

Effect of light and soil moisture on physiological variables in six Mediterranean forest species planted under a pine forest canopy

Efecto de la luz y la humedad del suelo sobre variables fisiológicas en seis especies forestales mediterráneas plantadas bajo dosel de pinar

María E. Granados García^{1*}; Esteban Chirino Miranda²; Cristina Gandía Navalón³; Victoriano R. Vallejo Calzada⁴; Alberto Vilagrosa Carmona⁴

¹Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Facultad de Biología. Edificio R Ciudad Universitaria. C. P. 58030. Morelia, Michoacán, México.

²Universidad Laica Eloy Alfaro de Manabí, Facultad de Ciencias Agropecuarias. Av. Circunvalación Vía San Mateo, Ciudadela Universitaria. Manta 130802, Ecuador.

³ONGD Bosque y Comunidad, Campus Universitario de Rabanales, Edificio Leonardo da Vinci, Dpto. de Ingeniería Forestal. Carretera N-IV, km 396. C. P. 14071. Córdoba, España.

⁴Centro de Estudios Ambientales del Mediterráneo. C/ Charles R. Darwin, 14, Parque Tecnológico. 46980 - Paterna, Valencia, España.

*Corresponding author: marihelena17@gmail.com; tel.: (+52) 443 3167412

Abstract

Introduction: Resprouter species, by regenerating rapidly, can maintain an optimal carbon balance and improve the resilience of ecosystems that have been disturbed or are at high risk of fire.

Objective: To assess the effect of light availability and soil moisture on the ecophysiological variables of six resprouter species planted under cover of *Pinus halepensis* Mill.

Materials and methods: *Arbutus unedo* L., *Rhamnus alaternus* L., *Quercus ilex* L., *Quercus faginea* Lam., *Fraxinus ornus* L. and *Acer granatense* Boiss. were planted in plots with three pine densities per hectare: HD = 800 to 1100, MD = 300 to 600 and LD = 100 to 250. The species were also grown in the nursery, trying to maintain the same solar radiation conditions. Photosynthesis (A), stomatal conductance (Gs), photosystem II maximum efficiency (Fv/Fm) and water use efficiency (IWUE) were measured.

Results and discussion: Evergreen sclerophyll species (*A. unedo*, *R. alaternus* and *Q. ilex*) showed higher photosynthetic capacity, lower photoinhibition and lower IWUE than deciduous species. In HD, plants showed lower photosynthetic capacity ($P < 0.01$) and higher photoprotection ($P < 0.001$). The IWUE was similar under the three pine forest densities. In the nursery, A was high under 100 % and 50 % light conditions; Gs was higher under 20 % conditions; and IWUE was high under 100 % light.

Conclusion: The physiological variables of the species were conditioned by shading and changes in water demand produced by tree cover.

Resumen

Introducción: Las especies rebrotadoras, por la rapidez de su regeneración, pueden mantener el balance óptimo de carbono y mejorar la resiliencia de los ecosistemas perturbados o que tienen alto riesgo de incendios.

Objetivo: Evaluar el efecto de la disponibilidad de luz y la humedad del suelo sobre las variables ecofisiológicas de seis especies rebrotadoras plantadas bajo cubierta de *Pinus halepensis* Mill.

Materiales y métodos: *Arbutus unedo* L., *Rhamnus alaternus* L., *Quercus ilex* L., *Quercus faginea* Lam., *Fraxinus ornus* L. y *Acer granatense* Boiss. se plantaron en parcelas con tres densidades de pinos por hectárea: DA = 800 a 1100, DM = 300 a 600 y DB = 100 a 250. En vivero, las especies también se cultivaron tratando de mantener las mismas condiciones de radiación solar. Se midieron la fotosíntesis (A), la conductancia estomática (Gs), la eficiencia máxima del fotosistema II (Fv/Fm) y la eficiencia en el uso del agua (IWUE).

Resultados y discusión: Las especies esclerófilas perennifolias (*A. unedo*, *R. alaternus* y *Q. ilex*) mostraron tendencias de mayor capacidad fotosintética, menor fotoinhibición y menor IWUE que las caducifolias. En DA, las plantas mostraron menor capacidad fotosintética ($P < 0.01$) y mayor fotoprotección ($P < 0.001$). La IWUE fue similar bajo las tres densidades de pinar. En vivero, la A fue alta en condiciones de 100 % y 50 % de luz; Gs fue mayor en condiciones de 20 %; y la IWUE fue alta bajo 100 % de luz.

Conclusión: Las variables fisiológicas de las especies estuvieron condicionadas por el sombreado y cambios en la demanda hídrica producidos por la cubierta arbórea.

Keywords: water use efficiency; photoprotection; photosynthesis; stomatal conductance; pine density.

Palabras clave: eficiencia en el uso del agua; fotoprotección; fotosíntesis; conductancia estomática; densidad de pinos.

Please cite this article as follows (APA 6): Granados, G. M. E., Chirino, M. E., Gandía, N. C., Vallejo, C. V. R., & Vilagrosa, C. A. (2019). Effect of light and soil moisture on physiological variables in six Mediterranean forest species planted under a pine forest canopy. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 25(3), 461-476. doi: 10.5154/r.rchscfa.2018.12.090



Introduction

In regions with a Mediterranean climate in southeastern Spain, the increase in temperature and the decrease in precipitation have worsened since the 1970s, particularly during the spring and summer, which has been associated with climate change (Bladé & Castro-Díez, 2010; Intergovernmental Panel on Climate Change [IPCC], 2014). Plant development in areas with a strongly seasonal climate is confined to periods of favorable conditions, so distribution, adaptation, growth and survival will depend on ecophysiological, morphological and reproductive attributes. However, the simultaneous variation and interaction of light and water condition the response of plants to light and their tolerance to shade, especially limited by the water condition (Valladares, Aranda, & Sánchez-Gómez, 2004; Vilagrosa et al., 2003).

Mediterranean plants have developed mechanisms to cope with water stress conditions, with a range of variation to avoid or tolerate drought (McDowell et al., 2013). Drought-avoiding species are able to close stomata to maintain their tissue hydration and thus avoid excessive xylem stress (Pausas et al., 2016); however, this limits carbon assimilation and increases the possibility of starvation (Galiano, Martínez-Vilalta, & Lloret, 2011). On the other hand, drought-tolerant species allow a certain degree of stress to affect their tissues by keeping stomata open with very low water potentials, which favors a positive carbon balance; however, they risk hydraulic system failure (Pausas et al., 2016; Urli et al., 2013) and increase cavitation (McDowell, 2011). The effect could be critical in years of increased drought, causing water competition between understory plants and the trees that make up the canopy (Valladares et al., 2004).

In this sense, determining water use efficiency, through the proportion of CO₂ assimilated during photosynthesis and the amount of water lost through transpiration, is fundamental to understanding the interaction between plants and ecosystems under water stress. The establishment of resprouter species of evergreen and deciduous groups in these ecosystems would induce the development of mixed stands in the long term, thereby favoring the resilience of these forest systems against recurrent fires or future disturbances (García de la Serrana, Vilagrosa, & Alloza, 2015; Gavinet et al., 2015; Granados, Vilagrosa, Chirino, & Vallejo, 2016; Rodríguez-Rodríguez, Jordano, & Valido, 2015).

Due to their rapid regeneration, resprouter species represent an option for maintaining the optimum carbon balance and improving the resistance and resilience of ecosystems that have been disturbed or are at high risk of fire (Pausas & Keeley, 2017). In this context, the aim of this study was to evaluate the effect

Introducción

En regiones de clima mediterráneo del sureste español, el incremento de la temperatura y la disminución de la precipitación se han agudizado desde los años 70, particularmente durante la primavera y verano, lo que se ha asociado con el cambio climático (Bladé & Castro-Díez, 2010; Intergovernmental Panel on Climate Change [IPCC], 2014). El desarrollo de las plantas en áreas de clima fuertemente estacional se confina a los periodos de condiciones favorables, por lo que la distribución, adaptación, crecimiento y supervivencia dependerán de los atributos ecofisiológicos, morfológicos y reproductivos. No obstante, la variación e interacción simultánea de luz y agua condicionan la respuesta de las plantas a la luz y su tolerancia a la sombra, especialmente limitadas por la condición hídrica (Valladares, Aranda, & Sánchez-Gómez, 2004; Vilagrosa et al., 2003).

Las plantas mediterráneas han desarrollado mecanismos para afrontar condiciones de estrés hídrico, existiendo un rango de variación para evitar o tolerar la sequía (McDowell et al., 2013). Las especies que evitan la sequía son capaces de cerrar los estomas para mantener la hidratación de sus tejidos y así evitar la tensión excesiva del xilema (Pausas et al., 2016); sin embargo, esto limita la asimilación del carbono y aumenta la posibilidad de inanición (Galiano, Martínez-Vilalta, & Lloret, 2011). Por otra parte, las especies tolerantes a la sequía admiten que cierto grado de estrés afecte sus tejidos al mantener los estomas abiertos con potenciales hídricos muy bajos, lo que favorece un balance de carbono positivo; sin embargo, arriesgan el funcionamiento del sistema hidráulico (Pausas et al., 2016; Urli et al., 2013) y aumentan la cavitación (McDowell, 2011). El efecto podría ser crítico en años de mayor sequía, ocasionando la competencia por agua entre las plantas del sotobosque y los árboles que componen el dosel (Valladares et al., 2004).

En este sentido, la determinación de la eficiencia en el uso del agua, a través de la proporción de CO₂ asimilado durante la fotosíntesis y la cantidad de agua perdida por transpiración, es fundamental para comprender la interacción entre las plantas y los ecosistemas que se encuentran bajo estrés hídrico. El establecimiento de especies rebrotadoras de grupos perennifolios y caducifolios en estos ecosistemas, induciría el desarrollo de masas mixtas a largo plazo, para favorecer la resiliencia de estos sistemas forestales frente a fuegos recurrentes o perturbaciones futuras (García de la Serrana, Vilagrosa, & Alloza, 2015; Gavinet et al., 2015; Granados, Vilagrosa, Chirino, & Vallejo, 2016; Rodríguez-Rodríguez, Jordano, & Valido, 2015).

Las especies rebrotadoras, por la rapidez de su regeneración, representan una opción para mantener el balance óptimo de carbono y mejorar la resistencia y

of light availability and soil moisture on gas exchange variables and photosystem II (PSII) maximum efficiency of six forest species established in Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.) forests.

