

# EL PAPEL DE LA DISTRIBUCIÓN DE LA BIOMASA EN LA RESPUESTA AL CRECIMIENTO DE PLANTAS DE ALCORNOQUE (*Quercus suber* L.) SOMETIDAS A DIFERENTES NIVELES DE LUZ, AGUA Y CO<sub>2</sub>

Pardos, M.<sup>a</sup>; Puértolas, J.<sup>b</sup>; Aranda, I.<sup>a</sup>; Pardos, J.A.<sup>c</sup>

<sup>a</sup>CIFOR-INIA. Ap. Correos 8.111, 28080- Madrid, Spain.

<sup>b</sup>Centro Nacional de Mejora Forestal "El Serranillo", DGB, Apdo 249 19004 Guadalajara

<sup>c</sup>U.D. Anatomía, Fisiología y Genética, ETSI Montes, UPM, 28040-Madrid, Spain.

[pardos@inia.es](mailto:pardos@inia.es)

**Palabras clave:** tasa de crecimiento relativo (RGR), tasa de asimilación neta (NAR), relación de peso foliar a peso total (LWR), relación de peso radical a peso total (RWR)

## RESUMEN

Se estudió el efecto conjunto de la luz, la disponibilidad hídrica y el nivel de CO<sub>2</sub> sobre el crecimiento y la distribución de biomasa en plantas de alcornoque (*Quercus suber* L.) cultivadas en cámara climática, bajo la combinación de dos niveles de luz (L+: 600 μmol.m<sup>-2</sup>.s<sup>-1</sup>, L-: 60 μmol.m<sup>-2</sup>.s<sup>-1</sup>), dos contenidos hídricos en el sustrato (R+: 85% de humedad en peso, R-: 70%) y dos concentraciones de CO<sub>2</sub> (C+: 360-370 ppm, C-: 700 ppm), con los tratamientos replicados en dos bloques, dentro de cada nivel de CO<sub>2</sub>. Se observó un efecto positivo de la luz y el riego a lo largo del tiempo sobre el crecimiento en altura y el número de hojas. La relación entre las distintas fracciones de biomasa se ajustó a ecuaciones alométricas, observándose cambios de distribución en respuesta a la luz. LWR disminuyó al aumentar el nivel de luz, mientras que RWR aumentó. La distribución de biomasa cambió entre hojas y raíces -favoreciendo a estas últimas- con una disponibilidad hídrica baja, pero de forma menos acusada que en respuesta a la luz. El aumento de CO<sub>2</sub> parece mejorar el comportamiento de las plantas de alcornoque en ambientes secos y luminosos, en mayor medida que en ambientes húmedos y umbrosos, disminuyendo, por tanto, los efectos negativos de la combinación de estrés hídrico y exceso de iluminación sobre el crecimiento de la especie.

## INTRODUCCIÓN

El aumento de los niveles de CO<sub>2</sub> en la atmósfera tiene el potencial de alterar el funcionamiento de los ecosistemas terrestres a través de sus efectos en el crecimiento de los árboles, el uso de los recursos y la interacción entre las especies (Curtis y Wang, 1998). En este sentido, la estimación precisa de la respuesta de los ecosistemas forestales -como secuestradores de carbono- al aumento de CO<sub>2</sub> se hace necesaria para predecir la respuesta en un futuro no muy lejano de la biosfera al cambio global (King et al., 1997; Nagy et al., 2000). Sin embargo, dicha capacidad de respuesta dependerá de la interacción con otras variables ambientales, entre las que la luz y el agua juegan un papel fundamental en los ambientes mediterráneos. Los ecosistemas mediterráneos se caracterizan por la presencia de veranos secos y calurosos, con escasas precipitaciones, que presentan una gran variabilidad intra e interanual (Cortes, 2004). Además, las temperaturas estivales pueden alcanzar valores umbrales que resulten potencialmente dañinos para los procesos fisiológicos principales de las plantas (Llorens et al., 2003). Por tanto, el cambio climático puede acentuar las condiciones de sequía y altas temperaturas propias del ambiente mediterráneo y limitar de forma severa la actividad fisiológica de las plantas (Valladares y Pearcy, 2002).

