

CRECIMIENTO LONGITUDINAL DEL ALCORNOQUE: SEGMENTOS Y HOJAS

A. Caritat, M. Molinas y M. Oliva

Laboratori del Suro. Estudi General de Girona (UAB). Hospital, 6. 17071-Girona

RESUM

Ens proposem caracteritzar alguns aspectes bàsics del creixement longitudinal de la sureira, tot estudiant la constitució de les branques per les relacions dels segments i les fulles que les formen.

S'han mesurat i datat sis branques utilitzant una nomenclatura apropiada. La longitud dels segments varia de 0,2 a 11,6 cm i té una mitjana de 2,3 cm, força constant per a totes les branques. A cada branca es poden distingir dos tipus de brots, els llargs, als eixos principals, i els curts, als eixos laterals. Es manifesta la tendència progressiva de disminució de l'elongació en brotadures successives. No s'observen diferències relacionades amb el període de l'any en què té lloc la brotadura.

Les fulles tenen marcada una heteroblàstia. El limbe té una longitud mitjana de 3,3 cm i una amplària de 2,0 cm. El pecíol és molt constant, amb una mitjana de 0,6 cm.

RESUMEN

Este trabajo se propone caracterizar algunos aspectos básicos del crecimiento longitudinal del alcornoque. La constitución de las ramas se analiza a través de las relaciones entre los segmentos y las hojas que las componen. Para la correcta datación de los segmentos se desarrolla una nomenclatura apropiada.

La longitud de los segmentos varia de 0,2 a 11,6 cm, con un promedio de 2,3 cm. Se pueden distinguir dos tipos de brotes: brotes largos y brotes cortos. La elongación tiende a disminuir a medida que se suceden las brotaduras. No se observan diferencias relacionables con el período del año en que tiene lugar la brotadura.

Las hojas presentan marcada heteroblastia. El limbo tiene una longitud media de 3,3 cm y una anchura de 2,0 cm. El pecíolo, de longitud muy constante, tiene una media de 0,6 cm.

ABSTRACT

This paper is directed to the basic understand of longitudinal growth of the cork-tree *Quercus suber* L. Branch constitution is analyzed through the relation of segments and leaves. To duly recognize segments in branches, an appropriate nomenclature is used.

Segments length changes from 0,2 to 11,6 cm, with an average of 2,3 cm. Two kind of shoots, long and short shoots, can be distinguished. Segment elongation tend to decrease as successive periods accumulate. No differences in segments can be related to the period of the year in which they were developed.

Leaves show heteroblastic distribution. Leave lamina has an average length of 3,3 cm and is 2,0 cm wide. Petiol is very constant with an average of 0,6 cm.

Key words: cork-tree, branch growth, leaves, shoots, *Quercus-suber*.

INTRODUCCIÓN

El crecimiento de los árboles es un tema de interés básico y aplicado. El crecimiento de una planta es función del tamaño propio de la especie, de la edad y de las condiciones ambientales. Conocer las bases fisiológicas y morfológicas del crecimiento es esencial para diseñar los tratamientos silvoculturales apropiados.

El estudio del incremento radial de los árboles, generado por el anillo cambial, ha recibido un gran impulso gracias al desarrollo de las técnicas dendrocronológicas (Ward, 1987). En cambio, a pesar de los importantes esfuerzos que se le dedican, (Romberger, 1983; Fisher, 1984), el crecimiento longitudinal, resultado de la actividad de los meristemos apicales, es aún, en gran parte, desconocido. Sin embargo, el actual concepto de desarrollo modular de las plantas (Watkinson, 1988), que permite dar un enfoque más profundo dentro de la biología del árbol al resultado de la actividad meristemática apical, favorece un renovado interés hacia este tema.

Una mención especial merecen los trabajos de R.L. Specht (1981) quién al estudiar diferentes ecosistemas australianos a lo largo de gradientes climáticos utiliza la longitud internodal como parámetro ecológico relacionado con el potencial hídrico de una zona.

