas forestales de ensayo distintas con el objetivo de aumentar los conocimientos sobre el comportamiento de estos ecosistemas forestales y sobre los efectos de las actividades silvícolas en los mismos.

1.6.1. Etapas de investigación en los rodales de Aspurz y Garde

En el marco del primer proyecto, el Servicio de Montes del Gobierno de Navarra instaló dos sitios de ensayo de claras, los cuales se han mantenido hasta la actualidad para la realización de posteriores estudios por parte del grupo de investigación de la Universidad Pública de Navarra. Ambos lugares de ensayo pertenecen a bosques navarros, un bosque mixto de pino silvestre y frondosas, en su mayor parte hayas, localizado en Aspurz (Almiradío de Navascués) y un bosque puro de pino en Garde (valle de Roncal). Mientras que el bosque estudiado en Garde se sigue considerando como puro debido a la gran predominancia del pino silvestre, el bosque estudiado en Aspurz, clasificado en el año 1999 como masa regular dominada por pino silvestre, podría dejar de serlo ya que hoy en día existen amplios parches que se pueden considerar zonas mixtas en las que la cobertura de haya se ha expandido hasta codominar el estrato arbóreo (Primicia, 2013). Esto se debe a que en condiciones ideales (condiciones favorables para la vida vegetal), las especies frondosas, como el haya, terminan por desplazar a las coníferas.

En 1999, se ejecutaron las primeras claras en ambas localidades. El objetivo inicial de la investigación sobre las claras forestales era determinar el régimen de cortas que, junto con la determinación del turno de madurez, optimizara la utilidad global del sistema forestal. Sin embargo, el Grupo de Ecología y Medio Ambiente se dio cuenta de la posibilidad de llevar a cabo investigaciones más ambiciosas en estas áreas y comenzó a investigar sobre los efectos de la gestión forestal en el funcionamiento y estructura de los dos bosques navarros (Castillo et al., 2017). Los estudios llevados a cabo se pueden agrupar en 3 etapas:

Etapa 1999-2006: El principal objetivo de investigación fue la identificación del ciclo de nutrientes lo cual les permitió conocer los efectos que tienen las claras forestales en bosques pirenaicos sobre dicho proceso. Determinaron que las claras en estos bosques podían ralentizar el flujo de nutrientes tanto por la reducción del aporte de nutrientes por

desfronde como por la velocidad de descomposición del mismo. En base a ello generaron un modelo de simulación de la circulación de nutrientes el cual mostró cómo ambos bosques funcionaban de manera diferente y por ello la gestión forestal aplicada debía ser diferente (Blanco, 2004).

Etapa 2007-2012: Basándose en mapas e inventarios florísticos anuales, determinaron que la cobertura de haya se estaba expandiendo rápidamente. Sabiendo que el haya y el pino tienen estructura y funciones diferentes, el objetivo principal en esta segunda etapa fue constatar que, debido a ello, cada zona, en función de las especies arbóreas presentes y predominantes, funcionaría de manera diferente. Efectivamente, los resultados mostraron que, según el tipo de árbol dominante de cada área, los flujos de agua y de nutrientes y en consecuencia el crecimiento de los árboles, variaban. Ello manifestó la importancia de tener una visión ecosistémica del bosque para entender su funcionamiento en vez de una visión individual de cada árbol (Primicia, 2012).

Etapa 2013-2019: Desde el año 2013 los estudios enfocados en los posibles efectos del cambio global en la estructura y función de los bosques empezaron a tomar más importancia en comparación con los estudios de los efectos de la gestión forestal. Además, en los últimos años, aparte de utilizar las últimas técnicas para estudiar como los bosques de Aspuz y Garde pueden ser afectados por el cambio climático, debido al aumento de la cobertura de haya respecto a la de pino se ha visto conveniente profundizar en el estudio de la competencia por recursos entre las distintas especies (González de Andrés, 2018).

El presente trabajo final de grado supone un aporte novedoso, ya que añade información sobre una parte del bosque muy poco estudiada como son las raíces. Esto es igual tanto a nivel global como a nivel local. Estudiar raíces es más trabajoso y por ello se han tendido a dejar de lado en favor de otros estudios. En el trabajo se evalúan las raíces para profundizar en cómo funciona el bosque, y en concreto, cómo podría responder al cambio global y al cambio en las especies de árboles dominantes.

1.7. Hipótesis del trabajo

En base a la influencia ya descrita, tanto de los factores del suelo como de los medioambientales, sobre el desarrollo y estructura de los sistemas radiculares de especies arbóreas, en concreto *Pinus sylvestris*, es de esperar que existan diferencias en los rasgos funcionales de las raíces finas de los pinos dependiendo del sitio en el cual se han desarrollado, la profundidad del suelo y la intensidad del flujo de nutrientes (tanto natural como manipulado por prácticas de gestión). En este trabajo de fin de grado se comprobará si esta hipótesis es cierta centrándonos en el estudio de la longitud específica y el área específica de las raíces finas de la especie en cuestión.

2. OBJETIVOS

El objetivo general del proyecto “AGL2016-76463-P – TIMENUTRIENT”, del cual forma parte el presente trabajo, es desarrollar una metodología que permita reconstruir los flujos de nutrientes durante la vida de un bosque, con el fin de estimar los posibles cambios futuros de esos ciclos de nutrientes y su efecto en el crecimiento de rodales mixtos de pino silvestre y haya en los Pirineos de Navarra a medio y largo plazo.

Para alcanzarlo, en este trabajo de fin de grado el objetivo general se ha desglosado en distintos objetivos más concretos englobados en diferentes estudios. A continuación, se exponen los objetivos específicos con los que cuenta el trabajo en cuestión:

- Comprobar si existe efecto del sitio sobre los rasgos funcionales (longitud y área específica) de las raíces finas de *Pinus sylvestris*, al comparar entre sí las parcelas de tres sitios situados en dos bosques de pino en dos localidades diferentes de Navarra (Aspurz Pinar Puro, Aspuz Pinar Mixto, Garde Pinar Puro).
- Comprobar si existe efecto del tratamiento de disponibilidad de nutrientes (control, fertilización, sin hojarasca) sobre los rasgos funcionales de las raíces finas de *Pinus sylvestris* localizados en los tres sitios diferentes de estos bosques navarros.
- Comprobar si existe efecto de la profundidad (0-13, 13-26 y 26-39 cm) sobre los rasgos funcionales de las raíces finas de *Pinus sylvestris*.
- Comprobar si raíces finas de diferentes órdenes presentan diferente plasticidad morfológica respecto a los factores evaluados.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. Descripción de las áreas de estudio

3.1.1. Localización

Las zonas de estudio donde se han llevado a cabo las actividades de investigación del presente trabajo corresponden a dos masas de pino silvestre situadas en la Comunidad Foral de Navarra (Figura 5). La primera de ellas perteneciente al Concejo de Aspuz y la segunda al Ayuntamiento de Garde.



Figura 5. Izquierda: Rodal situado en Garde. Derecha: Rodal situado en Aspuz.

➤ Garde

Las parcelas de Garde, de dónde se han extraído parte de las muestras, están situadas en el paraje “Krutxillaga” perteneciendo administrativamente al Municipio de Garde y al Partido Judicial de Aoiz. Estas parcelas del municipio situado en la parte más nordeste de la Comunidad Foral de Navarra, geográficamente se encuentran en el Valle del Roncal, concretamente en el monte nº 115 del Catálogo de Utilidad Pública (C.U.P.) de Navarra.

➤ Aspuz

El resto de las muestras se han extraído de determinadas parcelas localizadas en Aspuz, situadas específicamente en el paraje de “La Sierra”. El pueblo de Aspuz pertenece administrativamente al Municipio de Navascués y al Partido Judicial de Aoiz. Las parcelas están ubicadas en el monte de Arriba, Abajo e Idocorri, nº 168, 169 y 171 del C.U.P. de Navarra.

3.1.2. Meteorología y climatología

Se han consultado los datos históricos climáticos hasta el año 2018 de dos estaciones meteorológicas próximas a las parcelas de ambas localidades con la finalidad de evaluar el posible impacto de las condiciones climáticas con mayor exactitud sobre los rasgos funcionales de las raíces finas. A pesar de que las raíces finas pueden estar renovándose anualmente (McCormack et al., 2015), es decir, tienen una longevidad mucho menor a las raíces gruesas, finalmente todo cambio en ellas depende fundamentalmente del árbol en cuestión, el cual, en nuestro caso, tanto en Aspurz como en Garde rondan los 50 años de edad (48 y 52 años respectivamente) (González de Andrés, 2018). Por ello y debido a que los años próximos a la fecha en la que se recogieron las muestras no fueron climatológicamente extremos, se ha considerado más indicativo contemplar dicha serie de datos en vez de centrarnos únicamente en el año en el que se hicieron las extracciones.

➤ Garde

Debido a que el pueblo de Garde no cuenta con una estación meteorológica propia, se han empleado los datos de la estación más próxima la cual está situada en Urzainqui. Esta se encuentra aproximadamente a 8 km de las parcelas de estudio y a una altitud de 722 m, es decir, 613 m de altitud menos en comparación con la altura a la que están las parcelas experimentales. La precipitación media anual oscila entre 1200 – 1400 mm (Blanco, 2004) y la temperatura media anual registrada en dicha estación es de 11,3 °C (Meteo Navarra, 2019a). En definitiva, el clima se clasifica según la clasificación de Köppen como marítimo de costa occidental (oceánico) y mediterráneo marítimo fresco según la clasificación climática de Papadakis.

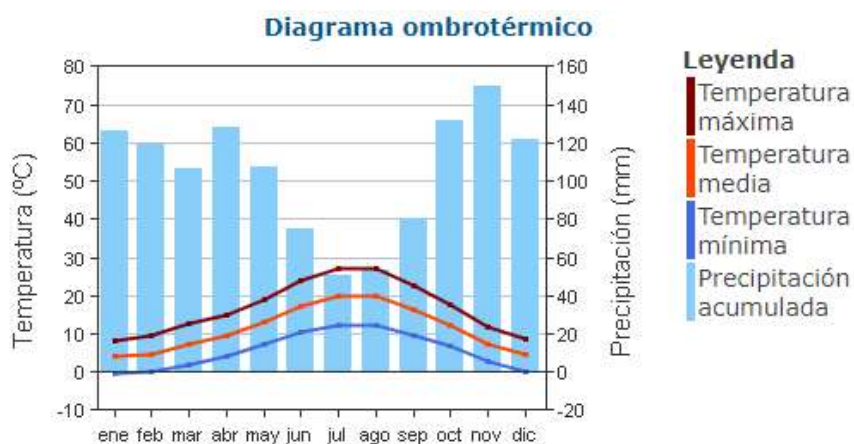


Figura 6. Diagrama ombrotérmico de la estación meteorológica de Urzainqui próxima a las parcelas experimentales situadas en Garde, basada en las series de datos de 1982 a 2018 (Meteo Navarra, 2019a).

En base a lo observado en la Figura 6, cabe destacar los meses de julio y noviembre donde se dan las menores y mayores precipitaciones respectivamente. Además, tal y como se muestra, las precipitaciones entre los meses de junio y septiembre son relativamente inferiores a las que se producen entre octubre y mayo.

En cuanto a las temperaturas, sabiendo que la oscilación térmica es mayor cuanto más nos alejamos del Golfo de Vizcaya y teniendo en cuenta el gradiente térmico vertical, las parcelas localizadas en Garde se encuentran cercanas a las zonas más frías de Navarra. Sin embargo, dado que la estación meteorológica con la cual se ha trabajado se encuentra notablemente a una altitud menor en comparación con la cota de las parcelas experimentales, sabemos que, concretamente en la zona donde se han llevado a cabo las investigaciones, las temperaturas ambientales son inferiores y la pluviometría mayor respecto a la media que la estación de Urzainqui nos aporta.

Para poder obtener datos de mayor calidad, a partir de los datos obtenidos de la estación más próxima a Garde se aplicó un factor de corrección. Este se basa en reducir la temperatura 0.5 °C por cada 100 metros ascendidos. Teniendo en cuenta que la diferencia de altitud entre la estación meteorológica y las parcelas experimentales es de 613 metros, la temperatura media anual en Garde es 3.07 °C menos que la registrada en Urzainqui.

➤ **Aspurz**

Aspurz tampoco cuenta con su estación meteorológica propia, por lo que se han empleado los datos de la estación más próxima la cual está situada en Navascués. Esta se encuentra aproximadamente a 2 km de las parcelas de estudio y a una altitud de 615 m, es decir, similar a la cota de las parcelas experimentales. La precipitación media anual oscila en torno a 900 mm y la temperatura media anual es de 12.0 °C (Meteo Navarra, 2019b). En definitiva, la clasificación del clima según Köppen o Papadakis es igual que la de Garde, marítimo de costa occidental (oceánico) y mediterráneo marítimo fresco respectivamente.

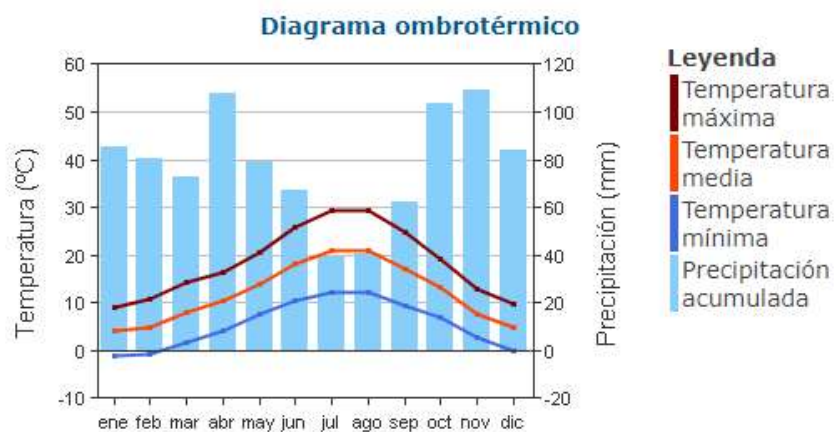


Figura 7. Diagrama ombrotérmico de la estación meteorológica de Navascués próxima a las parcelas experimentales situadas en Aspurz, basada en las series de datos de 1984 a 2018 (Meteo Navarra, 2019b).

Tal cual se observa en la Figura 7, cabe destacar los meses de julio y agosto los cuales son significativamente más secos que el resto, así como abril y noviembre como los más húmedos.

En cuanto a las temperaturas, las parcelas localizadas en Aspurz, al igual que las de Garde, se encuentran cercanas a las zonas más frías de Navarra. Sin embargo, debido a la diferencia de altitud, estas se localizan en una zona ligeramente menos fría. Según la

estación manual de donde se han obtenido los datos climáticos, la temperatura media anual es de 12.0 °C siendo la media de máxima de 18.5 °C y la media de mínimas de 5.5 °C (Meteo Navarra, 2019b).

Comparando ambos diagramas ombrotérmicos, a pesar de que la clasificación climática es la misma tanto en Garde como en Aspurz, se ve como en Aspurz llueve menos que en Garde, así como que las temperaturas son menores en esta última localidad. Mientras que durante los meses de verano las diferencias pluviométricas son menores, las diferencias de temperaturas son mayores.

A continuación, se recogen los datos más específicos de las dos localidades de estudio:

Tabla 1. Datos promedios de las localidades de estudio.

Localidad	Coordenadas	Orientación	Pendiente (%)	Altitud (m)	Pluviometría (mm)	Tm (°C)
Garde	42°48'50'' N 0°52'30'' W	N	40	1335	1250.0	8.23
Aspurz	42°42'31'' N 1°08'40'' W	NO	7	612	929.9	12.0

3.1.3. Geología

Tanto las parcelas experimentales de Garde como de Aspurz, aparecen en la hoja 143 (Navascués) del Mapa Geológico de España a escala 1:50.000 (2° Serie) realizado entre el 1972 y 2003 por el Instituto Geológico y Minero de España (IGME)(IGME, 2019).

➤ Garde

Las parcelas de Garde se sitúan sobre una roca madre formada por flysch del Terciario, Eoceno, Medio, Luteciense, Medio, señalada en el Mapa Geológico de España como T₂₁^{Ab1-Ab2}. El flysch es un sedimento marino integrado por alternancia entre sí de estratos poco espesos de arcillas o margas y de areniscas.

➤ Aspurz

Las parcelas de Aspurz se localizan sobre calizas del Terciario, Eoceno, Inferior, Ilerdiense, designada en el Mapa Geológico de España como T₂₁^{Ab1-Ab2}. Lo representan en las sierras de Illón-Idocorry y Leire calcarenitas de biofacies nerítica correspondiente a la zona interior de la plataforma. En ambas sierras forman las extensas áreas calizas que destacan en el relieve formando frecuentemente superficies estructurales. Se caracterizan por la abundancia de alveolinas, que permiten diferenciarlas de las calizas del Thanetiense (Huarte, 2002).

