

## CAPÍTULO 6

### Estrés hídrico: ecofisiología y escalas de la sequía

**Fernando Valladares, Alberto Vilagrosa, Josep Peñuelas, Romá Ogaya, Jesús Julio Camarero, Leyre Corcuera, Sergio Sisó y Eustaquio Gil-Peigrín**

**Resumen.** *Estrés hídrico: ecofisiología y escalas de la sequía.* El clima mediterráneo impone una doble adversidad a los sistemas biológicos: la limitación hídrica y la irregularidad (impredecibilidad) de las precipitaciones, y esta adversidad se verá incrementada por el cambio climático. Las plantas muestran ante el estrés hídrico respuestas que tienden a evitarlo o bien mecanismos o adaptaciones que permiten tolerarlo, y ambas estrategias coexisten en sistemas mediterráneos donde las especies que sufren un mayor estrés durante la sequía son las que muestran una mayor transpiración y viceversa. Existen rasgos ecofisiológicos que están correlacionados dando lugar a grupos funcionales de especies que responden de forma similar a la sequía. La combinación de raíces profundas, hojas esclerófilas con una conductancia estomática y una transpiración cuticular bajas permite un comportamiento hidroestable, como el que se observa en la encina, mientras que las raíces someras están asociadas con hojas malacófilas o ausentes en verano y dan lugar a un comportamiento ecofisiológico fluctuante. Si bien la resistencia a la cavitación con el incremento del déficit hídrico es importante en la tolerancia de la sequía no siempre determina la supervivencia en condiciones de campo. La sequía disminuye significativamente la capacidad para secuestrar carbono atmosférico, y, contrariamente a un paradigma extendido, disminuye la eficiencia en el uso del agua de ciertos encinares cuando ésta eficiencia se calcula a nivel de ecosistema y no de hoja. El bosque afecta a la humedad relativa e incluso al régimen de precipitaciones local, pudiendo dar lugar a un ciclo en el que el bosque favorece las condiciones hídricas para que se mantenga el propio bosque, lo cual puede ser empleado en la gestión de sistemas bien documentados como las laderas costeras mediterráneas. El grupo funcional más sensible a un recrudecimiento de la aridez es el de los esclerófilos, particularmente los relictos del Terciario, mientras que los grupos funcionales favorecidos serían caméfitos y arbustos decíduos de verano y malacófilos xerófitos. El incremento de aridez daría lugar a cambios evolutivos y a migraciones altitudinales y latitudinales en las especies mediterráneas si fuera más lento, pero según las predicciones actuales es más probable que dé lugar a cambios en la dominancia de las especies del bosque y a extinciones locales. Diversas evidencias señalan un declinar de la encina acelerado por el creciente estrés hídrico, lo cual requiere de la recuperación de la gestión tradicional del monte bajo y del encinar así como de actuaciones silvícolas integradas y apoyadas en evidencia científica para conservar estos y otros bosques mediterráneos en un escenario de cambio global.

**Summary.** *Water stress: ecophysiology and scales of drought.* Mediterranean climate imposes a double adversity to the biological systems: drought and erratic (unpredictable) rainfalls. And this double adversity is expected to be increased by global climate change. Plants exhibit responses to drought aimed at either avoiding or tolerating it, and both strategies (avoidance and tolerance) co-occur in Mediterranean ecosystems, where species that exhibit higher water stress are in general those with higher transpiration rates. Many ecophysiological traits are correlated giving rise to functional groups of species according to their response to drought. The combination of deep roots with sclerophyllous leaves exhibiting a reduced stomatal conductance and cuticle transpiration leads to a hydrostable behaviour, such as that observed in Holm oak, while shallow roots and malacophyllous leaves, sometimes absent during the summer, leads to a fluctuating ecophysiological behaviour. Even though resistance to cavitation at increasing water deficits is important for drought tolerance, it is not always linked to increased survival in the field. Drought significantly reduce the capacity of vegetation to sequester atmospheric carbon, and, contrary to an extended paradigm, it reduces water use efficiency of Holm oak forests when this efficiency is estimated at the whole ecosystem level and not at the leaf level. Forests influence relative humidity of the air and even the local precipitation regime, giving rise to a cycle in which the forest favours local hydric conditions required by the forest itself. This should be considered in the management of areas such as coastal Mediterranean slopes where this cycle has been well-documented. The functional group more sensitive to an increase of aridity is that of sclerophylls, particularly those that are Tertiary relicts, while the groups that would be favoured by the expected climate change are those of chamaephytes, summer deciduous shrubs and malacophyllous xerophytic plants. The increase in aridity could lead to evolutionary changes and latitudinal or altitudinal migrations, but current rates of change, which are expected to increase, are too fast, so changes in relative abundances of species and even local extinctions are more likely. Several pieces of evidence suggest that Holm oak forests are declining, particularly when aridity is coupled with the abandonment of traditional practices. Thus, an integrated, adaptive and scientifically-based forestry management of these and other Mediterranean forests is required if they are to be conserved in a global change scenario.