Materials and methods

Study area

The research was carried out in La Hunde (39° 7' N and 1° 13' W; Ayora, Valencia, Spain) in a dry Mesomediterranean climate, at an elevation of 600 m and in a relatively flat relief. The area has mean annual precipitation of 480 mm, mean annual temperature of 14 °C, reference evapotranspiration (E_{to}) of 749 mm and actual evapotranspiration (E_{ta}) of 453 mm (Pérez-Cueva, 1994). The soils are derived from a marl-limestone substrate; they are shallow, rich in carbonates and have a slightly basic pH. The dominant vegetation corresponds to old repopulations of Aleppo pine (*P. halepensis*) planted 50 to 60 years ago. In the study area, the Regional Government Forestry Service (Generalitat Valenciana) thinned out the pine forest at various intensities between 2003 and 2005, allowing the establishment of other herbaceous and shrub species in areas where thinning was more intense.

Experimental field design

Three experimental treatments were defined based on forest stand density: high (HD, 800 to 1100 trees·ha⁻¹), medium (MD, 300 to 600 trees·ha⁻¹) and low density (LD, 100 to 250 trees·ha⁻¹). In each treatment, three 900 m² (30 x 30 m) experimental plots were established at three sites: El Aljibe (39° 09' N; 1° 18' W), El Lobo (39° 12' N; 1° 23' W) and El Mojón (39° 12' N; 1° 22' W). In each plot, 15 one-year-old individuals corresponding to six native resprouter species were planted: *Arbutus unedo* L., *Rhamnus alaternus* L., *Quercus ilex* L. subsp. *ballota* (Desf.) Samp, *Quercus faginea* Lam. subsp. *faginea*, *Fraxinus ornus* L. and *Acer granatense* Boiss. These species have contrasting morphofunctional characteristics and different degrees of tolerance to shade and drought (Table 1). Planting was carried out in February 2011 in 40 x 40 x 40 cm holes made with a backhoe. Field capacity (FC) was determined using the method described by Walker (1989). In each experimental plot, soil water content (SWC) was monitored during the period March 2011 to October 2013, using a TDR 100 probe (Campbell Scientific, Inc., Logan, Utah, USA) at a depth of 0 to 20 cm in seven randomly-selected planting holes. Simultaneously, SWC was monitored in three planting holes, chosen at random, at a depth of 30 to 40 cm with an HS10 probe (ProCheck Decagon Devices Inc., Pullman, USA). Water availability was determined by the SWC/FC ratio. A more detailed description of the plots, as well as the edaphoclimatic

resiliencia de los ecosistemas que han sido perturbados o con alto riesgo de incendios (Pausas & Keeley, 2017). En tal contexto, el objetivo de este estudio fue evaluar el efecto de la disponibilidad de luz y la humedad del suelo, sobre variables del intercambio de gases y la eficiencia máxima del fotosistema II (PSII) de seis especies forestales establecidas en bosques de pino carrasco (*Pinus halepensis* Mill.).

Materiales y métodos

Área de estudio

La investigación se realizó en la localidad La Hunde (39° 7' LN y 1° 13' LO; Ayora, Valencia, España) en clima mesomediterráneo seco, a una altitud de 600 m y en relieve relativamente llano. La precipitación media anual es de 480 mm, temperatura media anual de 14 °C, evapotranspiración de referencia (E_{to}) de 749 mm y evapotranspiración real (E_{ta}) de 453 mm (Pérez-Cueva, 1994). Los suelos derivan de un sustrato margo-calizo, son poco profundos, ricos en carbonatos y con pH ligeramente básico. La vegetación dominante corresponde a repoblaciones antiguas de pino carrasco (*P. halepensis*) plantadas hace 50 a 60 años. En el área de estudio, el Servicio Forestal del Gobierno Regional (Generalitat Valenciana) realizó labores de aclareo del pinar con varias intensidades entre los años 2003 y 2005, lo que permitió el establecimiento de otras especies herbáceas y arbustivas en las áreas donde el aclareo fue más intenso.

Diseño experimental en campo

Se definieron tres tratamientos experimentales en función de la densidad de masa forestal: alta (DA, 800 a 1100 árboles·ha⁻¹), media (DM, 300 a 600 árboles·ha⁻¹) y baja densidad (DB, 100 a 250 árboles·ha⁻¹). En cada tratamiento se establecieron tres parcelas experimentales de 900 m² (30 x 30 m) localizadas en tres sitios: El Aljibe (39° 09' LN; 1° 18' LO), El Lobo (39° 12' LN; 1° 23' LO) y El Mojón (39° 12' LN; 1° 22' LO). En cada parcela se plantaron 15 individuos de un año correspondientes a seis especies nativas rebrotadoras: *Arbutus unedo* L., *Rhamnus alaternus* L., *Quercus ilex* L. subsp. *ballota* (Desf.) Samp, *Quercus faginea* Lam. subsp. *faginea*, *Fraxinus ornus* L. y *Acer granatense* Boiss. Estas especies presentan características morfofuncionales contrastadas y diferente grado de tolerancia a la sombra y a la sequía (Cuadro 1). La plantación se hizo en febrero del 2011 en hoyos de 40 x 40 x 40 cm, hechos con retroexcavadora. La capacidad de campo se determinó (FC) mediante el método descrito por Walker (1989). En cada parcela experimental, el contenido de agua en el suelo (SWC) se monitoreó durante el periodo marzo del 2011 a octubre del 2013, utilizando una sonda TDR 100 (Campbell Scientific, Inc., Logan, Utah,

conditions of the treatments (precipitation, temporal dynamics of the water content in the soil, environmental temperature, evapotranspiration and photosynthetic photon flux density), can be obtained in Gavinet et al. (2015) and Granados et al. (2016). These conditions are summarized in Table 2.

USA) a una profundidad de 0 a 20 cm en siete hoyos de plantación elegidos al azar. Simultáneamente, el SWC se monitoreó en tres hoyos de plantación, elegidos al azar, a una profundidad de 30 a 40 cm con una sonda HS10 (ProCheck Decagon Devices Inc., Pullman, USA). La disponibilidad hídrica se determinó mediante el

Table 1. Distinctive ecological traits of six native resprouter species established in the experimental plots.

Cuadro 1. Rasgos ecológicos distintivos de seis especies nativas rebrotadoras establecidas en las parcelas experimentales.

Species/Especies	Life form/Forma de vida	Leaf habits/Hábitos de hoja	Drought tolerance*/Tolerancia a la sequía*	Shade tolerance**/Tolerancia a la sombra**
<i>Arbutus unedo</i>	Shrub	Evergreen/Perennifolia	High/Alta	Low/Baja
<i>Rhamnus alaternus</i>	Shrub/Arbusto	Evergreen/Perennifolia	High/Alta	Low/Baja
<i>Quercus ilex</i>	Tree/Árbol	Evergreen/Perennifolia	Medium/Media	Medium/Media
<i>Quercus faginea</i>	Tree/Árbol	Semi-deciduous/Semicaducifolia	Medium/Media	Medium/Media
<i>Fraxinus ornus</i>	Tree/Árbol	Deciduous/Caducifolia	Low/Baja	High/Alta
<i>Acer granatense</i>	Tree/Árbol	Deciduous/Caducifolia	Low/Baja	High/Alta

*Determined from xylem cavitation resistance (Gortan, Nardini, Gasco, & Salleo, 2009; Martínez-Vilalta, Prat, Oliveras, & Piñol, 2002). ** Determined from the environment or ecosystem that they naturally inhabit (Rivas-Martínez, 1987).

*Determinada a partir de la resistencia a la cavitación del xilema (Gortan, Nardini, Gasco, & Salleo, 2009; Martínez-Vilalta, Prat, Oliveras, & Piñol, 2002). ** Determinado a partir del ambiente o del ecosistema en el que habitan de forma natural (Rivas-Martínez, 1987).

Table 2. Environmental conditions in the plots by assessed pine density (HD = 800 to 1 100 trees·ha⁻¹; MD = 300 to 600 trees·ha⁻¹ and LD = 100 to 250 trees·ha⁻¹) in La Hundo, Valencia, Spain.

Cuadro 2. Condiciones ambientales en las parcelas por densidad de pino evaluada (DA = 800 a 1 100 árboles·ha⁻¹; DM = 300 a 600 árboles·ha⁻¹ y DB = 100 a 250 árboles·ha⁻¹) en la localidad La Hundo, Valencia, España.

Environmental factor/Factor ambiental	Experimental treatments/ Tratamientos experimentales			F value*/ Valor F*
	HD/DA	MD/DM	LD/DB	
Tree density ⁽¹⁾ /Densidad de árboles ⁽¹⁾	1 067 ± 14 a	344 ± 19 b	165 ± 25 b	32.687***
Cumulative translocation (L·m ⁻²) ⁽¹⁾ / Translocación acumulada (L·m ⁻²) ⁽¹⁾	859 ± 24 b	915 ± 33 ab	993 ± 27 a	5.298 **
SWC:FC ratio ⁽¹⁾ /Proporción SWC:FC ⁽¹⁾	0.53 ± 0.1 c	0.55 ± 0.0 b	0.63 ± 0.0 a	0.017 ***
PPFD (μmol·m ⁻² ·s ⁻¹) ⁽¹⁾	135.4 ± 9.4 c	300.3 ± 17.4 b	547.5 ± 26.7 a	463.2 ***
Daily maximum T ^a in summer (°C) ⁽²⁾ / T ^a máxima diaria en verano (°C) ⁽²⁾	34.0 ± 0.2 b	35.8 ± 0.5 a	36.0 ± 0.1 a	P = 0.05
Maximum daily VPD in summer (kPa) ⁽²⁾ / VPD máximo diario en verano (kPa) ⁽²⁾	4.3 ± 0.1 b	4.8 ± 0.2 a	4.9 ± 0.1 a	P = 0.05

Values and results taken from Granados et al. (2016)⁽¹⁾ and Gavinet et al. (2015)⁽²⁾. SWC = soil water content; FC = field capacity, PPFD = photosynthetic photon flux density; T^a = air temperature; VPD = vapor pressure deficit. ± Standard error of the mean. **P < 0.01, ***P < 0.001

Valores y resultados tomados de Granados et al. (2016)⁽¹⁾ y Gavinet et al. (2015)⁽²⁾. SWC = contenido de agua en el suelo; FC = capacidad de campo, PPFD = densidad de flujo de fotones fotosintéticos; T^a = temperatura del aire; VPD = déficit de presión de vapor. ± Error estándar de la media. **P < 0.01, ***P < 0.001

Physiological variables under field conditions

In the field, variables related to gas exchange and photosystem II maximum efficiency were measured. In six randomly-selected individuals of each species per treatment (two individuals per three plots), photosynthesis (A , $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) and stomatal conductance (G_s , $\text{mol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) were measured with an infrared gas analyzer (IRGA, LiCor 6400 XT, Inc., Lincoln, NE, USA), between 8:00 and 10:00 hours on the day of measurement in May, July and November 2011 and June 2012. Water use efficiency (IWUE) was calculated as the A/G_s ratio ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} / \text{mol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$). The conditions inside the IRGA chamber were similar for all treatments (airflow of $380 \mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1}$, CO_2 concentration of 390 ppm and temperature of 25°C), except for the photosynthetic photon flux density (PPFD), which was adjusted to the average value that this variable recorded under the canopy of each plot at the time of the measurements, using a ceptometer (Sunfleck Ceptometer, Decagon Devices, USA).

