



6CFE01-081

Montes: Servicios y desarrollo rural
10-14 junio 2013
Vitoria-Gasteiz



Edita: Sociedad Española de Ciencias Forestales
Vitoria-Gasteiz, 10-14 junio de 2013
ISBN: 978-84-937964-9-5
© Sociedad Española de Ciencias Forestales

Efecto de la sequía y el incremento de temperatura sobre el crecimiento y otros rasgos funcionales de 12 especies leñosas mediterráneas

VILLAR, R.¹, OLMO, M.¹, VAN ARENDONK, J.^{1,2}, y POORTER, L.²

¹Area de Ecología, Facultad de Ciencias, Universidad de Córdoba, 14071 Córdoba, España.

²Forest Ecology and Forest Management Group, Centre for Ecosystem Studies, Wageningen University, PO Box 47, 6700 AA Wageningen, The Netherlands.

Resumen

Las predicciones climáticas para el periodo 2080-2099 en la Península Ibérica pronostican un aumento de la temperatura de 3 °C y una reducción de la precipitación del 20% cuando se compara con la etapa 1980-2000. Estos cambios pueden reducir el crecimiento y afectar a los rasgos funcionales de las plantas. Para evaluar estos efectos aplicamos dos niveles de riego (100 % y 15% de la capacidad de campo) y dos temperaturas (control y 2.5 °C más elevada) sobre plántulas de 12 especies leñosas mediterráneas. La sequía tuvo un fuerte efecto, reduciendo la tasa de crecimiento relativo (RGR) y afectando a la mayoría de los rasgos funcionales, aumentando la proporción de raíz y reduciendo la biomasa aérea, la tasa fotosintética y la transpiración. El aumento de la temperatura afectó a menos rasgos funcionales que la sequía, reduciendo levemente RGR. Los resultados sugieren que el incremento de temperatura no ejerce un efecto significativo sobre la mayoría de los rasgos evaluados, pero en cambio el estrés hídrico puede comprometer seriamente el crecimiento de muchas especies leñosas mediterráneas.

Palabras clave

Cambio climático, rasgos funcionales, RGR, sequía, SLA, temperatura.

1. Introducción

Los escenarios de cambio climático predicen un aumento global de la temperatura y fuertes reducciones de las precipitaciones a escala regional, que se producirán principalmente durante la estación seca (IPCC 2007). Las predicciones para la Península Ibérica señalan, para finales de siglo, un incremento medio de 3 °C en la temperatura y una reducción del 20% en la precipitación (en comparación con el periodo 1980-2000) (IPCC 2007). Estos cambios en el clima pueden desencadenar un aumento de la sequía atmosférica y edáfica, que tendrán un fuerte impacto sobre el crecimiento, la supervivencia y la distribución de especies vegetales (CIAIS *et al.* 2005). Para predecir la respuesta de las plantas al cambio climático, es necesario conocer cómo responden las plantas a la sequía y al aumento de la temperatura. En este sentido existen muchos trabajos que tratan del efecto de la sequía sobre el crecimiento de las plantas (QUERO *et al.* 2006), sin embargo, se ha investigado relativamente poco sobre los efectos de la temperatura y menos aún de la interacción entre ambos (VILE *et al.* 2012). La mayoría de estos estudios se han centrado en especies herbáceas (XU & ZHOU 2006) y cultivos agrícolas (SHAH & PAULSEN 2003). Estas especies tienen una mayor área foliar específica (SLA) (POORTER *et al.* 2009) y una mayor fracción de masa foliar (LMR) (POORTER *et al.* 2012) que las especies leñosas, y además su estrategia adquisitiva está basada en un crecimiento rápido aprovechando los periodos en los que los recursos y las