3.1.4. Suelo

Este subapartado, tiene la finalidad de mostrar las principales características de los suelos de las parcelas experimentales dónde se han realizado las actividades de investigación. Tanto para las parcelas localizadas en Garde como las situadas Aspurz, se presentan a continuación los análisis edafológicos en los que se describen los horizontes del perfil del suelo y sus características fisicoquímicas. Es necesario mencionar que se ha recogido únicamente la información de los horizontes que engloban las profundidades a las que se han recogido las muestras.

➤ Garde

El análisis edafológico en Garde determina que el régimen de humedad de dicho suelo es Údico y el régimen térmico Mésico. En cuanto al tipo genético se refiere, se han realizado dos clasificaciones por parte de dos organizaciones diferentes, Dystrudept típico y Cambisol dístico según USDA y FAO respectivamente. Tal y como se ha citado en el anterior subapartado 3.1.3. *Geología*, el perfil de las parcelas situadas en Garde se ha desarrollado sobre una roca madre de flysch.

Se ha considerado un primer horizonte A de 15 cm de espesor (0-15 cm), en el que se da la incorporación de material orgánico humificado. Desde el límite inferior del horizonte A hasta los 35 cm de profundidad se encuentra el horizonte B mineral subsuperficial (15-35 cm). Por debajo de este, el perfil tiene un horizonte C formado por elementos de la roca madre alterada, que llega por lo menos hasta los 60 cm de profundidad (35-60 cm) aunque no se conoce a ciencia cierta su límite inferior. Estos tres primeros horizontes que componen el perfil tienen en común el color, pardo. De este modo, las muestras recogidas a 0-13 cm, 13-26 cm y 26-39 cm de profundidad corresponden a los horizontes A, B y C respectivamente. Estudios más recientes afirman que la suma de los tres primeros horizontes del perfil alcanza los 79.7 cm de profundidad (González de Andrés, 2018).

A continuación, se describe en la Tabla 2 las características de los horizontes citados anteriormente:

Tabla 2. Descripción y características de los horizontes de suelo de Garde (modificado de Huarte, 2002).

Horizonte	Profundidad	Descripción
A	0-15 cm	Color en húmedo pardo oscuro (10YR3/3) y en seco pardo (10YR5/3). Estructura granular, fuerte y fina. Textura franca. Ocasionales cantos de arenisca. Algún canal de actividad biológica. Abundante cantidad de raíces de todos los tamaños. Límite gradual.
B	15-35 cm	Color en húmedo pardo amarillento oscuro (10YR3/6), en seco pardo (7,5YR5/3). Estructura en bloques, poliédrica subangular fuerte, de media a fina. Textura franco-arcillosa. Cutanes de iluviación en las caras de los agregados. Frecuentes raíces muy finas y alguna gruesa.

		Cantos de arenisca más abundantes que en el horizonte anterior, muchos de ellos fuertemente alterados, se rompen fácilmente. Galerías gruesas y muy gruesas que corresponden a raíces muertas. Límite claro.
C	35-60 cm	Color en húmedo pardo amarillento oscuro (10YR3/4) y pardo amarillento claro (10YR6/4) en seco. Sin estructura aparente. Muy abundantes cantos de arenisca parcialmente alterados. Textura franco-arcillosa. Libre prácticamente de raíces. Límite neto y ondulado.

En cuanto al análisis mecánico del suelo de Garde, el horizonte A se caracteriza por poseer un 45.83% de arenas, un 30.87% de limos y un 23.30% de arcillas, según USDA. En base a la proporción de las sustancias inorgánicas que posee de diferentes tamaños, USDA clasifica la textura de este horizonte como franca. Las texturas de los dos siguientes horizontes sin embargo las clasifica como franco arcillosas. El horizonte B posee un 39.40% de arenas, un 34.88% de limos y un 25.72% de arcillas y el horizonte C un 41.82% de arenas, un 3.66% de limos y un 26.52% de arcillas.

En la Tabla 3, se muestran las propiedades químicas del sitio “Garde Pinar Puro”. Los datos fueron recogidos por el grupo de Ecología y Medio Ambiente de la Universidad Pública de Navarra en mayor del año 2017, es decir, previo a las aplicaciones de los tratamientos de fertilización. Las muestras tomadas para el análisis de las propiedades químicas se recogieron en los mismos puntos donde se extrajeron las muestras de raíces, para el presente estudio, un año después.

Tabla 3. Características químicas del suelo de Garde. Datos no publicados y cedidos por el grupo de Ecología y Medio Ambiente de la Universidad Pública de Navarra.

	Sitio	Profundidad (cm)	Amonio (ppm)	Nitrato (ppm)	pH	N total (%)	C orgánico oxidable (%)	Ratio CN
Media	Garde Pinar Puro	0-13	2.86	0.33	5.19	0.20	3.68	18.32
		13-26	3.52	0.26	5.14	0.17	2.49	14.69
Desviación estándar	Garde Pinar Puro	0-13	1.57	0.23	0.25	0.03	1.08	4.12
		13-26	0.92	6.77	0.13	0.04	1.02	2.74

➤ **Aspurz**

Al igual que en Garde, el análisis edafológico en Aspurz determina que el régimen de humedad de dicho suelo es Údico y el régimen térmico de tipo Mésico. En cuanto al tipo genético, USDA lo clasifica como Hapludalf lítico y la FAO como Alisol haplico. Este

perfil también se ha desarrollado sobre una roca madre de flysch y se han considerado 3 horizontes a diferencia de los 4 definidos en el perfil de Garde.

Los primeros 10 cm de profundidad (0-10 cm) constituyen el horizonte A caracterizado por un color pardo. Debido a que presenta un espesor menor de 10 cm, este horizonte superficial se clasifica como un Epipedón Ochrico. Por debajo de éste, se encuentra un horizonte B mineral subsuperficial que alcanza al menos 45 cm de profundidad (10-45 cm) del cual no se conoce con certeza su límite inferior. Al igual que el primer horizonte, aunque ligeramente más claro, tiene un color pardo. Teniendo en cuenta el perfil, las muestras se han recogido del horizonte A (0-13 cm) y del B (0-13 cm, 13-26 cm y 26-39 cm). Cabe destacar que estudios posteriores afirman que la suma de los primeros horizontes citados alcanza los 93.8 cm de profundidad (González de Andrés, 2018).

A continuación, la Tabla 4 muestra las características de los horizontes citados anteriormente:

Tabla 4. Descripción y características de los horizontes de suelo de Aspurz (modificado de Huarte, 2002).

Horizonte	Profundidad	Descripción
A	0-10 cm	Color en húmedo pardo muy oscuro (10YR2/2) y en seco pardo (7.5YR5/3). Estructura granular, moderada, fina y muy fina. Textura franco-arenosa. Abundantes raíces de muy diversos tamaños. Algún signo de actividad biológica, canales, micelio de hongos, etc. Límite gradual.
B	10-45 cm	Color en húmedo pardo amarillento oscuro (10YR4/4), en seco pardo claro (7.5YR5/3). Estructura en bloques, poliédrica subangular, débil, media rompiendo en fina y muy fina. Textura franco-arenosa. Cutanes de iluviación en las caras de los agregados. Menos raíces que en el horizonte superior pero más gruesas. Escasa actividad biológica. Límite brusco.

En cuanto al análisis mecánico del suelo de Aspurz, según USDA, tanto el horizonte A como el B presentan una textura franco-arenosa. El horizonte A se caracteriza por poseer un 52.26% de arenas, un 40.51% de limos y un 7.23% de arcillas, según USDA. Y el horizonte B posee un 55.48% de arenas, un 33.28% de limos y un 11.24% de arcillas.

En la Tabla 5, se muestran las propiedades químicas de los dos sitios situados en la localidad de Aspurz. Al igual que los datos de las propiedades químicas del suelo del sitio “Garde Pinar Puro”, estos también fueron recogidos por el grupo de Ecología y Medio Ambiente de la Universidad Pública de Navarra en mayo del año 2017.

Tabla 5. Características químicas del suelo de Aspurz. Datos no publicados y cedidos por el grupo de Ecología y Medio Ambiente de la Universidad Pública de Navarra.

	Sitio	Profundidad (cm)	Amonio (ppm)	Nitrato (ppm)	pH	N total (%)	C orgánico oxidable (%)	Ratio CN
Media	Aspurz	0-13	5.31	0.20	5.05	0.20	4.04	20.88
	Pinar Puro	13-26	5.04	0.24	5.17	0.14	2.39	16.68
	Aspurz	0-13	4.65	0.19	4.75	0.19	4.22	21.86
	Pinar Mixto	13-26	4.11	0.21	4.92	0.14	2.85	20.03
Desviación estándar	Aspurz	0-13	2.11	0.20	0.17	0.02	0.50	2.24
	Pinar Puro	13-26	2.77	0.20	0.06	0.02	0.58	2.24
	Aspurz	0-13	1.87	0.20	0.32	0.02	0.69	5.05
	Pinar Mixto	13-26	1.74	0.11	0.18	0.01	0.63	4.59

3.1.5. Vegetación

A través del Mapa de Vegetación Potencial de Navarra 1:25.000 observamos las unidades biogeográficas las cuales engloban territorios que albergan especies y comunidades vegetales propias y, por ende, están relacionadas con factores ecológicos e históricos del medio. Particularmente Navarra se divide en dos regiones biogeográficas, la Eurosiberiana y la Mediterránea. Tanto Aspurz como Garde se encuentran en la primera región citada, en el sector Pirenaico central. Dicho sector está caracterizado por la presencia de bosques caducifolios dominados por hayas (*F. sylvatica*), a las que acompañan pinos rojos (*P. sylvestris*) y abetos (*A. alba*), bosques perennifolios dominados por el abeto, bosques de pino negro (*P. uncinata*) y pinares de pino rojo.

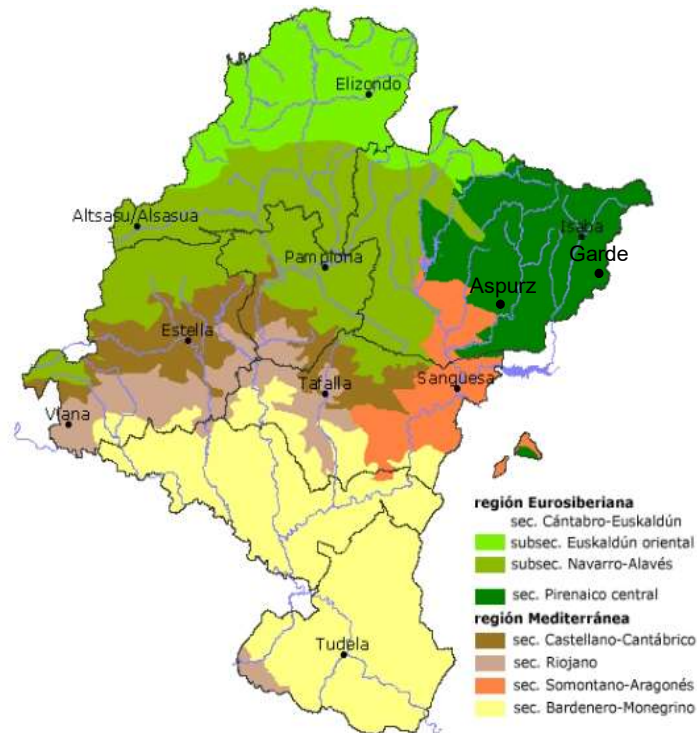


Figura 8. Sectores y subsectores de las regiones biogeográficas que dividen el territorio de Navarra (modificado de Peralta, n.d.).

Las parcelas experimentales de Garde están situadas en un pinar rojo acidófilo, es decir, un pinar en el que en ocasiones se encuentran hayas y más raramente robles pelosos (*Quercus pubescens*, *Q. subpyrenaica*). En el sotobosque de dicho pinar los arbustos son escasos y se hallan algún enebro (*Juniperus communis*) y zarzas, y entre las herbáceas las especies acidófilas como *Deschampsia flexuosa*, *Galium rotundifolium* o *Veronica officinalis* se encuentran con frecuencia (Peralta, 2010).

En Aspuz, las parcelas se encuentran en hayedos xerófilos y basófilos pirenaicos. Son hayedos en cuyo estrato arbóreo suele haber robles pelosos (*Q. pubescens*), pino rojo, (*P. sylvestris*), illón (*A. opalus*) y más raramente abeto (*A. alba*). En cuanto al estrato arbustivo, el boj es constante, tanto que alcanza una elevada cobertura y lo que a la flora respecta, dichos hayedos presentan muchas plantas comunes a los robledales de roble peloso, con los que contactan. Estos hayedos sustituyen a los basófilos y ombrófilos pirenaicos hacia el sur, con menores precipitaciones (Peralta, 2010).

Los lugares dónde se sitúan las parcelas, en cuanto a la vegetación presente, tienen en común la abundancia de pino rojo. De esta manera, y tal como se ha comentado en anteriores ocasiones, en el trabajo en cuestión nos hemos centrado en el estudio únicamente de los rasgos funcionales de las raíces finas de árboles de la especie *P. sylvestris* que se desarrollan bajo diferentes formas de gestión forestal.

El *Pinus sylvestris* arraiga con un poderoso, penetrante y profundo conjunto de raíz principal y raíces secundarias. Su sistema radical puede alcanzar en los sitios más favorables entorno los 40 metros de profundidad. Y la raíz principal puede crecer hasta los 45 ó 50 años (Gárate, 2014).

Las raíces de *P. sylvestris* se caracteriza por su escasa ramificación. Frecuentemente se encuentran largas secciones sin ramificaciones o con pequeñas terminaciones dicótomas provocadas por micorrizas (Figura 9). Las raíces generalmente son muy largas, más o menos rectas o con ligeras curvas. En cuanto al color, presentan un tono rojizo a lo largo de todos los órdenes. La corteza de las raíces del pino silvestre es muy rugosa y se producen descortezamientos con frecuencia. En lo que al diámetro respecta, las raíces son en general gruesas y las puntas se caracterizan por tener mayor diámetro que las raíces de angiospermas como *F. sylvatica* (Yeste, 2019).



Figura 9. Patrón típico de *Pinus sylvestris* donde se observan terminaciones dicotómicas provocadas por micorrizas (Mrak & Gričar, 2016).

3.2. Diseño experimental

3.2.1. Diseño original del ensayo de claras en las parcelas de estudio

El Servicio de Montes del Gobierno de Navarra, a través del proyecto SC96-078, “Estudio y construcción de unas tablas de producción de selvicultura variable para masas naturales de *Pinus sylvestris* L. y establecimiento”, estableció en 1999 las parcelas actuales objeto de estudio. Las parcelas fueron seleccionadas en Aspurz y Garde por dicho proyecto debido a que contenían las características representativas del 75% de los bosques de pino silvestre en Navarra.

En ambas localidades se establecieron las parcelas siguiendo un diseño de bloques al azar con tres repeticiones, quedando cada sitio de ensayo formado por tres bloques y cada bloque por tres parcelas diferenciadas por la intensidad de clara aplicada. En definitiva, en cada una de las dos localidades, se delimitaron 9 parcelas con forma rectangular de dimensiones 30 x 40 m. Cada una de ellas está rodeada por una banda perimetral de al menos 5 m de anchura con el mismo tratamiento que la parcela que rodea, evitando así efectos de borde (Figura 10).

A continuación, se presentan los diferentes tratamientos que se llevaron a cabo en 1999:

- Tratamiento A: Parcela testigo, 0% de área basal retirada (sin tratamiento).
- Tratamiento B: Retirada del 20% de área basal inicial (clara baja moderada).
- Tratamiento C: Retirada del 30% de área basal inicial (clara baja fuerte).

Se realizó una segunda clara en Aspuz en el año 2009. Esta se diferenció de la primera en que la intensidad de la clara más fuerte produjo una retirada de área bisimétrica del 40%, es decir, un 10% mayor a la del año 1999.

En 2017 el grupo de Ecología y Medio Ambiente de la Universidad instaló, sobre estas parcelas, un segundo experimento dentro del proyecto de investigación Project AGL2016-76463-P - TIMENUTRIENT, financiado por el Ministerio de Economía y Competitividad en el cual se engloban las actividades realizadas. En base al nuevo diseño experimental (*ver sección 3.2.2.*), el presente estudio únicamente se ha realizado en las parcelas con los tratamientos A (control) y C (clara intensa) en cada una de las dos localidades.