Photosystem II maximum efficiency (Krause & Weis, 1984) was measured at dawn, through chlorophyll fluorescence (variable fluorescence [Fv]/ maximum fluorescence [Fm]) in the same individuals and in May, July, August and November 2011 and June 2012. The measurement was made with a portable pulse-amplitude modulated fluorometer (PAM 2100, Heinz Walz Gm BHEffeltrich, Germany), under dark conditions; the clamp was placed on each leaf for 30 min.

Experimental design under nursery conditions

In order to qualitatively compare the response of the species and understand the processes operating in the exchange of gases under different light and water conditions, the same physiological variables of the plants (A , G_s and IWUE) were determined under optimal substrate moisture conditions, simulating similar levels of solar radiation as in the field. Under controlled conditions, an experiment was carried out in the nursery of the Plant Experimental Unit of the *Universidad de Alicante* (San Vicente del Raspeig, Spain). To simulate field sunlight conditions, three light treatments were established: 1) control treatment (CT), plants under conditions of maximum light availability (100 % sunlight); 2) medium light availability (MLA), plants under a black shade mesh (transmission: 50 % sunlight); and 3) low light availability (LLA), plants under a double shade mesh (transmission: 20 % sunlight). The transmission was calculated as the ratio between the PPFD values under the shade mesh and in an open site with maximum sunlight availability. PPFD was measured one day from 6:00 to 16:00 hours (solar time) in each treatment using a ceptometer (Sunfleck ceptometer, Decagon Devices, USA). Eight individuals of each species were transplanted per treatment into

cociente SWC/FC. Una descripción más detallada de las parcelas, así como de las condiciones edafoclimáticas de los tratamientos (precipitación, dinámica temporal del contenido de agua en el suelo, temperatura ambiental, evapotranspiración y densidad del flujo de fotones fotosintéticos), se puede obtener en Gavinet et al. (2015) y Granados et al. (2016). Un resumen de dichas condiciones se presenta en el Cuadro 2.

Variabes fisiológicas en condiciones de campo

En campo se midieron variables relacionadas con el intercambio de gases y la eficiencia máxima del fotosistema II. En seis individuos de cada especie por tratamiento (dos individuos por tres parcelas), seleccionados aleatoriamente, se midió fotosíntesis (A , $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) y conductancia estomática (G_s , $\text{mol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) con un analizador de gases infrarrojo (IRGA, LiCor 6400 XT, Inc., Lincoln, NE, USA), entre las 8:00 y 10:00 h del día de medición en los meses de mayo, julio y noviembre del 2011 y junio del 2012. La eficiencia en el uso del agua (IWUE) se calculó como la relación A/G_s ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} / \text{mol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$). Las condiciones en el interior de la cámara del IRGA fueron similares para todos los tratamientos (flujo de aire de $380 \mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1}$, concentración de CO_2 de 390 ppm y temperatura 25°C), excepto en la densidad de flujo de fotones fotosintéticos (PPFD), la cual se ajustó al valor promedio que dicha variable registraba bajo el dosel de cada parcela al momento de hacer las mediciones, utilizando un ceptomero (Sunfleck Ceptometer, Decagon Devices, USA).

La eficiencia máxima del fotosistema II (Krause & Weis, 1984) se midió al alba, a través de la fluorescencia de la clorofila (fluorescencia variable [Fv]/ fluorescencia máxima [Fm]) en los mismos individuos y en los meses de mayo, julio, agosto y noviembre del 2011 y junio del 2012. La medición se hizo con un fluorómetro portátil de pulso de amplitud modulada (PAM 2100, Heinz Walz Gm BHEffeltrich, Alemania), en condiciones de oscuridad; la pinza se colocó en cada hoja durante 30 min.

Diseño experimental en condiciones de vivero

Para comparar cualitativamente la respuesta de las especies y entender los procesos que operan en el intercambio de gases en condiciones lumínicas e hídricas diferentes, se determinaron las mismas variables fisiológicas de las plantas (A , G_s e IWUE) en condiciones óptimas de humedad del sustrato, simulando niveles similares de radiación solar que en campo. En condiciones controladas se realizó un experimento en el vivero de la Unidad Experimental Vegetal de la Universidad de Alicante (San Vicente del Raspeig, España). Para simular las condiciones de luz solar en campo, se establecieron tres tratamientos de

1.5 L containers with a mixture of blonde peat moss and coconut fiber at 50% (v/v) as substrate. Each treatment and species were replicated twice. The plants were grown under optimal moisture conditions for two months to encourage acclimatization. The moisture of the substrate in the container was measured using the EC-5 Pro-Check probe (Decagon Devices, Pullman, USA). The plants were watered with 25 L·m⁻² every four days in the CT and every six days inside the shade conditions to maintain full substrate moisture.

Physiological variables under nursery conditions

In six randomly-selected individuals of each species per shade treatment, the same variables were measured as in field conditions (A, Gs and IWUE) with the exception of Fv/Fm, using the same system (IRGA LiCor 6400 XT, Inc., Lincoln, NE, USA). Measurements were made one day between 8:00 and 12:00 solar time. The conditions inside the IRGA chamber were similar for all treatments (airflow of 380 μmol·s⁻¹, CO₂ concentration of 390 ppm and temperature of 25 °C), except the PPFD which was adjusted to the solar radiation of each treatment: 1000 μmol·m⁻²·s⁻¹ for CT, 600 μmol·m⁻²·s⁻¹ for MLA and 90 μmol·m⁻²·s⁻¹ for LLA. The day before the measurement, all plants were watered to field capacity to avoid the influence of varying degrees of hydration.

Statistical analysis

The analysis was done under a factorial design with two fixed factors: the experimental treatment factor (three densities) and the species factor (six species), with the model $y_{ijk} = \mu + T_i + E_j + \epsilon_{ijk}$ where y_{ij} = response variable, μ = general mean, T_i = treatment effect i , E_j = species effect and ϵ_{ijk} = error. In the field experiment, the variables A, Gs, IWUE and Fv/Fm were compared using an ANOVA with two fixed factors. A similar analysis was carried out to evaluate the response of the species on the sampling dates (measurement campaign). In the nursery, the variables A, Gs and IWUE were compared using an ANOVA with two factors: light level and species. When the analysis showed interaction between the factors, a one-factor ANOVA with a significance level of $P < 0.05$ was performed. The means were compared with Tukey's LSD test. The data were transformed in those cases in which the ANOVA assumptions were not met; subsequently, compliance with these assumptions was verified. Analyses were performed using the *STATISTICA* 12 statistical software package (StatSoft Inc., 2012).

Results and discussion

Gas exchange and PSII efficiency under field conditions

In the study area, Granados et al. (2016) observed that the soil and climatic conditions in each plot were

luz: 1) tratamiento control (TC), plantas en condiciones de máxima disponibilidad de luz (100 % de luz solar); 2) media disponibilidad de luz (MDL), plantas bajo una malla de sombreo de color negro (transmisión: 50 % de la luz solar); y 3) escasa disponibilidad de luz (EDL), plantas bajo una doble malla de sombreo (transmisión: 20 % de luz solar). La transmisión se calculó como el cociente entre los valores de PPFD bajo la malla de sombreo y en un sitio abierto con máxima disponibilidad de luz solar. La PPFD se midió un día desde las 6:00 horas hasta las 16:00 horas (hora solar) en cada tratamiento, con un ceptómetro (Sunfleck ceptometer, Decagon Devices, USA). Se trasplantaron ocho individuos de cada especie por tratamiento a contenedores de 1.5 L de capacidad, utilizando una mezcla de turba rubia y fibra de coco al 50 % (v/v) como sustrato. Cada tratamiento y especie se replicó dos veces. Las plantas se cultivaron en condiciones de humedad óptima durante dos meses para favorecer su aclimatación. La humedad del sustrato en el contenedor se midió mediante la sonda EC-5 Pro-Check (Decagon Devices, Pullman, USA). Las plantas se regaron con 25 L·m⁻² cada cuatro días en el TC y cada seis días dentro del sombreo para mantener humedad completa del sustrato.

Variables fisiológicas en condiciones de vivero

En seis individuos de cada especie por tratamiento de sombreo, seleccionados al azar, se midieron las mismas variables que en condiciones de campo (A, Gs e IWUE) con excepción de Fv/Fm, utilizando el mismo sistema (IRGA LiCor 6400 XT, Inc., Lincoln, NE, USA). Las mediciones se hicieron un día entre las 8:00 y las 12:00 hora solar. Las condiciones en el interior de la cámara del IRGA fueron similares para todos los tratamientos (flujo de aire de 380 μmol·s⁻¹, concentración de CO₂ de 390 ppm y temperatura 25 °C), excepto la PPFD que se ajustó a la radiación solar de cada tratamiento: 1000 μmol·m⁻²·s⁻¹ para TC, 600 μmol·m⁻²·s⁻¹ para MDL y 90 μmol·m⁻²·s⁻¹ para EDL. El día anterior a la medición, todas las plantas se regaron hasta capacidad de campo para evitar la influencia de grados distintos de hidratación.