## 1. Introducción

La idea de estrés en general y de estrés hídrico en particular es central para comprender el funcionamiento y la evolución de los sistemas mediterráneos (Mitrakos 1980). A la característica climática general de déficit hídrico, particularmente durante el verano, hay que añadir una notable fluctuación interanual en los regímenes de temperaturas y lluvias, lo cual magnifica el efecto del estrés hídrico al ser poco o nada predecible cuando, con qué intensidad y bajo qué temperaturas tendrá lugar la sequía. Por ejemplo, el porcentaje de variación de las medias móviles ponderadas de 30 años de la pluviometría de la España atlántica es del 11-15%, mientras que es del 25-30% en la España mediterránea (Rodó y Comín 2001). Esta escasa predecibilidad climática hace difícil que los organismos puedan anticiparse al momento más adverso y estar fisiológica y morfológicamente bien preparados. Por ello resulta fácil de justificar el valor adaptativo en zonas de clima mediterráneo de un uso conservativo de los recursos, caracterizado por una respuesta en general poco pronunciada y encaminada más al ahorro y la tolerancia que al gasto y la productividad (Valladares *et al.* 2000). No obstante, esto es un posible paradigma no del todo cierto en muchos casos, ya que, como veremos, especies perennifolias como la encina, con una productividad baja o moderada y en principio muy capaces de tolerar estreses ambientales, no parecen mejor adaptadas para sobrellevar la sequía

que especies caducifolias o semidecíduas de verano capaces de aprovechar con intensidad los poco predecibles pulsos de benignidad particularmente en primavera. Y la tendencia de esta doble adversidad climática, por limitante y por impredecible, es a incrementar. De hecho, y sin necesidad de recurrir a las predicciones de modelos climáticos, ya se ha constatado en el Mediterráneo occidental una disminución significativa de la precipitación en las últimas décadas del siglo XX (Maheras 1988). El aumento de la sequía no será el resultado sólo de una menor precipitación anual, sino también de un patrón de distribución estacional diferente, con lluvias torrenciales e irregulares de escasa utilidad para el rendimiento del ecosistema, que tenderán a aumentar durante el invierno, seguidas de largos períodos secos, que tenderán a aumentar durante el verano (Rambal y Debussche 1995, Reichstein *et al.* 2002). Además, la disponibilidad real de agua para las plantas disminuirá durante el siglo XXI debido al incremento de evapotranspiración como consecuencia del incremento de temperatura (IPCC 2001). El aumento de 2-4° C previsto para mediados del siglo XXI conllevará un incremento de evapotranspiración de 200-300 mm, el cual agravará la sequía y comprometerá la supervivencia de formaciones mediterráneas que ya se encuentran en el límite de sus posibilidades desde el punto de vista hídrico (De Luis *et al.* 2001, Martínez-Vilalta *et al.* 2002a). Si estos cambios climáticos serán importantes a nivel de comunidades establecidas, a nivel de reclutamiento de individuos juveniles pueden ser incluso más preocupantes. En este sentido, analizando el éxito de las reforestaciones en el levante peninsular, Vallejo *et al.* (2000) han observado que períodos superiores a 120 días sin precipitaciones significativas (mayores de 5 mm) producen tasas de mortalidad superiores al 80%, independientemente de la especie.