condiciones son óptimas y así poder producir semillas antes de la sequía. Por todo ello, las respuestas a la sequía y al aumento de temperatura de las especies herbáceas podrían diferir de las especies leñosas. El estrés por sequía puede provocar un incremento de proporción de raíz (RMF) para captar mayor cantidad de agua disponible en el suelo y reducir la masa foliar para restringir la pérdida de agua a través del área transpirable de las hojas (POORTER *et al.* 2012), además de otros mecanismos como son el cierre de los estomas (QUERO *et al.* 2011) y producir hojas con un área específica (SLA) menor (POORTER & NAGEL 2000). La combinación de estas respuestas pueden provocar reducción de la tasa de crecimiento relativo (RGR) bajo condiciones de sequía (QUERO *et al.* 2008). La temperatura influye en procesos fisiológicos de las plantas a través de su efecto sobre la actividad metabólica. De manera directa un incremento de la temperatura puede originar un aumento exponencial de la respiración y de manera indirecta puede afectar al crecimiento de la planta. Por otro lado, aumenta de forma exponencial el déficit de presión de vapor y por tanto la transpiración de la planta y la evaporación de agua del suelo (XU & ZHOU 2006), con lo que sus efectos podrían interaccionar con la sequía.

En este estudio, evaluamos la respuesta de plántulas de 12 especies leñosas mediterráneas frente a un futuro escenario de sequía y aumento de temperatura sobre dieciocho características morfológicas y fisiológicas que se estiman importantes para el funcionamiento de la planta.

2. Objetivos

Los objetivos del presente trabajo fueron: **1)** Conocer que características morfológicas y fisiológicas de las plantas se ven afectadas por la sequía y por un aumento de la temperatura, **2)** determinar como crecen las especies bajo las distintas condiciones estresantes (calor, temperatura y ambas), **3)** determinar si existe relación entre el crecimiento y los distintos rasgos funcionales evaluados y **4)** tratar de evaluar las implicaciones de la sequía y el incremento de la temperatura sobre el crecimiento y características funcionales de las plantas en un contexto de cambio climático.

3. Metodología

Se seleccionaron doce especies leñosas del bosque mediterráneo con diferente forma de crecimiento (árbol, arbusto y liana), hábito foliar (caducifolia y perennifolia) y preferencia de hábitat. Las especies (y el código) son: *Arbutus unedo* L. (AU), *Ceratonia siliqua* L. (CS), *Crataegus monogyna* Jacq. (CM), *Phillyrea angustifolia* L. (PAN), *Phillyrea latifolia* L. (PL), *Pinus halepensis* Mill. (PH), *Pinus pinea* L. (PP), *Populus alba* L. (PA), *Quercus faginea* Lam. (QF), *Quercus ilex* ssp. *ballota* L. (QI), *Quercus suber* L. (QS) y *Rubus ulmifolius* Schott (RU). Las plántulas de 1 año de edad fueron facilitadas por la Consejería de Medio Ambiente (Junta de Andalucía, España) en La Alcaiseda (Cádiz), después fueron transplantadas de forma individual en envases limpios tetra pack (9×6×19 cm).

El experimento se desarrolló en los invernaderos de la Universidad de Córdoba (37° 53'N, 4° 46' W). El diseño del experimento fue un diseño factorial con dos factores: disponibilidad de agua (control y sequía) y temperatura (control e incremento de 2.5 °C). Al comienzo del experimento se seleccionaron al azar 45 individuos por especie, de ellos nueve se usaron para la primera cosecha (14-22 Junio, 2011) y al resto de los individuos se les aplicó los cuatro tratamientos (9 individuos por tratamiento). Dos meses después se realizó la

segunda cosecha, 7 plántulas por especie y tratamiento fueron cosechadas (17 Agosto-14 Septiembre, 2011). Para evaluar el efecto del aumento de temperatura, las plantas crecieron en dos invernaderos: uno con una temperatura similar a la exterior y otro con una temperatura 3 °C superior. Durante la experiencia la temperatura diaria fue 24.5 ± 1.73 °C (media $\pm$ SD) en el tratamiento de baja temperatura y 26.9 ± 1.56 °C en el tratamiento de alta temperatura. Para evaluar el efecto de la sequía, las plantas fueron expuestas a dos tratamientos de riego, uno consistía en regar cada dos días a máxima capacidad de campo. Las plantas del tratamiento de sequía se regaban cada dos días al 15% de la capacidad de campo. Para determinar que niveles de riego debíamos aplicar, se pesaban cinco réplicas por especie, cada dos días entre las 08:00 y 10:00 (hora solar), en cada invernadero.