Es ampliamente conocido que una atmósfera rica en CO<sub>2</sub> aumenta la biomasa final de numerosas plantas (ver revisiones de Norby et al, 1999; Poorter y Nagel, 2000), como resultado de la estimulación de la tasa de crecimiento relativo (Atkin et al., 1999). Además, dichos cambios en la distribución de la biomasa parecen afectar la respuesta de las plantas a la sequía (Saxe et al., 1998). Por otra parte, la tolerancia de las plantas a la acción combinada de niveles elevados de luz y sequía determina patrones de crecimiento, especialmente importantes a medida que la sequía está resultando más severa en los ambientes mediterráneos (Valladares y Pearcy, 1997). La pregunta que surge es si los mecanismos de tolerancia a la sequía, que se ven modificados por la aclimatación de las hojas a condiciones prolongadas de elevada iluminación, pueden también alterarse por los efectos del cambio global. Para profundizar en esta cuestión, se ha estudiado el crecimiento y la distribución de biomasa en plantas de una especie típicamente mediterránea -el alcornoque- sometidas a diferentes niveles de luz, CO<sub>2</sub> y agua. Nuestro objetivo es determinar si el enriquecimiento en CO<sub>2</sub> puede modificar el efecto del estrés hídrico y la sombra sobre dichos parámetros, partiendo de la asunción general de que unas condiciones ambientales con una alta disponibilidad hídrica y de luz permitirán alcanzar el crecimiento óptimo.

## MATERIAL Y MÉTODOS

### *Material vegetal y condiciones de cultivo*

Se emplearon bellotas de alcornoque (*Quercus suber* L.), recogidas en noviembre de 2003 (procedencia Valle del Tiétar) y germinadas inmediatamente en cámara germinadora (22°C, fotoperiodo de 16 h). Se colocó una bellota germinada

en cada envase de 3 litros, llenado con una mezcla de arena fina y turba (1:3, v:v), al que se añadieron 5g/l de un fertilizante de liberación lenta (6 meses, NPK 20/10/20). Las plantas fueron sometidas durante cinco meses a un ambiente normal (C-: 360-370 ppm) o enriquecido en CO<sub>2</sub> (C+: 700 ppm), en dos cámaras de cultivo contiguas (70% humedad, 25/19°C temperatura día/noche). Las plantas se dividieron en dos grupos dentro de cada cámara, en función del ambiente lumínico, que se consiguió colocando las mismas bajo estructuras metálicas cubiertas con diferentes mallas de sombreo. El PPF bajo cada ambiente lumínico fue: (L+) 600µmol.m<sup>-2</sup>.s<sup>-1</sup> y (L-) 60µmol.m<sup>-2</sup>.s<sup>-1</sup>. Las plantas bajo cada ambiente lumínico fueron, a su vez, divididas en dos grupos, el primero se regó a capacidad de campo dos veces por semana (R+: 83% de humedad, referido a peso seco del sustrato) y el segundo se sometió a un estrés hídrico moderado (R-: se las dejó secar hasta alcanzar una humedad del 34%).

### Mediciones

Se realizaron tres mediciones, cada mes y medio, durante cinco meses, en cinco plantas por combinación de luz, agua y CO<sub>2</sub>. Los parámetros medidos incluyeron los pesos secos de raíz, tallo, hojas y total (en gramos, en estufa, 65°C, 48 h), área foliar (cm<sup>2</sup>) y diámetro del cuello de la raíz (mm). Además, se calcularon diversos índices: *SLA* (área foliar/peso foliar, m<sup>2</sup>.Kg<sup>-1</sup>), *LWR* (peso foliar/peso total, g.g<sup>-1</sup>), *SWR* (peso tallo/peso total, g.g<sup>-1</sup>), *RWR* (peso raíz/ peso total, g.g<sup>-1</sup>) y *T/R* (peso parte aérea/peso raíz, g.g<sup>-1</sup>).

Tras la medición inicial el 3 diciembre, se realizó un seguimiento semanal del crecimiento en altura y de la producción de hojas hasta la cosecha final (16 abril).

El experimento se consideró como un diseño en bloques al azar de tres factores (agua, luz y CO<sub>2</sub>). Mediante análisis de varianza se probó el efecto de los mismos y su interacción. Cuando fue necesario, los datos se transformaron logarímicamente para normalizar. Los valores medios se compararon mediante el Test de Tukey. La relación entre variables se analizó mediante regresiones. El crecimiento en altura y la producción foliar se analizaron mediante un test MANOVA de tres vías, ajustándose una función exponencial de Richards a cada planta [  $Y = a(1 - e^{-bt})$  ], donde *Y* es la altura ó el número de hojas, *t* es el tiempo en días, *a* es la asíntota y *b* la pendiente.