El ápice de un brote en crecimiento se desarrolla de manera armónica y consiste en el meristemo apical y las regiones subapicales asociadas. El desarrollo del brote incluye la división celular y las subsiguientes elongación y diferenciación. Estas fases no están delimitadas y se suceden secuencialmente a distintas distancias de tronco y ramas. Prácticamente toda la expansión longitudinal es el resultado de la elongación internodal. En las plantas de crecimiento recurrente, como el alcornoque, una, dos o más etapas de extensión se suceden separadas por períodos de inactividad. La extensión del incremento longitudinal alcanzado en cada brotadura depende de la regulación por factores endógenos propios de cada rama y de la accesibilidad de agua y nutrientes según las condiciones ambientales.

Este trabajo, cuyos resultados previos aparecen publicados en *Options Méditerranéennes* (Molinas & Caritat, 1988), va dirigido a caracterizar algunos aspectos básicos del crecimiento longitudinal del alcornoque.

MATERIAL Y MÉTODOS

El árbol elegido para este estudio fue un alcornoque en fase juvenil (14 años), cuyas características estructurales han sido previamente descritas (Molinas & Caritat, 1988). Para su estudio, se dividió el ramaje en tres niveles según su situación respecto al eje vertical: zonas baja, media y alta. En cada rama se calcula la extensión del crecimiento longitudinal de cada brotadura en función del segmento comprendido entre las cicatrices de los catáfilos o escamas de las

yemas. Las mediciones se efectúan con una regla de polivinilo transparente de graduación milimétrica.

Se empiezan a medir los brotes o segmentos más externos de la rama. Estos brotes son los más recientes, suelen ser tiernos y tomentosos, y normalmente no se han lignificado todavía. Las hojas aún no son coriáceas y tienen color verde claro en el haz y son níveas por el envés. A continuación se van midiendo los segmentos sucesivos en dirección basípeta. Estos son sucesivamente más lignificados y de mayor grosor. En general sólo encontramos hojas en los correspondientes a las dos últimas brotaduras. En cambio, se aprecian las cicatrices foliares. A partir del quinto o sexto segmento resulta difícil apreciar los límites ya que las cicatrices de las yemas dejan de ser visibles.

Los segmentos correspondientes a las distintas brotaduras son datados para su identificación según la siguiente nomenclatura. A: segmento de la brotadura más reciente del eje principal; A1, A2, A3, A4...: segmentos más recientes de los ejes laterales tomados en dirección basípeta. B: segmento de la penúltima brotadura del eje principal; B1, B2, B3, B4...: segmentos de la penúltima brotadura de los ejes laterales tomados en dirección basípeta. C: segmento de la antepenúltima brotadura del eje principal; C1, C2, C3, C4...: segmentos de la antipenúltima brotadura de los ejes laterales. Y así sucesivamente. En las Figuras 1 y 2 se puede observar el dibujo de una rama joven y una rama madura respectivamente, en la que se muestra el procedimiento seguido en la datación de los segmentos.

Se calculan las medias y desviaciones estándar de los segmentos, sus relaciones entre sí y con la longitud de los ejes.

Las hojas se disponen de forma alterna siguiendo una línea helicoidal. De cada hoja medimos la longitud y la anchura del limbo, la longitud del pecíolo y en su caso el número de denticiones. Para cada segmento de brotadura se miden las hojas empezando por la que está situada en posición apical, siguiendo la trayectoria helicoidal hasta llegar a la última hoja en dirección basípeta (Figura 5). Se utiliza la siguiente nomenclatura. F1A: primera hoja del brote A; F2A: segunda hoja del brote A; etc. F1A1: primera hoja del brote A1; F2A1: segunda hoja del brote A1, etc. F1B: primera hoja del segmento B; F2B: segunda hoja del segmento B, etc. Y así sucesivamente.

RESULTADOS

En este trabajo se presentan los resultados de la medición de 6 ramas con sus ejes principales y laterales que oscilan entre 14 y 61. Los valores correspondientes de dos de estas ramas se muestran en la Tabla 1. Los datos para otras tres ramas aparecen publicados en *Options Méditerranéennes* (Molinas & Caritat, 1988).