Análisis estadístico

El análisis se hizo bajo un diseño factorial con dos factores fijos: el factor tratamiento experimental (tres densidades) y el factor especie (seis especies), con el modelo $y_{ijk} = \mu + T_i + E_j + \epsilon_{ijk}$, donde y_{ij} = variable respuesta, μ = media general, T_i = efecto del tratamiento i , E_j = efecto de la especie y ϵ_{ijk} = error. En el experimento en campo, las variables A, Gs, IWUE y Fv/Fm se compararon mediante un ANOVA de dos factores fijos. Un análisis similar se realizó para evaluar la respuesta de las especies en las fechas de muestreo (campana de medición). En vivero, las variables A, Gs y IWUE se compararon mediante un ANOVA de dos factores:

determined by the density of pine trees (Table 2), affecting the survival and growth of the species. In these ecosystems, high temperatures, high solar radiation and low rainfall during the summer period generate a marked water deficit that has increased in recent decades through recurrent droughts (Sánchez-Salguero, Navarro-Cerrillo, Camarero, & Fernández-Cancio, 2012).

Table 3 presents the results of the physiological variables measured in the six resprouter species and in the three pine forest densities assessed. The conditions of greater light availability (PPFD), together with greater water availability in the LD and MD treatments (Granados et al., 2016), favored higher photosynthesis (A ; $P < 0.01$) and stomatal conductance (G_s ; $P < 0.05$) values in those pine forest densities compared to HD. It has been reported that in dry and semi-arid climates, species with different drought-coping strategies and degrees of vulnerability to drought may coexist; tolerant species can keep stomata open in this condition (Forner, Aranda, Granier, & Valladares, 2014; Vilagrosa, Hernández, Luis, Cochard, & Pausas, 2014). In this study, *R. alaternus* showed higher values of A ($P < 0.01$) and *Q. ilex* had the highest values of G_s ($P < 0.01$). In general, leaves formed in environments with high light intensity have higher photosynthetic capacity than shaded plants (Larcher, 1980); however, under more intense drought conditions, there may be downward stomatal conductance regulation, with a consequent reduction in the photosynthetic rate (Rodríguez-Calcerrada et al., 2016). In this study, the results indicate that light availability was the factor that regulated gas exchange, which is consistent with Gómez-Aparicio, Valladares, and Zamora (2006), who found that light intensity limited the establishment of species.

Regarding water use efficiency (IWUE), according to Table 3, no significant differences were found among treatments ($P = 0.0930$), but there was a certain tendency for seedlings under LD cover to have higher IWUE compared to MD and HD. With respect to the species, *F. ornus*, *A. unedo* and *A. granatense* had greater IWUE ($P < 0.05$); the species with the lowest value was *Q. ilex*. The differences observed among species can be related to some strategies to deal with water deficit through water saving mechanisms. For example, *Q. ilex* is a species capable of maintaining low water potentials by osmotic adjustment (Vilagrosa et al., 2003, 2014), adopting a water stress tolerance strategy in extreme drought conditions.

On the other hand, Table 3 shows that photosystem II maximum efficiency (F_v/F_m) was 0.79, a value moderately below the optimum (0.83) that characterizes unstressed plants (Björkman & Demmig, 1987). These

nivel de luz y especie. Cuando el análisis mostró interacción entre los factores, se realizó un ANOVA de un factor con nivel de significación $P < 0.05$. Las medias se compararon con la prueba de Tukey (DHS de Tukey). Los datos se transformaron en aquellos casos en los que no se cumplieron los supuestos del ANOVA; posteriormente, el cumplimiento de estos se verificó. Los análisis se realizaron mediante el paquete estadístico *STATISTICA 12* (StatSoft Inc., 2012).

Resultados y discusión

Intercambio de gases y eficiencia del PSII en condiciones de campo

En la zona de estudio, Granados et al. (2016) observaron que las condiciones edáficas y climáticas en cada parcela estuvieron determinadas por la densidad de pinos (Cuadro 2), afectando la supervivencia y el crecimiento de las especies. En estos ecosistemas, las temperaturas altas, radiación solar alta y precipitación baja durante el periodo estival generan un marcado déficit hídrico que ha incrementado en las últimas décadas a través de sequías recurrentes (Sánchez-Salguero, Navarro-Cerrillo, Camarero, & Fernández-Cancio, 2012).

El Cuadro 3 presenta los resultados de las variables fisiológicas medidas en las seis especies rebrotadoras y en tres densidades de pinar evaluadas. Las condiciones de mayor disponibilidad de luz (PPFD), junto con una mayor disponibilidad hídrica en los tratamientos DB y DM (Granados et al., 2016), favorecieron valores de fotosíntesis (A ; $P < 0.01$) y conductancia estomática (G_s ; $P < 0.05$) más altos en esas densidades de pinar con respecto a AD. Se ha reportado que en climas secos y semiáridos pueden coexistir especies con diferentes estrategias y grados de vulnerabilidad a la sequía; las especies tolerantes pueden mantener los estomas abiertos en tal condición (Forner, Aranda, Granier, & Valladares, 2014; Vilagrosa, Hernández, Luis, Cochard, & Pausas, 2014). En este trabajo, *R. alaternus* mostró valores mayores de A ($P < 0.01$) y *Q. ilex* tuvo los valores más altos de G_s ($P < 0.01$). En general, las hojas formadas en ambientes con intensidad lumínica alta tienen capacidad fotosintética superior a la de las plantas sombreadas (Larcher, 1980); sin embargo, en condiciones de sequía más intensa, puede existir una regulación de la conductancia estomática a la baja, con una reducción consecuente de la tasa fotosintética (Rodríguez-Calcerrada et al., 2016). En este estudio, los resultados indican que la disponibilidad lumínica fue el factor que reguló el intercambio de gases, lo que concuerda con Gómez-Aparicio, Valladares, y Zamora (2006), quienes encontraron que la intensidad lumínica limitó el establecimiento de las especies.

Table 3. Two-factor ANOVA of the physiological variables measured in six native resprouter species and in three pine densities evaluated in the field in La Hundo, Valencia, Spain.**Cuadro 3. ANOVA bifactorial de las variables fisiológicas medidas en seis especies nativas rebrotadoras y en tres densidades de pino evaluadas en campo en la localidad La Hundo, Valencia, España.**

Factors and interaction/ Factores e interacción	Gas Exchange / Intercambio de gases			Fv/Fm
	A ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	Gs ($\text{mol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	IWUE (A/Gs)	
Species / Especie				
<i>Arbutus unedo</i>	5.2 ± 0.4 ab	0.08 ± 0.01 abc	75.1 ± 4.4 a	0.79 ± 0.00 a
<i>Rhamnus alaternus</i>	6.8 ± 0.7 a	0.10 ± 0.01 ab	70.4 ± 5.6 ab	0.76 ± 0.01 ab
<i>Quercus ilex</i>	5.1 ± 0.5 ab	0.11 ± 0.01 a	57.1 ± 4.0 b	0.77 ± 0.00 ab
<i>Quercus faginea</i>	4.2 ± 0.4 b	0.06 ± 0.01 c	68.9 ± 5.3 ab	0.75 ± 0.01 b
<i>Fraxinus ornus</i>	4.7 ± 0.4 b	0.08 ± 0.01 abc	81.2 ± 5.3 a	0.68 ± 0.02 c
<i>Acer granatense</i>	4.8 ± 0.4 b	0.07 ± 0.01 bc	73.9 ± 4.9 a	0.70 ± 0.02c
F value / Valor F	3.918**	4.153**	3.614**	14.32***
Treatment / Tratamiento				
HD/DA	4.0 ± 0.3 b	0.07 ± 0.00 b	65.2 ± 3.1 a	0.77 ± 0.01 a
MD/DM	5.2 ± 0.3 a	0.09 ± 0.01 a	72.6 ± 3.6 a	0.74 ± 0.01 b
LD/DB	6.1 ± 0.3 a	0.09 ± 0.01 a	75.7 ± 3.8 a	0.73 ± 0.01 b
F value / Valor F	10.569**	2.241*	3.254 ⁽¹⁾	5.93**
Species x treatment / Especie x tratamiento				
F value / Valor F	0.500	0.205	0.545	0.79

Gs = stomatal conductance; A = photosynthesis; IWUE = water use efficiency; Fv/Fm = photosynthetic efficiency; HD = high density (800 to 1100 trees·ha⁻¹); MD = medium density (300 to 600 trees·ha⁻¹) and LD = low density (100 to 250 trees·ha⁻¹). Values followed by the same letter, between species and between treatments, indicate that there are no significant differences according to Tukey's LSD test (*P < 0.05, **P < 0.01, ***P < 0.001; n = 6). ⁽¹⁾Trend (P < 0.1). ± standard error of the mean.

Gs = conductancia de estomas; A = fotosíntesis; IWUE = eficiencia en el uso del agua; Fv/Fm = eficiencia fotosintética; DA = densidad alta (800 a 1100 árboles·ha⁻¹); DM = densidad media (300 a 600 árboles·ha⁻¹) y DB = densidad baja (100 a 250 árboles·ha⁻¹). Valores seguidos de la misma letra, entre especies y entre tratamientos, indican que no existen diferencias significativas de acuerdo con la prueba de Tukey (DHS de Tukey, *P < 0.05, **P < 0.01, ***P < 0.001; n = 6). ⁽¹⁾Tendencia (P < 0.1). ± error estándar de la media.

data could indicate long-lasting photoinhibition processes due to stressful conditions for the seedlings (Long, Humphries, & Falkowski, 1994). The Fv/Fm was highest in the HD treatment (P < 0.01), which is related to lower PPFD values and, therefore, less stressful for all species (Granados et al., 2016); no differences were observed between MD and LD. In the species, Fv/Fm was highest in *A. unedo*, followed by *Q. ilex* and *R. alaternus*, reflecting a better ability to adapt and live in these environments (P < 0.001); *Q. faginea* presented intermediate values, while *F. ornus* and *A. granatense* had the lowest values, showing greater photoinhibition and less adaptation to the light environment in these plots. Table 4 shows the physiological variables analyzed by measurement period. The response of the species throughout the year indicated differences among treatments only in June 2012, where the seedlings in LD had higher values in Gs (P < 0.01) and A (P < 0.001) than the seedlings in MD and HD. In the

En cuanto a la eficiencia en el uso del agua (IWUE), de acuerdo con el Cuadro 3, no se encontraron diferencias significativas entre tratamientos (P = 0.0930), pero se observó cierta tendencia a que los plantones bajo cubierta de DB presentaran mayor IWUE respecto a DM y DA. Con respecto a las especies, *F. ornus*, *A. unedo* y *A. granatense* presentaron mayor IWUE (P < 0.05); la especie con menor valor fue *Q. ilex*. Las diferencias observadas entre especies pueden relacionarse con algunas estrategias para hacer frente al déficit hídrico mediante mecanismos de ahorro de agua. Por ejemplo, *Q. ilex* es una especie con capacidad para mantener bajos potenciales hídricos mediante ajuste osmótico (Vilagrosa et al., 2003, 2014), adoptando una estrategia de tolerancia al estrés hídrico en condiciones de sequía extrema.