En la tabla 1 se describen las variables estudiadas. La tasa fotosintética máxima en condiciones de luz saturantes ($A_{\max}$), la tasa de transpiración (E) y la conductancia estomática (g_s) se midieron con CIRAS-2 (PP System, Hitchin, UK) entre las 10:30 y 12:30 h. (hora solar). El potencial hídrico xilemático se midió antes del amanecer (04:00-06:00 h.) en hojas jóvenes con una cámara de presión tipo Scholander (range 0-15 Mpa, Manofrigido, Lisbon, Portugal). El procedimiento seguido para las dos cosechas fue similar. Las plantas se separaron en raíces, tallos y hojas. Las raíces se limpiaron cuidadosamente con agua. Se seleccionó una submuestra de hojas y se introdujeron en una bolsa de plástico, en condiciones saturantes de agua a una temperatura de 8 °C, durante 8 horas para rehidratar completamente la hoja. Las hojas se escanearon para calcular el área foliar con el software Image Pro 4.5 (Media Cybernetics). Todas las fracciones se secaron en una estufa a 70 ° C durante 48 horas y se pesaron. La tasa relativa de crecimiento (RGR) se calculó como $[(\ln(\text{peso final planta}) - \ln(\text{peso inicial de la planta})) / \text{tiempo}]$, la razón de área foliar (LAR) se calculó como el área foliar total dividido entre el peso seco de la planta, y la tasa de asimilación neta (NAR) se calculó como RGR dividido entre LAR. La proporción foliar (LMF), de tallo (SMF) y de raíz (RMF) se obtuvo de dividir el peso seco de las hojas, tallo y raíz entre el peso seco total de la planta. El área específica foliar (SLA) se calculó como el área foliar dividido entre el peso seco de las hojas (incluyendo el peciolo). La eficiencia fotosintética del uso del agua se calculó como $A_{\max} / g_s$. Para analizar las relaciones entre variables se hizo uso de correlaciones de Pearson. Todos los análisis se llevaron a cabo usando Statistica v8 (Statsoft).

Tabla 1. Variables estudiadas con abreviaturas y unidades.

Variables	Abreviatura	Variables	Abreviatura
Crecimiento		Distribución de la biomasa	
Peso seco de la planta		Proporción foliar	LMF
Tasa de crecimiento relativo	RGR	Proporción de tallo	SMF
Tasa de asimilación neta	NAR	Proporción de raíz	RMF
Razón de área foliar	LAR	Fisiología	
Morfología y composición química de la hoja		Capacidad fotosintética	$A_{\max}$
Área específica foliar	SLA	Conductancia estomática	g_s
Contenido de materia seca	LDMC	Transpiración	E
Concentración de Nitrógeno	N	Eficiencia del uso del agua	WUE
Concentración de Carbono	C	Contenido relativo de agua	RWC
Ratio Carbono/ Nitrogeno	C/N	Potencial hídrico de la hoja	WP

4. Resultados

La sequía tuvo un mayor efecto sobre los rasgos evaluados que la temperatura. En sequía aumentó RMF y se redujo LMF y RGR. Esta caída en RGR se debe al efecto negativo que la sequía ejerce sobre NAR y LAR (Figura 1).