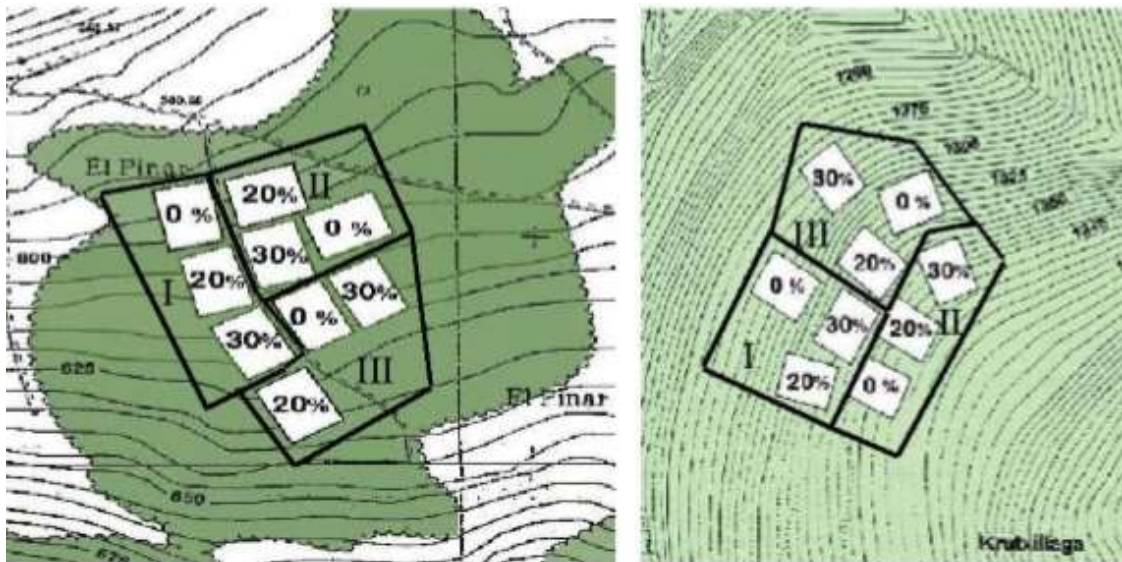


Figura 10. Ubicación de las parcelas de Aspuz (izquierda) y Garde (derecha). Los porcentajes indican el área basal retirada. Los números romanos señalan los bloques de parcelas (Blanco, 2004).

3.2.2. Implementación del experimento de manipulación de la disponibilidad de nutrientes.

En mayo de 2017, siendo una parte del proyecto de investigación AGL2016-76463-P-TIMENUTRIENT-, se comenzó con la implementación de un experimento de manipulación de los ciclos de nutrientes en las dos localidades de ensayo.

Tanto en Aspuz, como en Garde, en cada una de las tres parcelas control (tratamiento A) y tres parcelas con mayor intensidad de clara (tratamiento C) se escogieron tres pinos objetivo pertenecientes al estrato de árboles dominantes de una zona donde el dosel arbóreo estaba constituido casi en su totalidad por copas de pino. De esta forma, en cada

localidad, se seleccionaron un total de 18 árboles los cuales se sometieron en el año 2017 a diferentes tratamientos de fertilización.

En todas las parcelas se designó un árbol control (marcado con una C), un árbol sometido a un proceso de fertilización (marcado con una F) y un árbol sometido a una reducción del aporte natural de nutrientes. A continuación, se describen los tres tratamientos diferentes presentes en cada parcela:

- Tratamiento Control (C): Árbol control no sometido a tratamientos de fertilización marcado con una letra C.
- Tratamiento Fertilización (F): Árbol marcado con una F sometido a un tratamiento de fertilización. El árbol se encuentra centrado en un área de fertilización de 2,50 x 2,00 metros. Las aplicaciones se realizaron en dos veces. En mayo de 2017 se aplicó una dosis de fertilizante N-P-K (Nitrofoska®) consistente en 25 kg N/ha, 11 kg P/ha y 29,39 kg K/ha. En octubre de 2017, se fertilizó por segunda vez con una dosis de fertilizante N-K (FerroTop®) de 22,5 kg N/ha y 37,35 kg K/ha.
- Tratamiento Sin hojarasca (NL): Árbol sometido a una reducción del flujo de nutrientes debido a que se instaló una malla de retención de desfronde a su alrededor (Figura 11) y se elimina periódicamente con un escobón de jardinería el mantillo situado bajo el área que ocupa la malla (Figura 12). La malla de retención está constituida por una estructura de tubos de PVC de 2,50 x 2,00 x 1,50 m y una malla de aluminio con poros de 1 mm de diámetro.



Figura 11. Instalación de la malla de retención de desfronde alrededor de un pino silvestre.



Figura 12. Material para la eliminación del mantillo y reparación de la malla de retención de desfronde.

3.3. Estudio de los rasgos funcionales de las raíces finas de *P. sylvestris*

3.3.1. Método de campo. Diseño experimental

El diseño experimental utilizado fue un diseño constituido por 3 factores con tres niveles cada uno de ellos. Fueron considerados la profundidad y la manipulación de la disponibilidad de nutrientes tal y como se ha explicado antes y el sitio. El sitio fue determinado según la localización y el tipo de bosque diferenciando tres: Aspuz Pinar Puro, Aspuz Pinar Mixto y Garde Pinar Puro. Considerando zona pura como aquella en la que el estrato arbóreo está dominado por pino, y la zona mixta como aquella codominada por pinos y hayas.

En el presente diseño experimental, tal y como se puede comprobar, no se han tenido en cuenta ni las claras ni las parcelas. Esto es debido a que ha pasado un amplio margen de tiempo desde que se aplicaron las claras (10 y 20 años en Aspuz y Garde respectivamente), además de que este estudio se ha realizado a nivel de árbol y no de parcela. Estudios recientes realizados a esta misma escala han demostrado que no hay diferencias ni entre parcelas ni entre distintos tratamientos de claras en cuanto a la composición química del suelo o densidad de raíces (Goñi, 2019; Resano, 2019). Por lo tanto, se decidió obviar estos factores y centrarnos en los tres anteriormente citados.

En mayo de 2018 se realizó la toma de muestras de cada parcela de estudio para la realización del presente experimento. De esta forma, teniendo en cuenta las fechas de los dos tratamientos de fertilización, la recogida de muestras se llevó a cabo un año después de la primera fertilización y siete meses después de la segunda.

En ambas localidades, mediante la ayuda de una barrena, se llevaron a cabo las extracciones de las muestras a 50 cm del árbol objeto. En todas las parcelas se cogieron muestras a 0-13 cm, 13-26 cm y 26-39 cm de profundidad.



Figura 13. Extracción de las muestras de suelo mediante una barrena en las parcelas experimentales de Garde.

En cuanto al número de muestras, en Garde se obtuvieron un total de 54 debido a que se recogieron muestras de los pinos con tratamiento control, tratamiento fertilización y tratamiento sin hojarasca de cada parcela de estudio (6 parcelas) a diferentes profundidades (3 profundidades). En Aspurz, el número de muestras obtenidas ascendió a 108 ya que, al ser un bosque puro de pino silvestre con presencia de manchas definidas de bosque mixto, se recogieron muestras a 50 cm tanto de pinos situados en una zona donde el dosel arbóreo estaba constituido por pinos silvestres mayoritariamente, como de pinos localizados en una zona donde el dosel arbóreo estaba constituido por pinos silvestres y hayas. En definitiva, el número de muestras total recogidas entre ambas localidades fue de 162 ya que fueron seleccionados 54 árboles (18 por cada sitio) y se extrajeron muestras a 3 niveles de profundidad para cada uno de ellos.

Tras la extracción de cada muestra, se guardaron en una bolsa de plástico herméticamente cerrada con su correspondiente identificación de campo. Dicha identificación estaba constituida por cuatro apartados informativos:

1. Localización:
 - a. G: parcela localizada en Garde
 - b. A: parcela localizada en Aspurz
2. Número de parcela: Referente a la parcela según su tratamiento de clara (tres parcelas sin tratamiento de clara y tres parcelas con una clara del 30%)
3. Tratamiento: Identifica el tratamiento de fertilización del árbol objeto de cada parcela ya que en cada parcela se distinguen 3 árboles sometidos a diferentes tratamientos de disponibilidad de nutrientes.
 - a. C: árbol testigo, sin manejo de nutrientes
 - b. F: árbol fertilizado en dos ocasiones
 - c. NL (No litter): árbol sometido a una deficiencia de nutrientes debido a la exclusión de hojarasca
4. Profundidad: Detalla la profundidad a la que se ha extraído la muestra en cuestión.

Finalmente, mediante las muestras y su posterior clasificación explicada en los siguientes subapartados correspondientes a los métodos de laboratorio, conseguimos llegar al estudio objetivo de las variables respuesta. Las variables respuesta analizadas fueron cuatro:

1. Longitud específica de las raíces finas con función absorbente
2. Longitud específica de las raíces finas con función de transporte
3. Área específica de las raíces finas con función absorbente
4. Área específica de las raíces finas con función de transporte

3.3.2. Métodos de laboratorio

Tras la extracción e identificación de las muestras en campo, en el laboratorio se realizaron los siguientes trabajos con el objetivo de preparar las muestras de raíces finas de *P. sylvestris* y continuar con la obtención de datos para el estudio de los rasgos morfológicos:

1. Preparación de las muestras de raíces finas de pino silvestre

Las muestras de suelo se dejaron secar al aire para facilitar el posterior trabajo manual de separación de la tierra de las raíces finas. Posterior a ello, las raíces se identificaron para separar entre vivas y muertas atendiendo a criterios basados en el color, fragilidad, rigidez y evidencias de descomposición, y se clasificaron aquellas que pertenecían a pino en base a los rasgos morfológicos clave (Yeste, 2019). A su vez, las raíces de pino se dividieron entre raíces de absorción (primeros 3 órdenes) y de transporte (el resto hasta 2 mm).

Los criterios de identificación se basaron en el estudio de raíces de referencia, recogidas en la zona, de las principales especies de plantas leñosas presentes.

2. Medida de rasgos funcionales de raíces finas

Las raíces de pino seleccionadas fueron escaneadas utilizando un escáner EPSON Perfection V800 con una resolución de 1200 dpi. Las imágenes fueron procesadas mediante el software WinRHIZO versión Pro 2019a (Régent Instruments Inc., 2019) para medir los parámetros morfológicos de longitud y área total de la muestra.



Figura 14. Escaneo y procesamiento de imágenes mediante un escáner EPSON Perfection V800 con una resolución 1200 dpi y el software WinRHIZO versión Pro 2019a, respectivamente.

Después del escaneo y antes del tratamiento de datos, las muestras fueron secadas en una estufa durante 48 horas a 40°C para calcular su masa seca (Goñi, 2019). Posteriormente, con las medidas obtenidas mediante el software y la masa, se calcularon los rasgos funcionales de longitud y área específicas utilizando el programa Microsoft Excel 2010.

3.3.3. Tratamiento de datos

Gráficos

A través del programa Microsoft Excel 2010, tras el cálculo de los diferentes rasgos funcionales, se filtró y seleccionó la información relevante para el presente estudio y se organizó para facilitar su posterior tratamiento.

En base a la selección, manipulación y organización de datos, así como de la decisión tomada en relación con las variables respuesta de estudio, se realizaron los gráficos oportunos combinando los tres factores con la longitud específica y el área específica. Siendo variables continuas, se realizaron gráficos con barras de error los cuales representan valores medios del rasgo funcional indicados por medio de barras y una media de dispersión definida por un segmento.

Análisis estadísticos

Mediante el estudio de los datos a través de los gráficos se realizó un análisis visual preliminar para comprobar si existían grandes diferencias del rasgo funcional entre grupos. Teniendo ello presente, el siguiente y último paso del tratamiento de datos fue comprobar si esas diferencias eran significativas, es decir, no se debían al azar y por tanto estaban relacionadas con los factores estudiados. Para ello se utilizó el Análisis de Varianza (ANOVA) tras comprobar que los conjuntos de datos cumplían las asunciones para su uso.

Idoneidad de los datos para el Análisis de Varianza

Es necesario que los datos cumplan dos requisitos para poder utilizar dicho análisis estadístico. En primer lugar, los valores residuales de cada muestra deben aproximarse a una distribución normal, y, en segundo lugar, las varianzas de los diferentes niveles de cada factor deben ser similares u homogéneas (homocedasticidad). De esta forma, se realizan dos análisis previos al Análisis de Varianza mediante la plataforma estadística R 3.2.3. (R Core Team, 2015).

Se realizó el test de Shapiro-Wilk para comprobar que los valores residuales de las muestras se aproximaban a una distribución normal y la prueba de Levene para la homogeneidad de varianzas entre los diferentes niveles de cada factor. Como resultado se obtuvo que todos los conjuntos de datos seguían una distribución normal y entre grupos existía homogeneidad de varianzas. Por ello, debido a la idoneidad de los datos, no ha sido necesaria su transformación y se han podido utilizar para el Análisis de Varianza.

Análisis de Varianza (ANOVA)

El test ANOVA permite comparar la media de una variable entre grupos, es decir, nos permite comprobar si existen diferencias significativas entre los distintos grupos de datos. De esta manera, mediante el Análisis de Varianza conseguimos conocer si los resultados obtenidos en los gráficos de barras con errores son debidos al factor estudiado o al azar. En este caso, se realizaron cuatro ANOVAs de tres factores, es decir, un ANOVA de tres vías para cada variable: (1) Longitud específica de raíces finas de absorción, (2) Longitud específica de raíces finas de transporte, (3) Área específica de raíces finas de absorción, (2) Área específica de raíces finas de transporte.

El nivel de significación empleado, al igual que en las pruebas previas al test ANOVA, es de 0,05. Esto significa que, si la diferencia observada entre las medias de los diferentes grupos tiene una probabilidad de ocurrir del 5% o menos, no puede deberse a simples errores de muestreo, sino que indica diferencias reales entre muestras debido al factor estudiado para cada caso. En estos casos, para detectar qué grupo es distinto, se hace la prueba a posteriori de Tukey HSD “honestly significance difference”. Con los resultados se modifican los gráficos añadiendo letras que indican diferencias significativas entre grupos.

4. RESULTADOS

Tras realizar los análisis iniciales con todos los datos obtenidos a partir de los cuatro Análisis de Varianzas multifactoriales (uno por cada variable respuesta), se ha comprobado que no existen diferencias significativas entre las longitudes específicas y entre las áreas específicas medias en ambos tipos de raíces en base al factor tratamiento o profundidad. Es decir, únicamente el factor sitio influye significativamente sobre las variables respuesta.

Además, el análisis ha indicado que no existen interacciones significativas entre los distintos factores a excepción de los factores sitios y profundidad en el rasgo funcional área específica de las raíces finas con función de transporte. Dicha tendencia, aunque no llegan a aparecer diferencias significativas, también se aprecia en las demás variables respuesta.

De esta manera, a continuación, se muestra en la Tabla 6 el conjunto de resultados estadísticos obtenidos, así como en los siguientes subapartados, mediante los gráficos, los resultados más relevantes del estudio en cuestión.

Tabla 6. Conjunto de resultados estadísticos obtenidos mediante ANOVAs de tres factores para cada variable respuesta.

	L.E. Absorción		L.E. Transporte		A.E. Absorción		A.E. Transporte	
	F	Valor p	F	Valor p	F	Valor p	F	Valor p
Sitio	6.41	0.002**	3.18	0.048*	5.17	0.007**	-	ns
Profundidad	-	ns	-	ns	-	ns	-	ns
Tratamiento	-	ns	-	ns	-	ns	-	ns
S:P	-	ns	-	ns	-	ns	2.55	0.047*
S:T	-	ns	-	ns	-	ns	-	ns
P:T	-	ns	-	ns	-	ns	-	ns
S:P:T	-	ns	-	ns	-	ns	-	ns
R²	0.25		0.28		0.24		0.26	

El efecto de cada factor en cada variable respuesta es: ns, no significante; *, significante para $P < 0.05$; **, significante para $P < 0.01$.

L.E.: longitud específica, A.E.: área específica

Factores: S: sitio, P: profundidad, T: tratamiento de disponibilidad de nutrientes.

4.1. Variable respuesta: Longitud específica de raíces finas de absorción

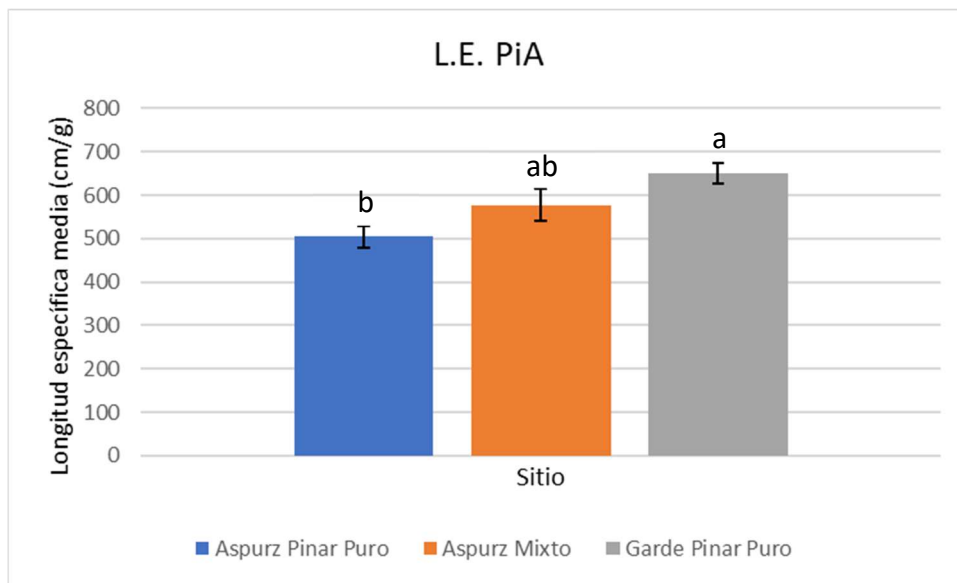


Figura 15. Representación gráfica de la longitud específica media (cm/g) de las raíces finas con función absorbente de pino silvestre (RFPiA) para cada sitio. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$) según el análisis Tukey HSD.