Por otra parte, en el Cuadro 3 se observa que la eficiencia máxima del fotosistema II (Fv/Fm) fue 0.79,

Table 4. Two-factor ANOVA of the variables stomatal conductance (Gs), photosynthesis (A) and water use efficiency (IWUE) of six resprouter species and three pine forest densities (HD = 800 to 1 100 trees·ha⁻¹, MD = 300 to 600 trees·ha⁻¹ and LD = 100 to 250 trees·ha⁻¹) evaluated in each measurement campaign in the experimental field plots.

Cuadro 4. ANOVA bifactorial de las variables conductancia estomática (Gs), fotosíntesis (A) y eficiencia en el uso del agua (IWUE) de seis especies rebrotadoras y de tres densidades de pinar (DA = 800 a 1 100 árboles·ha⁻¹, DM = 300 a 600 árboles·ha⁻¹ y DB = 100 a 250 árboles·ha⁻¹) evaluadas en cada campaña de medición en las parcelas experimentales en campo.

Physiological variable/ Variable fisiológica	Factor	Period / Período			
		May 2011/ mayo 2011	July 2011/ julio 2011	November 2011/ noviembre 2011	June 2012/ junio 2012
Gs (mol H ₂ O·m ⁻² ·s ⁻¹)	Species / Especie				
	<i>Arbutus unedo</i>	0.10 ± 0.01 a	0.07 ± 0.01 a	0.15 ± 0.03 ab	0.03 ± 0.00 b
	<i>Rhamnus alaternus</i>	0.08 ± 0.02 a	0.08 ± 0.01 a	0.22 ± 0.04 a	0.04 ± 0.00 ab
	<i>Quercus ilex</i>	0.08 ± 0.02 a	0.08 ± 0.01 a	0.15 ± 0.02 ab	0.05 ± 0.00 a
	<i>Quercus faginea</i>	0.05 ± 0.01 a	0.07 ± 0.01 a	0.13 ± 0.02 ab	0.04 ± 0.00 ab
	<i>Fraxinus ornus</i>	0.14 ± 0.02 a	0.06 ± 0.01 a	0.10 ± 0.02 b	0.03 ± 0.00 b
	<i>Acer granatense</i>	0.10 ± 0.01 a	0.08 ± 0.01 a	0.10 ± 0.02 b	0.03 ± 0.00 b
	F value / Valor F	1.8942	1.0464	2.5788*	3.5248**
	P value / Valor P	0.1018	0.3947	0.0309	0.0055
	Treatment / Tratamiento				
	HD / DA	0.07 ± 0.01 a	0.07 ± 0.00 a	0.11 ± 0.02 a	0.03 ± 0.00 b
	MD / DM	0.09 ± 0.02 a	0.08 ± 0.00 a	0.17 ± 0.02 a	0.03 ± 0.00 b
	LD / DB	0.11 ± 0.02 a	0.07 ± 0.00 a	0.14 ± 0.02 a	0.05 ± 0.00 a
	F value / Valor F	1.9992	0.5130	0.07196	6.1390**
P value / Valor P	0.1406	0.6001	2.7014	0.0030	
Treatment x species / Tratamiento x especie					
F value / Valor F	0.5036	0.7552	0.6953	0.42615	
P value / Valor P	0.8833	0.6709	0.7262	0.1288	
A (μmol CO ₂ ·m ⁻² ·s ⁻¹)	Species / Especie				
	<i>Arbutus unedo</i>	4.84 ± 1.15 a	5.24 ± 0.57 a	6.56 ± 1.17 b	3.50 ± 0.55 a
	<i>Rhamnus alaternus</i>	4.27 ± 1.18 a	6.41 ± 1.38 a	10.18 ± 1.20 a	4.25 ± 0.57 a
	<i>Quercus ilex</i>	3.63 ± 1.15 a	4.19 ± 0.43 a	7.82 ± 1.17 ab	4.85 ± 0.55 a
	<i>Quercus faginea</i>	2.72 ± 1.15 a	3.77 ± 0.57 a	6.11 ± 1.17 b	3.72 ± 0.55 a
	<i>Fraxinus ornus</i>	6.44 ± 1.15 a	4.84 ± 0.57 a	5.44 ± 1.20 b	3.91 ± 0.55 a
	<i>Acer granatense</i>	6.84 ± 1.15 a	5.37 ± 0.67 a	5.28 ± 1.24 b	3.49 ± 0.55 a
	F value / Valor F	1.9376	1.5347	2.3515*	0.50698
	P value / Valor P	0.0946	0.1857	0.0465	0.8657
	Treatment / Tratamiento				
	HD / DA	3.62 ± 0.08 a	4.67 ± 0.45 a	5.30 ± 0.83 a	3.01 ± 0.36 b
	MD / DM	5.00 ± 0.08 a	5.28 ± 0.67 a	7.65 ± 0.83 a	3.67 ± 0.36 b
	LD / DB	5.84 ± 0.08 a	4.92 ± 0.48 a	7.90 ± 0.88 a	5.22 ± 0.37 a

Table 4. Two-factor ANOVA of the variables stomatal conductance (Gs), photosynthesis (A) and water use efficiency (IWUE) of six resprouter species and three pine forest densities (HD = 800 to 1 100 trees·ha⁻¹, MD = 300 to 600 trees·ha⁻¹ and LD = 100 to 250 trees·ha⁻¹) evaluated in each measurement campaign in the experimental field plots. (cont.)

Cuadro 4. ANOVA bifactorial de las variables conductancia estomática (Gs), fotosíntesis (A) y eficiencia en el uso del agua (IWUE) de seis especies rebrotadoras y de tres densidades de pino (DA = 800 a 1 100 árboles·ha⁻¹, DM = 300 a 600 árboles·ha⁻¹ y DB = 100 a 250 árboles·ha⁻¹) evaluadas en cada campaña de medición en las parcelas experimentales en campo. (cont.)

Physiological variable/ Variable fisiológica	Factor	Period / Período			
		May 2011 / mayo 2011	July 2011 / julio 2011	November 2011 / noviembre 2011	June 2012 / junio 2012
IWUE (A/Gs)	F value / Valor F	1.8319	0.72564	2.8642	9.4263***
	P value / Valor P	0.1652	0.321	0.0616	0.0001
	Treatment x species / Tratamiento x especie				
	F value	0.2298	0.5180	1.0116	0.55319
	P value / Valor P	0.9926	0.8733	0.4405	0.8818
	Species / Especie				
	<i>Arbutus unedo</i>	46.76 ± 5.63 ab	84.65 ± 7.48 a	57.32 ± 9.85 a	111.06 ± 9.09 a
	<i>Rhamnus alaternus</i>	33.59 ± 5.79 b	80.50 ± 7.69 a	54.09 ± 10.14 a	111.36 ± 9.36 a
	<i>Quercus ilex</i>	34.20 ± 5.63 b	61.34 ± 7.48 a	56.45 ± 9.85 a	86.16 ± 9.09 a
	<i>Quercus faginea</i>	28.28 ± 5.63 b	64.06 ± 7.48 a	64.16 ± 9.85 a	93.13 ± 9.09 a
<i>Fraxinus ornus</i>	49.26 ± 5.63 ab	90.90 ± 7.48 a	72.24 ± 10.14 a	117.66 ± 9.09 a	
<i>Acer granatense</i>	61.73 ± 5.63 a	72.21 ± 7.48 a	60.16 ± 10.45 a	106.56 ± 9.09 a	
F value / Valor F	4.9141***	2.4561	0.4300	1.7643	
P value / Valor P	0.0004	0.0382	0.8267	0.1269	
Treatment / Tratamiento					
HD / DA	38.48 ± 4.33 a	76.43 ± 5.51 a	55.20 ± 6.90 a	90.95 ± 6.41 b	
MD / DM	46.81 ± 4.33 a	75.21 ± 5.51 a	61.36 ± 6.90 a	109.94 ± 6.41 a	
LD / DB	41.85 ± 4.40 a	75.05 ± 5.59 a	66.14 ± 7.31 a	112.10 ± 6.50 a	
F value / Valor F	0.9324	0.0185	0.5973	3.2728*	
P value / Valor P	0.3968	0.9816	0.5522	0.0418	
Treatment x species / Tratamiento x especie					
F value / Valor F	0.6765	0.7089	0.7726	0.2359	
P value / Valor P	ss0.7433	0.7139	0.6545	0.9918	

Value followed by the same letter indicates that there is significant difference between species and between treatments, by measurement period, according to Tukey's LSD test (*P < 0.05, **P < 0.01, ***P < 0.001; n = 6). ± standard error of the mean.

Valor seguido de la misma letra indica que no existen diferencias significativas entre especies y entre tratamientos, por periodo de medición, de acuerdo con la prueba de Tukey (DHS de Tukey, *P < 0.05, **P < 0.01, ***P < 0.001; n = 6). ± error estándar de la media.

same month, the seedlings in the LD and MD plots showed no differences in IWUE and were statistically greater than HD ($P < 0.05$).

With respect to the species, differences in IWUE were only found in May 2011; *A. granatense* had the highest efficiency ($P < 0.001$). In November 2011, *R. alaternus* had the highest values of A and Gs ($P < 0.05$), while in June 2012, only Gs was different among the species, with *Q. ilex* obtaining the highest value ($P < 0.01$). The July 2011 measurement did not show significant differences in physiological variables among species ($P > 0.05$). These results may be associated with greater water availability in May and November 2011 and June 2012 (Granados et al., 2016). Previous studies have reported that deciduous species have the highest water use efficiency because they are able to take intense advantage of the few predictable pulses and have higher photosynthetic rates (Hasselquist, Allen, & Santiago, 2010), especially in spring (Valladares et al., 2004).

Table 5 shows that the annual dynamics of Fv/Fm had specific periods (May, August and November 2011) where the seedlings marked differences among species.

valor moderadamente inferior al óptimo (0.83) que caracteriza a las plantas no estresadas (Björkman & Demmig, 1987). Estos datos podrían indicar procesos de fotoinhibición de larga duración, debido a condiciones estresantes para los plántones (Long, Humphries, & Falkowski, 1994). La Fv/Fm fue mayor en el tratamiento de DA ($P < 0.01$), lo cual está relacionado con valores de PPFD inferiores y, por lo tanto, menos estresantes para todas las especies (Granados et al., 2016); entre DM y DB no se observaron diferencias. En las especies, la Fv/Fm fue mayor en *A. unedo*, seguido de *Q. ilex* y *R. alaternus*, reflejando una mejor capacidad para adaptarse y vivir en estos ambientes ($P < 0.001$); *Q. faginea* presentó valores intermedios, mientras que *F. ornus* y *A. granatense* tuvieron los valores menores, manifestando mayor fotoinhibición y menor adaptación al ambiente lumínico en estas parcelas.