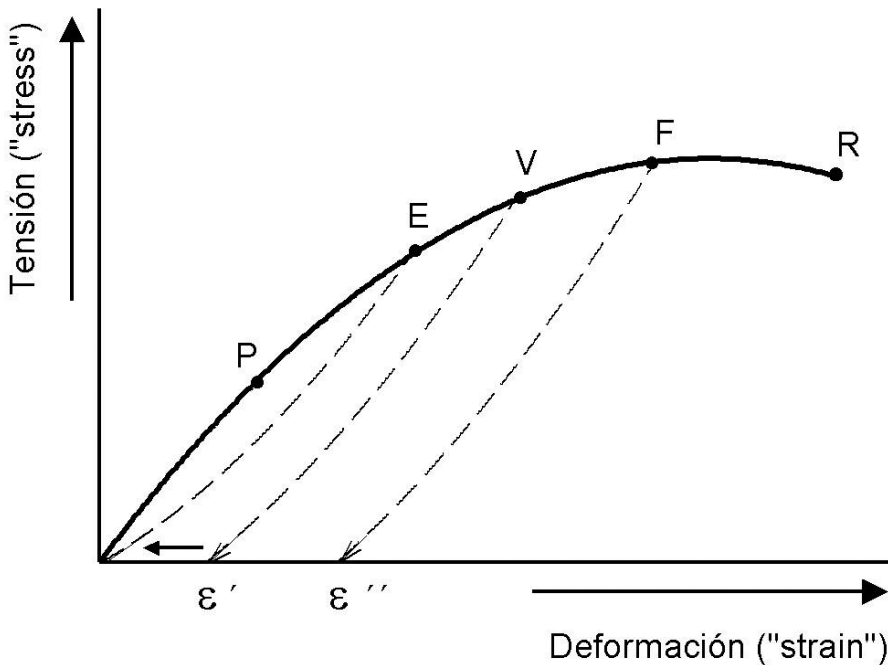
En este capítulo desarrollaremos conceptos básicos relacionados con la respuesta general al estrés, para pasar a continuación a describir las estrategias presentes entre las distintas especies de plantas para sobrevivir en condiciones de estrés hídrico. Se revisarán las respuestas fisiológicas y morfológicas de las plantas mediterráneas ante la sequía y se discutirán los principales grupos funcionales y su sensibilidad diferencial al cambio climático. Se mencionarán brevemente las distintas escalas desde la hoja hasta el dosel que están implicadas en la respuesta ante la escasez de agua, y qué relaciones recíprocas existen entre la cubierta forestal, el micro y el macroclima, para acabar resumiendo las perspectivas que este aún fragmentado conocimiento ecológico plantea sobre la gestión de las masas arboladas ibéricas ante un incremento de aridez.

## 2. Respuestas generales al estrés

El estudio de las respuestas de las plantas al estrés es un aspecto fundamental de la fisiología ambiental o ecofisiología, la cual se propone conocer cómo las plantas funcionan en sus ambientes naturales y cuáles son los patrones que determinan su distribución, supervivencia y crecimiento (Kramer y Boyer 1995, Lambers *et al.* 1998, Ackerly *et al.* 2002). Cuando una planta está sometida a unas condiciones significativamente diferentes de las óptimas para la vida se dice que está sometida a *estrés*, si bien las diferentes especies o variedades difieren en sus requerimientos óptimos y por tanto en su susceptibilidad a un determinado estrés (Hsiao 1973, Levitt 1980). Además, hay períodos o etapas del desarrollo, como el estadio de plántula, donde las especies pueden ser particularmente sensibles (o insensibles) a un estrés determinado. El conocimiento de los mecanismos de resistencia al estrés permiten comprender los procesos evolutivos implicados en la adaptación de las plantas a un ambiente adverso como el mediterráneo y predecir hasta cierto punto la respuesta vegetal al incremento de la adversidad asociada en muchos casos al cambio global. Además, pueden ser aplicados para mejorar las características de las plantas tanto en su fase de cul-

tivo como en la selección de variedades que se ajusten a unos requerimientos ambientales determinados o, simplemente, en mejorar la productividad de una especie (Kozłowski *et al.* 1991, Nilsen y Orcutt 1996).