En la primera gráfica se recogen las medias, de cada nivel del factor, de la longitud específica de las raíces finas con función absorbente y tras el análisis se muestra la existencia de diferencias significativas entre ellas debido al efecto del sitio, pero no respecto a los otros dos factores. Es decir, para el factor sitio se rechaza la hipótesis nula de igualdad de medias entre los diferentes niveles del factor y se confirma su efecto sobre el rasgo funcional en cuestión. Mientras que en el pinar puro de Garde la media de la longitud específica de la muestra (650.45 cm/g) es significativamente mayor que la de la zona de bosque puro de Aspurz (504.12 cm/g), dicho rasgo funcional toma una posición intermedia, en el área de bosque mixto de Aspurz (577.88 cm/g).

4.2. Variable respuesta: Longitud específica de raíces finas de transporte

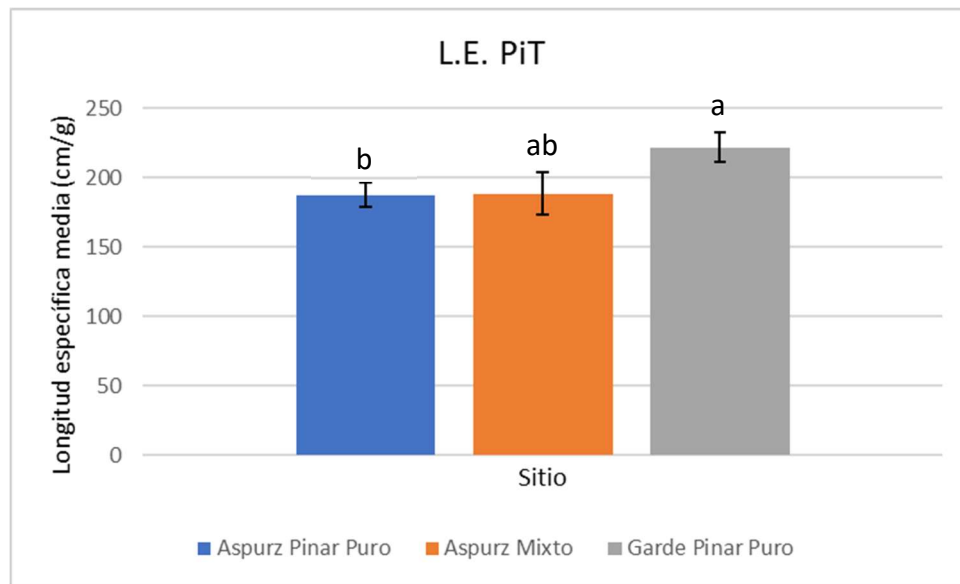


Figura 16. Representación gráfica de la longitud específica media (cm/g) de las raíces finas con función de transporte de pino silvestre (RFPiT) para cada sitio. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$) según el análisis Tukey HSD.

En la segunda gráfica se recogen las medias, de cada nivel del factor, de la longitud específica de las raíces finas, en este caso, con función de transporte. Asimismo, al igual que en el subapartado 4.1. *Variable respuesta: Longitud específica de raíces finas de absorción*, se muestra la existencia de diferencias significativas entre ellas debido al efecto del sitio. Mientras que en el pinar puro de Garde la media de la longitud específica de la muestra (221.56 cm/g) es significativamente mayor que la de la zona de bosque puro de Aspurz (187.55 cm/g), dicho rasgo funcional toma una posición intermedia, en el área de bosque mixto de Aspurz (188.53 cm/g).

En comparación con las raíces finas con mayor capacidad de absorber los recursos del suelo, la media de la longitud específica de las raíces finas con función de transporte es mucho menor en todos los niveles del factor sitio. Los datos muestran que la diferencia entre raíces con diferente función de dicho rasgo funcional llega a ser de más del doble.

4.3. Variable respuesta: Área específica de raíces finas de absorción

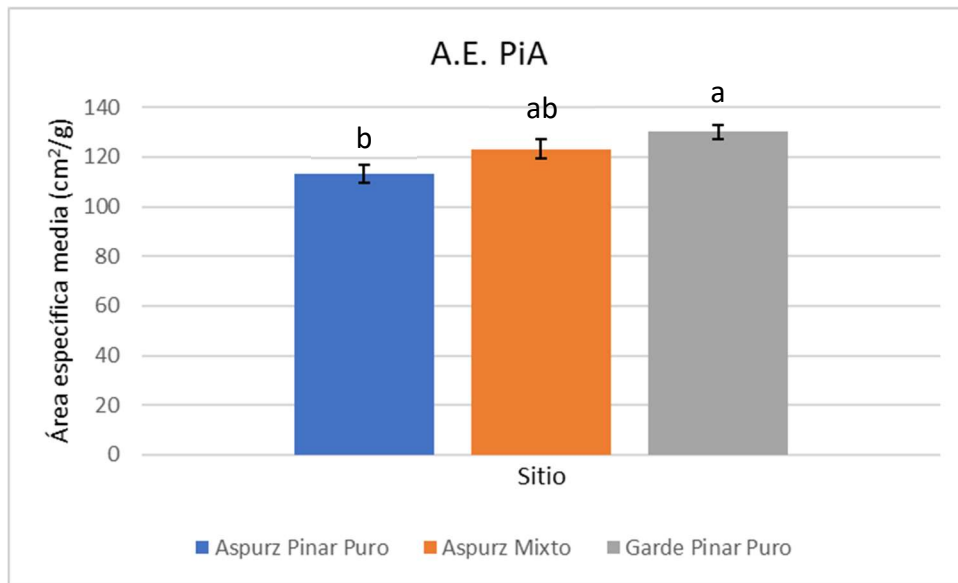


Figura 17. Representación gráfica del área específica media (cm²/g) de las raíces finas con función absorbente de pino silvestre (RFPiA) para cada sitio. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$) según el análisis Tukey HSD.

La tercera gráfica recoge las medias, de cada nivel del factor, del área específica de las raíces finas con función absorbente, así como muestra la existencia de diferencias significativas entre ellas debido al efecto del sitio. Es decir, al igual que en los dos subapartados anteriores relacionados con la longitud específica de las raíces finas, en este caso el cual atiende al área específica, para el factor sitio también se rechaza la hipótesis nula de igualdad de medias entre los diferentes niveles del factor y se confirma su efecto sobre el rasgo funcional en cuestión. Mientras que en el pinar puro de Garde la media de la longitud específica de la muestra (130.07 cm²/g) es significativamente mayor que la de la zona de bosque puro de Aspurz (113.18 cm²/g), dicho rasgo funcional toma una posición intermedia, en el área de bosque mixto de Aspurz (123.18 cm²/g). De esta forma, teniendo también presentes los resultados obtenidos en función del sitio del rasgo funcional longitud específica, cabe destacar la constante posición intermedia de las medias del nivel Aspurz Pinar Mixto. Este resultado estadísticamente indica que no es significativamente diferente ni de las medias de las muestras recogidas en Garde ni de las del área de bosque puro constituido por pinos silvestres.

4.4. Variable respuesta: Área específica de raíces finas de transporte

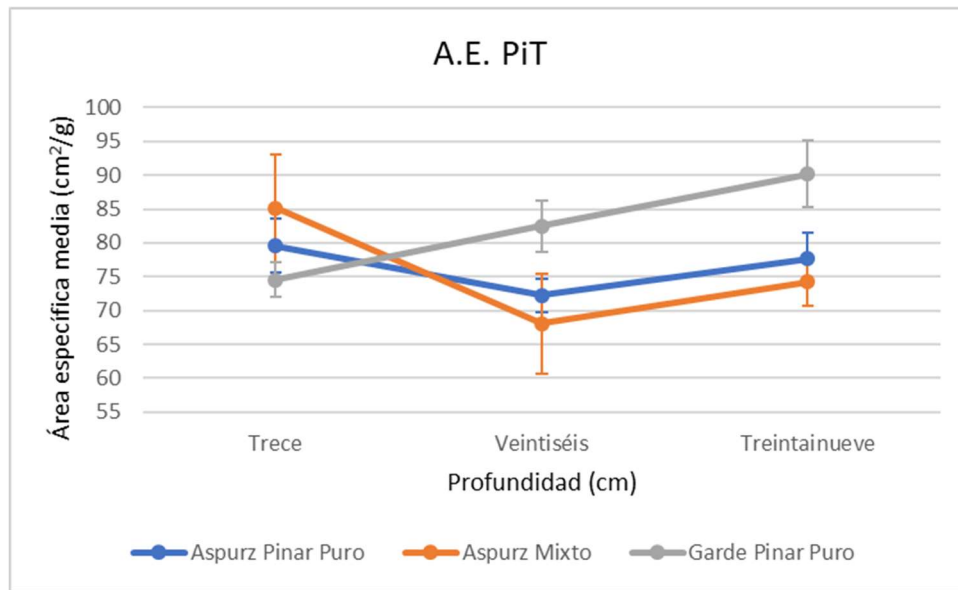


Figura 18. Representación gráfica del área específica media (cm^2/g) de las raíces finas con función de transporte de pino silvestre (RFPiT) en cada sitio para cada profundidad (Trece: 0-13 cm, Veintiséis: 13-26 cm, Treintainueve: 26-39 cm).

En la cuarta y última gráfica se recogen las medias, de cada nivel del factor, del área específica de las raíces finas con función de transporte. De forma independiente, ninguno de los tres factores estudiados ejerce un efecto que haga que haya diferencias significativas entre las medias de cada nivel específico. Sin embargo, a diferencia de los resultados obtenidos en los análisis estadísticos de las anteriores variables respuestas, para esta, existe una interacción significativa entre el factor sitio y el factor profundidad. Es decir, el efecto de la profundidad depende del nivel del factor sitio. En este caso se observa una clara diferencia significativa entre las tendencias de las medias de área específica entre las muestras recogidas en Garde y las recogidas en Aspuz. En esta última localidad, las mayores medias se registran entre los 0 y 13 cm ($79.56 \text{ cm}^2/\text{g}$ en Aspuz Pinar Puro y $85.14 \text{ cm}^2/\text{g}$ en Aspuz Mixto) mientras que en Garde las menores ($74.55 \text{ cm}^2/\text{g}$). Además, mientras en Aspuz no se muestra atendiendo a los resultados y a la representación gráfica un efecto significativo de la profundidad, en Garde la tendencia del aumento de la media del área específica conforme aumente la profundidad demuestra el efecto real del factor.

5. DISCUSIÓN

5.1. Efecto del sitio en los rasgos funcionales de las raíces finas

En 1999 se establecieron, a través del proyecto SC96-078, las parcelas objeto de estudio en Garde y Aspurz debido a que contenían las características representativas del 75% de los bosques de pino silvestre en Navarra. Actualmente, en el presente estudio, además de la relación de este hecho con las diferencias climáticas entre ambas localidades, se ha decidido matizar dicho factor en base al aumento de la cobertura de haya. La presencia de hayas debido a su expansión, hoy en día es más notoria en el bosque de Aspurz. En esta localidad, encontramos que los pinos silvestres ocupan el estrato aún dominante y las hayas el codominante. Es decir, existen amplios parches que se pueden considerar zonas mixtas en las que la cobertura de haya se ha expandido hasta codominar el estrato arbóreo (Arozarena, 2018; Salvador, 2019; Sarries, 2018).

Debido a las diferencias climáticas entre localidades y a las diferencias en el tipo de bosque, diferenciando entre bosque mixto y bosque puro dependiendo de las especies que dominen el estrato arbóreo, se optó por el estudio del efecto del sitio sobre la morfología de las raíces finas de los pinos silvestres seleccionados. Los tres sitios donde se realizaron las evaluaciones fueron: zona pura y zona mixta del bosque localizado en Aspurz, y bosque puro de Garde. A la hora de formular nuestra hipótesis, tuvimos en cuenta por ello, tanto las diferencias entre localidades como las diferencias entre los doseles que predominan en cada área estudiada. Entre Aspurz y Garde las diferencias radican principalmente en el clima, la altitud, la pendiente y el tipo de suelo ya que ambos bosques fueron considerados inicialmente como pinares puros. Sin embargo, si nos centramos en Aspurz, podemos diferenciar zonas en base a las especies que constituyen el dosel. Debido a que el pino silvestre y el haya presentan estructuras y funciones diferentes, las zonas puras funcionan de forma distinta a las zonas mixtas donde están en codominancia el pino silvestre y el haya (González de Andrés, 2018). Con ello, hipotéticamente supusimos que encontraríamos diferencias significativas entre las medias de la longitud específica y área específica entre cada nivel del factor sitio.

En relación con las escalas de tiempo evolutivas, se conoce que la expansión de las plantas de ecosistemas acuáticos hacia ecosistemas terrestres ha estado supeditada al desarrollo de estrategias efectivas para la adquisición, a través de las raíces, de recursos del suelo. Actualmente, después de milenios de evolución, la producción de raíces finas es una inversión importante de fotosintatos y recursos por parte del árbol (McCormack et al., 2015). Aun así, en cuanto a la variación del clima, a gran escala se sabe muy poco sobre el papel de las raíces finas en la adaptación de las plantas al gradiente climático. Reich et al. (2014), mediante la utilización de una base de datos global de biomasa de bosques (más de 6200 bosques de 61 países a lo largo de un gradiente de 40 °C de media anual de temperaturas), comprobaron que, en condiciones de altas latitudes, es mayor la fracción de biomasa de la planta que se localiza en las raíces finas, en comparación con bosques localizados en bajas latitudes. Esta evidencia también fue comprobada a través de los resultados obtenidos del estudio de la adaptación de las raíces finas del pino silvestre a lo

largo de un gradiente climático latitudinal de 2000 km por Zadworny et al. (2016). Ambos estudios también concluyeron que este hecho ocurre del mismo modo en altas altitudes. Asimismo, afirmaron que la variación de la temperatura fue el principal factor que tuvo efecto en la expresión de los rasgos de las raíces finas. Es necesario destacar la importancia de conocer cómo varía la asignación de biomasa a las raíces finas por parte de los árboles, en relación con el clima (temperatura), si distinguimos estos órganos según su función. Siguiendo la clasificación de las raíces finas en base a la función que desempeñan, la cual apareció tras demostrar Pregitzer et al. (2002) la clara diversidad arquitectónica entre raíces de diferentes órdenes, Zadworny et al. (2016) observaron que los árboles que crecían en lugares más fríos mantenían un mayor porcentaje relevante de raíces finas de absorción dentro de cada orden de ramificación que las de ubicaciones más cálidas. Es decir, el porcentaje de raíces finas con función absorbente disminuía significativamente al aumentar la temperatura media anual. Teniendo en cuenta que unas de las mayores diferencias existente entre las localidades de estudio son la temperatura y la altitud, era de esperar que nuestros resultados reflejaran las conclusiones de las investigaciones anteriores. Siendo la diferencia de altitud de 723 m y la diferencia de temperaturas media anual de 3.77 °C, la hipótesis planteada era que, en Garde, localidad situada a mayor altitud y con temperaturas inferiores, el porcentaje de raíces finas con función absorbente sería mayor que en Aspurz, así como los valores de los rasgos funcionales relacionados con la exploración del suelo y por tanto con la adquisición de recursos.

Tras el análisis de nuestros resultados observamos que existen diferencias significativas, es decir, que no se deben al azar, en tres de las cuatro variables respuesta estudiadas. A pesar de ello, la variable respuesta correspondiente al área específica de las raíces finas con función transporte muestra la misma tendencia (consultar Anexo), aunque los resultados no han mostrado efectos significativos, posiblemente por el número reducido de muestras. Sin embargo, las diferencias significativas únicamente se dan entre Garde y Aspurz Pinar Puro, siendo la media de los rasgos funcionales estudiados significativamente mayor en Garde. Los resultados en el sitio de Aspurz Pinar Mixto son intermedios, y esto se traduce en que, a pesar de desarrollarse los pinos bajo doseles compuestos por diferentes especies, y por ello sometidos potencialmente a un distinto nivel de competencia, los rasgos funcionales evaluados de las raíces finas no son realmente diferentes.