### RESULTADOS

Las plantas mostraron patrones de crecimiento en altura similares, con independencia de la concentración de CO<sub>2</sub> (Figura 1). Comparado con el CO<sub>2</sub>, la luz y el agua tuvieron mayor efecto sobre la altura (P<0.0001), mientras que la escasez de luz fue el principal factor limitante sobre la producción de hojas (P<0.0001).

En las tres cosechas, tanto el peso seco total, como las distintas fracciones (hojas, raíz y tallo) se vieron afectadas positivamente por la luz, algo menos por el agua y sólo por el CO<sub>2</sub> en la última cosecha (Figura 2). El área foliar aumentó significativamente al hacerlo la disponibilidad hídrica; por su parte, el diámetro aumentó con la luz (Figura 2). *LWR* disminuyó al aumentar los niveles de luz, en las tres cosechas; *SWR* aumentó en las dos primeras cosechas, pero disminuyó en la última; mientras que *RWR* aumentó de manera consistente en las dos primeras cosechas y, en menor medida, en la última. En el caso de la disponibilidad hídrica, los cambios fueron menores que con la luz; mientras que con el CO<sub>2</sub>, los cambios en el reparto de biomasa fueron inapreciables (Tabla 1).

### DISCUSIÓN

Un ambiente enriquecido en CO<sub>2</sub> modificó el crecimiento de las plantas de alcornoque, en respuesta a condiciones variables de luz y disponibilidad hídrica, de diferente forma en función del parámetro considerado. Aún así, dicho crecimiento se vio más limitado por la luz, que por el agua o el CO<sub>2</sub>. Contrariamente a lo esperado (p.ej. Ainsworth y Long, 2005), la altura final no se vio afectada positivamente por un ambiente rico en CO<sub>2</sub>. Por su parte, el área foliar se incrementó en 3.4 veces al comparar C+/L+/R+ con C-/L-/R-, pudiéndose atribuir a un aumento en el número de hojas (Gregory, 1996). El crecimiento –referido a peso seco– en respuesta al incremento de CO<sub>2</sub> se incrementó significativamente bajo condiciones de estrés hídrico (R-) y luz (L+), según un patrón diferente al encontrado normalmente en otras especies, en las que el efecto sobre la biomasa de un enriquecimiento en CO<sub>2</sub> es mayor bajo condiciones de baja iluminación (Curtis y Wang, 1998); aunque éste no es siempre el caso (Hättenschwiler y Körner, 2000).

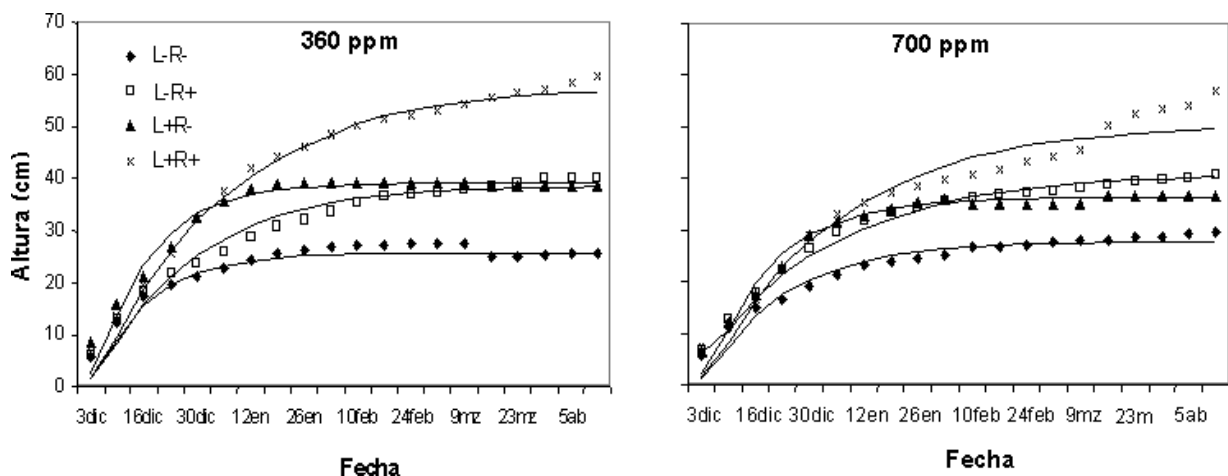
Las diferencias en el reparto de la biomasa se asociaron a los tratamiento de luz y agua, pero no se evidenciaron para el CO<sub>2</sub>, hecho este último común en otras especies crecidas en un ambiente enriquecido en CO<sub>2</sub> (King et al, 1997). Bajo luz, la asignación a las hojas disminuyó y aumentó a las raíces (van de Werf et al., 1996), como se corroboró con la relación T/R. Esto, sin embargo, no sólo se debe al cambio en la fracción de biomasa localizada en las hojas, sino también al ligero cambio en el reparto de tallos a raíces (Poorter y Nagel, 2000). Con baja disponibilidad hídrica, T/R disminuyó y RWR aumentó, confiriendo a las plantas una mayor resistencia a la sequía (Biel et al., 2004).