En sistemas biológicos se ha adoptado el concepto físico de tensión-deformación (*stress-strain*) para analizar los procesos que ocurren cuando una planta se encuentra sometida a una situación de estrés. El estrés biológico sería cualquier factor ambiental capaz de producir una deformación (*strain*) potencialmente nociva en un organismo (Levitt 1980). La deformación o *strain* sería la extensión o compresión -respuesta al estrés- resultante de una tensión o *estrés* determinado al que está sometida una planta (Fig. 6.1). Evidentemente, esto se trata de una analogía, ya que en sistemas biológicos no se producirá una extensión o compresión, sino una respuesta del organismo a escala funcional que intentará minimizar el efecto del estrés. La respuesta de organismo puede ser una deformación o cambio físico (e.g. rotura de membranas celulares, flujo citoplasmático, etc.) o una deformación química (e.g. cambios en la síntesis de metabolitos). Por lo tanto, la resistencia al estrés en una planta se podría definir como la tensión necesaria para producir una determinada deformación, y un valor que se suele utilizar como medida de resistencia al estrés es el DL50, o el punto donde se produce la muerte del 50% de los individuos (Levitt 1980). Si nos fijamos en la curva resultante de la respuesta a un estrés (Fig. 6.1), la primera parte, hasta el punto P, correspondería a una respuesta proporcional que se establece entre el incremento del estrés y la deformación. Más allá del punto P, la respuesta no es proporcional y si la tensión continúa de forma muy acentuada se llegará a producir una deformación muy severa, y una vez pasado el punto de límite de resistencia del

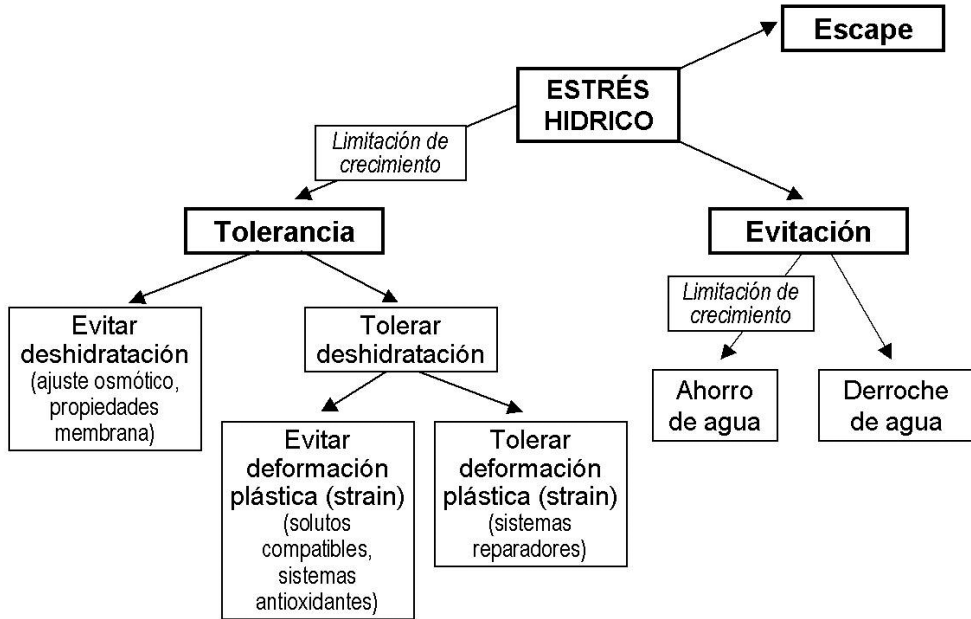


**Figura 6.1.** Esquema conceptual que representa la relación física entre la tensión y la deformación (*“stress-strain”*) de materiales y que puede ser empleado para describir los procesos que ocurren en una planta en condiciones de estrés. P, fase de respuesta proporcional entre la tensión y la deformación; E, límite de elasticidad del material; V, límite de la deformación elástica (*“elastic strain”,  $\epsilon'$* ); F, límite de la deformación plástica (*“plastic strain”,  $\epsilon''$* ); R, límite de resistencia del material. Elaborado a partir de Levitt (1980), Glaser (2001) y Larcher (1995).