El Cuadro 4 muestra las variables fisiológicas analizadas por periodo de medición. La respuesta de las especies, a lo largo del año, indicó diferencias entre tratamientos solo en junio del 2012, donde los plántones en DB presentaron mayores valores en Gs ($P < 0.01$) y A ($P < 0.001$) que los plántones en DM y

Table 5. Two-factor ANOVA of fluorescence at dawn (Fv/Fm) of six resprouter species and three pine forest densities (HD = 800 to 1 100 trees·ha⁻¹, MD = 300 to 600 trees·ha⁻¹ and LD = 100 to 250 trees·ha⁻¹) evaluated in each measurement campaign in the experimental field plots.

Cuadro 5. ANOVA bifactorial de fluorescencia al alba (Fv/Fm) de seis especies rebrotadoras y de tres densidades de pinar (DA = 800 a 1 100 árboles·ha⁻¹, DM = 300 a 600 árboles·ha⁻¹ y DB = 100 a 250 árboles·ha⁻¹) evaluadas en cada campaña de medición en las parcelas experimentales en campo.

Factor	Measurement period of Fv/Fm / Periodo de medición de Fv/Fm				
	May 2011 / mayo 2011	July 2011 / julio 2011	August 2011 / agosto 2011	November 2011 / noviembre 2011	June 2012 / junio 2012
Species / Especie					
<i>Arbutus unedo</i>	0.76 ± 0.01 a	0.76 ± 0.00 a	0.79 ± 0.01 a	0.74 ± 0.04 a	0.80 ± 0.00 a
<i>Rhamnus alaternus</i>	0.73 ± 0.01 a	0.75 ± 0.00 a	0.79 ± 0.01 a	0.75 ± 0.04 a	0.80 ± 0.00 a
<i>Quercus ilex</i>	0.76 ± 0.01 a	0.76 ± 0.00 a	0.78 ± 0.01 a	0.75 ± 0.04 a	0.80 ± 0.00 a
<i>Quercus faginea</i>	0.68 ± 0.01 b	0.75 ± 0.00 a	0.78 ± 0.01 ab	0.67 ± 0.04 ab	0.82 ± 0.00 a
<i>Fraxinus ornus</i>	0.67 ± 0.01 b	0.76 ± 0.00 a	0.72 ± 0.01 b	0.57 ± 0.04 ab	0.80 ± 0.00 a
<i>Acer granatense</i>	0.73 ± 0.01 a	0.74 ± 0.00 a	0.72 ± 0.01 b	0.53 ± 0.04 b	0.79 ± 0.00 a
F value / Valor F	9.2786***	0.8422	2.7618*	4.5018***	1.5881
P value / Valor P	0.0000	0.5228	0.0221	0.0009	0.1702
Treatment / Tratamiento					
HD/DA	0.75 ± 0.01 a	0.76 ± 0.00 a	0.80 ± 0.01 a	0.70 ± 0.03 a	0.81 ± 0.00 a
MD/DM	0.72 ± 0.01 ab	0.75 ± 0.00 a	0.74 ± 0.01 b	0.66 ± 0.03 a	0.80 ± 0.00 a
LD/DB	0.70 ± 0.01 b	0.75 ± 0.00 a	0.75 ± 0.01 b	0.65 ± 0.03 a	0.80 ± 0.00 a
F value / Valor F	4.7811*	1.6550	4.8166**	0.5380	2.9471
P value / Valor P	0.0103	0.1960	0.0099	0.5855	0.0568
Treatment x species / Tratamiento x especie					
F value / Valor F	1.27	1.7460	0.3651	1.1553	0.6194
P value / Valor P	0.1269	0.0826	0.9584	0.3319	0.7936

Value followed by the same letter indicates that there are no significant differences between species and between treatments, by measurement period, according to Tukey's LSD test (* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$; $n = 6$). ± standard error of the mean.

Valor seguido de la misma letra indica que no existen diferencias significativas entre especies y entre tratamientos, por periodo de medición, de acuerdo con la prueba de Tukey (DHS de Tukey, * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$; $n = 6$). ± error estándar de la media.

The evergreen species *R. alaternus*, *A. unedo* and *Q. ilex* showed greater Fv/Fm, indicating less photoinhibition and, possibly, less damage to the photosynthetic system (Morales, Abadía, & Abadía, 2006; Vilagrosa et al., 2010). Regarding the pine forest densities, differences were only observed in May and August 2011, with HD obtaining the highest Fv/Fm value.

Gas exchange in the experiment under nursery conditions

Table 6 indicates that, under nursery conditions, the highest Gs values were observed in conditions of low light availability (LLA), while the lowest were recorded in conditions of high availability (CT) ($P < 0.05$). In contrast, the photosynthetic rate A showed significantly higher values in CT and MLA ($P < 0.001$). The highest Gs values were observed in LLA ($P < 0.05$), probably because in full light (CT) and, despite the irrigation, the vapor pressure deficit (VPD) could cause stomatic regulation of water loss; in contrast, the highest field values were obtained under conditions of greater light availability (LD and MD; $P < 0.05$; Table 3). In A, a pattern similar to that recorded in the field was observed; the seedlings in LD ($P < 0.001$; Table 3) and CT ($P < 0.001$) reached the highest values. In relation to IWUE, CT seedlings also showed higher values, with the lowest values found in LLA ($P < 0.001$); under field conditions, the trend was similar, since, although the differences were not significant among tree densities ($P > 0.05$), the IWUE value was also

DA. En este mismo mes, los plantones en las parcelas DB y DM no mostraron diferencias en IWUE y fueron estadísticamente mayores que DA ($P < 0.05$).

Con respecto a las especies, en el mes de mayo de 2011 se encontraron diferencias solo en IWUE; *A. granatense* tuvo la eficiencia más alta ($P < 0.001$). En noviembre del 2011, *R. alaternus* presentó los valores más altos de A y Gs ($P < 0.05$), mientras que en junio del 2012, solo Gs fue diferente entre las especies, siendo *Q. ilex* la que obtuvo el valor más alto ($P < 0.01$). La medición de julio del 2011 no arrojó diferencias significativas de las variables fisiológicas entre especies ($P > 0.05$). Estos resultados pueden estar asociados a una mayor disponibilidad hídrica en los meses de mayo y noviembre del 2011 y junio del 2012 (Granados et al., 2016). Estudios previos han reportado que las especies caducifolias son las que tienen mayor eficiencia en el uso de agua debido a que son capaces de aprovechar con intensidad los pocos pulsos predecibles y tienen mayores tasas fotosintéticas (Hasselquist, Allen, & Santiago, 2010), sobre todo en primavera (Valladares et al., 2004).

El Cuadro 5 muestra que la dinámica anual de Fv/Fm tuvo periodos específicos (mayo, agosto y noviembre del 2011) donde los plantones marcaron diferencias entre especies. Las especies perennifolias *R. alaternus*, *A. unedo* y *Q. ilex* mostraron mayor Fv/Fm, lo que indicó menor fotoinhibición y, posiblemente, menos daño en el sistema fotosintético (Morales, Abadía, & Abadía, 2006; Vilagrosa et al., 2010). Con respecto a las

Table 6. Two-factor ANOVA of the physiological variables measured in six native resprouter species and in three nursery light availability conditions.

Cuadro 6. ANOVA bifactorial de las variables fisiológicas medidas en seis especies nativas rebrotadoras y en tres disponibilidades de luz en vivero.

Factors and interaction/ Factores e interacción	Gas Exchange / Intercambio de gases		
	A ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	Gs ($\text{mol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	IWUE (A/Gs)
Species/Especie			
<i>Arbutus unedo</i>	5.4 ± 0.7 ab	0.15 ± 0.03 ab	49.5 ± 7.3 ab
<i>Rhamnus alaternus</i>	7.0 ± 1.3 a	0.22 ± 0.04 a	37.9 ± 6.1 b
<i>Quercus ilex</i>	7.7 ± 1.0 a	0.17 ± 0.00 ab	46.1 ± 6.0 ab
<i>Quercus faginea</i>	3.6 ± 0.9 b	0.12 ± 0.01 b	33.8 ± 10.4 b
<i>Fraxinus ornus</i>	6.1 ± 0.8 ab	0.12 ± 0.01 b	51.8 ± 5.9 ab
<i>Acer granatense</i>	6.5 ± 0.8 a	0.12 ± 0.01 b	59.5 ± 8.2 a
F value/Valor F	4.878 ***	3.411 **	3.408 *
Treatment/Tratamiento			
CT/TC	8.2 ± 0.7 a	0.12 ± 0.01 b	76.6 ± 4.8 a
MLA/MDL	7.5 ± 0.6 a	0.16 ± 0.02 ab	46.0 ± 3.3 b
LLA/EDL	2.6 ± 0.3 b	0.17 ± 0.01 a	17.1 ± 1.9 c
F value/Valor F	40.454 ***	3.615 *	75.517 ***
Treatment x species/Tratamiento x especie			
Valor F/Valor F	2.362*	0.841	0.633

Gs = Stomatal conductance; A = photosynthesis; IWUE = water use efficiency; CT = control treatment (100 % light); MLA = medium light availability (50 %); LLA = low light availability (20 %). Value followed by the same letter indicates that there are no significant differences between species and between treatments (Tukey's LSD, * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$; n = 6). ± standard error of the mean.

Gs = Conductancia de estomas; A = fotosíntesis; IWUE = eficiencia en el uso del agua; TC = tratamiento control (100 % de luz); MDL = media disponibilidad de luz (50 %); EDL = escasa disponibilidad de luz (20 %). Valor seguido de la misma letra indica que no existen diferencias significativas entre especies y entre tratamientos (DHS de Tukey, * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$; n = 6). ± error estándar de la media.

lower when there was less light entry (high density). Mediterranean species have developed mechanisms to cope with both water stress and high light conditions (Gómez-Aparicio et al., 2006; McDowell et al., 2013). Under field conditions, due to high radiation, the plants probably adjusted their rehydration by means of the water available at night (Valladares & Pearcy, 2002), in order to maintain the high gas exchange observed and, consequently, a high IWUE value; in the nursery, soil moisture was not the limiting factor. In this case, the results could indicate that the factors that defined the response in field gas exchange were the amount of light, the VPD associated with temperature and water availability (soil water content: field capacity).