Se constata que las longitudes medias de los segmentos que forman los diversos ejes (M) varían de 0,2 a 11,6 cm. con promedio de 2,3 cm, muy similar

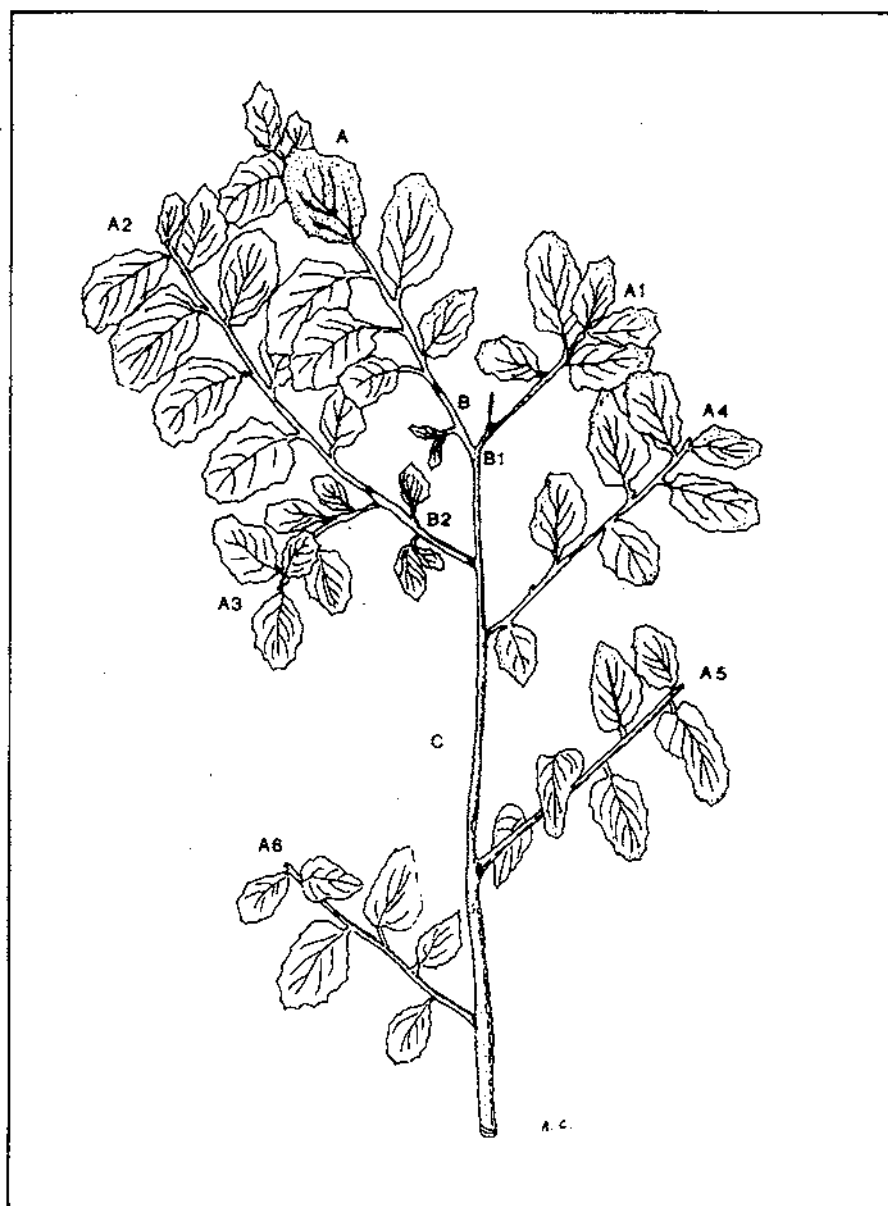


Figura 1. Representación de una rama joven y vigorosa de *Quercus-suber*, en la que se observan los segmentos correspondientes a tres periodos de crecimiento. Se indica la nomenclatura utilizada para la datación de estos segmentos (véase texto).

