



FACULTAD DE FARMACIA
UNIVERSIDAD COMPLUTENSE

TRABAJO FIN DE GRADO

**Respuesta al estrés hídrico en plantas
mediterráneas**

Perspectiva frente al cambio climático

Autor: Jimena Carrasco Sánchez
Tutor: Dra. Ana Pintado Valverde
Convocatoria: Febrero 2017

RESUMEN

El estrés por déficit hídrico es la principal adversidad a la que tienen que hacer frente las especies propias del clima mediterráneo. El previsible agravamiento de la sequía debido al cambio climático, ha impulsado la investigación sobre las estrategias de resistencia propias de las especies de clima mediterráneo ante esta situación desfavorable. Los procesos que rigen el transporte de agua a través de la planta así como las herramientas que poseen las especies para resistir tanto a la sequía como a otros estreses asociados (luz y temperatura) son variados, complejos y están interrelacionados.

Los estudios realizados han permitido distinguir dos estrategias principales para afrontar el déficit hídrico: tolerancia al estrés o evitación (puede haber matices según los autores). En este trabajo se hará una revisión sobre los mecanismos fisiológicos generales implicados en esta resistencia. También se expondrá una recopilación de ejemplos sobre los cambios o adaptaciones, tanto morfológicas como fisiológicas, de la vegetación mediterránea, comparando especies que siguen estrategias distintas.

En última instancia, en base a los resultados recopilados de los trabajos, se tratará de discutir la posible evolución e influencia de los ecosistemas de clima mediterráneo frente al modelo actual de calentamiento global.

Palabras clave: Déficit hídrico, vegetación mediterránea, transpiración, evitación, tolerancia, cambio climático.

INTRODUCCIÓN

El **estrés ambiental** se define como un *factor externo que ejerce una influencia negativa sobre la planta*¹. Estos factores pueden ser bióticos o abióticos (temperatura, agua, minerales etc.). El estrés ambiental es importante ya que limitará la distribución de las especies vegetales pues, un mismo factor no es igual de estresante para todas ellas¹.

Muy relacionado con el estrés encontramos lo que se conoce como **tolerancia al estrés**: *capacidad de la planta para hacer frente a situaciones desfavorables*. Si la tolerancia aumenta por exposiciones previas al estrés, se dice que la planta está **aclimatada**. Se debe distinguir el término aclimatación del de **adaptación**, ya que este último se refiere a la resistencia que tiene frente a un determinado estrés, pero debido a las características genéticas que ha adquirido por un proceso de selección tras varias generaciones¹.

En el clima mediterráneo, el factor más importante de estrés es el **déficit hídrico**, el cual se encuentra interrelacionado con otros estreses como temperaturas elevadas, disminución de

la humedad o elevada insolación. Con el cambio climático, estos efectos se están acentuando², por lo que conocer los mecanismos de resistencia que utilizan las plantas para afrontarlos está cobrando cada vez más interés.

Transporte de agua en la planta

La planta utiliza la mayor parte del agua (99%) para procesos físicos como disolvente, medio de reacción y a nivel estructural proporcionando turgencia a las estructuras vegetales porque se acumula en vacuolas. Sólo un 1% del agua que absorbe la utiliza como nutriente³.

El transporte de agua en la planta se basa en los gradientes de **potencial hídrico** (Ψ) que se generan en el xilema debido a la transpiración de agua a través de las hojas. El potencial hídrico se define como la *capacidad de las moléculas de agua para moverse en un sistema*³.

La transpiración es la pérdida de agua en forma de vapor por parte de la planta, principalmente a través de las hojas. La transpiración es la responsable de generar un aumento en el gradiente de potencial hídrico en la planta y hace que el agua ascienda desde las raíces (mayor Ψ) a las hojas (menor Ψ) a través del xilema, gracias a las fuerzas de cohesión y tensión características de las moléculas de agua (Fig. 1). El agua se evapora en las hojas a través de los estomas, en mayor o menor medida en función de varios factores³.

El **potencial hídrico del suelo**, está relacionado con la capacidad de retener agua por parte del suelo y depende del potencial hídrico matricial (Ψ_m). Cuando las raíces absorben agua del suelo, disminuye su potencial hídrico en las capas superficiales, desplazándose el agua de las zonas más húmedas a las más secas. La velocidad con la que el agua pasa del suelo a las raíces depende del tipo de suelo y de su contenido hídrico. Un suelo arcilloso está formado por partículas más finas que un suelo arenoso, por lo que el primero retiene más agua, siendo su potencial hídrico matricial mayor (más negativo). Por tanto, con la misma cantidad de agua, el potencial hídrico del suelo arcilloso es menor que el arenoso³.

Una vez que el agua ha sido absorbida por las raíces, se moverá por la planta siguiendo dos tipos de transporte pasivo, tratando de alcanzar el equilibrio de potencial hídrico (Fig.1):

- *Flujo masivo*: movimiento de agua y solutos conjuntamente en una dirección siguiendo las diferencias de presión generadas por la evapotranspiración. Este movimiento es posible gracias a las **fuerzas de adhesión y cohesión** que establecen las moléculas de agua a través de enlaces de hidrógeno.
- *Difusión*: responsable del transporte a corta distancia, bien desde el suelo a la planta o entre células.