Atendiendo las diferencias significativas que muestran los resultados entre localidades, corroboramos que son debido, entre otras, a las diferencias de altitud y temperatura entre las localidades. Sin embargo, nuestros resultados apoyan parcialmente las conclusiones obtenidas en investigaciones anteriores como las llevadas a cabo por Reich et al. (2014) y Zadworny et al. (2016). Esto es debido a que, tal y como se observan en la Figura 13 y Figura 14, tanto las raíces finas con función de transporte como las raíces finas con función absorbente se comportan de igual manera respondiendo a todos los factores de forma similar. Este hecho es opuesto al relatado en los dos estudios anteriores ya que ambos autores afirmaban que las raíces finas con función absorbente eran las que en mayor proporción respondían al efecto de la temperatura y altitud. Esta especialización

funcional de los diferentes órdenes de raíces observada en el resto de estudios sugiere que en entornos fríos, mantener una alta proporción de raíces con función absorbente es una estrategia eficiente de adaptación al bajo suministro de nutrientes impulsado por la menor tasa de descomposición de la materia orgánica y el movimiento limitado de la solución del suelo (Zadworny et al., 2016). Al igual que aumentar la proporción de raíces finas con función absorbente, aumentar la longitud específica y el área específica de las raíces finas absorbentes es una estrategia eficiente de adaptación a esta condición. Por ello, a pesar de obtener que los rasgos funcionales relacionados con la capacidad de explorar el suelo y captar los recursos de este son mayores en la localidad con un clima más frío y situada a una altitud mayor, no se muestran diferencias entre la proporción de raíces finas con diferentes funciones. Esto demuestra una baja especialización de las raíces finas de los árboles seleccionados para nuestro estudio.

A pesar de la relación existente entre el aumento de la proporción de raíces finas absorbentes medida en cantidad de biomasa, y el aumento de la longitud específica y área específica de las raíces finas absorbentes como estrategias de adaptación al bajo suministro de nutrientes, hemos querido comprobar también, en base a la biomasa, dicha baja especialización de las raíces finas. Los datos han sido prestados por el grupo de Ecología y Medio Ambiente de la Universidad Pública de Navarra. Asimismo, fueron utilizados por (Goñi, 2019) para la realización de su trabajo final de carrera. En Garde, según investigaciones anteriores (Reich et al., 2014, Zadworny et al., 2016), se deberían apreciar, en mayor medida, grandes diferencias entre las fracciones de biomasa correspondientes a las raíces finas con función absorbente y a las raíces finas con función de transporte. Sin embargo, tal y como era de esperar según los resultados obtenidos en base a los rasgos funcionales estudiados, analizando los porcentajes de biomasa correspondientes a cada tipo de raíz fina distinguiéndolas según su función, apoyamos la baja especialización de las raíces finas de nuestras muestras. Esto se puede comprobar en la siguiente Tabla 7 la cual muestra como aproximadamente el 50% de la biomasa total de las raíces finas corresponde a las raíces finas con función absorbente, y el otro 50% restante a las raíces finas con función de transporte.

Tabla 7. Fracción de la biomasa de raíces finas correspondiente a las raíces finas con función absorbente y a las raíces finas con función de transporte (elaboración propia a partir de datos de Goñi, 2019).

SITIO	Biomasa total RFPiA (g)	Biomasa total RFPiT (g)	Biomasa RFPiA (%)	Biomasa RFPiT (%)
GARDE PINAR PURO	4.61	4.88	48.62	51.38

Se ha visto que los factores de mayor peso son los del sitio, que engloban una serie de variables entre las que destaca la temperatura y las precipitaciones. Si estos factores son tan determinantes se puede esperar que en el futuro las variables estudiadas se vean afectadas a causa del cambio climático. El incremento de temperaturas y la reducción de

precipitaciones que se están produciendo a nivel global, es posible que provoque en los bosques más mediterráneos como el de Aspurz, una reducción de su crecimiento por el aumento de las sequías estivales. Sin embargo, bosques como el de Garde, continental/subalpino, podrían verse beneficiados al aumentarse su periodo vegetativo y en consecuencia aumentar su productividad (Blanco et al., 2017).

Atendiendo los resultados obtenidos en base al efecto del tipo de bosque, observamos que actualmente no influye significativamente sobre la longitud y el área específica de las raíces finas de pino silvestre de los dos bosques navarros. Hipotéticamente se predijo que, junto al clima y la altitud, el tipo de bosque iba a ser determinante en el efecto del factor sitio sobre los rasgos funcionales estudiados. Contemplamos esta opción ya que los resultados obtenidos en los proyectos llevados a cabo por el Grupo de Ecología y Medio Ambiente de la Universidad Pública de Navarra entre los años 2007 y 2012 mostraron que efectivamente, las zonas con diferente composición florística funcionaban de forma diferente (Castillo et al., 2017; González de Andrés, 2018). Según el tipo de árbol dominante en cada zona (pino o haya), los flujos de agua y de nutrientes y, por ende, el crecimiento de los árboles varió. En las zonas mixtas, como las codominadas por pinos y hayas en el bosque de Aspurz, debido a que el haya forma múltiples capas de ramas y hojas, las cantidades de agua que alcanzan el suelo son menores que las que llegan en las zonas puras. Además, las raíces finas absorbentes de las hayas parece ser que tienen mayor capacidad de captar nitrógeno, aparte de agua, en comparación con la capacidad de las raíces finas absorbentes de los pinos. Dicha suposición está basada en los resultados obtenidos en el estudio de la cantidad de nitrógeno presente en los suelos de zonas mixtas y puras, los cuales muestran que en el suelo de las zonas mixtas hay una menor cantidad de este elemento a pesar de que las especies caducifolias generalmente aportan al suelo a través del desfronde mayor cantidad de nitrógeno que las especies perennifolias (Castillo et al., 2017; Imbert et al., 2004). Debido a la menor disponibilidad para los pinos de recursos ante la presencia de las hayas en las zonas mixtas, era de esperar que en las áreas codominadas por especies perennifolias y caducifolias del bosque de Aspurz, tanto la media de la longitud específica como la media del área específica fuesen mayores en comparación con la zona pura del mismo bosque. Sin embargo, tal y como muestran los resultados, estadísticamente los rasgos funcionales estudiados correspondientes al nivel Aspurz Pinar Mixto del factor sitio, no son significativamente diferente al resto de niveles. Es decir, el hecho de que el dosel esté predominado por hayas o por pinos no influye significativamente sobre ninguna de las variables respuesta estudiadas. En definitiva, no se han encontrado evidencias de interacción entre especies, ni competencia ni complementariedad, a nivel de los rasgos funcionales estudiados. Podría haber respuestas en otro sentido, ya que algunos autores han encontrado que en bosques mixtos la biomasa correspondiente a las raíces finas es mayor que en bosques monoespecíficos (Zilong Ma & Chen, 2017).

5.2. Efecto de la profundidad en los rasgos funcionales de las raíces finas

De forma teórica, en suelos más pobres en recursos, se espera encontrar mayores longitudes específicas y áreas específicas de las raíces finas ya que la modificación de dichos rasgos funcionales es estratégica al estar relacionados con la capacidad de explorar el suelo y la captación de recursos respectivamente. Como se aprecian en los resultados, tanto la longitud específica como el área específica tiende a ser mayor en la localidad de Garde, por ello determinamos que el suelo de Garde es más pobre en recursos. Resano (2019) demostró que el contenido de materia orgánica en el suelo de Aspurz era mayor que en el suelo de Garde. La materia orgánica muerta procedente del desfronde, raíces, animales y microorganismos, se descompone en nutrientes inorgánicos directamente disponibles para las plantas y en dióxido de carbono. Dicho proceso enlaza el ciclo interno de nutrientes con la productividad del bosque (Imbert et al., 2004). Las plantas captan estos nutrientes inorgánicos del suelo de forma selectiva, es decir, absorben preferentemente los nutrientes que más limitan su crecimiento. A pesar de que hay lugares donde el fósforo ha reemplazado al nitrógeno como elemento limitante del crecimiento de las plantas (Nilsson et al., 1995), en los tres sitios donde se han llevado a cabo las investigaciones para el desarrollo del trabajo final de grado en cuestión, el nitrógeno sigue siendo el elemento limitante aunque hay indicios de que el fósforo también puede llegar a serlo (González de Andrés et al., 2019).

En la mayoría de los ecosistemas forestales, más del 90% del nitrógeno absorbido por las plantas procede del reciclaje de los nutrientes del desfronde de años atrás (Chapin III et al., 2002). La forma principal de utilización del nitrógeno por los vegetales superiores es en forma de nitrato (NO_3^-) o de amonio (NH_4^+) (Navarro & Navarro, 2003), según la especie vegetal. Para conseguir concentraciones de dichos compuestos en el suelo, la materia orgánica depositada en el suelo la cual forma el mantillo sufre un proceso de descomposición. En primer lugar, dicha materia orgánica es utilizada por los microorganismos del suelo los cuales, como resultado de la digestión enzimática, transforman la materia orgánica nitrogenada en aminas y aminoácidos principalmente (proceso de aminificación). Posteriormente, el nitrógeno liberado de estos compuestos puede ser utilizado por microorganismos del suelo para construir sus propias estructuras biológicas o puede ser transformado en productos simples (proceso de amonificación). Estos productos simples frecuentemente aparecen en forma de compuestos amónicos. Por último, parte de este amoniaco liberado, cuando las condiciones son favorables, es oxidado a nitrato (proceso de nitrificación). De esta forma, teóricamente, cuanto mayor sea la cantidad de materia orgánica presente en el suelo, mayor será la cantidad amoniaco (NH_4^+), y si las condiciones son favorables, mayor será la cantidad de nitrato. Observando las propiedades físicas del suelo, atendiendo los resultados obtenidos en base al efecto del sitio sobre los rasgos funcionales estudiados y teniendo en cuenta lo demostrado por Resano (2019), los suelos de los sitios localizados en Aspurz son definitivamente más ricos.

Las especies forestales suelen estar adaptadas a absorber preferentemente amonio e incluso pueden llegar a ignorar el nitrato del suelo. Este hecho lo comprobaron Gessler et al. (1998) a través de experimentos de campo y laboratorio sobre la absorción radical neta de nitrato y amonio en abetos (*Picea abies*) y hayas (*Fagus sylvatica*). La preferencia por el amonio es consecuencia de una adaptación a la acidez típica de los suelos forestales. Aquellas plantas adaptadas a suelos con pH bajo, como los pinos y hayas, presentan preferencia por la absorción de amonio (P. Marschner, 2012). Un suelo más ácido implica mayor carga positiva debido a la cantidad de protones (H^+). Ese gradiente hace que resulte más fácil que las cargas positivas pasen a las raíces para igualar el balance de iones, por ello, se favorece la absorción de NH_4^+ . Tal y como demostraron Gessler et al. (1998) y afirmaron otros autores (P. Marschner, 2012), la preferencia por el amonio relativa al nitrato aumenta fuertemente con temperaturas decrecientes. La absorción de amonio puede continuar incluso cuando la absorción del nitrato ha cesado debido a las bajas temperaturas del suelo. Atendiendo dicha bibliografía, era de esperar que la longitud específica y el área específica de las raíces finas localizadas en aquellas capas del perfil con mayor concentración de amonio fuesen menores.

Los resultados muestran que únicamente existen diferencias significativas en la variable respuesta área específica de las raíces finas con función de transporte para el nivel “Garde Pinar Puro” del factor sitio. A pesar de que aparece la misma tendencia para las cuatro variables estudiadas (consultar Anexo), la única que es suficientemente grande como para suponer diferencias significativas es en el área específica de las raíces finas con función de transporte. Es decir, justamente en las raíces finas que en un principio no están tan involucradas en la absorción. Aun así, tal y como se ha demostrado en apartados anteriores, las raíces finas de los pinos silvestres objeto de estudio no han mostrado tal especialización funcional entre los diferentes órdenes de las raíces con un diámetro inferior a 2 mm. Además, al aparecer una tendencia en las cuatro variables respuesta, probablemente si se cogiera un mayor número de muestras, los resultados finalmente se acercarían a las diferencias significativas.

Observando la distribución vertical del amonio en el perfil, mostrada en la Tabla 3 y Tabla 5, comprobamos que la preferencia por la absorción radical del amonio relativa a la absorción del nitrato en suelos ácidos aumenta con temperaturas decrecientes. Este hecho se ve reflejado en la cantidad de amonio presente en el perfil de las parcelas experimentales situadas en Garde en comparación con las situadas en Aspurz. En Garde se registran menores temperaturas que en Aspurz y ello se traduce, en este caso, en una menor concentración de NH_4^+ en el suelo. Sin embargo, los valores de longitud específica y área específica de las raíces finas a lo largo del perfil no concuerdan con la distribución y concentración vertical de este nutriente. Como se puede observar en la Tabla 3, hay más partes por millón de amonio en las capas más profundas, en las cuales también se registra una mayor longitud y área específica.

De forma teórica es esperable que la mayoría de las raíces finas se localicen en el horizonte superficial del suelo ya que el crecimiento radicular frecuentemente se ve favorecido en esta zona próxima a la superficie debido a la alta disponibilidad de

nutrientes, baja resistencia mecánica del suelo y óptimas condiciones de aireación y temperatura (Penón & Gaitán, 2003). Según la distribución vertical de amonio en las parcelas experimentales localizadas en Aspurz, las medias de los rasgos funcionales estudiados deberían ser menores conforme aumenta la profundidad. Sin embargo, los niveles del factor sitio “Aspurz Pinar Puro” y “Aspurz Pinar Mixto” no se aprecia este hecho ni la tendencia mostrada y explicada del nivel “Garde Pinar Puro”.

Sin olvidar que hay más factores involucrados, a parte de los nutrientes, en la variación de los rasgos morfológicos estudiados, la tendencia resultante en Garde podría ser consecuencia de la existencia en profundidad de capas con mayor resistencia mecánica, es decir, más compactadas y difícil de penetrar. Penón & Gaitán (2003) demostraron que las raíces finas de *E. globulus* exploraban el suelo de forma selectiva debido a que se encontraba una mayor densidad de raíces finas en las zonas del perfil con menor resistencia mecánica. La resistencia mecánica hace referencia a la resistencia que ofrece el suelo a la elongación de las raíces y habitualmente es mayor en suelos agrícolas que son arados todos los años a la misma profundidad provocando una suela de labor y en horizontes arcillosos. En el caso de Garde, la textura que caracteriza todo el perfil del suelo es franco-arcillosa, por lo que podría existir también una relación con ello. Por ello, la mayor media obtenida de los rasgos funcionales estudiados en mayores profundidades en Garde podría ser debido a la presencia de capas con mayores resistencias mecánicas y en consecuencia una menor densidad de raíces finas. El hecho de que en dichas capas haya menor densidad de raíces podría provocar también que las que hay se viesan forzadas a aumentar su longitud específica y área específica, lo que se ve en Garde para las cuatro variables respuesta.

5.3. Efecto de los tratamientos de disponibilidad de nutrientes en los rasgos funcionales de las raíces finas.

El factor tratamiento, tal y como se ha comentado, se escogió debido a su relación con el aumento de la contaminación y la hojarasca en los dos pinares estudiados.

Se asume que la principal entrada de N en los dos bosques estudiados es la deposición atmosférica debido a que pruebas preliminares no detectaron ni la existencia de fijación biológica de N₂ atmosférico, ni una presencia significativa de plantas con simbiontes fijadores, ni siquiera actividad de fijadores libres (Blanco et al., 2017). Asimismo, teniendo en cuenta la predicción del aumento de nitrógeno en la atmósfera de este escenario inmerso en continuos cambios, especialmente cambios ambientales a nivel global, se optó por la utilización de dicho factor. Su finalidad no era otra que observar la respuesta, en base a la morfología, de las raíces finas de los árboles al simular con dichas fertilizaciones el predicho aumento de las deposiciones de N debido al cambio global. Esto se consiguió ajustando las dosis de los fertilizantes de tal manera que se quintuplicaron las actuales tasas de deposición atmosférica de nitrógeno y se duplicaron las tasas de entrada de este elemento necesarias para saturar los bosques en cuestión (Blanco et al., 2017). Siendo el N el principal elemento de interés en este estudio, se

podría haber utilizado un fertilizante simple. Sin embargo, se optó por utilizar un fertilizante compuesto ya que, a pesar de que actualmente el nitrógeno es el elemento limitante, se conoce que los bosques estudiados llevan años acumulándolo y se estima que próximamente se alcanzará la saturación de los ecosistemas (Blanco et al., 2017). Este hecho convierte a otros factores en limitantes, en este caso, la disponibilidad de fósforo. Debido a que se quería estudiar la respuesta de las raíces finas ante el aumento de las deposiciones de nitrógeno en el suelo, era necesario que dicho elemento siguiera actuando como fertilizante. Por ello, fue necesario utilizar un fertilizante compuesto para alargar en el tiempo el efecto del nitrógeno como nutriente limitante.