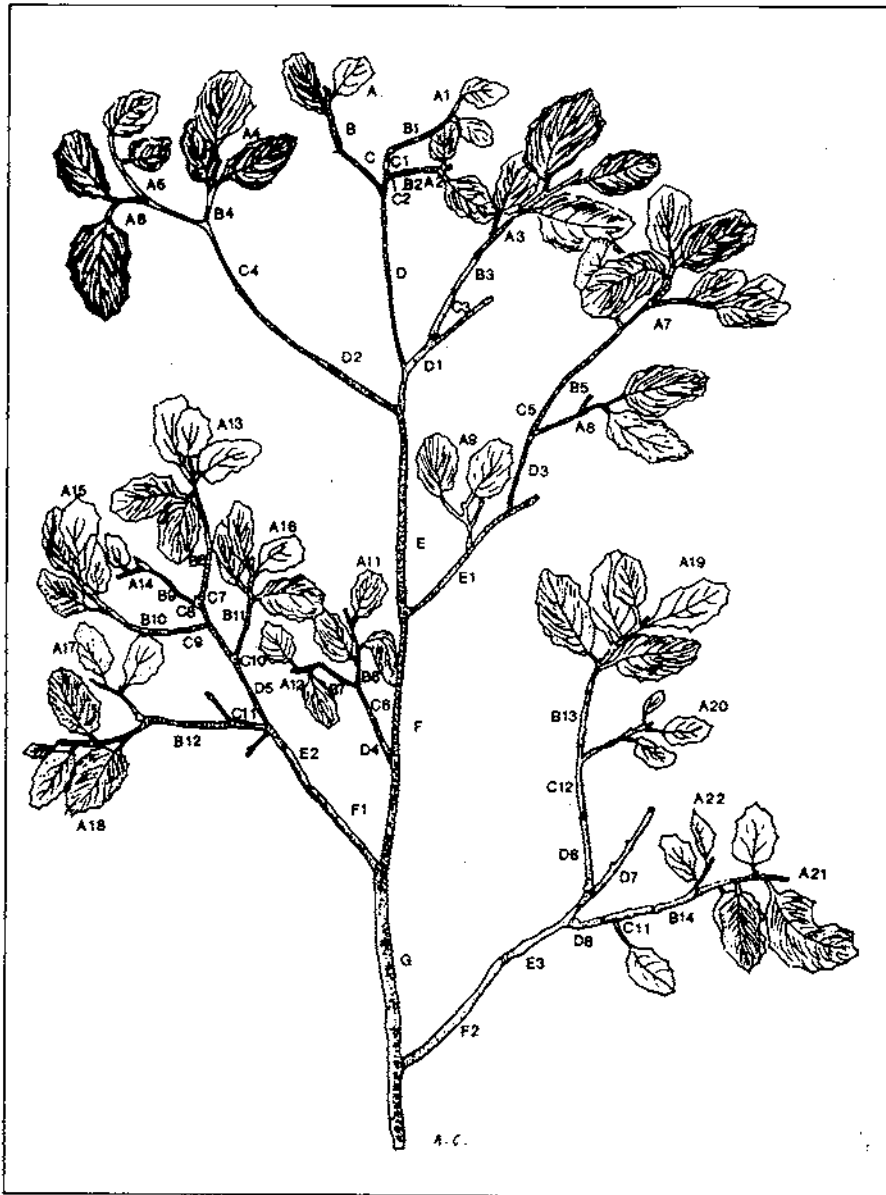


Figura 2. Rama madura de *Quercus-suber* mostrando siete períodos de crecimiento. Nótese la pérdida de vigor frente a la rama joven: menor longitud de los segmentos, menor número de yemas en reposo, más brotes abortados. La mayoría de las hojas pertenecen a la última brotación (segmentos del grupo A).

Tabla 1. Muestra los valores de los parámetros estudiados en dos ramas : SUMA = longitud total de cada eje (cm); MEDIA = longitud media de los segmentos de cada eje (cm); DE = desviación estándar de las longitudes de los periodos; PERIODOS = número de segmentos de cada grupo de posición (A, B, C...); R = cociente entre la longitud de cada segmento y el siguiente.