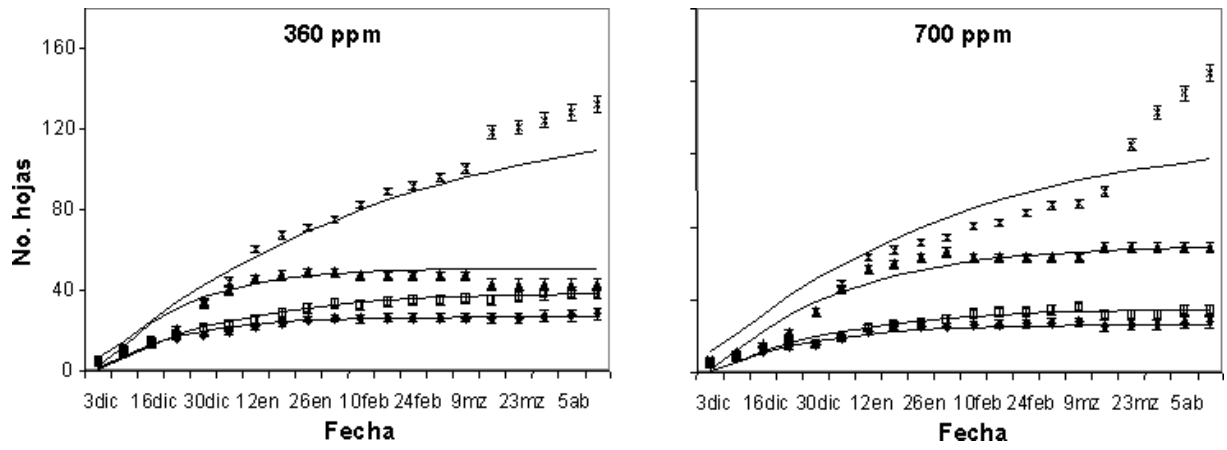
En conclusión, encontramos que el aumento de CO<sub>2</sub> mejora el comportamiento de las plantas de alcornoque en ambientes secos y luminosos, en mayor medida que en ambientes húmedos y umbrosos, disminuyendo, por tanto, los efectos negativos de la combinación de estrés hídrico y exceso de iluminación sobre el crecimiento de la especie.