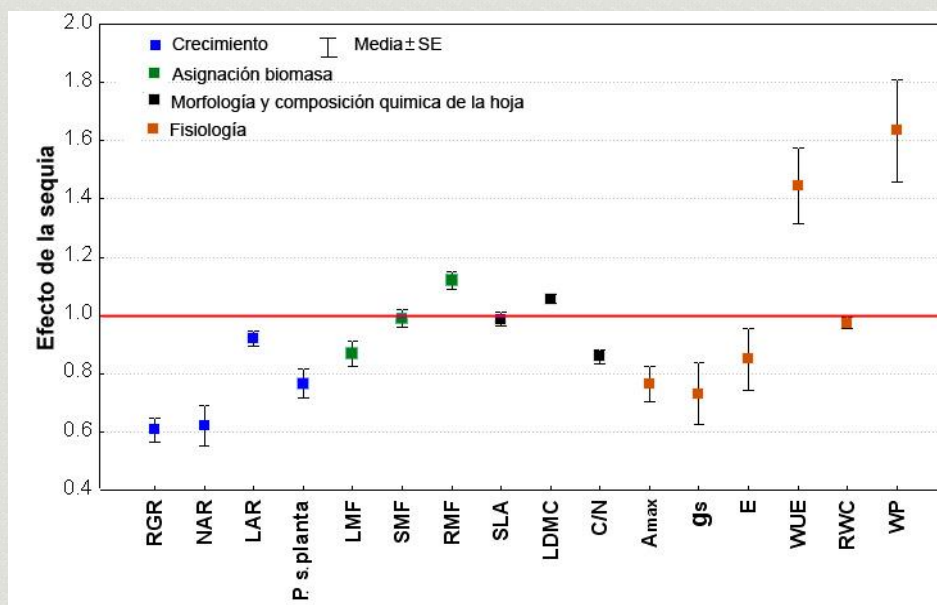


Figura 1. Resumen de los efectos de la sequía sobre los rasgos funcionales de las 12 especies del estudio (media $\pm$ desviación estándar). El efecto de la sequía se calculó como el valor Rasgo en Sequía/valor Rasgo Control.

La sequía afectó a rasgos morfológicos, químicos y fisiológicos de la hoja, aumentando la cantidad de materia seca y la concentración de nitrógeno; reduciendo A_{max} , transpiración, g_s , RWC y potencial hídrico. Los resultados muestran que la temperatura afecta negativamente a RGR y al potencial hídrico de la hoja (Figura 2).

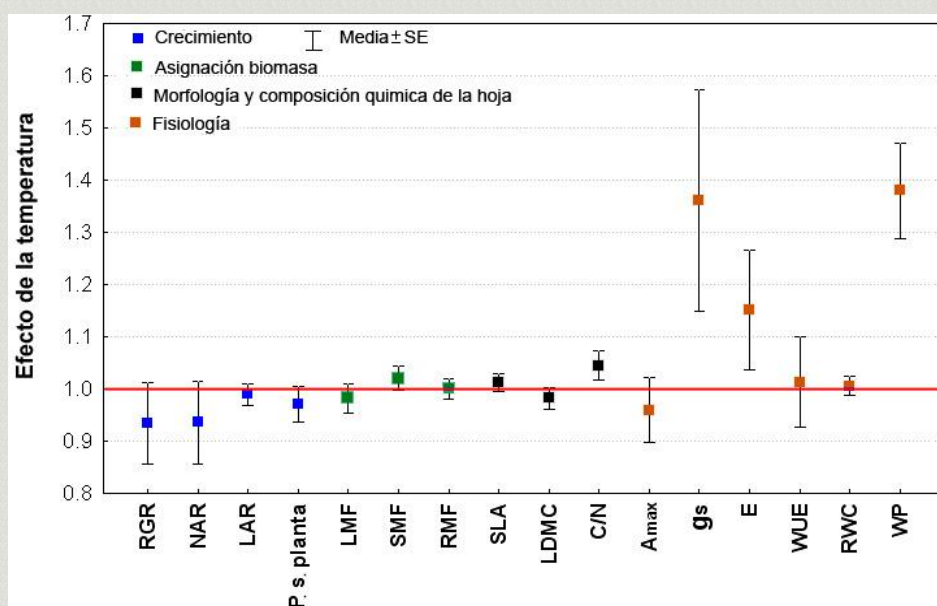


Figura 2. Resumen de los efectos de la temperatura sobre los rasgos funcionales de las 12 especies del estudio (media $\pm$ desviación estándar). El efecto de la temperatura se calculó como el valor Rasgo a temperatura alta/valor Rasgo Control.

Correlacionamos RGR bajo distintos tipos de estrés para evaluar el efecto de éstos sobre el crecimiento (Figura 3). La relación entre RGR en condiciones óptimas y RGR en sequía tenía una pendiente de 0.29 lo que significa que la sequía reduce el crecimiento un 71%. Por su parte, el incremento de temperatura redujo el crecimiento sólo un 5% (Figura 3a y b). La reducción de RGR bajo condiciones de estrés puede explicarse por algunos de los rasgos evaluados. En general, para todos los tratamientos los cambios en RGR se deben a diferencias en LAR y NAR (Tabla 2).