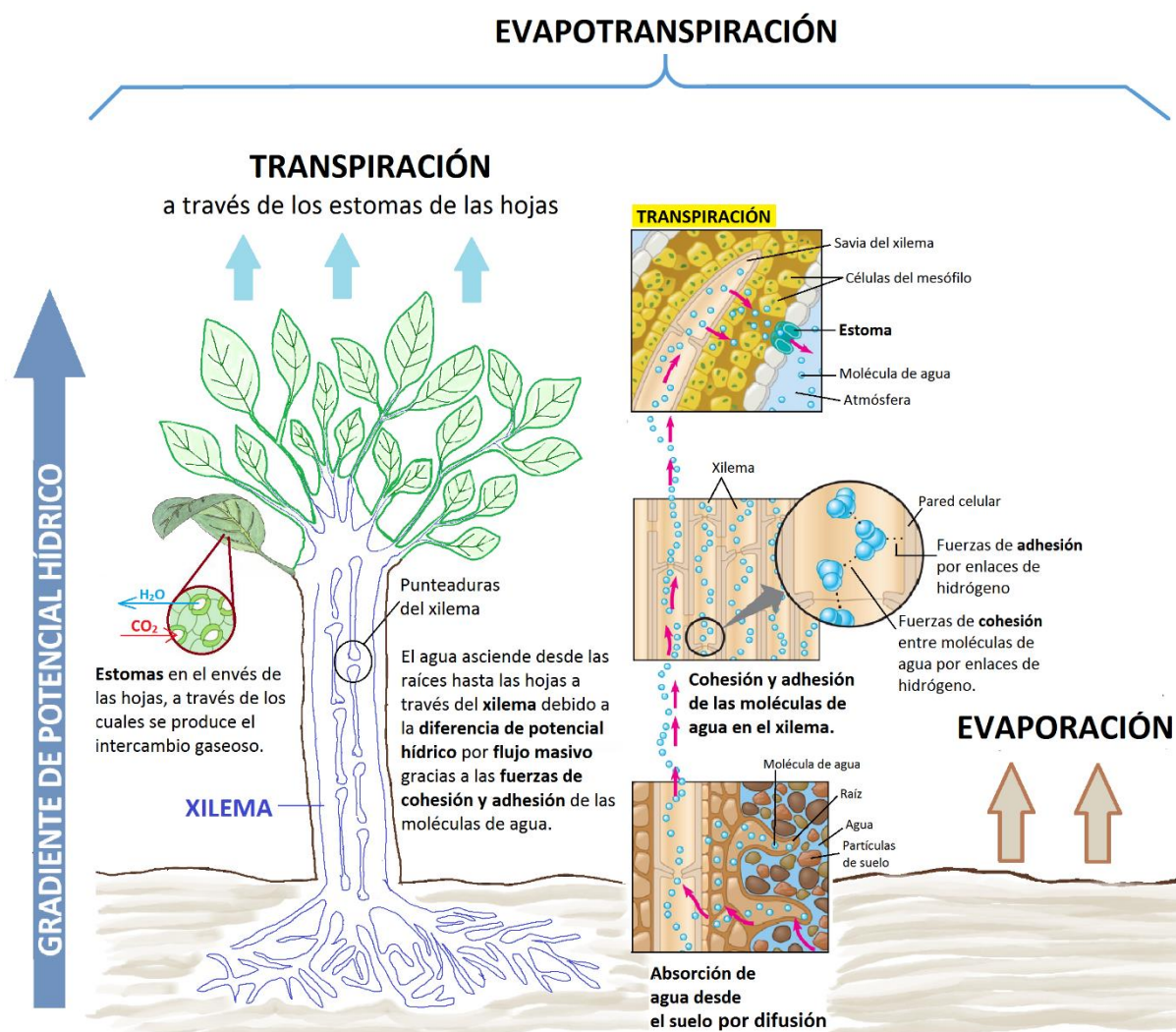


Figura 1. Transporte de agua en la planta. A la izquierda se representa una simplificación de la estructura del xilema, a través del cual el agua asciende desde las raíces hasta las hojas siguiendo un gradiente de potencial hídrico. En este proceso intervendrá tanto el transporte por flujo masivo, que permitirá el ascenso del agua a través del xilema, como la difusión, presente en el transporte de agua entre células y en la absorción de agua por las raíces. A la derecha se representa en detalle el proceso de transporte por flujo masivo, en el que es fundamental las fuerzas de adhesión y cohesión que establecen las moléculas de agua con la pared del xilema y entre ellas respectivamente, gracias a la capacidad de formar enlaces de hidrógeno. Con la apertura estomática tendrá lugar el intercambio gaseoso, liberándose vapor de agua hacia la atmósfera, proceso conocido como transpiración. (Modificado de http://www.coursenotes.org/campbells_biology_8th_edition/chapter_36_resource_acquisition_and_transport_in_vascular_plants (18/01/2017))

Factores que influyen en la transpiración

Factores que influyen en la transpiración. (Establecen relaciones complejas entre ellas)	Ambientales	Radiación, presión de vapor del aire, temperatura, velocidad del aire, suministro de agua, capa límite.
	Planta	Cutícula, estomas, área foliar

1. Resistencias que establece la propia planta

- *Resistencia cuticular.* La cutícula es una capa más o menos gruesa, enriquecida en distinto grado en materiales hidrófobos, de naturaleza cerosa, que dificulta la pérdida de agua. Las plantas xerófitas tienen mayor resistencia cuticular que las mesófilas. Si la cutícula actuara como una barrera completa, bloquearía el intercambio gaseoso, esencial para la planta, por lo que esta alcanza un equilibrio utilizando la regulación temporal a través del ajuste estomático³.

- *Regulación estomática.* Los estomas son unas aberturas regulables que se encuentran en el tejido epidérmico, principalmente en el envés de la hoja, a través de los que se produce el intercambio gaseoso. El grado de hidratación de la hoja, determina la turgencia de las células alrededor de los estomas (células oclusivas y células epidérmicas adyacentes) y con ello la mayor o menor apertura de los mismos.

La apertura estomática sigue, normalmente, un ritmo circadiano: los estomas tienen su máxima apertura por la mañana inducida por la luz solar, así se favorece la **eficiencia fotosintética** de la planta (relación entre la producción energética y la insolación recibida). Además, la evaporación del agua en la superficie de la hoja al producirse la transpiración disminuye su temperatura y así tolera mejor el calor. Los estomas se cerrarán por la noche¹. Sin embargo, este sistema puede verse alterado en condiciones de déficit hídrico, temperaturas elevadas y/o luz intensa, cuando los estomas pueden cerrarse en las horas centrales del día para evitar la pérdida excesiva de agua. Si el estrés hídrico es aún más acusado, solamente se abrirán a primera hora de la mañana¹ (Fig.2) ya que durante el día el calor disminuiría la presión de vapor atmosférica, aumentando la transpiración y disminuyendo, por tanto, la **eficiencia transpiratoria** (pues por cada molécula de CO₂ fijado se perdería mucho vapor de agua). Este fenómeno es muy frecuente en la época estival en regiones de clima mediterráneo.

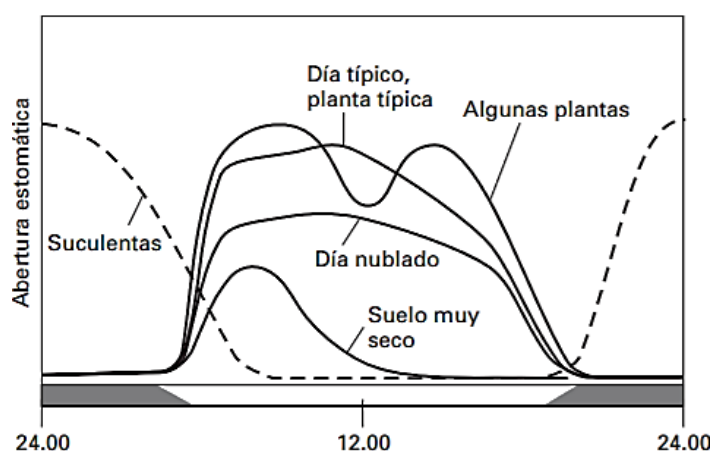


Figura 2 Respuesta estomática en función de las condiciones ambientales³.

En la regulación estomática interviene el ácido abscísico (ABA). El ácido abscísico es una hormona que se sintetiza más rápidamente en situaciones de estrés. Es un sesquiterpeno que se sintetiza normalmente en los cloroplastos. En situaciones de estrés hídrico, las raíces son capaces de sintetizar ABA, el cual será transportado a través del xilema hasta la parte aérea donde ejercerá acciones para compensar el déficit hídrico, notado por las raíces, aunque este no haya sido percibido aún por las hojas³. Entre sus acciones se encuentra la de disminuir la turgencia de las células oclusivas y por tanto, su apertura, ya que favorece la salida de iones K^+ de las mismas por activación de una bomba H^+ - ATPasa.