### BIBLIOGRAFIA

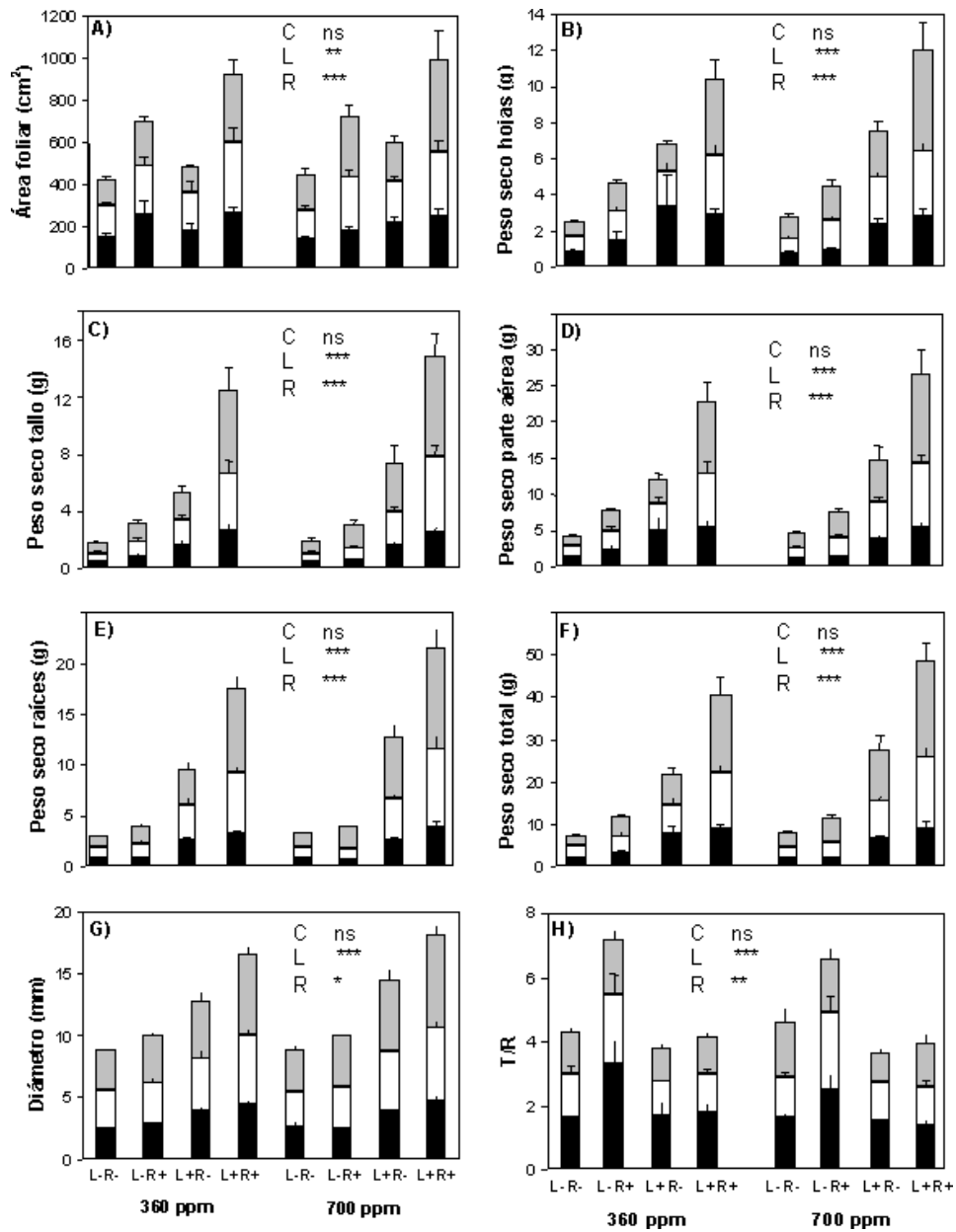
Ainsworth EA, Long SP. 2005. Tasley Review: What have we learned from 15 years of free-air CO<sub>2</sub> enrichment (FACE)?

- A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO<sub>2</sub>. *New Phytol.* 165: 351-357.
- Atkin OW, Schortmeyer M, McFarlane N, Evans JR. 1999. The response of fast- and slow-growing *Acacia* species to elevated atmospheric CO<sub>2</sub>: an analysis of the underlying components of relative growth rate. *Oecologia* 120: 544-554.
- Biel C, Savé R, Habrouk A, Espelta JM, Retana J. 2004. Effects of restricted watering and CO<sub>2</sub> enrichment in the morphology and performance after transplanting of nursery-grown *Pinus nigra* seedlings. *HortScience* 39(3): 535-540.
- Cortes P, Espelta JM, Savé R, Biel C. 2004. Effects of a nursery CO<sub>2</sub> enriched atmosphere on the germination and seedlings morphology of two Mediterranean oaks with contrasting leaf habitat. *New Forests* (28): 79-88.
- Curtis PS, Wang X. 1998. A meta-analysis of elevated CO<sub>2</sub> effects on woody plant mass, form, and physiology. *Oecologia* 113: 299-313.
- Gregory KM. 1996. Are paleoclimate estimates biased by foliar physiognomic responses to increased atmospheric CO<sub>2</sub>? *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 124: 39-51.
- Hättenschwiler S, Körner C. 2000. Tree seedling responses to in situ CO<sub>2</sub>-enrichment differ among species and depend on understorey light availability. *Global Change Biol.* 6: 213-226.
- King JS, Thomas RB, Strain BR. 1997. Morphology and tissue quality of seedling root systems of *Pinus taeda* and *Pinus ponderosa* as affected by varying CO<sub>2</sub>, temperature, and nitrogen. *Plant and Soil* 195: 107-119.
- Llorens L, Peñuelas J, Estiarte M. 2003. Ecophysiological responses of two Mediterranean shrubs, *Erica multiflora* and *Globularia alypum*, to experimentally drier and warmer conditions. *Physiol. Plant.* (119): 231-243.
- Nagy M, Ogawa K, Hagihara A. 2000. Interactive effect of CO<sub>2</sub> enrichment and temperature on the photosynthesis of field-grown hinoki cypress (*Chamaecyparis obtusa*) branches. *Trees* (14): 282-288.
- Norby RJ, Wullschlegel SD, Gunderson CA, Johnson DW, Ceulemans R. 1999. Tree responses to rising CO<sub>2</sub> in field experiments: implications for the future forest. *Plant Cell Environ.* (22): 683-714.
- Poorter H, Nagel O. 2000. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO<sub>2</sub>, nutrients and water: a quantitative review. *Aust. J. Plant Physiol.* (27): 595-607.
- Saxe H, Ellsworth DS, Heath J. 1998. Tree and forest functioning in an enriched CO<sub>2</sub> atmosphere. *New Phytol.* 139: 395-436.
- Valladares, F., Pearcy, R. 1997. Interactions between water stress, sun-shade acclimation, heat tolerance and photoinhibition in the sclerophyll *Heteromeles arbutifolia*. *Plant, Cell, and Environ.* 20: 25-36.
- Valladares F., Pearcy R. 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 Environ.* (25): 749-759