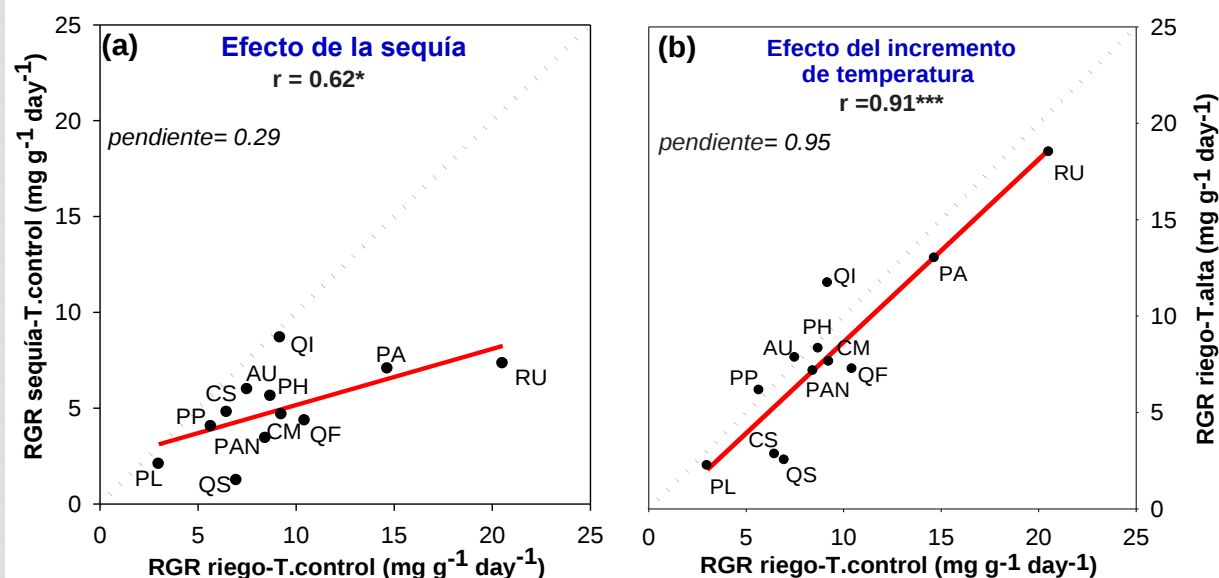


Figura 3. Relaciones entre RGR bajo los distintos tratamientos. La línea punteada negra indica la relación 1:1. Cada punto corresponde al valor medio de una especie. Los coeficientes de correlación de Pearson y los niveles de significancia son: (* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$).

NAR está correlacionado positivamente con RGR bajo cualquier tipo de estrés (sequía, calor y la combinación de ambos). Otros rasgos como SLA y WP únicamente tienen una relación significativa con RGR cuando no hay estrés por sequía (Tabla 2).

Tabla 2. Correlaciones significativas entre RGR y rasgos funcionales evaluados, para las 12 especies del estudio y los 4 tratamientos. El significado de P es: no significativo (ningún símbolo) $P > 0.1$; $0.05 < P < 0.10$; * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$. Los códigos de los tratamientos son HW y LW: control y sequía; HT y LT: incremento de temperatura y control.

Variables	No sequía		Sequía	
	HW-HT	HW-LT	LW-HT	LW-LT
Crecimiento				
Peso seco planta	0.66*	0.61*	0.4	0.04
NAR	0.58*	0.47	0.68*	0.66*
LAR	0.80**	0.85***	0.76**	0.48
Morfología de la hoja				
SLA	0.63*	0.75**	0.33	0.22
Fisiología				
WP	0.60*	0.70*	0.3	0.32

5. Discusión

La sequía tiene un mayor efecto que la temperatura sobre los rasgos de las plantas