Los árboles presentan diferentes tipos de sistema radicales según el suelo dónde se desarrollen. Si se encuentran sobre suelos los cuales debido a sus condiciones presentan, en cantidad, forma y distribución, los recursos necesarios para el desarrollo de los árboles, éstos tenderán a formar un sistema radical muy extenso y ramificado dónde la mayor parte de raíces las encontraremos en los primeros horizontes mientras que serán las mínimas las que exploren en profundidad el perfil. De forma opuesta, los árboles desarrollarán un sistema radical más profundo y menos extenso si estos crecen sobre suelos dónde los nutrientes biodisponibles escasean y la región es menos húmeda. En definitiva, la conformación del sistema radical es un aspecto adaptativo a ambientes distintos fundamenta ya que permite la captación de agua y nutrientes en distintos niveles del perfil edáfico.

De esta manera, esperábamos que las raíces finas de los pinos que se encontraban en las parcelas de investigación que habían sido fertilizadas dos veces consecutivas, tuviesen una longitud específica menor que las de los árboles situados en las parcelas sin mantillo y retención de hojarasca. Todo ello atendiendo a que, para mantener y mejorar la nutrición mineral, los árboles son capaces de modificar morfológicamente sus raíces finas. Estas adaptaciones morfológicas en ocasiones son determinantes ya que permiten que los árboles crezcan incluso bajo condiciones de suelo extremas (Ostonen et al., 2007). Así, cuanto menor disponibilidad de nutrientes minerales hay en el suelo para las plantas, mayor es la necesidad que tienen de explorar las raíces finas el perfil, lo cual se traduce en una mayor longitud específica y área específica. Sin embargo, los resultados muestran que no existen diferencias significativas entre las medias de ambos rasgos funcionales de cada nivel del factor tratamiento. Es decir, los árboles que se encuentran en las parcelas sin mantillo y con una malla de retención de hojarasca, no han respondido a la deficiencia en la disponibilidad de nutrientes tal y como se esperaba. Nuestra hipótesis radicaba en que los árboles en cuestión iban a responder con un incremento del volumen de suelo explorado por unidad de biomasa invertida en las raíces finas para mejorar y optimizar su nutrición mineral.

Podríamos pensar que nuestra hipótesis no se ha cumplido debido a una baja sensibilidad de las raíces finas de pino silvestre o a una baja capacidad de respuesta ante tal efecto. También, podríamos discutir sobre la necesidad de nutrición mineral real de estos árboles. Pero comparando dicho resultado con los datos obtenidos de una investigación paralela similar, en hayas, llevada a cabo también por el Grupo de Ecología y Medio Ambiente de

la Universidad Pública de Navarra (datos del grupo de investigación no publicados), podemos determinar que el factor condicionante principal ha sido el tiempo. Ostonen et al. (2007) concluyó, atendiendo a sus resultados, que la duración de los experimentos de fertilización es relevante y significativa en relación con la respuesta de los árboles expresada en un incremento o disminución de la longitud específica de las raíces finas. A través de sus experimentos de manipulación de nutrientes, los cuales duraron entre 4 meses y 9 años, observó que aquellos que se habían prolongado en el tiempo menos de un año no habían generado respuestas significativas. Conociendo que, desde el comienzo de la manipulación de nutrientes hasta la recogida de muestras, tanto en el bosque de Aspuz de Garde como en el de Garde, transcurrieron 11 meses, determinamos que no ha sido suficiente tiempo para que las raíces finas muestren diferencias significativas en las medias de las longitudes específicas.

Según vemos las raíces del pino son poco variables en función de los factores estudiados ya que el único factor que ha influido, en principio, en las cuatro variables respuesta ha sido el sitio. Un estudio (Ma et al., 2018) relaciona la variabilidad de los rasgos funcionales de las raíces con la historia evolutiva de la especie, y justo las menos variables son las especies más primitivas y con raíces de diámetros más grandes. En dicho grupo se englobarían las coníferas. Aun así, esperaba encontrar mayores diferencias entre las medias de los rasgos funcionales estudiados de cada nivel del factor. A pesar de ello, el resultado obtenido es interesante porque como indican Ma et al. (2018), la menor variabilidad implica una mayor dependencia de otros mecanismos para adaptarse a situaciones diferentes. Una mayor dependencia de hongos micorrícicos simbióticos para la obtención de los recursos del suelo o la modificación de la cantidad producida de raíces o su densidad podrían ser estrategias eficientes de adaptación. Estas estrategias conservadoras serían poco eficientes en aquellas especies con gran plasticidad, como las hayas. En ese caso, especies con mayor plasticidad radicular llevan a cabo estrategias adquisitivas como por ejemplo la respuesta rápida del aumento de la longitud específica de las raíces finas ante un suministro fluctuante de recursos.

6. CONCLUSIONES

- El sitio donde se desarrollan los árboles objeto influye en las cuatro variables respuesta estudiadas. Existe un efecto significativo tanto en la longitud específica de las raíces finas con función absorbente y función de transporte como en el área específica de las raíces finas con función absorbente. Asimismo, existe la misma tendencia, pero sin llegar a mostrar diferencias significativas entre los niveles del factor, en el área específica de las raíces finas con función de transporte. Los diferentes sitios engloban una serie de factores ambientales, y entre los más relacionados con las diferencias encontradas según la bibliografía están la temperatura, la humedad y la composición química del suelo. Futura investigación sería necesaria para aislar el efecto de cada uno de los factores afectados por la localización.
- La profundidad ha tenido un efecto leve sobre las variables respuesta estudiadas (habiendo diferencias significativas solo para el área específica de las raíces finas con función de transporte), siendo diferente en cada localización. El efecto real de la profundidad se observa únicamente en el nivel “Garde Pinar Puro” del factor sitio. Estas diferencias podrían estar asociadas a diferencias en el perfil vertical del suelo ya sea en cuanto a sus propiedades químicas, por ejemplo, la distribución del amonio, o físicas, como por ejemplo la resistencia mecánica del suelo.
- No se han obtenido efectos significativos producidos por los diferentes tratamientos de disponibilidad de nutrientes debido, probablemente, al poco tiempo transcurrido desde la aplicación de estos en las parcelas experimentales de los tres sitios estudiados, hasta la extracción de las muestras utilizadas para la realización del estudio en cuestión.
- A lo largo de los análisis de los resultados obtenidos, se ha ido comprobando que, en los pinos silvestres seleccionados, raíces de diferentes órdenes no presentan una gran plasticidad morfológica respecto a los factores evaluados como se ha encontrado en otras especies. Es decir, tanto las raíces finas con función absorbente como las raíces finas con función de transporte responden de igual forma ante los tres efectos estudiados.

7. RECOMENDACIONES

La decisión del momento de la toma de muestras está en manos de los investigadores. Debido a ello y a que dicha acción antrópica parece ser la causa de que el efecto del factor tratamiento no haya mostrado diferencias significativas en los rasgos funcionales estudiados, sugiero realizar el mismo estudio en el futuro. Teniendo en cuenta la bibliografía comentada en el subapartado 5.3. *Efecto de los tratamientos de disponibilidad de nutrientes en los rasgos funcionales de las raíces finas* (Ostonen et al., 2007), recomiendo que dicho experimento se vuelva a repetir el próximo año ya que para entonces habrá pasado, desde la manipulación de nutrientes (mayo-junio 2017), más de 2 años.

En base a los datos utilizados y resultados obtenidos del efecto de la profundidad sobre los rasgos funcionales estudiados en Garde, el aumento significativo del área específica de las raíces finas con función de transporte y la tendencia mostrada en el resto de las variables respuesta, podría estar relacionada con las diferencias en el perfil vertical del suelo en cuanto a sus propiedades físicas. Además, Goñi (2019) demostró, mediante datos de biomasa de las mismas muestras analizadas en el presente trabajo final de grado, que dicha variable disminuía en profundidad debido a que las condiciones de humedad y minerales no eran las adecuadas. Afirmó que el 75% de las raíces se encuentran en los primeros 26 cm y entorno al 15% entre los siguientes 13 cm. Relacionando ambas conclusiones, teniendo en cuenta que hay más factores involucrados a parte de la biodisponibilidad de los recursos en el desarrollo del sistema radical y atendiendo la bibliografía consultada (Penón & Gaitán, 2003), sería recomendable realizar en el futuro un estudio de la resistencia mecánica del suelo a lo largo del perfil, pues la compactación de ciertas capas en profundidad del perfil podría tener un efecto significativo sobre los rasgos funcionales estudiados.

Así mismo, la realización de un experimento similar al llevado a cabo por Goñi (2019), evaluando la densidad de raíces en los lugares aquí estudiados, serviría para confirmar o descartar la posibilidad de que las respuestas se hayan manifestado en la variación de la biomasa de las raíces finas en lugar de en su morfología.

A pesar de que no hayamos obtenido diferencias significativas entre las medias de los rasgos funcionales estudiados de los árboles seleccionados y localizados en parcelas con distintos tipos de bosque (bosque mixto o monoespecífico), parece que las medias entre las diferentes zonas del bosque de Aspuz tienden a ser diferentes. Actualmente las diferencias no son significativas, pero posiblemente podríamos llegar a una conclusión definitiva si repitiéramos el experimento partiendo de un número mayor de muestras o si estuviéramos más años estudiando las interacciones entre ambas especies.

Por último, cabe destacar la importancia de realizar en un futuro el mismo experimento, pero partiendo de un número más elevado de muestras. Esta necesidad surge al obtener como resultados una gran cantidad de tendencias, al analizar el efecto de los diferentes factores, las cuales no llegan a ser efectos significativos. De esta forma podríamos llegar a conclusiones definitivas.

8. BIBLIOGRAFÍA

- Arozarena, I. (2018). *Influencia de las claras forestales en el crecimiento y estructura de un rodal de pino silvestre y haya en el Pre-Pirineo navarro*. Trabajo Fin de Grado. Escuela Técnica Superior De Ingenieros Agrónomos. Universidad Pública de Navarra. Departamento de Ciencias del Medio Natural. Pamplona.
- Blanco, J. A. (2004). *La práctica de las claras forestales y su influencia en el ciclo interno de nutrientes en dos bosques de pino silvestre de los Pirineos navarros*. Tesis Doctoral. Escuela Técnica Superior De Ingenieros Agrónomos. Universidad Pública de Navarra. Departamento de Ciencias del Medio Natural. Pamplona.
- Blanco, J. A., San Emeterio, L., González de Andrés, E., Imbert, J. B., Larrainzar, E., Peralta, J., ... Castillo Martínez, F. J. (2017). ¿Están los bosques mixtos pirenaicos de pino silvestre y haya en el camino hacia la saturación por nitrógeno? *Ecosistemas*, 26(1), 66–78.
- Castillo, F. J., Imbert, J. B., & Blanco, J. A. (2017). Dieciocho años de investigación y educación forestal en la UPNA. *Navarra Forestal*, (41), 38–41.
- Castillo Martínez, F. J., Imbert Rodríguez, B., Blanco Vaca, J. A., Traver, C., & Puertas, F. (2003). Gestión forestal sostenible de masas de pino silvestre en el Pirineo Navarro. *Ecosistemas*, 12(3). Retrieved from <http://hdl.handle.net/10045/8895>
- Chapin III, F. S., Matson, P. A., & Mooney, H. A. (2002). *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. Nueva York: Springer.
- Díaz Montenegro, D. (2017). Las Hormonas Vegetales en las Plantas. *Serie Nutrición Vegetal Núm. 88. Artículos Técnicos de INTAGRI*. México. 4p. Retrieved from <https://www.intagri.com/articulos/nutricion-vegetal/las-hormonas-vegetales-en-las-plantas>
- FAO. (2003). Los bosques, fuente de vida. *Pronunciamento Final XII Congreso Forestal Mundial*. Quebec. Retrieved from <http://www.fao.org/3/J0784S/J0784S.htm>
- FAO. (2016). *Evaluación de los recursos forestales mundiales 2015*. Roma.
- FAO. (2018). *Términos y Definiciones FRA 2020*. Roma. Retrieved from www.fao.org/forestry/es
- FAO. (2019a). Gestión forestal sostenible. Retrieved April 1, 2019, from <http://www.fao.org/forestry/sfm/es/>
- FAO. (2019b). Silvicultura en bosques naturales. Retrieved April 11, 2019, from <http://www.fao.org/sustainable-forest-management/toolbox/modules/silviculture-in-natural-forests/in-more-depth/es/>
- Gárate, M. (2014). Aplicación del modelo Forecast en dos bosques del Pirineo navarro (Aspurz y Garde): sensibilidad a parámetros del suelo. Retrieved from <http://hdl.handle.net/2454/10350>
- Gessler, A., Schneider, S., Von Sengbusch, D., Weber, P., Hanemann, U., Huber, C., ... Rennenberg, H. (1998). Field and laboratory experiments on net uptake of nitrate and ammonium by the roots of spruce (*Picea abies*) and beech (*Fagus sylvatica*)

- trees. *New Phytologist*, 138(2), 275–285. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1998.00107.x>
- Gobierno de Navarra. (2019). Los bosques y montes de Navarra. Retrieved March 28, 2019, from http://www.navarra.es/home_es/Temas/Medio+Ambiente/Montes/Los+bosques+de+Navarra.htm
- González de Andrés, E. (2018). *Multi-scale approach to forest functioning of Pinus sylvestris L. and Fagus sylvatica L. mixtures of the Pyrenees under global change*. Tesis doctoral. Universidad Pública de Navarra. Área de Ecología del Departamento de Ciencias del Medio Natural. Pamplona. Retrieved from <https://academica-e.unavarra.es/handle/2454/32538>
- González de Andrés, E., Blanco, J. A., Imbert, J. B., Guan, B. T., Lo, Y.-H., & Castillo, F. J. (2019). ENSO and NAO affect long-term leaf litter dynamics and stoichiometry of Scots pine and European beech mixedwoods. *Global Change Biology*, 25(9), 3070–3090. <https://doi.org/10.1111/gcb.14672>
- Goñi, I. (2019). *Influencia de las diferentes gestiones forestales en la distribución del sistema radicular de Pinus sylvestris l. en un bosque del Pirineo navarro*. Trabajo Fin de Grado. Escuela Técnica Superior De Ingenieros Agrónomos. Universidad Pública de Navarra. Departamento de Ciencias del Medio Natural. Pamplona.
- Hamish Kimmins, J. P. (2003). *Ordenación del Ecosistema Forestal: una necesidad del medio ambiente. Pero, ¿Se trata de una realidad práctica o simplemente de un ideal eco-utópico?* Québec. Retrieved from <http://www.fao.org/3/XII/MS18-S.htm>
- Holch, A. E. (1931). Development of Roots and Shoots of Certain Deciduous Tree Seedlings in Different Forest Sites. *Ecology*, 12(2), 259–298. <https://doi.org/10.2307/1931633>
- Huarte, F. (2002). *Influencia de las diferentes intensidades de aclareo sobre las propiedades del suelo en dos bosques del pino silvestre del Pirineo navarro*. Trabajo Fin de Carrera. Escuela Técnica Superior de Ingenieros Agrónomos. Iniversidad Pública de Navarra. Departamento de Ciencias del Medio Natural. Pamplona.
- IGME. (2019). Mapa Geológico de España. Retrieved July 22, 2019, from <http://info.igme.es/cartografiadigital/geologica/Magna50.aspx?language=es>
- Imbert, J., Blanco, J., & J. Castillo, F. (2004). Gestión forestal y ciclos de nutrientes en el marco del cambio global (pp. 479–506).
- Kramer, P. (1983). *Water Relations of Plants*. (Elsevier, Ed.). Academic Press. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/B978-0-12-425040-6.50003-5>
- Kramer, P. J., & Boyer, J. S. (1995). *Water relations of plants and soils*. Retrieved from <http://search.ebscohost.com/login.aspx?direct=true&db=cat03043a&AN=bupn.00063053&site=eds-live>
- Ma, Z., & Chen, H. Y. H. (2017). Effects of species diversity on fine root productivity increase with stand development and associated mechanisms in a boreal forest. *Journal of Ecology*, 105(1), 237–245.
- Ma, Z., Guo, D., Xu, X., Lu, M., Bardgett, R. D., Eissenstat, D. M., ... Hedin, L. O.