	RAMA 4					RAMA 6					
	Suma	Media	D.E	Periodos	R(media)	Suma	Media	D.E	Periodos	R(media)	
P	40.90	8.18	6.47	5	4.32	P	28.00	4.00	1.45	7	1.29
A1	1.80	1.80		1	1.80	A1	16.10	2.60	2.20	6	2.09
A2	2.30	2.30		1	2.30	A2	10.20	2.04	1.02	5	2.30
A3	4.30	4.30		1	4.30	A3	7.50	1.87	1.11	4	0.80
A4	1.50	1.50		1	1.50	A4	12.70	3.10	2.89	4	1.90
A5	17.00	4.25	1.32	4	1.13	A5	4.30	1.40	0.50	3	0.90
A6	19.00	3.80	3.60	4	2.40	A6	5.90	1.90	0.90	3	1.70
A7	0.60	0.60		1	0.60	A7	2.60	0.80	0.20	3	1.11
A8	2.40	1.20	1.13	2	1.60	A8	4.10	1.30	0.80	3	6.20
A9	0.30	0.30		1	0.30	A9	1.80	1.60	0.50	3	1.09
A10	5.00	2.50	0.70	2	0.60	A10	5.60	1.80	1.00	3	0.80
A11	15.00	5.00	3.90	3	2.70	A11	4.40	1.50	0.99	2	2.75
A12	2.50	2.50		1	2.50	A12	3.40	1.70	0.90	2	2.40
A13	4.50	4.50		1	4.50	A13	2.90	1.40	0.60	2	1.90
A14	13.50	3.37	0.85	4	1.20	A14	2.90	1.40	1.30	2	0.20
A15	3.80	1.90	0.84	2	0.52	M		1.89			
A16	15.00	3.00	2.30	5	1.20						
M		3.00									

en todas las ramas estudiadas. Los valores más altos corresponden a los ejes principales, en los cuales se da un promedio de 8,07 cm.

Para determinar las relaciones entre los segmentos que forman las ramas, se ha estudiado, por una parte, la correlación entre la longitud del eje y el número de segmentos que lo forman y, por otra, se han calculado los cocientes entre la longitud de un segmento y la del siguiente (R) en cada eje. Se aprecia que la correlación entre la longitud total del eje y el número de segmentos que presenta es positiva aunque variable según las ramas. El coeficiente de correlación (r^2) varía de 0,49 a 0,91. También se observa que la mayoría de los cocientes entre la longitud de cada segmento y el que le sucede son mayores que uno (ver Tabla 1), indicando la tendencia a disminuir la elongación a medida que transcurren las diferentes brotaduras.

Para conocer las relaciones entre los ejes dominantes y los ejes laterales de cada rama, se ha estudiado la relación entre la longitud total del eje y la desviación estándar de los distintos segmentos que lo forman. Se aprecia una neta separación entre los ejes dominantes de cada rama y los ejes laterales. Los ejes dominantes tienen una desviación y una longitud mayores. Los ejes laterales muestran una relación positiva entre longitud y desviación formando un grupo diferenciado con longitudes y desviaciones menores (Figura 3). También cuando se relaciona la longitud media de los segmentos con su desviación