material (R) la planta sufrirá un daño permanente y tendría comprometida la supervivencia. La respuesta es reversible si no se sobrepasa el punto o límite de elasticidad (E). Es decir, la respuesta del sistema volverá automáticamente a las condiciones iniciales cuando el estrés deje de actuar (e.g. cierre estomático ante la falta de agua). La deformación que se produce (i.e. los cambios estructurales o funcionales como respuesta al continuado incremento de la tensión) será, pues, de dos tipos: una deformación elástica (hasta el punto V), donde se produce una deformación ( $\epsilon'$ ) que, en caso de desaparecer el estrés, recuperará las condiciones iniciales (respuesta reversible); o una deformación plástica (hasta el punto F), donde la deformación persistirá a pesar de desaparecer el estrés ( $\epsilon''$ ) (respuesta irreversible). La deformación plástica produciría la típica respuesta de *endurecimiento* de las plantas frente a unas condiciones ambientales adversas, muy aprovechada en la producción comercial de plantas en viveros, mientras que la deformación elástica representaría *aclimatación*, generalmente mediada por rasgos fisiológicos (ver plasticidad y flexibilidad fenotípica en el Capítulo 12). Este concepto difiere del concepto de *adaptación* ya que no implica la variación de un carácter de forma que afecte al genotipo y pueda transmitirse a la descendencia (Jones y Jones 1989, Pianka 2000).

### 3. Estrategias frente al estrés hídrico

La disponibilidad hídrica está considerada como el principal factor que afecta la actividad de las plantas en ecosistemas mediterráneos (Di Castri *et al.* 1981, Blondel y Aronson 1999). Esta falta de agua o déficit hídrico sería la tensión o estrés que actuaría sobre las plantas, y toda tensión produce dos tipos de respuesta en los organismos: respuestas que tienden a evitar o prevenir la tensión (mecanismos evitadores) y mecanismos o adaptaciones que permiten soportar o resistir el estrés (mecanismos tolerantes) (Fig. 6.2). En las plantas, las respuestas o mecanismos para afrontar esta situación, han sido denominados estrategias, y son características de cada especie (Larcher 1995). Diversos autores han realizado clasificaciones más o menos extensas en las cuales se definen las principales estrategias de las especies que pueden denominarse en general mecanismos de resistencia. Estas clasificaciones, aunque utilizan diferentes nomenclaturas, se refieren a mecanismos similares (Cuadro 6.1). En 1980, Jacob Levitt describió extensamente los dos tipos de estrategias de resistencia al déficit hídrico: la *estrategia evitadora de la sequía* y la *tolerante de la sequía* y cómo los mecanismos ecofisiológicos de resistencia se articulaban entorno a cada una de las estrategias (Cuadro 6.2). Las especies evitadoras de la sequía serían especies homeohídricas (comportamiento hídrico estable) o bien “reguladoras” en el sentido de Hickman (1970), ya que regulando la transpiración evitarían tensiones excesivas en el xilema, mientras que las especies tolerantes serían “conformistas” según este mismo autor. Otro tipo de estrategia, no considerado por muchos autores como de auténtica resistencia al déficit hídrico, es la *estrategia elusiva o de escape* de la sequía, que es aquella donde las plantas completan su ciclo vital antes de la llegada del estrés hídrico y, por lo tanto, el período desfavorable lo pasan en forma de semilla. Esta estrategia es típica de los terófitos. No obstante, dentro de esta estrategia de escape cabe incluir especies que entran en una dormancia vegetativa parcial durante el período de sequía, como las jaras (malacófilos xerofíticos deciduos o semideciduos de verano) o las gramíneas rizomatosas (e.g. *Stipa*, *Lygeum*, *Brachypodium*). En las otras dos estrategias, las plantas soportan el período desfavorable en estadio vegetativo activo. Las especies con estrategia tolerante serían para Levitt las plantas que toleran que el estrés llegue a afectar en sus tejidos. Estas especies tienen mecanismos que minimizan o eliminan la deformación (*strain*) que pueden sufrir como consecuencia del estrés, alcanzando un equilibrio termodinámico con el estrés sin sufrir daños. Los mecanismos de tolerancia son muy específicos de la deformación que se pro-