**Figura 1.** Evolución con el tiempo de la altura (*a*) y de la producción foliar (*b*) para cada combinación de luz y disponibilidad hídrica, en plantas de alcornoco cultivadas bajo un ambiente normal (360-370 ppm) o enriquecido en CO<sub>2</sub> (700 ppm).



**Figura 2.** Medias  $\pm$  EE del **A)** área foliar, peso seco de las distintas fracciones [**B)** hojas, **C)** tallo, **D)** parte aérea, y **E)** raíz], **F)** peso seco total **G)** diámetro y **H)** relación de pesos secos de parte aérea a raíz (T/R), para cada cosecha y cada combinación de luz y disponibilidad hídrica, de plantas de alcornoque cultivadas bajo un ambiente normal (360-370 ppm) o enriquecido en CO<sub>2</sub> (700 ppm). Se muestra también en cada figura el nivel de significación del ANOVA para los tres factores principales (C: CO<sub>2</sub>, L: luz y R: disponibilidad hídrica), en una combinación de las tres cosechas. Las interacciones no resultaron significativas. \*\*\* P<0.001, \*\* P<0.01, \* P<0.05.

■ Cosecha 1; □ Cosecha 2; ▒ Cosecha 3.

**Tabla 1.** Medias  $\pm$  EE y análisis de varianza de LWR, SWR y RWR para cada cosecha y para la media de las cosechas, en plantas de alcornoque crecidas bajo dos niveles de CO<sub>2</sub>, luz y disponibilidad hídrica. \*\*\* P<0.001, \*\* P<0.01, \* P<0.05, ns no significativo. C.1: cosecha 1, C.2: cosecha 2, C.3: cosecha 3; C<sub>med</sub>: media de las tres cosechas.

	LWR				SWR				RWR			
	C.1	C.2	C.3	Č <sub>med</sub>	C.1	C.2	C.3	Č <sub>med</sub>	C.1	C.2	C.3	Č <sub>med</sub>
<b>C+</b>	0.38	0.31	0.28	0.32	0.25	0.26	0.27	0.26	0.38	0.43	0.45	0.42
<b>C-</b>	0.39	0.31	0.28	0.32	0.26	0.25	0.28	0.26	0.37	0.44	0.45	0.42
	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
<b>L+</b>	0.34	0.25	0.22	0.27	0.26	0.28	0.27	0.27	0.41	0.47	0.51	0.46
<b>L-</b>	0.44	0.37	0.32	0.37	0.24	0.23	0.28	0.25	0.33	0.39	0.41	0.38
	***	***	***	***	ns	***	ns	**	***	***	**	***
<b>R+</b>	0.40	0.32	0.27	0.33	0.27	0.27	0.29	0.28	0.34	0.40	0.44	0.39
<b>R-</b>	0.37	0.30	0.28	0.31	0.23	0.24	0.26	0.24	0.40	0.46	0.46	0.45
	**	*	ns	ns	*	*	ns	***	**	*	ns	**