According to Table 6, the deciduous species *F. ornus* and *A. granatense* and the semi-deciduous species *Q. faginea* showed lower G_s rates than the evergreen species *R. alaternus*; *A. unedo* and *Q. ilex* showed intermediate values ($P < 0.01$). Regarding photosynthesis, the highest rates were found in *Q. ilex*, *R. alaternus* and *A. granatense*

densidades de pinar, solo se observaron diferencias en los meses de mayo y agosto del 2011, siendo la DA la que obtuvo el valor más alto de F_v/F_m .

Intercambio de gases en el experimento en condiciones de vivero

El Cuadro 6 indica que, en condiciones de vivero, los valores más altos de G_s se observaron en condiciones de escasa disponibilidad de luz (EDL), mientras que los menores se registraron en condiciones de alta disponibilidad (TC) ($P < 0.05$). Por el contrario, la tasa fotosintética A mostró valores significativamente mayores en el TC y MDL ($P < 0.001$). Los valores más altos de G_s se observaron en EDL ($P < 0.05$), probablemente porque a plena luz (TC) y, a pesar del riego, el déficit de presión de vapor (VPD) pudo provocar regulación estomática de la pérdida de agua; en contraste, los valores más altos en campo se obtuvieron en condiciones de mayor disponibilidad de luz (DB y DM; $P < 0.05$; Cuadro 3). En A sí se observó un patrón similar

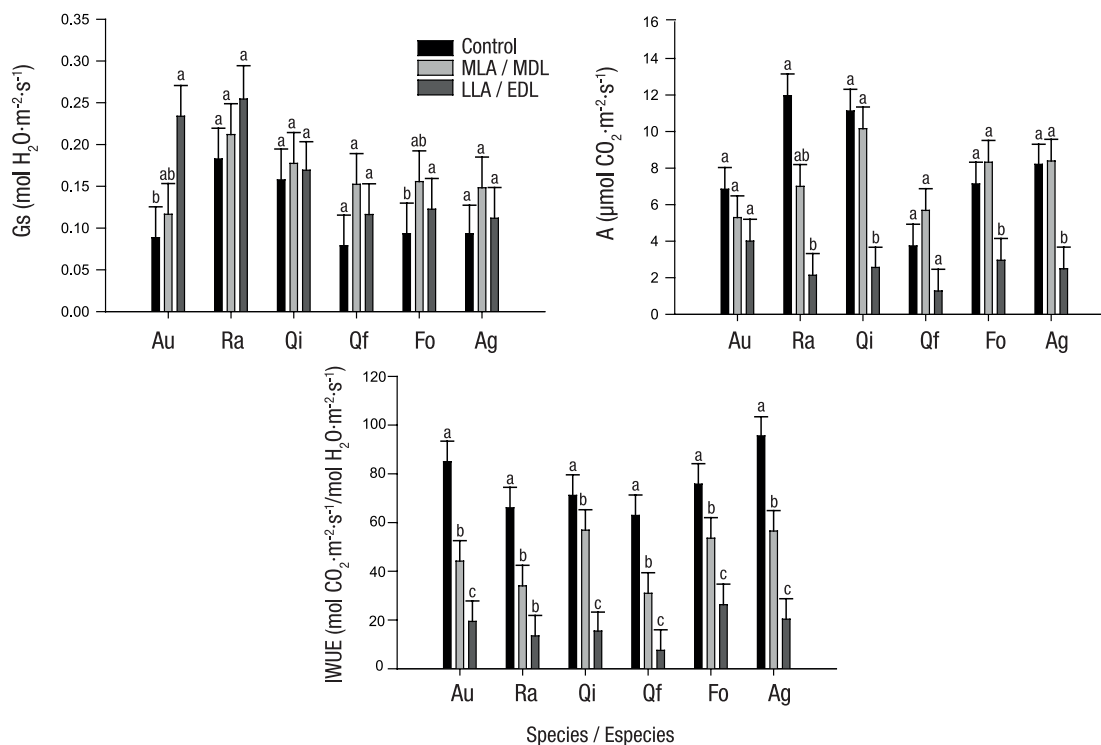


Figure 1. One-factor ANOVA for greenhouse gas exchange variables. Stomatal conductance (G_s), photosynthesis (A) and water use efficiency (IWUE) of six resprouter species (Au = *Arbutus unedo*, Ra = *Rhamnus alaternus*, Qi = *Quercus ilex*, Qf = *Quercus faginea*, Fo = *Fraxinus ornus*, Ag = *Acer granatense*) under different light availability treatments: control (CT = 100 %), medium light availability (MLA = 50 %) and low light availability (LLA = 20 %). Different letters indicate statistical differences between treatments (Tukey's LSD, $P < 0.05$; $n = 6$). Bars indicate standard error of the mean.

Figura 1. ANOVA de un factor para las variables de intercambio de gases en condiciones de invernadero. Conductancia de estomas (G_s), fotosíntesis (A) y eficiencia en el uso del agua (IWUE) de seis especies rebrotadoras (Au = *Arbutus unedo*, Ra = *Rhamnus alaternus*, Qi = *Quercus ilex*, Qf = *Quercus faginea*, Fo = *Fraxinus ornus*, Ag = *Acer granatense*) bajo diferentes tratamientos de disponibilidad de luz: control (TC = 100 %), media disponibilidad de luz (MDL = 50 %) y escasa disponibilidad de luz (EDL = 20 %). Letras distintas indican diferencias estadísticas entre tratamientos (DHS de Tukey, $P < 0.05$; $n = 6$). Las barras indican el error estándar de la media.

($P < 0.001$). It has been reported that adult individuals of deciduous species, under natural conditions, have higher gas exchange rates (Mediavilla & Escudero, 2003) and are able to take intense advantage of the few predictable water pulses, showing higher photosynthetic rates (Hasselquist et al., 2010).

Figure 1 illustrates the analysis of the response of the species by nursery light availability treatment. The analysis only revealed differences in G_s in two species; *A. unedo* showed higher G_s in LLA, while *F. ornus* showed higher G_s values in MLA ($P < 0.05$). Most of the species (*R. alaternus*, *Q. ilex*, *F. ornus* and *A. granatense*) recorded lower A values in the treatment with the least light availability (LLA; $P < 0.05$), with no differences observed between MLA and CT. In contrast, the highest IWUE values were reported in most species in the maximum light availability treatment (CT) and the lowest values in LLA ($P < 0.05$). These results could indicate that very low light intensities could be harmful to any species, because carbon fixation would be compromised.

Conclusions

The response of the species studied under field conditions reflected the interaction between soil moisture and light for the plants, conditioned by the density of the pine forest. In the field, evergreen sclerophyll species such as *Arbutus unedo*, *Rhamnus alaternus* or *Quercus ilex* had a greater ability to acclimatize to environmental conditions than deciduous species. Abiotic conditions, due to tree cover, can be a determining factor in the response of the species studied, according to their functional strategy (evergreen and deciduous). Under optimal nursery conditions, the species behaved with standard patterns of response to the light availability factor.

Acknowledgments

This work was funded by the Spanish Ministry of Economy and Competitiveness, through the Survive-2 project (CGL2015-69773-C2-2-P MINECO/FEDER), and the European Union, FUME project (EU FP7-Environment, GA. 243888). CEAM received support and funding from the Generalitat Valenciana.

End of English version

References / Referencias

- Björkman, O., & Demmig, B. (1987). Photon yield of O_2 evolution and chlorophyll fluorescence at 77k among vascular plants of diverse origins. *Planta*, 170(4), 489-504. doi: 10.1007/BF00402983
- al registrado en campo; los plantones en DB ($P < 0.001$; Cuadro 3) y TC ($P < 0.001$) alcanzaron los mayores valores.
- Con relación al IWUE, los plantones en TC también mostraron valores más altos, encontrando los más bajos en EDL ($P < 0.001$); en condiciones de campo, la tendencia fue similar, ya que, aunque las diferencias no fueron significativas entre las densidades de árboles ($P > 0.05$), el valor de IWUE también fue más bajo cuando hubo menor entrada de luz (densidad alta). Las especies mediterráneas han desarrollado mecanismos para afrontar tanto condiciones de estrés hídrico como de alta iluminación (Gómez-Aparicio et al., 2006; McDowell et al., 2013). En condiciones de campo, debido a la alta radiación, las plantas probablemente ajustaron su rehidratación mediante el agua disponible durante la noche (Valladares & Pearcy, 2002), para mantener el alto intercambio de gases observado y, por consiguiente, un valor alto de IWUE; en vivero, la humedad del suelo no fue el factor limitante. En este caso, los resultados podrían indicar que los factores que definieron la respuesta en el intercambio de gases en campo fueron la cantidad de luz, el VPD asociado a la temperatura y la disponibilidad hídrica (contenido de agua en el suelo:capacidad de campo).
- De acuerdo con el Cuadro 6, las especies caducifolias *F. ornus* y *A. granatense* y la especie semicaducifolia *Q. faginea* mostraron tasas de G_s inferiores a la especie perennifolia *R. alaternus*; *A. unedo* y *Q. ilex* mostraron valores intermedios ($P < 0.01$). Respecto a la fotosíntesis, las tasas más altas se encontraron en *Q. ilex*, *R. alaternus* y *A. granatense* ($P < 0.001$). Se ha reportado que los individuos adultos de las especies caducifolias, en condiciones naturales, presentan mayores tasas de intercambio de gases (Mediavilla & Escudero, 2003) y son capaces de aprovechar con intensidad los pocos pulsos predecibles de agua, manifestando mayores tasas fotosintéticas (Hasselquist et al., 2010).
- La Figura 1 ilustra el análisis de la respuesta de las especies por tratamiento de disponibilidad de luz en vivero. El análisis solo reveló diferencias en G_s en dos especies; *A. unedo* presentó mayor G_s en EDL, mientras que *F. ornus* mostró mayores valores de G_s en MDL ($P < 0.05$). La mayoría de las especies (*R. alaternus*, *Q. ilex*, *F. ornus* y *A. granatense*) registraron menores valores de A en el tratamiento con menor disponibilidad de luz (EDL; $P < 0.05$), no observándose diferencias entre MDL y TC. En contraste, los mayores valores en IWUE se reportaron en la mayoría de las especies del tratamiento de máxima disponibilidad de luz (TC) y los menores valores en EDL ($P < 0.05$). Estos resultados podrían indicar que intensidades lumínicas muy bajas podrían ser perjudiciales para cualquier especie, debido a que la fijación de carbono estaría comprometida.