El objetivo del cierre estomático debido al déficit hídrico es aumentar la eficiencia transpiratoria. Sin embargo, el cierre estomático también conlleva una disminución de la absorción de CO_2 , lo que puede ser contraproducente si nos referimos al aumento de la eficiencia fotosintética que persigue el cierre estomático.

Estas dos formas de resistencia a la desecación tendrán mayor o menor relevancia en función del momento del día: el cierre estomático será más determinante por el día, ya que los estomas se encuentran abiertos para favorecer el proceso de fotosíntesis (captación de CO_2); mientras que por la noche, cuando los estomas permanecen cerrados (en plantas C_3 y C_4), la resistencia cuticular es más determinante para evitar la pérdida de agua³.

- *Reducción del área foliar:* El déficit hídrico producirá una disminución en la turgencia de las células, limitando la expansión. El objetivo es disminuir la tasa transpiratoria y por tanto evitar la pérdida de agua por evaporación¹.

2. Factores ambientales

La **presión de vapor** (P_v) es la cantidad de agua que contiene el aire; Si la P_v del aire que rodea a la planta es elevada, la transpiración disminuirá y viceversa, ya que se trata de alcanzar un equilibrio entre las presiones. La P_v puede variar, inversamente, en función de la velocidad del aire y de la temperatura. Un aumento de la temperatura disminuirá la P_v y con ello aumentará la transpiración¹. Para comprender mejor el efecto de la velocidad del aire sobre la P_v , es necesario definir lo que se conoce como **capa límite** o **capa estacionaria**: *aire en calma que se encuentra casi saturado de vapor de agua, próximo a la superficie foliar*^{1,3}; la resistencia que ejerce sobre la transpiración, será mayor cuanto más gruesa sea la capa de aire en reposo que está en contacto con la superficie foliar. Por tanto, si la velocidad del aire aumenta, la capa límite será menor aumentando la transpiración¹.

Riesgos del déficit hídrico: cavitación y alteración de procesos metabólicos

1. Cavitación

Se dice que una planta cavita, cuando se rompen las fuerzas de cohesión del líquido xilemático, formándose burbujas en su interior, que se extienden rápidamente hasta producir una **embolia**. Esta embolia evitaría el movimiento del agua a través del vaso; sin embargo, el xilema minimiza este posible efecto porque posee unas punteaduras a través de las cuales puede moverse el agua y así evita que el conducto quede bloqueado. La cavitación es más frecuente en conductos anchos con punteaduras más grandes³.

El fenómeno de cavitación puede producirse por tres factores: patógenos (hongos), congelación (en la descongelación se forman burbujas de aire) y déficit hídrico. La causa principal es el déficit hídrico ya que el aumento de la transpiración aumenta la tensión en el vaso, creándose burbujas de aire que darán lugar a núcleos de cavitación. Para evitar o revertir las posibles embolias que se generan a lo largo del día, las plantas siguen distintas estrategias³:

- Plantas herbáceas: tratan de igualar la presión atmosférica con la presión del xilema mediante el aumento de la presión radical durante la noche. La presión radical se debe a la presión que ejerce el aumento de solutos en el xilema de las raíces, que favorece la absorción de agua y su ascenso a través del tubo xilemático. Esta presión radical será máxima en la noche por el cierre de estomas y disminuye en verano (por el aumento de la transpiración).

- Grandes árboles: en ellos la presión radical suele ser insuficiente, de manera que, para evitar la embolia, reducen la apertura estomática, disminuyendo así la transpiración, aunque ello conlleve una disminución en la absorción de CO₂.

2. Alteración de procesos metabólicos.

- *Generación de radicales.* La disminución en la asimilación de CO₂ por parte del cloroplasto, como consecuencia del cierre estomático, ralentizará las reacciones del ciclo de Calvin y con ello el consumo de NADPH y ATP, agotándose los niveles de NADP⁺ y ADP. La falta de regeneración de aceptores de electrones (NADP⁺, NAD⁺), convierte al oxígeno en el aceptor último de electrones de la cadena de transporte electrónico, aumentando la formación de especies reactivas de oxígeno (ROS) en el cloroplasto, como radicales superóxido (O₂^{•-}) y H₂O₂. La acumulación de ROS puede provocar daños oxidativos a nivel celular (Fig. 3)³.

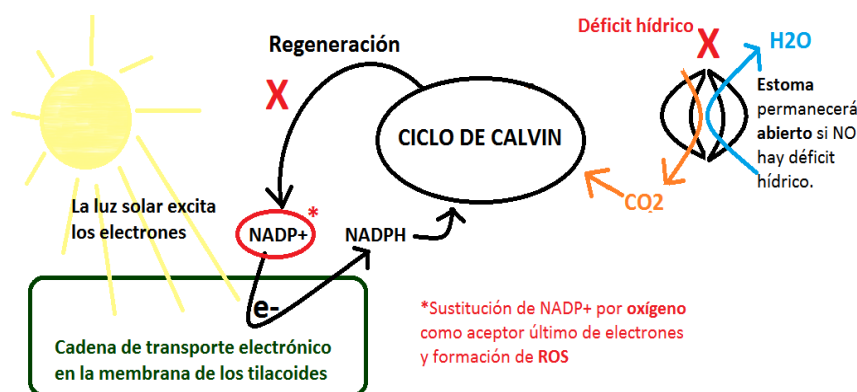


Figura 3. Formación de ROS en situación de déficit hídrico. En una situación de sequía, las rutas metabólicas se verán alteradas debido a la reducción de asimilación de CO_2 por parte del cloroplasto, bloqueándose las rutas que regeneran NADP^+ . En esta situación el oxígeno actuará como el último aceptor de electrones, formándose ROS y produciéndose daño oxidativo.

- **Inactivación de proteínas.** Los tejidos deshidratados están más oxidados, provocando la deshidrogenación de las proteínas. Una de las consecuencias sería la formación de puentes disulfuro entre ellas, perdiendo su actividad.

Mecanismos para resistir la sequía

1. Evitación del déficit hídrico en la planta.

1.1. *Escape a la sequía.* Es la estrategia que siguen las especies que tratan de completar su ciclo vital en la época húmeda, quedando en forma de latencia en la estación seca. Producen previamente semillas u órganos protegidos. Para ello adelantan la floración evitando la estación seca, como las terófitas. También hay plantas que entran en dormición vegetativa parcial durante el verano (malacófilas xerofíticas deciduas o semideciduas de verano) o que poseen órganos subterráneos (bulbos y rizomas) como las geófitas³.

1.2. *Conservación del agua.* Otras especies siguen estrategias para evitar la pérdida excesiva de agua o para almacenarla.