**Figura 6.2.** Ante el estrés hídrico caben tres respuestas posibles: escapar, evitarlo o tolerarlo. Mientras todas las estrategias de tolerancia conllevan una limitación mayor o menor del crecimiento, solo la estrategia de ahorro de agua conlleva un crecimiento limitado en el caso de la evitación del estrés. Las especies que derrochan agua son en general más productivas y tienen mecanismos que les permiten una eficaz extracción del agua del sustrato y una elevada conductividad hidráulica interna para abastecer con rapidez toda la parte aérea de la planta. Esto les confiere una gran competitividad, pero no es siempre una estrategia viable en medios secos, particularmente cuando la carencia de agua es crónica. En estas condiciones predominan las especies tolerantes del estrés hídrico.

duzca, desencadenándose diferentes modos de resistencia e incluso llegando a ser toleradas las deformaciones plásticas (Cuadro 6.2). Un aspecto importante de esta estrategia son los mecanismos reparadores de ese estrés, que la planta tiene que poner en funcionamiento cuando éste ha dejado de actuar (Levitt 1980).

En la estrategia evitadora del estrés hídrico las plantas previenen o minimizan la penetración del estrés en sus tejidos, ya que éstos son muy sensibles a la deshidratación. Las especies que siguen esta estrategia o bien maximizan la absorción de agua (e.g. sistemas radicales profundos) o bien minimizan las pérdidas de agua (cierre de estomas rápido y sensible a ligeros descensos del contenido hídrico de los tejidos o al potencial hídrico, valores en general bajos de conductancia estomática, paredes celulares poco elásticas que inducen cambios rápidos de potencial hídrico en respuesta a pequeñas pérdidas de agua, hojas pequeñas, bajas tasas de transpiración), por lo que dentro de esta estrategia encontraríamos dos mecanismos evitadores: uno por derroche de agua, el cual permite mantener hidratados los tejidos en plena sequía siempre que el acceso al agua del suelo y su distribución interna por el xilema no sea limitante, y otro por ahorro de agua (Fig. 6.2; Cuadro 6.2). Ambos mecanismos mantienen a las plantas dentro del estado de turgor, con potenciales hídricos relativamente altos. Cuando las condiciones de déficit hídrico se acentúan, los derrochadores no pueden mantener las elevadas tasas de transpiración, y o bien se vuelven ahorradores o bien el individuo muere (Levitt 1980, Kozlowski *et al.* 1991).

**CUADRO 6.1.**

**Nomenclatura de las estrategias hídricas.** La respuesta de las plantas ante el déficit hídrico ha sido clasificada y denominada de diversas formas, si bien muchas de ellas son equivalentes. Aquí se muestran las equivalencias de los términos y clasificaciones más empleados. Se incluye en cursiva el término inglés originalmente empleado por el autor.

Denominación del mecanismo o estrategia por distintos autores					
	Levitt (1980)	Turner (1986)	Kozłowski et al. (1991)	Jones (1992)	Larcher (1995)
Descripción	Resistencia a la sequía <i>Drought resistance</i>	Resistencia a la sequía <i>Drought resistance</i>	Tolerancia a la sequía <i>Drought resistance</i>	Tolerancia a la sequía <i>Drought resistance</i>	Resistencia a la sequía <i>Drought resistance</i>
Especies que completan el ciclo vital antes del período de estrés	Evasión <i>Escape</i>	Evasión <i>Escape</i>	Evitación <i>Avoidance</i>	Evitación <i>Avoidance</i>	Elusiva de sequía (árido-pasiva) <i>Drought evading (arido-passive)</i>
Especies que evitan la deshidratación celular	Evitación <i>Avoidance</i>	Tolerancia con alto potencial hídrico <i>Tolerance with high <math>\Psi</math></i>	Aplazamiento de deshidratación <i>Dehydration postponement</i>	Evitación <i>Avoidance</i>	Evitadora de desecación (árido-activa) <i>Desiccation avoidant (arido-active)</i>
Especies que toleran la deshidratación celular	Tolerancia <i>Tolerance</i>	Tolerancia con bajo potencial hídrico <i>Tolerance with low <math>\Psi</math></i>	Tolerancia de deshidratación <i>Dehydration tolerance</i>	Tolerancia <i>Tolerance</i>	Tolerante de desecación (árido-tolerante) <i>Desiccation tolerant (arido-tolerant)</i>