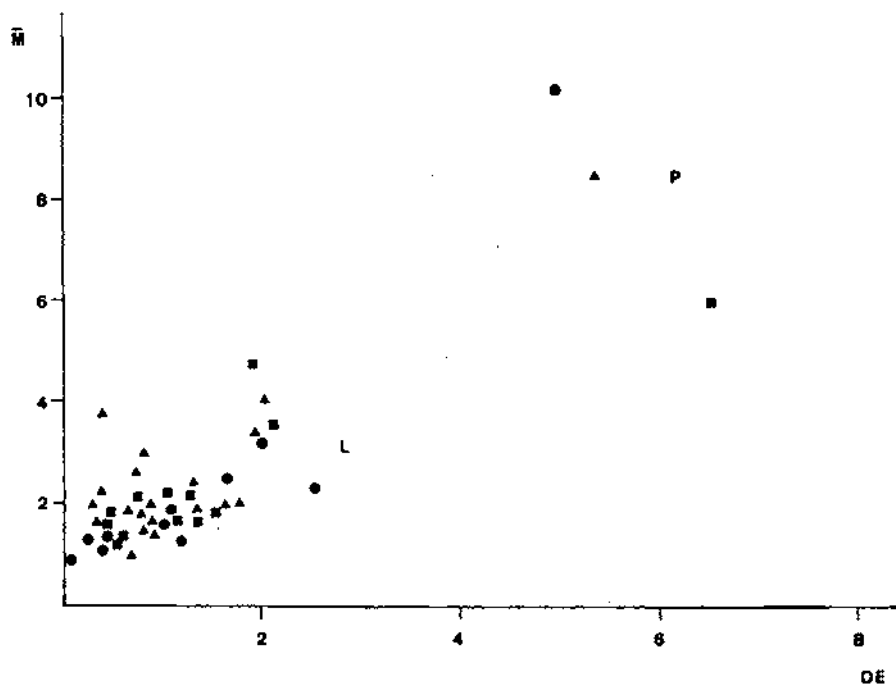


Figura 3. Muestra la relación entre la longitud de los ejes (cm) y la correspondiente desviación estándar (DE) de sus segmentos, en dos de las ramas estudiadas. Se observa que los ejes principales (largos) y los ejes secundarios (cortos) forman dos grupos separados.

estándar, se aprecia la neta separación entre el eje dominante y los laterales. Dentro del grupo de los ejes laterales se observa un aumento de la desviación al aumentar la longitud media de los segmentos de un eje (Fig. 4).

Un resumen de los valores (medias e intervalos) correspondientes a las hojas: longitud y anchura del limbo así como longitud del pecíolo, se muestran en la Tabla 2. También aparecen los cocientes entre longitud y anchura de las hojas como índice mórfico. Podemos constatar que los valores foliares son muy similares para distintas ramas. La longitud media del limbo es de 3,3 cm y varía de 0,6 a 5,5 cm. La anchura oscila entre 0,6 y 3,3 cm, siendo la media de 2,0 cm. La longitud del pecíolo varía de 0,3 a 1,1 cm y presenta una media de 0,6 cm. Estas medidas se encuentran dentro de los intervalos definidos por Vicioso (1950) para hojas de *Quercus suber*.

Las hojas presentan una marcada heteroblastia. En la Figura 5 se representan las hojas de un segmento ordenadas en dirección basípeta y los histo-

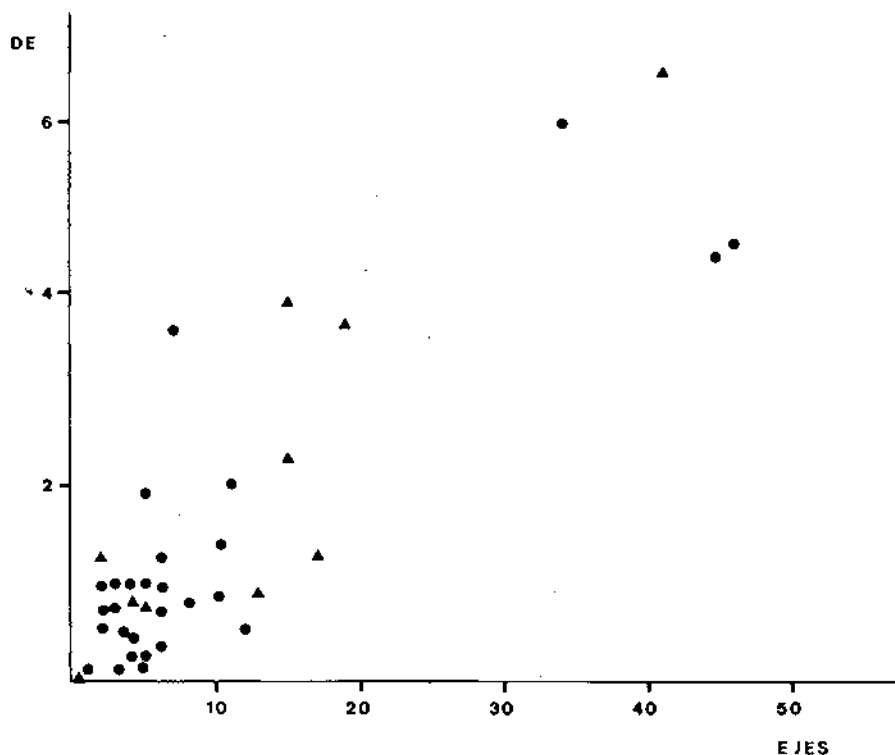


Figura 4. Relación entre la longitud media de los segmentos (M) y su desviación estándar (DE). Se observa como, al igual que en la Figura 3, los ejes principales y los secundarios forman dos grupos separados.