- **Reducción del área foliar.** El déficit hídrico produce un descenso en la turgencia de las células, disminuyendo tanto la expansión foliar como la elongación radicular y por tanto, la tasa de crecimiento. Una menor área foliar transpirará menos, permitiendo conservar más agua. Además, una hoja pequeña minimiza la capa límite con el objetivo de transferir calor de la hoja al aire durante la evaporación. Se debe tener en cuenta que la disminución en la tasa transpiratoria limitará el proceso de fotosíntesis por disminuir la incorporación de CO_2 ¹.

- **Abscisión foliar.** El área foliar de una planta varía tras la maduración de la misma. En situación de déficit hídrico se produce la senescencia e incluso abscisión de las hojas. Al disminuir el número de hojas, lo hará también la superficie de transpiración, lo que supone un ahorro en términos hídricos, para la planta¹.

- **Cierre estomático.** El cierre estomático supone uno de los mecanismos más rápidos para evitar la pérdida de agua en caso de déficit hídrico. Puede producirse por mecanismo

hidropasivo: las células oclusivas de los estomas pueden perder agua directamente por evaporación si el aire es muy seco; o por un mecanismo **hidroactivo:** cuando la planta se encuentra en un estado de deshidratación generalizado, la concentración de solutos aumenta, de forma que sale agua de las células oclusivas hacia otras zonas para equilibrar el potencial osmótico. Este mecanismo hidroactivo, puede ser activado, también, por la acción del ABA ya que origina cambios en la concentración de solutos, como se ha mencionado anteriormente. En ambos casos, la disminución del contenido hídrico de las células oclusivas disminuye su turgencia, produciendo el cierre estomático de forma rápida¹. Esta regulación estomática está más condicionada por el estado hídrico de la raíz y del suelo que por el de las hojas.

- Cutícula gruesa. El estrés hídrico induce la producción de una cutícula más gruesa mediante la deposición de ceras sobre la superficie foliar³.

- Disminución de la transpiración. Esto se consigue mediante hojas pequeñas, paralelas a los rayos solares, blanquecinas o de color claro y brillantes para disminuir la temperatura por reflejar la luz. Por otra parte, los **aceites esenciales** que aumentan la densidad de la capa límite, los **estomas en fondo de criptas** que mantienen un ambiente húmedo y el **enrollamiento de la hoja** por pérdida de turgencia, disminuyen la transpiración porque reducen el gradiente de Pv entre la hoja y el aire que la rodea³.

- Almacenamiento de agua. Las **plantas suculentas** tienen una pérdida de agua por transpiración despreciable debido a la cutícula gruesa que poseen y al cierre estomático por el día (plantas CAM), almacenando el agua en hojas, troncos y raíces muy vacuolados. Además, estas suelen tener raíces superficiales para aprovechar el agua disponible tras las escasas precipitaciones³.

1.3. *Mantenimiento de la absorción de agua.* La relación vástago-raíz está regulada por un equilibrio entre la fotosíntesis y la cantidad de agua incorporada. Este equilibrio se altera en situaciones de déficit hídrico, produciéndose un **crecimiento radicular hacia zonas húmedas** debido a dos motivos: en primer lugar, la inhibición de la expansión foliar disminuye el gasto energético por parte del vástago, de forma que gran parte de los productos generados (fotoasimilados) se redistribuyen hacia las raíces donde favorecen su crecimiento. Este efecto es menos significativo en plantas que se encuentran en periodo reproductivo ya que, en ese caso, dirigen los fotoasimilados hacia los frutos, en mayor medida que hacia las raíces. Esto podría explicar que las plantas sean mucho más sensibles al déficit hídrico durante el periodo reproductivo. En segundo lugar, la disminución del crecimiento radicular hacia zonas secas se debe a una pérdida en la turgencia de esas células, interrumpiendo su expansión y dirigiendo el crecimiento radicular hacia zonas húmedas¹.

Las raíces también pueden presentar adaptaciones para evitar el déficit hídrico: las partes de la raíz que atraviesan suelo muy seco pueden estar recubiertas por una capa impermeable para evitar la pérdida de agua. Por otra parte, algunas especies, como las pertenecientes a la familia de las Bromeliaceas, son capaces de aprovechar el agua de la niebla o del rocío gracias a los pelos que poseen en la superficie de sus hojas³.

2. Tolerancia al déficit hídrico

2.1. *Mantenimiento de la turgencia.* Las plantas consiguen mantener la turgencia gracias al ajuste osmótico. La turgencia permite el desarrollo de los procesos habituales de la planta. La disminución en el potencial hídrico que genera la sequía (entre otros factores de estrés) hace que la planta sintetice **compuestos osmoprotectores** que pueden promover la retención de agua en el citoplasma o estabilizar las membranas. En este ajuste osmótico intervienen iones (K^+ , Cl^-), solutos orgánicos con carga y lo que se conoce como **solutos compatibles** (moléculas orgánicas como derivados de prolina y betaína). Así mismo, los azúcares aumentarán la viscosidad del líquido intracelular para evitar que colapsen³.

2.2. *Tolerancia a la desecación.* Las plantas se pueden clasificar en dos grupos según el grado de desecación que son capaces de tolerar:

- **Poiquilohídricas:** Aquellas cuyos protoplasmas son capaces de soportar deshidrataciones y rehidrataciones sin sufrir daño, bien porque no se vean afectadas o porque sean capaces de recuperarse fácilmente. En este grupo encontramos líquenes, musgos, algas, helechos y algunas plantas vasculares³.
- **Homeohídricas:** Lo son la mayoría de las especies de plantas vasculares. No son capaces de soportar potenciales hídricos muy bajos causando en ellas daños irreversibles. Que estas plantas toleren o no la desecación depende, entre otros factores, de la acción del ácido abscísico y de la síntesis o no de “proteínas de deshidratación”³ o **dehidrinas**. Las dehidrinas son unas proteínas que se expresan en condiciones de déficit hídrico y se encuentran unidas a lípidos de membrana. Pueden estabilizar membranas, proporcionar residuos hidroxilados para unirse a proteínas en lugar del agua y regular el potencial osmótico al actuar como atrapadoras de agua en situaciones de alta osmolaridad⁴.

Vegetación mediterránea frente al cambio climático

El clima mediterráneo está presente en las zonas que rodean al mar del mismo nombre; también se encuentran regiones de clima mediterráneo en zonas costeras del oeste de América, Australia y África. El clima mediterráneo se caracteriza, a grandes rasgos, por tener periodos con una climatología bastante característica: inviernos fríos, primavera y otoño bastante

lluviosos con temperaturas templadas y un verano muy seco que además registra temperaturas bastante elevadas. Estas características que hemos descrito pueden no ser comunes a todas las regiones mediterráneas pues se considera que existe un amplio **macrobioclima mediterráneo**, cuya característica común es una sequía estival de, al menos, dos meses consecutivos. No podemos dejar de hacer referencia a la bioclimatología como ciencia que estudia la relación entre el clima y los seres vivos de la tierra, basada en la comunidad vegetal. La bioclimatología nos permite mostrar una relación entre la vegetación y el clima, así como aprovechar el valor predictivo que ofrecen las distintas unidades bioclimáticas⁵.