Una vez que una planta determinada está ya sometida a estrés hídrico debe ser capaz de resistirlo, bien por mecanismos tolerantes o bien por mecanismos evitadores (Cuadro 6.2). Pero cuál de las dos estrategias es más exitosa en ambientes áridos? Diversos trabajos muestran que ambas estrategias son exitosas, ya que co-existen en especies adaptadas a ambientes deficitarios hídricamente, como los hábitats mediterráneos (Davis y Mooney 1986b, Davis y Mooney 1986a, Lo Gullo y Salleo 1988, Rambal 1994, Abril y Hanano 1998, Nardini et al. 1999). Sin embargo, como señala Levitt (1980), las plantas han evolucionado hacia el desarrollo de mecanismos que evitan el déficit hídrico, mientras que los mecanismos tolerantes serían un factor que complementaría a los mecanismos anteriores. De esta forma, el desarrollo de mecanismos evitadores eficientes permitiría no solo sobrevivir al estrés sino continuar creciendo y desarrollándose en condiciones de agua limitante. Los mecanismos para evitar el estrés serían más exitosos que los tolerantes en climas áridos ya que evitarían cualquier tipo de deformación (“strain”) elástica o inelástica y los costes energéticos asociados. Sin embargo, dado que una planta no es perfectamente impermeable a las pérdidas de agua, necesita mecanismos que le permitan tolerar un cierto déficit hídrico en sus tejidos. No obstante, y aunque las plantas deben desarrollar ambas estrategias, cada especie vegetal tiende a desarrollar principalmente una de las dos estrategias. Los

**CUADRO 6.2.**

**Mecanismos de respuesta al estrés hídrico.**—A continuación se relacionan los principales mecanismos de tolerancia (TOL) o evitación (EVIT) del déficit hídrico según: Levitt (1980), Turner (1986), Kozlowski et al. (1991), Jones (1992), Larcher (1995), Ludlow (1987), Prasad (1996), Boyer, (1996), Nilsen & Orcutt (1996). Leyenda: RWC, contenido hídrico relativo; SLW, peso específico foliar; Y: potencial hídrico.

Rasgo	Estrategia
<b>Hojas</b>	
– Mantenimiento de $\Psi$ alto	EVIT
– Mantenimiento de $\Psi$ bajo	TOL
– Cierre de estomas a RWC alto	EVIT
– Cierre de estomas a RWC bajo	TOL
– Fuerte cierre de estomas al mediodía	EVIT
– Baja absorción de la radiación	EVIT
– Alta capacitancia foliar	EVIT
– Baja conductancia cuticular	EVIT
– Alto SLW	EVIT
– Poca cantidad de hojas	EVIT
– Abscisión foliar durante el estrés	EVIT
<b>Raíces</b>	
– Raíces profundas	EVIT
– Gran densidad de raíces	EVIT
– Alta superficie de absorción en relación con baja superficie transpirante	EVIT
– Raíces suberificadas	EVIT
– Alta relación biomasa radical / biomasa aérea	EVIT
– Sistema radical dual	EVIT
– Alto peso específico radical	EVIT
– Alta conductividad hidráulica	EVIT
<b>Anatomía/Metabolismo</b>	
– Tejidos sensibles a deshidratación (RWC letal > 50%)	EVIT
– Tejidos resistentes a deshidratación (RWC letal < 25%)	TOL
– Resistente a la cavitación del xilema	TOL
– Pequeño tamaño celular	TOL
– Ajuste osmótico	TOL
– Alta elasticidad pared celular	TOL
– Capacidad de rebrote	TOL
– Resistencia a la disfuncionalidad de membrana celular	TOL
– Acumulación sustancias osmoprotectoras (prolina, betaína,...)	TOL
– Sistemas antioxidantes	TOL
– Estabilidad pigmentos fotosintéticos	TOL
– Alta fotoinhibición	TOL

trabajos en los que se evalúan las estrategias hídricas de las plantas se apoyan en el análisis de variables diversas, desde las relaciones hídricas a nivel celular (Lo Gullo y Salleo 1988, Rhizopoulou y Mitrakos 1990, Nardini *et al.* 1999), hasta el intercambio de vapor de agua y CO<sub>2</sub> entre la planta y la atmósfera (Tenhunen et al. 1987, Acherar y Rambal 1992, Beyschlag *et al.* 1992, Sala y Tenhunen 1994), y, más recientemente, la vulnerabilidad a la cavitación por embolias producidas cuando el déficit hídrico impone una tensión excesiva en los vasos del xilema (Salleo y Lo Gullo 1989, Salleo et al. 1996, Nardini y Pitt 1999, Nardini y Tyree 1999, Tyree 1999, Vilagrosa et al. 2003).