- (2018). Evolutionary history resolves global organization of root functional traits. *Nature*, 556, 135. Retrieved from <https://doi.org/10.1038/nature26163>
- MAPA. (2019). Bosques españoles y su evolución. Retrieved March 27, 2019, from <https://www.mapa.gob.es/es/desarrollo-rural/temas/politica-forestal/inventario-cartografia/inventario-forestal-nacional/index.aspx>
- Marschner, P. (2012). *Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants*. (P. B. T.-M. M. N. of H. P. (Third E. Marschner, Ed.) (Third). Academic Press. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384905-2.00003-0>
- Martínez Centelles, V. (2019). Raíces comestibles. Retrieved March 9, 2019, from <https://www.botanical-online.com/raicescomestibles.htm>
- McCormack, M. L., Dickie, I. A., Eissenstat, D. M., Fahey, T. J., Fernandez, C. W., Guo, D., ... Jackson, R. B. (2015). Redefining fine roots improves understanding of below-ground contributions to terrestrial biosphere processes. *New Phytologist*, 207(3), 505–518.
- Meteo Navarra. (2019a). Ficha climática estación manual de Urzainqui. Retrieved July 22, 2019, from http://meteo.navarra.es/climatologia/fichasclimaticas_estacion.cfm?IDestacion=226
- Meteo Navarra. (2019b). Fichas climáticas estación manual de Navascués. Retrieved July 22, 2019, from <http://meteo.navarra.es/climatologia/selfichaclima.cfm?IDestacion=178&tipo=MAN>
- Millennium Ecosystem Assessment. (2005). *Ecosystems and Human Well-being: Biodiversity Synthesis*. Washington D. C. Retrieved from <https://www.millenniumassessment.org/documents/document.354.aspx.pdf>
- Ministerio de Medio Ambiente. (1999). *SEGUNDA PARTE: PROPUESTAS DE POLÍTICA FORESTAL*. Retrieved from https://www.mapa.gob.es/es/desarrollo-rural/temas/politica-forestal/efe_2_new_tcm30-155839.pdf
- Ministerio de Medio Ambiente. (1999). Estrategia Forestal Española, 112.
- Miranda Cárcamo, G. O. (2004). *Producción de raíces de trigo, papas y arvejas creciendo bajo distintos niveles de fósforo*. Universidad Austral de Chile.
- Navarro, G., & Navarro, S. (2003). *Química agrícola: el suelo y los elementos químicos esenciales para la vida vegetal*. (Mundi-Prensa, Ed.). Madrid.
- Nilsson, L. O., Hüttl, R. F., Johansson, U. T., & Jochheim, H. (1995). Nutrient uptake and cycling in forest ecosystems - present status and future research directions. *Plant and Soil*, 168/169, 5–13. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/42939837>
- Ostonen, I., Püttsepp, Ü., Biel, C., Alberton, O., Bakker, M. R., Lõhmus, K., ... Brunner, I. (2007). Specific root length as an indicator of environmental change. *Plant Biosystems - An International Journal Dealing with All Aspects of Plant Biology*, 141(3), 426–442. <https://doi.org/10.1080/11263500701626069>
- Penón, E. A., & Gaitán, J. J. (2003). Efecto de la resistencia mecánica del suelo sobre la

- densidad de raíces finas de *Eucalyptus globulus*. *Investigación Agraria. Sistemas Y Recursos Forestales*, 12(2), 125–130. <https://doi.org/10.5424/806>
- Peralta, J. (2010). *Vegetación Potencial de Navarra 1:25.00. Comarca Agraria II: Pirineos*. Memoria y mapa. Informes Técnicos. Sec. de Evaluación de Recursos Agrarios. Dpto. de Desarrollo Rural y Medio Ambiente. Gobierno de Navarra., Pamplona.
- Piqué Nicolau, M., & Vericat Grau, P. (2014). La silvicultura y la planificación forestal : nuevos retos, nuevos enfoques. *Ambienta: La Revista Del Ministerio de Medio Ambiente*. Retrieved from <https://dialnet.unirioja.es/servlet/catart?codigo=4979712>
- Pregitzer, K. S., DeForest, J. L., Burton, A. J., Allen, M. F., Ruess, R. W., & Hendrick, R. L. (2002). FINE ROOT ARCHITECTURE OF NINE NORTH AMERICAN TREES. *Ecological Monographs*, 72(2), 293–309. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(2002\)072\[0293:FRAONN\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(2002)072[0293:FRAONN]2.0.CO;2)
- Primicia, I. (2012). *Influence of thinning and canopy type on the internal nutrient cycling and the secondary growth of Pinus sylvestris L. in a mixed forest in the Pyrenees*. Tesis doctoral. Universidad Pública de Navarra. Pamplona. <https://doi.org/10.1007/s10342-012-0662-1>
- Primicia, I. (2013). Influencia de la intensidad de clara y tipo de dosel en el ciclo interno de nutrientes y el crecimiento secundario de pino silvestre en un bosque mixto de los Pirineos occidentales: noticia de tesis ; Influence of thinning and canopy type on the internal. *Ecosistemas*, 22(3), 131–135. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2013.22-3.19>
- Primicia Alvarez, I., Artázcoz, R., Imbert Rodríguez, B., Puertas, F., Traver, C., Castillo Martínez, F., ... Saila, N. U. P. N. I. Z. (2016). Influence of thinning intensity and canopy type on Scots pine stand and growth dynamics in a mixed managed forest. *Forest Systems*, 10. <https://doi.org/10.5424/fs/2016252-07317>
- Probanza Lobo, A. (2012). *La rizosfera: un “criptoecosistema” vital. Aspectos básicos y aplicados*.
- R Core Team (2015). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Régent Instruments Inc. (2019). WinRHIZO Pro 2019a. Canadá.
- Reich, P. B., Luo, Y., Bradford, J. B., Poorter, H., Perry, C. H., & Oleksyn, J. (2014). Temperature drives global patterns in forest biomass distribution in leaves, stems, and roots. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(38), 13721–13726.
- Resano, M. U. (2019). *Influencia de la alteración de la entrada de nutrientes en las propiedades físico-químicas del suelo en dos bosques del Pirineo navarro*. Trabajo Fin de Gradol. Escuela Técnica Superior De Ingenieros Agrónomos. Universidad Pública de Navarra. Departamento de Ciencias del Medio Natural. Pamplona.
- Rodríguez García, L., Curetti, G., Garegnani, G., Grilli, G., Pastorella, F., & Paletto, A. (2016). La valoración de los servicios ecosistémicos en los ecosistemas forestales:

un caso de estudio en Los Alpes Italianos. *Bosque (Valdivia)*, 37(1), 41–52. <https://doi.org/10.4067/S0717-92002016000100005>

Rolf, Carol A., B.S.L.A., M.Ed., M.B.A., J. D. (2018). *Silviculture. Salem Press Encyclopedia of Science*. Retrieved from <http://search.ebscohost.com/login.aspx?direct=true&db=ers&AN=89250578&site=eds-live>

Salvador, M. (2019). *Influencia de las claras forestales sobre el crecimiento y estructura de las hayas en un bosque mixto del Pirineo navarro*. Trabajo Fin de Grado. Escuela Técnica Superior De Ingenieros Agrónomos. Universidad Pública de Navarra. Departamento de Ciencias del Medio Natural. Pamplona.

Sarries, J. (2018). *Influencia de la gestión forestal en la estructura de un bosque mixto del Pre-Pirineo de navarra (Garde)*. Trabajo Fin de Grado. Escuela Técnica Superior De Ingenieros Agrónomos. Universidad Pública de Navarra. Departamento de Ciencias del Medio Natural. Pamplona.

Torres Guerrero, C. A., Etchevers, J. D., Fuentes-Ponce, M. H., Govaerts, B., De León-González, F., & Herrera, J. M. (2013). *INFLUENCIA DE LAS RAÍCES SOBRE LA AGREGACIÓN DEL SUELO. Tierra latinoamericana* (Vol. 31). Retrieved from <http://www.scielo.org.mx/pdf/tl/v31n1/2395-8030-tl-31-01-00071.pdf>

Vera, J. R. (2013). *Rasgos Morfofuncionales De Las Raíces De Especies Leñosas Mediterráneas Y Su Asociación Micorrícica En Un Gradiente Topográfico*. Proyecto Fin De Grado. Universidad de Sevilla. Sevilla, España.

Wild, A. (1992). *Condiciones del suelo y desarrollo de las plantas según Russell* (11^a ed.). Retrieved from <http://search.ebscohost.com/login.aspx?direct=true&db=cat03043a&AN=bupn.00036537&site=eds-live>

Yeste, A. (2019). *Guía para la identificación de raíces en laboratorio*. España.

Zadworny, M., McCormack, M. L., Mucha, J., Reich, P. B., & Oleksyn, J. (2016). Scots pine fine roots adjust along a 2000-km latitudinal climatic gradient. *New Phytologist*, 212(2), 389–399. <https://doi.org/10.1111/nph.14048>

ANEXO

A través de las representaciones gráficas mostradas a continuación, quedan plasmados los efectos no significativos de los tres factores estudiados sobre la longitud específica y área específica de las raíces finas.

1. Variable respuesta: Longitud específica de raíces finas de absorción

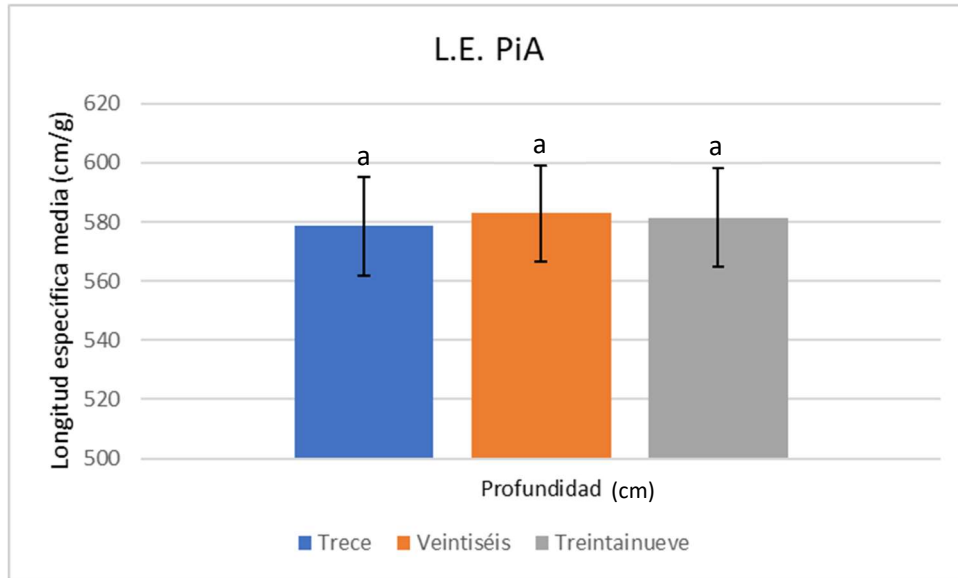


Figura 19. Representación gráfica de la longitud específica media (cm/g) de las raíces finas con función absorbente de pino silvestre (RFPiA) para cada profundidad (Trece: 0-13 cm, Veintiséis: 13-26 cm, Treintainueve: 26-39 cm). Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$) según el análisis Tukey HSD.

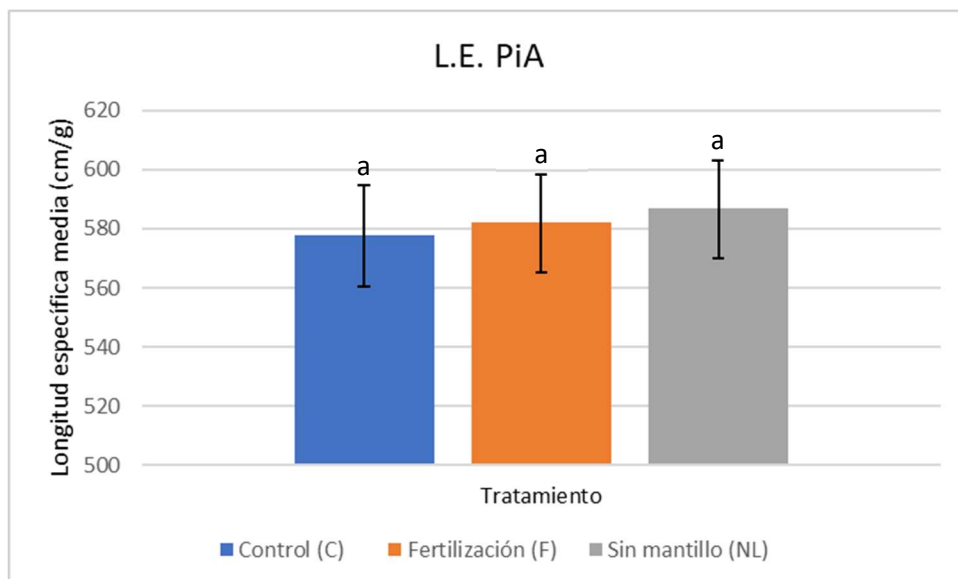


Figura 20. Representación gráfica de la longitud específica media (cm/g) de las raíces finas con función absorbente de pino silvestre (RFPiA) para cada tratamiento. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$) según el análisis Tukey HSD.

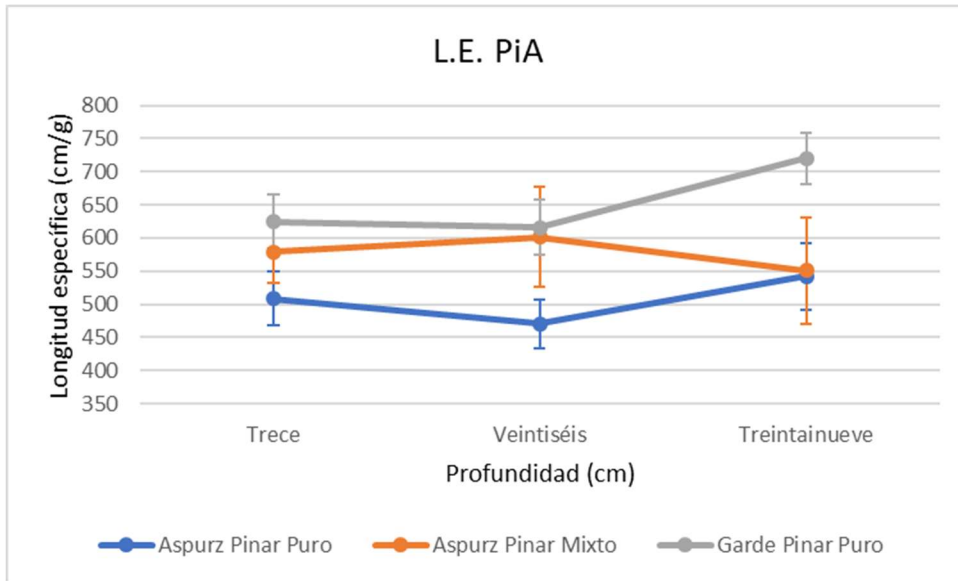


Figura 21. Representación gráfica de la longitud específica media (cm/g) de las raíces finas con función de absorción de pino silvestre (RFPiA) en cada sitio para cada profundidad (Trece: 0-13 cm, Veintiséis: 13-26 cm, Treintainueve: 26-39 cm).

2. Variable respuesta: Longitud específica de raíces finas de transporte

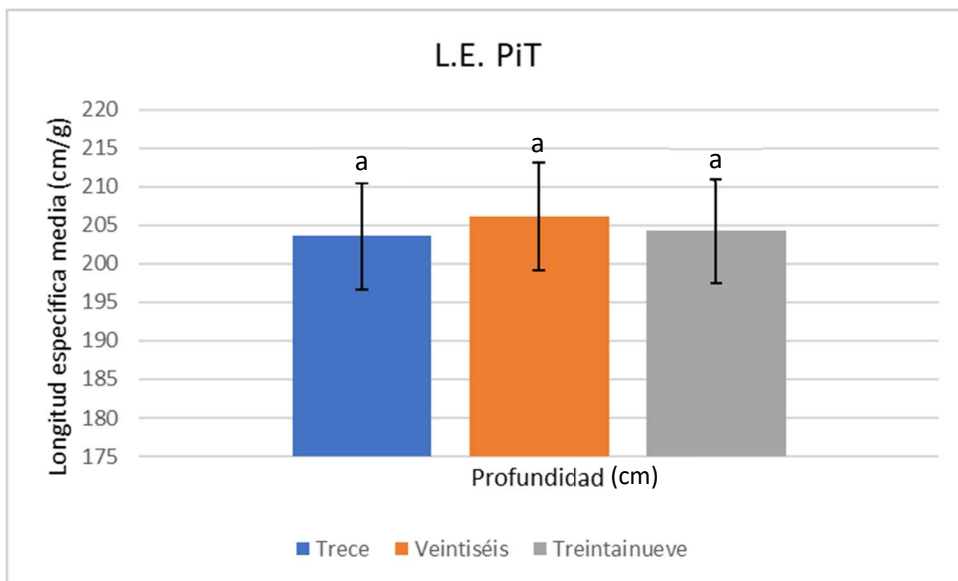


Figura 22. Representación gráfica de la longitud específica media (cm/g) de las raíces finas con función de transporte de pino silvestre (RFPiT) para cada profundidad (Trece: 0-13 cm, Veintiséis: 13-26 cm, Treintainueve: 26-39 cm). Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$) según el análisis Tukey HSD.