Tabla 2. Valores foliares medios a intervalos: longitud del limbo (L); anchura del limbo (A) y longitud del peciolo (P). El cociente R representa el cociente mórfico.

Rama	L	A	P	R(L/A)
2	3.1 (1.5 - 5.2)	1.9 (1.4 - 3.3)	0.7 (0.4 - 1.1)	1.52
3	3.4 (0.6 - 5.0)	2.1 (0.6 - 3.0)	0.6 (0.3 - 1.1)	1.50
4	3.3 (1.0 - 5.5)	2.0 (0.9 - 3.0)	0.5 (0.3 - 1.0)	1.61
6	3.6 (1.2 - 4.6)	2.0 (1.2 - 2.8)	0.6 (0.4 - 1.0)	1.52

gramas de las longitudes de los limbos de las hojas de varios brotes elegidos al azar. Se observa que las hojas más largas se localizan en la parte media del brote y las cortas en la parte externa. Las hojas formadas al final de la brotación son progresivamente más pequeñas y los internudos subyacentes muestran también menor elongación, llegando en algunos casos a mostrar una cierta tendencia al arrosetamiento.

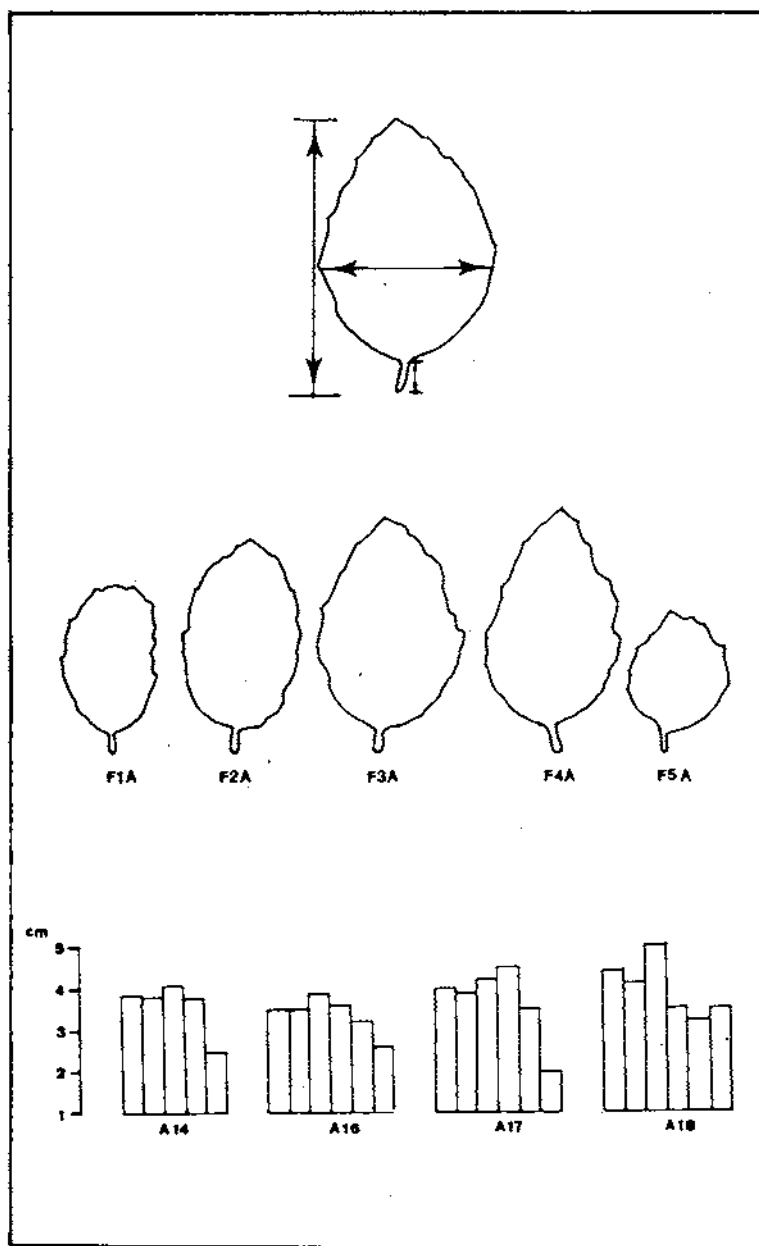


Figura 5. Secuencia heteroblástica de las hojas de un brote de *Quercus-suber*. Las hojas reciben una numeración correlativa en dirección basípeta. Los ejes señalan los tres parámetros considerados: longitud y anchura máximas del limbo y longitud del pecíolo. Abajo histogramas correspondientes a la longitud del limbo de tres segmentos de brotación tomados al azar.

CONCLUSIONES

En el árbol estudiado, un alcornoque en fase juvenil de una parcela de alcornoque mixta de la escuela forestal Casa Xifra de Santa Coloma de Farners (La Selva, Girona), la elongación periódica de las ramas presenta valores relativamente bajos (valor promedio 2,3 cm) en comparación con otras especies, incluso considerando la posibilidad que se sucedan dos o más brotaduras anuales. Estos valores pueden tener un valor comparativo para el estudio del comportamiento del alcornoque en otra fase de su desarrollo o en otras condiciones ambientales.

En cada rama queda claramente definida la separación entre los ejes dominantes y laterales. Los valores de crecimiento de los ejes dominantes son más altos, brotes largos, que las de los ejes laterales, brotes cortos.

En cada eje se manifiesta claramente la tendencia a disminuir progresivamente el valor de la elongación a medida que se suceden las brotaduras (cociente entre segmentos sucesivos mayor que uno). Si bien esta tendencia puede quedar camuflada por influencia de factores tales como los climáticos que pueden dar lugar a crecimientos anormalmente altos o bajos.