Principalmente es la impredecibilidad y escasez de precipitaciones lo que supone un desafío para las plantas de clima mediterráneo². El objetivo es encontrar un equilibrio entre aprovechar el agua del que dispondrán en un determinado momento a la vez que deben ser capaces de resistir largos periodos de sequía. Estas plantas cuentan con mecanismos de resistencia frente al estrés hídrico, que les permiten controlar la transpiración, pero manteniendo una tasa fotosintética suficiente para vivir.

Teniendo en cuenta que el cambio climático tiende a aumentar tanto la temperatura como la irregularidad y escasez de las lluvias, lo que conllevará a un aumento de la duración e intensidad de las sequías, conocer que mecanismos siguen estas plantas frente al estrés hídrico es de suma importancia para ser capaces de gestionar, de la mejor manera posible, los cambios asociados al calentamiento global.

El cambio climático consiste en una elevación de la temperatura de la tierra, que parece tener relación con el aumento en la emisión de gases de efecto invernadero. Ante esta situación, el Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático (IPCC), que estudian el impacto del cambio climático en toda su amplitud, han determinado en su quinto informe de evaluación que **los ecosistemas de tipo mediterráneo se encuentran entre los más vulnerables** debido al incremento de la temperatura, de las sequías y del riesgo de incendios. De hecho, los cambios en las especies dominantes, el aumento de la desertificación, etc. ya son visibles en la actualidad^{6,7}.

El CO₂ es el gas de efecto invernadero mayoritario, representando, en 2010, el 76% de estas emisiones⁷. Estas emisiones tienden a aumentar y hay cierta incertidumbre sobre sus consecuencias finales.

OBJETIVOS

El objetivo principal de este trabajo es conocer los mecanismos que poseen las plantas de clima mediterráneo para hacer frente al estrés hídrico.

Objetivos específicos:

- Hacer una recopilación bibliográfica de los estudios hechos hasta ahora acerca de las respuestas de las plantas frente al estrés hídrico en el clima mediterráneo.
- Discutir las posibles respuestas de las plantas ante un agravamiento del déficit hídrico debido al calentamiento global.

MATERIAL Y MÉTODOS

Para la realización del trabajo se ha llevado a cabo una revisión bibliográfica de artículos científicos, informes técnicos y libros especializados. Para ello se han utilizado bases de datos (Google Académico), capítulos de libros específicos, así como páginas webs institucionales y de centros de investigación.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

La aridez característica de los suelos mediterráneos hace necesario que las plantas de este clima sean capaces de resistir el déficit hídrico al que están habitualmente sometidas. Entre las dos estrategias que hemos descrito (evitación y tolerancia) parece ser que ambas coexisten en plantas adaptadas a este tipo de medios. Ante la impredecibilidad y escasez de las precipitaciones puede parecer que una estrategia tolerante es más rentable que una evitadora en términos de productividad⁸. Sin embargo, los mecanismos evitadores se están postulando como el mecanismo principal de resistencia, mientras que los tolerantes serían una complementación de este en muchos casos⁹. Esta aparente contradicción en la que los mecanismos evitadores resultan predominantes sería favorable para la planta, pues, supondría un ahorro energético.

Los cambios medioambientales previstos para las próximas décadas pueden ejercer distintos efectos sobre las plantas: procesos de migración, plasticidad fenotípica, selección natural de las especies mejor adaptadas o en el caso contrario, su extinción¹⁰.

Son muchos los estudios llevados a cabo, especialmente durante la última década del S.XX y principios del S.XXI. Los resultados obtenidos nos permiten llegar a la conclusión de que la resistencia a la sequía no depende de un solo factor sino de la combinación de varios de ellos. Uno de estos estudios agrupa a las especies en función de su comportamiento hídrico, lo que se traduce en diferentes respuestas tanto morfológicas como fisiológicas²:

- *Con comportamiento hidroestable*: Raíces profundas, hojas esclerófilas y baja tasa de transpiración (p.ej. *Quercus ilex* L. Fig. 4a). Son especies más sensibles a un aumento de la aridez.
- *Con comportamiento fluctuante*: Raíces someras y hojas malacófilas o ausentes en verano que mantienen una dormancia vegetativa parcial en periodo de sequía (p.ej. *Cistus ladanifer* L. Fig. 4b).



Figura 4. a) Vista de una dehesa propia de un clima mediterráneo continental, en la que suelen estar presentes encinas y alcornoques como representantes de este paisaje <https://viajaresmaravilloso.wordpress.com/2012/01/11/la-dehesa-extremena/> (24/01/17) b) Vista de una formación arbustiva y densa, en la que se puede observar en primer plano *C. ladanifer* (Fotografía V. Camarasa, <https://vicentecamarasa.wordpress.com>).

Independientemente de las clasificaciones establecidas, las especies que se ha visto que tienen una mayor supervivencia ante el estrés hídrico son:

- Especies con raíces someras y decíduos de verano².
- Arbustos con hojas aciculiformes o en escama (p. ej. géneros *Calluna* y *Erica*)². Les permiten perder menos agua a través de la transpiración aunque la ganancia de carbono puede verse comprometida.
- Leguminosas de tallo verde fotosintético. Tienen una gran capacidad de asimilación de carbono y por ello son resistentes a la fotoinhibición. Esta propiedad les permite ser especies invasivas en ambientes de clima mediterráneo con elevadas temperaturas, déficit hídrico o elevada luminosidad, puesto que en el caso de que se produzca la abscisión foliar o cierre estomático, el tallo permitirá mantener la asimilación de carbono necesaria para realizar sus funciones. Dentro de estas especies podemos encontrar especies como *Cytisus scoparius* (L.) Link o *Retama sphaerocarpa* (L.) Boiss^{11, 12, 13} (Fig.5).

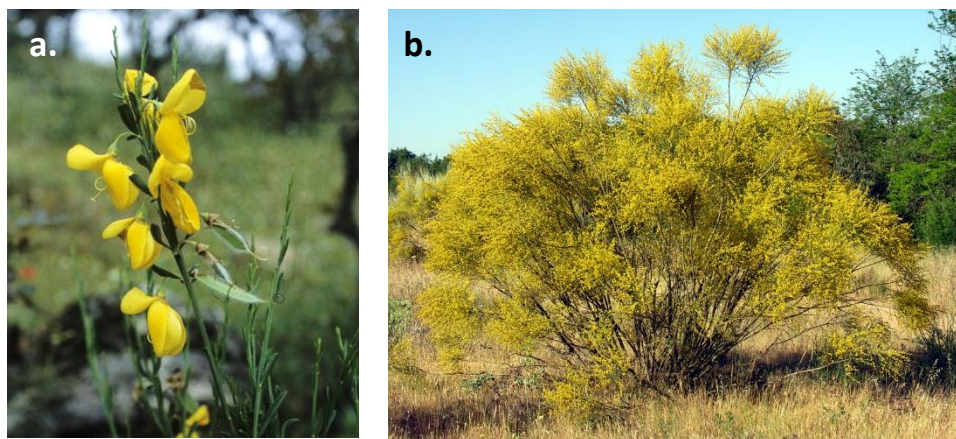


Figura 5. a) Detalle de *Cytisus scoparius* (Fotografía de F. Dominguez Lozano, <http://escalera.bio.ucm.es/recursos/bioimagenes>) y b) *Retama sphaerocarpa* (<http://www.plantasyhongos.es/herbarium>) son especies pertenecientes a la familia de las Fabaceas, que poseen un **tallo verde fotosintético**. Esta característica les hace muy resistentes a la sequía. Suelen encontrarse formando maquias densas.