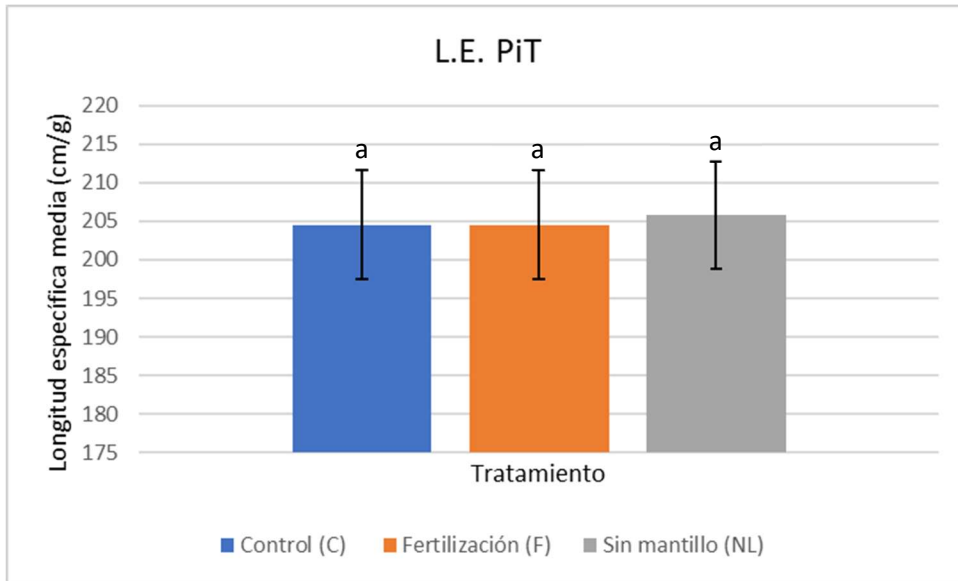


Figura 23. Representación gráfica de la longitud específica media (cm/g) de las raíces finas con función de transporte de pino silvestre (RFPiT) para cada tratamiento. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$) según el análisis Tukey HSD.

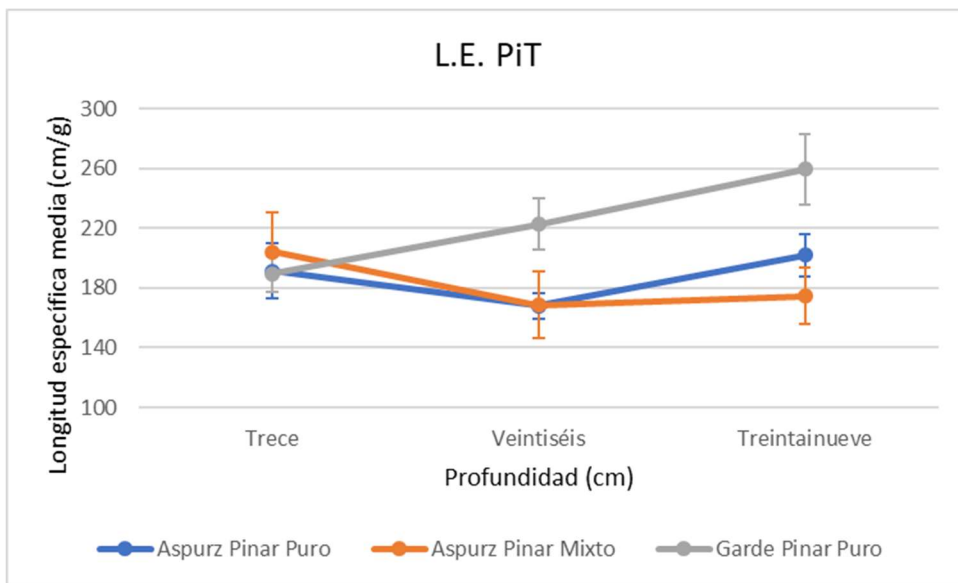


Figura 24. Representación gráfica de la longitud específica media (cm/g) de las raíces finas con función de transporte de pino silvestre (RFPiT) en cada sitio para cada profundidad (Trece: 0-13 cm, Veintiséis: 13-26 cm, Treintainueve: 26-39 cm).

3. Variable respuesta: Área específica de raíces finas de absorción

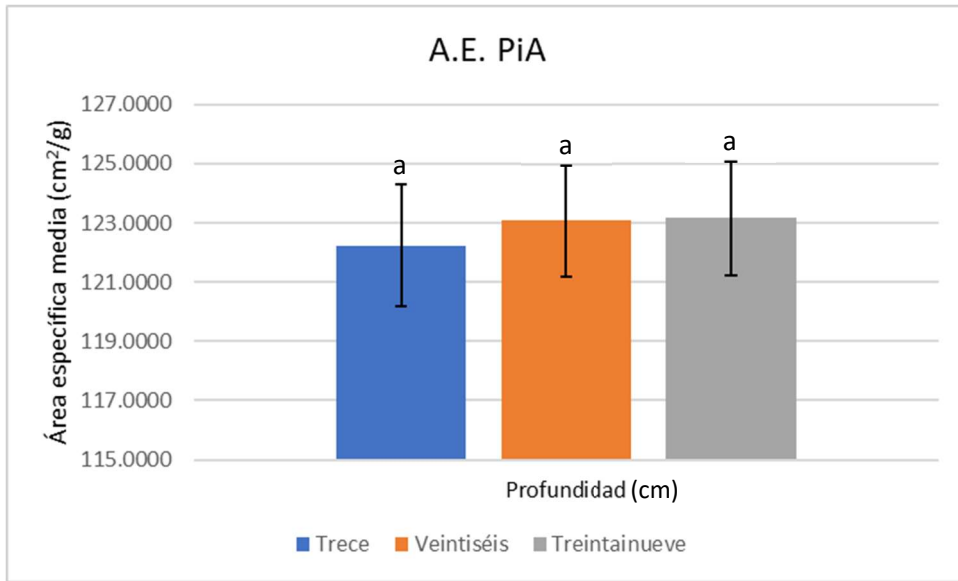


Figura 25. Representación gráfica del área específica media (cm²/g) de las raíces finas con función absorbente de pino silvestre (RFPiA) para cada profundidad (Trece: 0-13 cm, Veintiséis: 13-26 cm, Treintainueve: 26-39 cm). Letras diferentes indican diferencias significativas (p<0.05) según el análisis Tukey HSD.

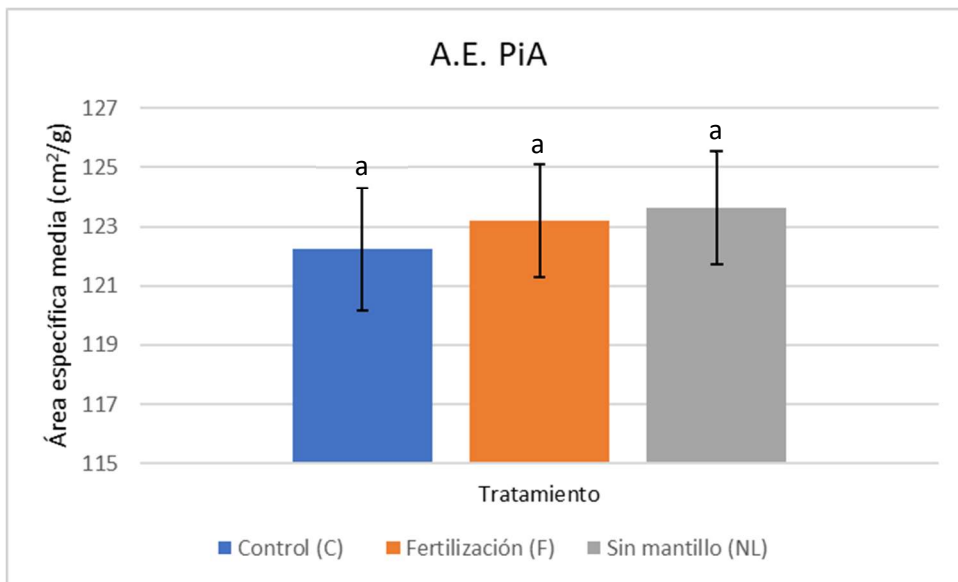


Figura 26. Representación gráfica del área específica media (cm²/g) de las raíces finas con función absorbente de pino silvestre (RFPiA) para cada tratamiento. Letras diferentes indican diferencias significativas (p<0.05) según el análisis Tukey HSD.

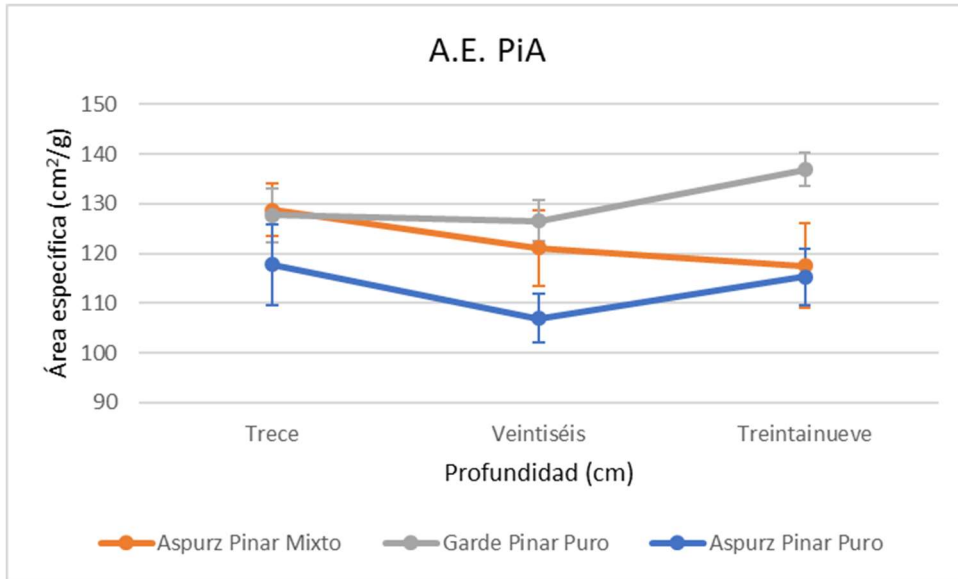


Figura 27. Representación gráfica del área específica media (cm²/g) de las raíces finas con función de absorción de pino silvestre (RFPiA) en cada sitio para cada profundidad (Trece: 0-13 cm, Veintiséis: 13-26 cm, Treintainueve: 26-39 cm).

4. Variable respuesta: Área específica de raíces finas de transporte

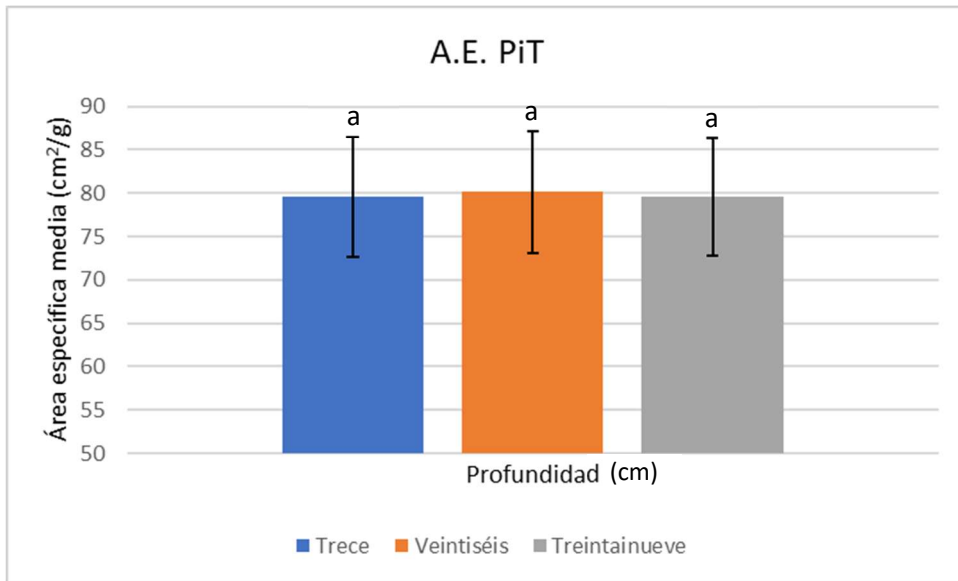


Figura 28. Representación gráfica del área específica media (cm²/g) de las raíces finas con función de transporte de pino silvestre (RFPiT) para cada profundidad (Trece: 0-13 cm, Veintiséis: 13-26 cm, Treintainueve: 26-39 cm). Letras diferentes indican diferencias significativas (p<0.05) según el análisis Tukey HSD.

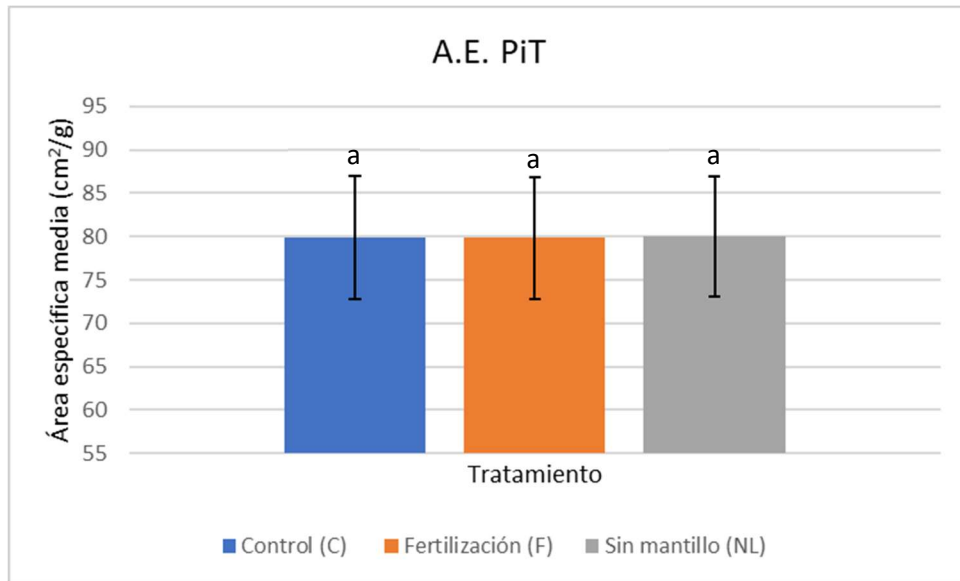


Figura 29. Representación gráfica del área específica media (cm²/g) de las raíces finas con función de transporte de pino silvestre (RFPiT) para cada tratamiento. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$) según el análisis Tukey HSD.

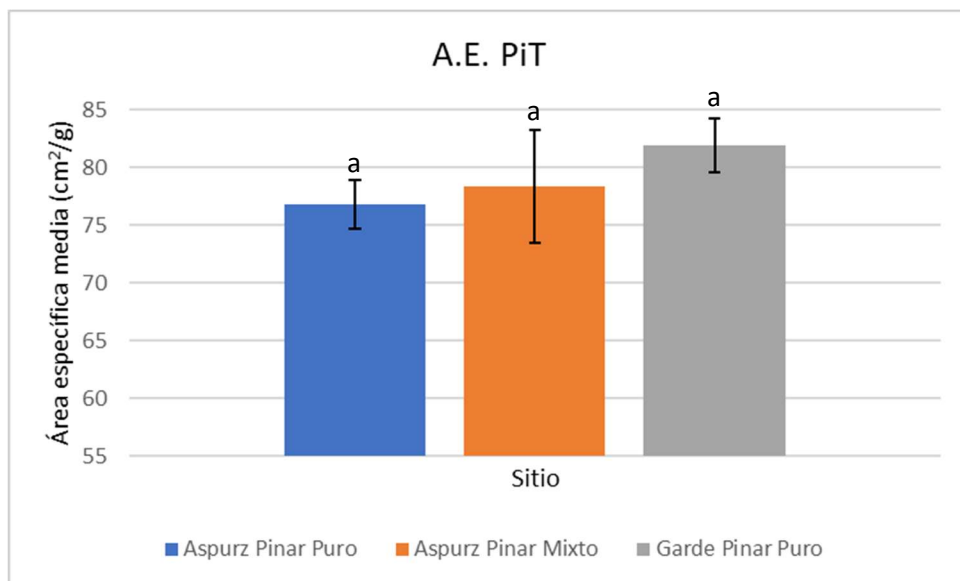


Figura 30. Representación gráfica del área específica media (cm²/g) de las raíces finas con función de transporte de pino silvestre (RFPiT) para cada sitio. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$) según el análisis Tukey HSD.