El crecimiento de las ramas se produce de manera no sincronizada, es decir mientras algunos brotes presentan dos o quizás más periodos de elongación, otros sólo se activan una vez. En un mismo eje puede haber uno, dos o más segmentos anuales sin que se observen diferencias que se hayan podido relacionar con el período en que se desarrollaron. La elongación está en función de la posición que ocupa el brote dentro de cada eje y de la situación del eje dentro de la rama.

El fenómeno de la heteroblastia es frecuente en los vegetales leñosos. En el alcornoque se presenta marcadamente tanto en brotes cortos como en brotes largos. Este fenómeno se puede originar por diferencias en la secuencia ontogenética de las hojas que solo el estudio histológico de las yemas puede aclarar.

Agradecimientos

Este trabajo se ha realizado gracias al programa de materias primas renovables de las Comisiones de las Comunidades Europeas.

Expresamos nuestro agradecimiento a la escuela forestal Casa Xifra, cuya generosa colaboración ha facilitado la ejecución del trabajo.

Bibliografía

- FISHER, J.B. (1984). The architecture relationships between structure and function. En R.A. White & W.C. Dickinson (eds). *Contemporary Problems in Plant Anatomy*. Academic Press (Orlando), pp 541-589.
- MOLINAS, M. & CARITAT, A. (1988). Aportaciones al estudio del crecimiento longitudinal del alcornoque. *Options Mediterranennes* (Zaraq) (en prensa).

- ROMBERGER, J.A. (1983). Meristems growth and development in woody plants. *USDA Tech Bull* 1293, 23 pp.
- SPECHT, R.L. (1981). Growth indices - their role in understanding the growth, structure and distribution of Australian vegetation. *Oecologia* (Berl), 50: 347-356.
- VICIOSO, C. (1950). Revisión del género *Quercus* en España. Ministerio de Agricultura. *Instituto Forestal de Investigaciones y Experiencias*, núm. 51 (Madrid)
- WARD, R.G.W. (1987). Current Research in Dendrochronology and Related Subjects. En R.G.W. Ward (ed) *Applications of Treering Studies*. BAR International Series 33, OXFORD, pp 6-25.
- WATKINSON, R.A. (1988). On the growth and reproductive schedules of plants: a modular viewpoint. *Acta Oecologica*, 9: 67-81.