Existen además otras **respuestas morfológicas** a nivel de la parte aérea de las plantas (fundamentalmente hojas) y **fisiológicas** que han sido estudiadas en recientes investigaciones.

Una de las adaptaciones morfológicas estudiadas es la presencia o no de **hojas lobuladas**¹⁴. Las hojas lobuladas tienen una menor superficie de evaporación, pero también una menor superficie de captación de luz. Esto es beneficioso en el clima mediterráneo ya que en él, el factor limitante es el agua y no tanto la luz². También favorecen que pase luz hacia zonas más bajas del bosque, mejorando la eficacia fotosintética del mismo¹⁵. Sin embargo, este tipo de hojas tienden a reducir la capa límite, aumentando la transpiración, lo que sería contraproducente haciéndolas más susceptibles a la desecación.

Como respuesta fisiológica cabe destacar un estudio realizado sobre dos árboles típicos mediterráneos acerca de la **eficiencia en el uso de agua** (WUE) basándose en la técnica de discriminación isotópica del carbono¹⁶.

En la atmósfera coexisten dos isótopos de carbono, ^{12}C y ^{13}C en una proporción 98,9% y 1,1% respectivamente. En condiciones de disponibilidad suficiente de agua, la planta fija sólo el ^{12}C y vuelve a liberar a la atmósfera el isótopo pesado (^{13}C), de manera que en la corteza de la planta encontraremos que $^{13}\text{C} < ^{12}\text{C}$. Cuando se produce una situación de déficit hídrico en la que la planta cierra los estomas, esta fija todo el carbono que tiene disponible, bien sea el isótopo 12 o 13, pues la entrada de CO_2 se encuentra limitada. Esto se traduce en una menor **discriminación isotópica del carbono** ($\Delta^{13}\text{C}$), por lo que se dice que cuanto menor sea la discriminación, mayor es la eficiencia en el uso de agua¹⁷.

Ante una situación de sequía, la prioridad para las plantas será, como hemos visto, ser capaces de sobrevivir a la escasez de agua a la que se enfrentan, pero no debemos olvidar que

también es importante conocer que uso hacen las plantas del agua del que disponen, es decir, la eficiencia con la que utilizan el agua. Para ello se han comparado los isótopos C^{13} y C^{12} en la corteza de una especie evitadora (*Pinus halepensis* Mill.) y una tolerante (*Quercus ilex* L.) propias del clima mediterráneo, mostrando esta última más eficiencia en el uso de agua, puesto que muestra una discriminación isotópica del carbono menor¹⁶.

Esta eficiencia en el uso del agua hace referencia al individuo ya que se mide a partir de la proporción de carbono absorbido y agua transpirada por unidad de área foliar¹⁸. Si se quisiera extrapolar este concepto a nivel de comunidad o ecosistema, sería suficiente comparar el consumo hídrico con la productividad del mismo².

Por otro lado, entre las **plantas leñosas y herbáceas** también se han observado tendencias distintas. Las plantas leñosas suelen seguir estrategias tolerantes y así aumentan la eficiencia del uso del agua; las herbáceas siguen un comportamiento evitador, aprovechando la época de más lluvias¹⁹. Analizando estos dos comportamientos a nivel de ecosistema, carecería de sentido que algunas plantas trataran de maximizar esa eficiencia en el uso de agua, puesto que el agua que las tolerantes no utilicen, será utilizada por las evitadoras. Sin embargo, como esta estrategia de maximizar la eficiencia en el uso del agua está relacionada con una menor incidencia de cavitación y embolias, las plantas que tardan más en crecer y dar frutos, la utilizan, garantizando así un margen de seguridad más amplio para completar su desarrollo².

Dentro de las especies leñosas, una de las clasificaciones más utilizadas es la que las agrupa en especies caducifolias y perennifolias, estudiándose las estrategias que siguen frente al estrés hídrico:

Las **especies caducifolias** (*Quercus pyrenaica* Willd. y *Quercus faginea* Lam., Figs. 6a y b) seguirían una estrategia derrochadora, en la que la transpiración y la tasa fotosintética es alta; así son capaces de aprovechar las impredecibles lluvias². Dentro de este grupo, *Crataegus monogyna* Jacq. y *Pyrus bourgaeana* Decne. siguen la misma tendencia pero con una respuesta estomática menor, responsable de una abscisión foliar temprana, por las embolias generadas en el xilema²⁰. Este hecho pone de manifiesto el riesgo de embolias y abscisión foliar temprana en especies que mantienen una tasa fotosintética elevada.

Las **especies perennifolias** (*Q. ilex* y *Quercus suber* L., Figs. 6c y d) disminuirán el intercambio gaseoso por una respuesta estomática rápida, evitando así que la diferencia excesiva en el gradiente de potencial hídrico produzca cavitación. Al igual que no se pierde vapor de agua a través de las hojas, tampoco se captará CO_2 , lo cual pone en duda que en estas

especies el balance de carbono a lo largo del año sea favorable ante un agravamiento de la sequía (es decir, que actúen como sumideros de carbono)².