Nuestros resultados sugieren que en sequía las plantas tienden a aumentar la adquisición de agua, incrementando RMF y reduciendo su pérdida con una reducción de LMF (QUERO *et al.* 2006; VILE *et al.* 2012; POORTER *et al.* 2012). En general, las hojas que se desarrollan durante la sequía tienen una área foliar reducida, con células pequeñas y con paredes celulares gruesas, lo que determina un SLA bajo (MARRON *et al.* 2003). Sin embargo, el SLA de la planta entera apenas se ve afectado ya que durante la sequía se forman muy pocas hojas nuevas. La elevada variación que presentan los rasgos fisiológicos de la hoja sugiere que éstos rasgos se ajustan más fácilmente a los cambios en las condiciones ambientales (QUERO *et al.* 2006). Las plantas son capaces de bajar WP durante la sequía, para asegurar un transporte continuo de agua a las hojas en respuesta al aumento del déficit de agua. $A_{\max}$ se reduce en sequía, debido al descenso de la conductancia estomática y posiblemente un aumento de la respiración (Figura 1). Una asimilación menor a nivel foliar ($A_{\max}$) durante la sequía, probablemente da como resultado una menor asimilación a nivel de toda la planta (NAR). El incremento de temperatura de 2.5 °C no afectó mecanismos destinados a evitar la pérdida de agua por las hojas, como son la reducción de la transpiración mediante la minimización del área foliar (SLA y LAR). El incremento de temperatura afectó al RGR, a la concentración de carbono y al WP (Figura 2), lo que nos sugiere que el aumento de 2,5 °C en la temperatura no es lo suficientemente alto como para causar un efecto en los demás rasgos funcionales. Otros estudios muestran que un aumento de temperatura mayor (de 20 a 30 °C) aumenta g_s y disminuye SLA (XU & ZHOU 2006; VILE *et al.* 2012).

La reducción del crecimiento varía según el tipo de estrés

Obtuvimos una correlación positiva para RGR en condiciones óptimas (riego-T.control) y en estrés (sequía y calor) (Figura 3), lo que sugiere que las especies de rápido crecimiento en condiciones óptimas también lo son en condiciones estresantes. En contraposición, VILE *et al.* (2012) encontró una relación negativa entre el crecimiento en condiciones óptimas y en sequía. La caída del crecimiento por efecto de la sequía fue un 66% mayor que la provocada por el calor (Figura 3a y b).

Rasgos relacionados con el crecimiento

Como esperábamos, en condiciones óptimas (riego-T.control) RGR se correlaciona con el peso seco de la planta y con NAR, que nos dan una idea de la asimilación de carbono, y LAR que determina el área de asimilación de la luz en relación con la biomasa vegetal. Al igual que POORTER *et al.* (1990) no obtuvimos una relación significativa entre RGR y $A_{\max}$, pese a que ésta determina la absorción de carbono por unidad de tiempo. Una razón de esto podría ser el hecho de que las mediciones instantáneas no son representativas de lo que estaba sucediendo durante el experimento a nivel de toda la planta.

Cabía esperar que en condiciones de estrés RGR estuviese positivamente correlacionada con RMF y negativamente con LMF y el área foliar transpirante (SLA y LAR), sin embargo no fue así. Interesante es el caso de NAR, correlacionado positivamente con RGR bajo cualquier tipo de estrés (sequía, calor y ambos) la variación de ambos es positiva y significativa (en sequía y calor) ya que NAR integra la fotosíntesis a nivel de toda la planta.

Consecuencias del cambio climático para el crecimiento de especies leñosas

De acuerdo con nuestros resultados, la sequía afectará crecimiento de la planta, sin embargo un aumento de 3 °C para la temperatura (0,5 °C superior al incremento de nuestro estudio) pronosticado para finales de siglo en España, será casi nulo. En cualquier caso, hay que tener en cuenta que la duración de este periodo de calentamiento probablemente será más largo (12 meses) que el periodo de 2 meses evaluados en este estudio, de tal manera que si un pequeño efecto, se acumula durante un período de tiempo más largo, puede afectar en mayor grado sobre RGR y demás rasgos funcionales de las plantas.

6. Conclusiones

La sequía reduce el crecimiento y variables relacionadas con él (NAR, LAR y el peso seco de la planta), además de otros rasgos como LMF y A_{max} . El estrés hídrico aumenta RMF, WP, LDMD y WUE. El aumento de la temperatura en 2,5 °C reduce levemente RGR y NAR y aumenta WP y Gs. Los rasgos fisiológicos son los que más se modifican en presencia de algún tipo de estrés (sequía, calor y ambos). El SLA, por su parte, no se ve afectado ni por la sequía ni por el incremento de la temperatura.