- Bladé, I., & Castro-Díez, Y. (2010). Atmospheric trends in the Iberian Peninsula during the instrumental period in the context of natural variability. In F. F. Pérez, & R. Boscolo (Eds.), *Climate in Spain: Past, present and future* (pp. 25–41). España: CLIVAR. Retrieved from <https://digital.csic.es/handle/10261/33470>
- Fornier, S. A., Aranda, I., Granier, A., & Valladares, F. (2014). Differential impact of the most extreme drought event the last half century on growth and sap flow in two coexisting Mediterranean trees. *Plant Ecology*, 215(7), 703–719. doi: 10.1007/s11258-014-0351-x
- Galiano, L., Martínez-Vilalta, J., & Lloret, F. (2011). Carbon reserves and canopy defoliation determine the recovery of Scots pine 4 yr after a drought episode. *New Phytologist*, 190(3), 750–759. doi: 10.1111/j.1469-8137.2010.03628.x
- García de la Serrana, R., Vilagrosa, A., & Alloza, J. A. (2015). Pine mortality in southeast Spain after an extreme dry and warm year: Interactions among drought stress, carbohydrates and bark beetle attack. *Trees*, 29(6), 1791–1804. doi: 10.1007/s00468-015-1261-9
- Gavinet, J., Vilagrosa, A., Chirino, E., Granados, M. E., Vallejo, V. R., & Prévosto, B. (2015). Hardwood seedling establishment below Aleppo pine depends on thinning intensity in two Mediterranean sites. *Annals of Forest Science*, 72(8), 999–1008. doi: 10.1007/s13595-015-0495-4
- Gómez-Aparicio, L., Valladares, F., & Zamora, R. (2006). Differential light responses of Mediterranean tree saplings: linking ecophysiology with regeneration niche in four co-occurring species. *Tree Physiology*, 26(7), 947–958. doi: 10.1093/treephys/26.7.947
- Gortan, E., Nardini, A., Gascó, A., & Salleo, S. (2009). The hydraulic conductance of *Fraxinus ornus* leaves is constrained by soil water availability and coordinated with gas exchange rates. *Tree Physiology*, 29(4), 529–539. doi: 10.1093/treephys/tpn053
- Granados, M. E., Vilagrosa, A., Chirino, E., & Vallejo, V. R. (2016). Reforestation with resprouter species to increase diversity and resilience in Mediterranean pine forests. *Forest Ecology and Management*, 362, 231–240. doi: 10.1016/j.foreco.2015.12.020
- Hasselquist, N. J., Allen, M. F., & Santiago, L. S. (2010). Water relations of evergreen and drought-deciduous trees along a seasonally dry tropical forest chronosequence. *Oecologia*, 164(4), 881–890. doi: 10.1007/s00442-010-1725-y
- Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). (2014). *Climate Change 2014: Synthesis report. Contribution of working groups I, II and III to the fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate*. Geneva, Switzerland: Author. Retrieved from https://www.ipcc.ch/site/assets/uploads/2018/05/SYR_AR5_FINAL_full_wcover.pdf
- Krause, G., & Weis, E. (1984). Chlorophyll fluorescence as a tool in plant physiology. II. Interpretation of fluorescence signals. *Photosynthesis Research*, 5(2), 139–157. doi: 10.1007/BF00028527

Conclusiones

La respuesta de las especies estudiadas en las condiciones de campo reflejó la interacción existente entre humedad del suelo y luz para las plantas, condicionada por la densidad del pinar. En campo, las especies esclerófilas perennifolias como *Arbutus unedo*, *Rhamnus alaternus* o *Quercus ilex* tuvieron mayor capacidad de aclimatación a las condiciones ambientales que las especies caducifolias. Las condiciones abióticas, debidas a la cubierta arbórea, pueden ser determinantes en la respuesta de las especies estudiadas, de acuerdo con su estrategia funcional (perennifolias y caducifolias). En condiciones óptimas de vivero, las especies se comportaron con patrones estándar de respuesta al factor disponibilidad de luz.

Agradecimientos

Este trabajo ha sido financiado por el Ministerio de Economía y Competitividad español, a través del proyecto Survive-2 (CGL2015-69773-C2-2-P MINECO/FEDER), y la Unión Europea, proyecto FUME (EU FP7-Environment, GA. 243888). CEAM recibió el apoyo y la financiación de la Generalitat Valenciana.

Fin de la versión en español

- Larcher, W. (1980). *Physiological plant ecology*. Germany: Springer-Verlag.
- Long, S., Humphries, S., & Falkowski, P. (1994). Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 45, 633–662. doi: 10.1146/annurev.pp.45.060194.003221
- Martínez-Vilalta, J., Prat, E., Oliveras, I., & Piñol, J. (2002). Xylem hydraulic properties of roots and stems of nine Mediterranean woody species. *Oecologia*, 133(1), 19–29. doi: 10.1007/s00442-002-1009-2
- McDowell, N. G. (2011). Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality. *Plant Physiology*, 155(3), 1051–1059. doi: 10.1104/pp.110.170704
- McDowell, N. G., Fisher, R. A., Xu, C., Domec, J. C., Hölttä, T., Mackay, D. S., ... Pockman, W. T. (2013). Evaluating theories of drought-induced vegetation mortality using a multimodel-experiment framework. *New Phytologist*, 200(2), 304–321. doi: 10.1111/nph.12465
- Mediavilla, S., & Escudero, A. (2003). Stomatal responses to drought of mature trees and seedlings of two co-occurring Mediterranean oaks. *Forest Ecology and Management*, 187(2-3), 281–294. doi: 10.1016/j.foreco.2003.07.006
- Morales, F., Abadía, A., & Abadía, J. (2006). Photoinhibition and photoprotection under nutrient deficiency, drought, and salinity. In B. Demmig-Adams, W.

- W. Adams III, & A. K. Mattoo (Eds.), *Photoprotection, photoinhibition, gene regulation and environment* (pp. 65–85). The Netherlands: Springer. Retrieved from <https://www.springer.com/la/book/9781402035647>
- Pausas, J. G., Pratt, B., Keeley, J. E., Jacobsen, A. L., Ramirez, A. R., Vilagrosa, A., ...Davis, S. D. (2016). Towards understanding resprouting at the global scale. *New Phytologist*, 209(3), 945–954. doi: 10.1111/nph.13644
- Pausas, J. G., & Keeley, J. E. (2017). Epicormic resprouting in fire-prone ecosystems. *Trends in Plant Science*, 22(12), 1008–1015. doi: 10.1016/j.tplants.2017.08.010
- Pérez-Cueva, A. (1994). *Atlas climático de la comunidad Valenciana*. Valencia, España: Generalitat Valenciana. Retrieved from <https://www.llig.gva.es/es/383-9788448203108.html>
- Rivas-Martínez, S. (1987). *Memoria del mapa de series de vegetación de España*. Madrid, España: Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Retrieved from https://floramontiberica.files.wordpress.com/2012/09/mapa_series_vegetacion_1987.pdf
- Rodríguez-Calcerrada, J., Li, M., López, R., Cano, F. J., Oleksyn, J., Atkin, O. K., ...Gil, L. (2016). Drought-induced shoot dieback starts with massive root xylem embolism and variable depletion of nonstructural carbohydrates in seedlings of two tree species. *New Phytologist*, 213(2), 597–610 doi: 10.1111/nph.14150
- Rodríguez-Rodríguez, M. C., Jordano, P., & Valido, A. (2015). Hotspots of damage by antagonists shape the spatial structure of plant–pollinator interactions. *Ecology*, 96(8), 2181–2191. doi: 10.6084/m9.figshare.c.3307887.v1
- Sánchez-Salguero, R., Navarro-Cerrillo, R. M., Camarero, J. J., & Fernández-Cancio, A. (2012). Selective drought-induced decline of pine species in southeastern Spain. *Climatic Change*, 113(3-4), 767–785. doi: 10.1007/s10584-011-0372-6
- StatSoft Inc. (2012). STATISTICA 12. Tulsa, OK, USA: Author.
- Urli, M., Porté, A. J., Cochard, H., Guengant, Y., Burlett, R., & Delzon, S. (2013). Xylem embolism threshold for catastrophic hydraulic failure in angiosperm trees. *Tree Physiology*, 33(7), 672–683. doi: 10.1093/treephys/tpt030
- Valladares, F., Aranda, I., & Sánchez-Gómez, D. (2004). La luz como factor ecológico y evolutivo para las plantas y su interacción con el agua. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante* (pp. 335–369). Madrid, España: Ministerio del Medio Ambiente EGRAF.
- Valladares, F., & Pearcy, E. F. (2002). Drought can be more critical in the shade than in the sun: a field study of carbon gain and photo-inhibition in a Californian shrub during a dry El Niño year. *Plant Cell and Environmental*, 25(6), 749–759. doi: 10.1046/j.1365-3040.2002.00856.x
- Vilagrosa, A., Bellot, J., Vallejo, V. R., & Gil-Pelegrin, E. (2003). Cavitation, stomatal conductance, and leaf dieback in seedlings of two co-occurring Mediterranean shrubs during an intense drought. *Journal of Experimental Botany*, 54(390), 2015–2024. doi: 10.1093/jxb/erg221
- Vilagrosa, A., Hernández, E. I., Luis, V. C., Cochard, H., & Pausas J. G. (2014). Physiological differences explain the co-existence of different regeneration strategies in Mediterranean ecosystems. *New Phytologist*, 201(4), 1277–1288. doi: 10.1111/nph.12584
- Vilagrosa, A., Morales, F., Abadía, A., Bellot, J., Cochard, H., & Gil-Pelegrin, E. (2010). Are symplast tolerance to intense drought conditions and xylem vulnerability to cavitation coordinated. An integrated analysis of photosynthetic, hydraulic and leaf level processes in two Mediterranean drought resistant species. *Environmental and Experimental Botany*, 69(3), 232–242. doi: 10.1016/j.envexpbot.2010.04.013
- Walker, W. R. (1989). *Guidelines for designing and evaluating surface irrigation system*. Rome, Italy: Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). Retrieved from <http://www.fao.org/3/T0231E/T0231E00.htm>