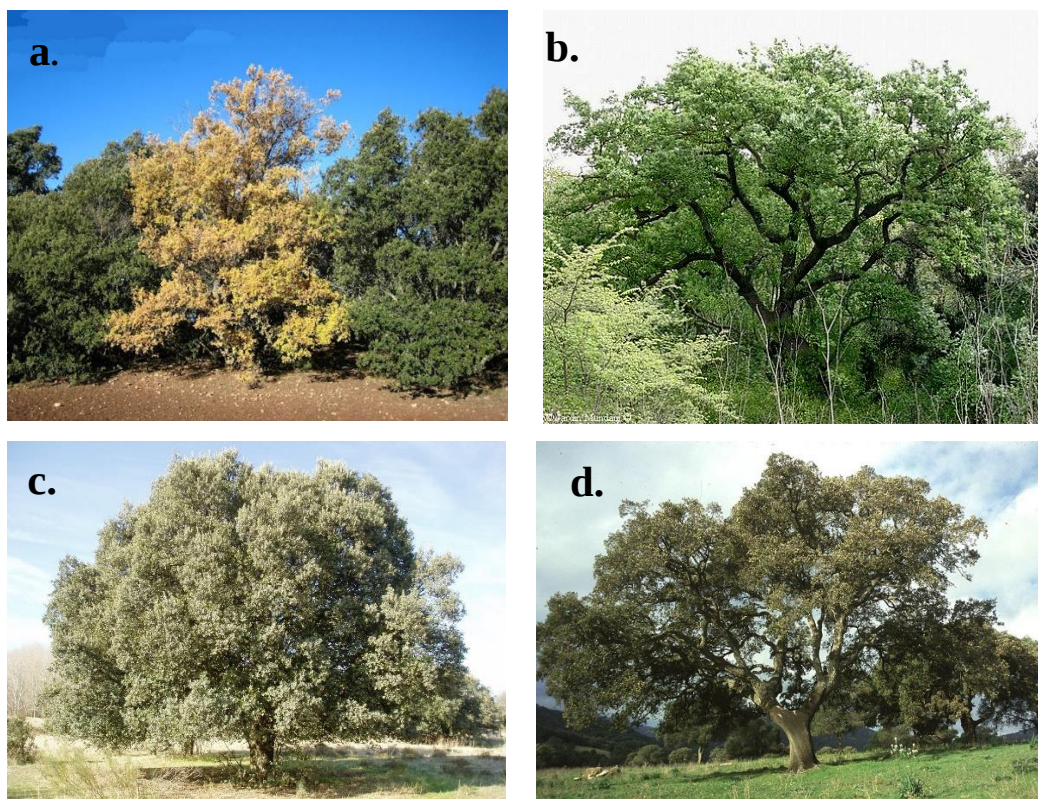


Figura 6. Representación de las especies leñosas clave en el clima mediterráneo. Especies caducifolias: a) *Q. pyrenaica* (Melojo, Fotografía de S.González <http://www.apatita.com>); b) *Quercus faginea* (Quejigo, <http://reforestacionlibre.weebly.com>) y especies perennifolias c) *Q. ilex* <http://www.riomoros.com>) y d) *Q. suber* (alcornoque, Fotografía de A.Pecino, <http://www.centrobtalcornocales.com>)

Ante estos datos, parece evidente que las especies perennifolias presentan un mayor margen de seguridad y por tanto, más capacidad para sobrevivir al déficit hídrico.

La encina como especie clave en los ecosistemas mediterráneos

La encina (*Q. ilex*) es un árbol perennifolio de la familia de las Fagaceas, siendo uno de los representantes más importantes en los bosques mediterráneos²¹. Por ello ha sido utilizado como modelo en muchos de los estudios realizados para prever los efectos del cambio climático en regiones de clima mediterráneo.

Como hemos mencionado, *Q. ilex* tiene un comportamiento hidroestable (raíces profundas, hojas esclerófilas y baja conductancia estomática). Estudios que comparan la resistencia de *Q. ilex* (encina), *Phillyrea latifolia* L. (labiérnago negro) y *Arbutus unedo* L. (madroño) frente a la sequía, muestran que la especie más afectada fue la encina, con una mayor mortandad, una menor absorción de CO₂ y una disminución de la tasa fotosintética en las horas centrales del día²². La diferencia más importante con respecto al madroño fue la disminución en la cantidad de hojas y con ello, el crecimiento del diámetro de los árboles en un 30% y 55%

respectivamente, siendo estos efectos inapreciables en el labiérnago negro. Como consecuencia de la pérdida de superficie foliar, disminuyó la asimilación de carbono. Sin embargo, el madroño fue el que más redujo la producción de frutos.

Con estos datos, parece lógico que el aumento de la sequía en zonas de clima mediterráneo a causa del calentamiento global supondría una sustitución de la encina como especie dominante del bosque mediterráneo, en favor del labiérnago negro. Sin embargo, el labiérnago negro no es capaz de resistir temperaturas muy bajas como si lo hace la encina. En estas zonas, se mantendría la encina en la medida que sea capaz de recuperarse del estrés por déficit hídrico. Debemos tener en cuenta que esta capacidad de recuperación va disminuyendo tras sufrir varios episodios de sequía².

Los bosques como sumideros de carbono y reguladores del régimen de precipitaciones

Los bosques han sido considerados siempre como sumideros de CO₂. Una parte muy importante de esta función la realizan los árboles, captando CO₂ para realizar la fotosíntesis y así generar biomasa. En momentos de sequía, al cerrar los estomas para evitar la excesiva transpiración, la tasa fotosintética disminuye. En esta situación, el bosque no sólo no actuaría como sumidero de carbono, sino que por el contrario, puede convertirse en fuente de emisión de carbono, al romperse el equilibrio y no pudiendo contrarrestar el carbono emitido debido a su propia respiración y a la descomposición de la materia orgánica. La importancia de esto radica en que uno de los motivos del calentamiento global es el aumento de los niveles de CO₂².

El incremento constante en la emisión de CO₂ por parte de las actividades humanas, hace más que nunca necesario que los bosques actúen como sumideros de carbono, de forma que contrarresten las emisiones que producimos. Sin embargo, puede establecerse un ciclo en el que el aumento de gases de efecto invernadero aumente la temperatura, con ello el déficit hídrico y se produzca el cierre estomático, convirtiéndose los bosques en emisores de carbono, lo que supone un problema para los ecosistemas.

Además, los bosques pueden tener efecto sobre la humedad relativa del mismo, influyendo incluso en su propio **régimen de precipitaciones**. También podría llegar a tener efecto a nivel local. Este proceso tiene lugar si la cantidad de agua del suelo es suficiente como para permitir una evotranspiración elevada²³.

Migración y extinción de especies

Los cambios de temperatura favorecen la migración de las especies, tanto altitudinal como latitudinalmente, hacia hábitats más adecuados para su desarrollo, hecho constatado en los anteriores cambios climáticos². En el último siglo ya se han registrado migraciones

altitudinales como la sustitución de *Festuca aragonensis* Willk. por *Juniperus communis* L. y *Cytisus oromediterraneus* Rivas Mart et al. en el sistema central de la Península Ibérica²⁴.

Esta variación en la distribución de las especies favorece la supervivencia de muchas de ellas, pero las que originariamente se encontraban en el límite superior se extinguirán, al no poder ascender más y no resistir el aumento de temperatura al que están sometidas. Además, el aumento de la temperatura en el límite inferior, atraería a especies termófilas².

La posibilidad de establecer la migración como una alternativa frente al estrés debido al calor (asociado a la sequía), tiene algunas limitaciones: el aumento de la temperatura se está produciendo a una velocidad tal que en muchos casos no hay tiempo suficiente para que se produzca el cambio de localización gradual de las especies. Además, la fragmentación del territorio limita la capacidad de migración real²⁵. Por ello los resultados de los estudios parecen indicar que, si las predicciones se cumplen, la disminución en la densidad arbórea será más significativa que el aumento de especies a mayor altitud²⁶.