La sequía afectó a más rasgos que el calor y su efecto negativo sobre el crecimiento es mucho mayor. La reducción de RGR bajo condiciones de estrés se debe principalmente a diferencias en LAR y NAR. Sorprendentemente la asignación de la biomasa no muestra relación con RGR en ningún tratamiento. Otros rasgos como SLA y WP únicamente tienen una relación significativa con RGR cuando no hay estrés por sequía.

El incremento de temperatura de 2.5 °C que hemos aplicado en nuestro estudio no es lo suficientemente intenso como para ejercer un efecto significativo sobre la mayoría de los rasgos evaluados, sin embargo este incremento a largo plazo si podría tener efecto sobre el crecimiento y otros rasgos funcionales de las plantas.

7. Agradecimientos

Agradecemos a la Consejería de Medio Ambiente (Andalucía) por facilitarnos las plántulas y a Jolanta Stasiak y Mar Ávila por su ayuda en la recolección de datos. Este estudio ha sido financiado por el proyecto INTERBOS (CGL2008-04503-C03-02) y el proyecto DIVERBOS (CGL2011-30285-C02-02) (Ministerio de Ciencia e Innovación de España), y cofinanciado por FEDER (Unión Europea).

8. Bibliografía

CIAIS, P.; REICHSTEIN, M.; VIOVY, N.; *et al.* 2005. Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature* 437 529–533.

IPCC; 2007. Climate change 2007: the physical science basis. Contribution of Working Group I to the fourth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.

(eds S. Solomon, D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K.B. Averyt, M. Tignor & H.L. Miller). Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, USA.

MARRON, N.; DREYER, E.; BOUDOURESQUE, E.; DELAY, D.; PETIT, JM. BRIGNOLAS, F.; 2003. Impact of successive drought and re-watering cycles on growth and specific leaf area of two *Populus x Canadensis* (Moench) clones, 'Dorskamp' and 'Luisa Avanzo'. *Tree Physiol* 23 1225–1235.

POORTER, H.; REMKES, C.; LAMBERS, H.; 1990. Carbon and Nitrogen economy of 24 wild species differing in relative growth rate. *Plant Physiol* 94 621–627.

POORTER, H.; NAGEL, O; 2000. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. *Aust J Plant Physiol* 27 595–607.

POORTER, H.; NIINEMETS, U.; POORTER, L.; WRIGHT, IJ.; VILLAR, R.; 2009. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytol* 182 565–588.

POORTER, H.; NIKLAS, KJ.; REICH, PB.; OLEKSYN, J.; POOT, P.; MOMMER, L.; 2012. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytol* 193 30–50.

QUERO, JL.; VILLAR, R.; MARAÑÓN, T.; ZAMORA, R.; 2006. Interactions of drought and shade effects on seedlings of four *Quercus* species: physiological and structural leaf responses. *New Phytol* 170 819–834.

QUERO, JL.; VILLAR, R.; MARAÑÓN, T.; ZAMORA, R.; VEGA, D.; SACK, L.; 2008. Relating leaf photosynthetic rate to whole-plant growth: drought and shade effects on seedlings of four *Quercus* species. *Funct Plant Biol* 35 725–737.

QUERO, JL.; STERCK, FJ.; MARTÍNEZ-VILALTA, J.; VILLAR, R.; 2011. Water-use strategies of six co-existing Mediterranean woody species during a summer drought. *Oecologia* 166 45–57.

SHAH, NH.; PAULSEN, GM.; 2003. Interaction of drought and high temperature on photosynthesis and grain-filling wheat. *Plant and Soil* 257 219–226.

VILE, D.; PERVENT, M.; BELLUAU, M.; VASSEUR, F.; BRESSON, J.; MULLER, B.; GRANIER, C.; SIMONNEAU, T.; 2012. *Arabidopsis* growth under prolonged high temperature and water deficit: independent or interactive effects?. *Plant Cell Environ* 35 702–718.

XU, Z.; ZHOU, GS.; 2006. Combined effects of water stress and high temperature on photosynthesis, nitrogen metabolism and lipid peroxidation of a perennial grass *Leymus chinensis*. *Planta* 224 1080–1090.