CONCLUSIONES

1. La resistencia de las plantas mediterráneas al estrés hídrico se debe, a la **cooperación de varios mecanismos** que tienden a realizar un uso eficiente del agua.
2. Es posible la **clasificación** de las especies en función de las estrategias que siguen frente al déficit hídrico, lo que facilita su estudio.
3. Es difícil predecir la evolución de los ecosistemas mediterráneos ante un agravamiento de la sequía. La **migración, la plasticidad fenotípica, la adaptación y la extinción** serían posibles respuestas, pero tienen limitaciones. Conocer que plantas resistirán mejor la nueva situación climática es importante para afrontarla de la manera más eficiente y tratar de evitar la extinción de especies.
4. Refiriéndonos a los **grupos funcionales leñosos de clima mediterráneo**, los más afectados serían los esclerófilos, mientras que los mejor adaptados serían los caméfitos, malacófilos xerofíticos y deciduos de verano. Dentro de los esclerófilos hay estudios que destacan la posible sustitución de especies arbóreas locales (*Pinus sylvestris* L., o *Quercus ilex* L.), por esclerófilos arbustivos (*Pistacia lentiscus* L. y *Phillyrea latifolia* L.). Los más afectados por el agravamiento de la sequía serían los esclerófilos lauroides (p. ej. *Myrtus*, *Arbutus*, *Viburnum*)².
5. Finalmente, hay estudios que respaldan la utilización de las especies más sensibles al déficit hídrico como biomarcadores de la situación climática en tiempo real²⁷.

BIBLIOGRAFÍA

1. Taiz, L. y Zeiger, E. 2002. Fisiología del estrés. En: Fisiología Vegetal (Vol.II). Universitat Jaume I, Castelló de la Plana.
2. Valladares, F., Vilagrosa, A., Peñuelas J., Ogaya, R., Camarero, J.J., Corcuera, L., Sisó, S., Gil-Pelegrín, E. 2004. Estrés hídrico: ecofisiología y escalas de la sequía. Páginas: 163-190 En: Valladares, F. Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante. Ministerio de medio ambiente, Egraf, S.A., Madrid.
3. Azcón-Bieto, J. y Talón M. 2008. Fundamentos de fisiología vegetal 2ªEd. McGraw-Hill Interamericana de España, S.A.U., Madrid.
4. Rangel Fajardo, M.A. 2009. Anatomía y tolerancia a la desecación de las semillas de cacao. Tesis Doctoral, Colegio de postgraduados Montecillo, México.
5. Rivas-Martínez, S. 2000. Worldwide Bioclimatic Classification System. Phytosociological Research Centre, Universidad Complutense de Madrid, Spain.
6. http://www.mapama.gob.es/es/ceneam/recursos/mini-portales-tematicos/quinto-informe-ipcc--grupo-2_tcm7-356437.pdf
7. Camino, E.R., Ruggeroni, J.R.P. y Hernández, F.H. 2014. Quinto informe de evaluación del IPCC: Bases físicas. Tiempo y Clima, 11(1)
8. Martinez-Ferri, E., Balaguer, L., Valladares, F., Chico, J.M. y Manrique, E. 2000. Energy dissipation in drought-avoiding and drought-tolerant tree species at midday during the Mediterranean summer. Tree Physiology 20: 131-138.
9. Levitt, J. 1980. Responses of plants to environmental stresses. Academic Press, New York.
10. Matesanz, S. y Valladares, F. 2014. Ecological and evolutionary responses of Mediterranean plants to global change. Environ. Exp. Bot. 103, 53–67.
11. Nilsen, E. T. 1992. The influence of water stress on leaf and stem photosynthesis in *Spartium junceum* L. Plant Cell and environment 15: 455-461.
12. Haase, P., Pugnaire, F.I., Clark, S.C. y Incoll, L.D. 1999. Diurnal and seasonal changes in cladode photosynthetic rate in relation to canopy age structure in the leguminous shrub *Retama sphaerocarpa*. Functional Ecology 13:640-649.
13. Valladares, F. y Pugnaire F.I. 1999. Tradeoffs between irradiance capture and avoidance in semiarid environments simulated with a crown architecture model. Annals of Botany 83:459-470.
14. Sisó S., Camarero J.J. y Gil-Pelegrín E. 2001. Un nuevo medidor de flujo de alta presión para la estimación de la resistencia hidráulica en brotes completos de plantas leñosas. Invest. Agr.: Sist. Recur. For., 10(1): 127-139.

15. Valladares, F. 1999. Architecture, ecology and evolution of plant crowns. Páginas:121-194
En: Pugnaire F.I. y Valladares F. Handbook of functional plant ecology. Marcel Dekker, NewYork.
16. Ferrio, J. P., Florit, A. Vega, A. Serrano, L. y Voltas, J. 2003. D13C and tree-ring width reflect different drought responses in *Quercus ilex* and *Pinus halepensis*. Oecologia 442: 512–518.
17. Medrano, H., Bota, J., Cifre, J., Flexas, J., Ribas Carból, M. y Gulías, J. 2007. Eficiencia en el uso del agua por las plantas. Investigaciones Geográficas, v.43, p.63-84.
18. Lambers, H., F. S. Chapin III y Pons, T.L. 1998. Plant physiological ecology. Springer Verlag, York PA.
19. Chaves, M. M., J. S. Pereira, J. Maroco, M. L. Rodriguez, Ricardo, C.P.P.P., Osorio, M. L., Carvalho, I., Faria T. y Pinheiro, C. 2002. How plants cope with water stress in the field: photosynthesis and growth. Annals of Botany 89: 907-916.
20. Martinez-Vilalta, J., Prat E., Oliveras I. y Piñol J. 2002b. Xylem hydraulic properties of roots and stems of nine Mediterranean woody species. Oecologia 133: 19-29.
21. Terradas, J. 2001. Ecología de la vegetación. De la ecofisiología de las plantas a la dinámica de comunidades y paisajes. Ed. Omega, Barcelona.
22. Mediavilla, S. y Escudero, A. 2003. Stomatal responses to drought at a Mediterranean site: a comparative study of co-occurring woody species differing in leaf longevity. Tree Physiology 23: 987-996.
23. Millán, M. M. 2002. El ciclo hídrico en el Mediterráneo: un estudio del efecto de las masas arboladas. Páginas: 19-45 En: J. Charco, edit. La regeneración natural del bosque mediterráneo en la Península Ibérica. ARBA-Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
24. Sanz-Elorza, M. et al. 2003. Changes in the high-mountain vegetation of the Central Iberian Peninsula as a probable sign of global warming. Annals of Botany 92: 273-280.
25. Alados, C., Aich, A. El., Papanastasis, V., Ozbek, H., Navarro, T., Freitas, H., Vrahnakis, M., Larrosi, D. y Cabezudo, B. 2004. Change in plant spatial patterns and diversity along the successional gradient of Mediterranean grazing ecosystems. Ecological Modelling, 180, 523-535.
26. Camarero, J. J. 1999. Growth and regeneration patterns and processes in *Pinus uncinata* Ram treeline ecotones in the Pyrenees and in an isolated population in the western distribution limit in Spain. University of Barcelona, Barcelona.
27. Larcher, W. 1995. Physiological plant ecology. Ecophysiology and stress physiology of functional groups. Springer-Verlag, Berlín-Heidelberg.