## 4. Respuesta de las plantas mediterráneas ante la sequía

### 4.1. Plántulas versus adultos, laboratorio versus condiciones de campo

La mayor parte de los estudios sobre los que se apoya nuestro conocimiento ecofisiológico de la respuesta de las plantas mediterráneas al estrés hídrico han sido realizados con plántulas, lo cual introduce un importante sesgo a la hora de interpretar las estrategias hídricas desarrolladas por la vegetación leñosa mediterránea. La proliferación de estudios ecofisiológicos con plántulas de árboles y arbustos mediterráneos (e.g. Broncano *et al.* 1998, Leiva y Fernandez-Ales 1998, Corcuera *et al.* 2002, Valladares *et al.* 2002, Vilagrosa *et al.* 2003) se debe en buena medida a la relativa facilidad de su manejo frente a la complejidad logística de estudios semejantes con ejemplares arbóreos. Sin embargo, se ha visto en diversos trabajos que tanto la estrategia hídrica como las diferencias entre especies pueden variar significativamente a lo largo del desarrollo, particularmente en plantas leñosas longevas. Por ejemplo, las plántulas de *Quercus ilex* y *Q. faginea* muestran una estrategia menos conservadora del uso del agua que los adultos, y las diferencias entre ambas especies son más significativas entre ejemplares adultos que entre plántulas (Mediavilla y Escudero 2004). La convergencia en la fase de plántula hacia una estrategia menos conservadora, ligada a un mayor crecimiento, ha sido interpretada como una respuesta evolutiva a la competencia con las plantas herbáceas durante las fases iniciales de establecimiento de estas especies. El estado de desarrollo o la edad biológica de la planta tiene una serie de efectos sobre las medidas fisiológicas y morfológicas que se denominan de deriva ontogenética y que deben ser bien estimados y comprendidos antes de generalizar los resultados para una especie o variedad determinada (ver Capítulos 7 y 12).

### 4.2. Correlaciones e interacciones entre el estrés hídrico y otros estreses: la necesidad de experimentos en condiciones naturales

La respuesta ante el estrés hídrico está estrechamente correlacionada con la respuesta al estrés térmico y lumínico, y suele generar un estado de mayor resistencia de la planta ante estos estreses aún antes de que lleguen a producirse (Valladares y Pearcy 1997). Esta respuesta general está mediada por hormonas, principalmente por el ácido abscísico (Larcher 1995, Terradas 2001). En un estudio comparativo de cuatro especies de árboles mediterráneos que coexistían en zonas áridas del Maestrazgo (*Quercus ilex*, *Q. coccifera*, *Pinus halepensis* y *Juniperus phoenicea*) se observó que la evitación del estrés hídrico se correlaciona con la evitación del estrés lumínico (fotoinhibición) y, de forma análoga, la tolerancia del estrés hídrico se correlaciona con la tolerancia del estrés lumínico (Martinez-Ferri *et al.* 2000). Ambas formas de tolerancia estuvieron asociadas con el mantenimiento de una actividad fotosintética sostenida pero baja, mientras que la evitación de ambos tipos de estrés estuvo asociada con una actividad fotosintética más dinámica, con momentos del día o estaciones del año de elevadas tasas fotosintéticas seguidos de momentos o estaciones de escasa o nula actividad. La ocurrencia simultánea de estreses hídricos, lumínicos y térmicos (ver Capítulos 12 y 13) y las correlaciones e interacciones encontradas en las respuestas ecofisiológicas correspondientes hace que sean necesarios estudios experimentales con manipulaciones o diseños factoriales en condiciones naturales o al menos realistas, para disociar los efectos de cada uno y ver hasta que punto es la respuesta a la sequía, y no a otros factores o a la combinación de los mismos, lo que realmente determina las estrategias funcionales de la vegetación mediterránea frente al estrés.

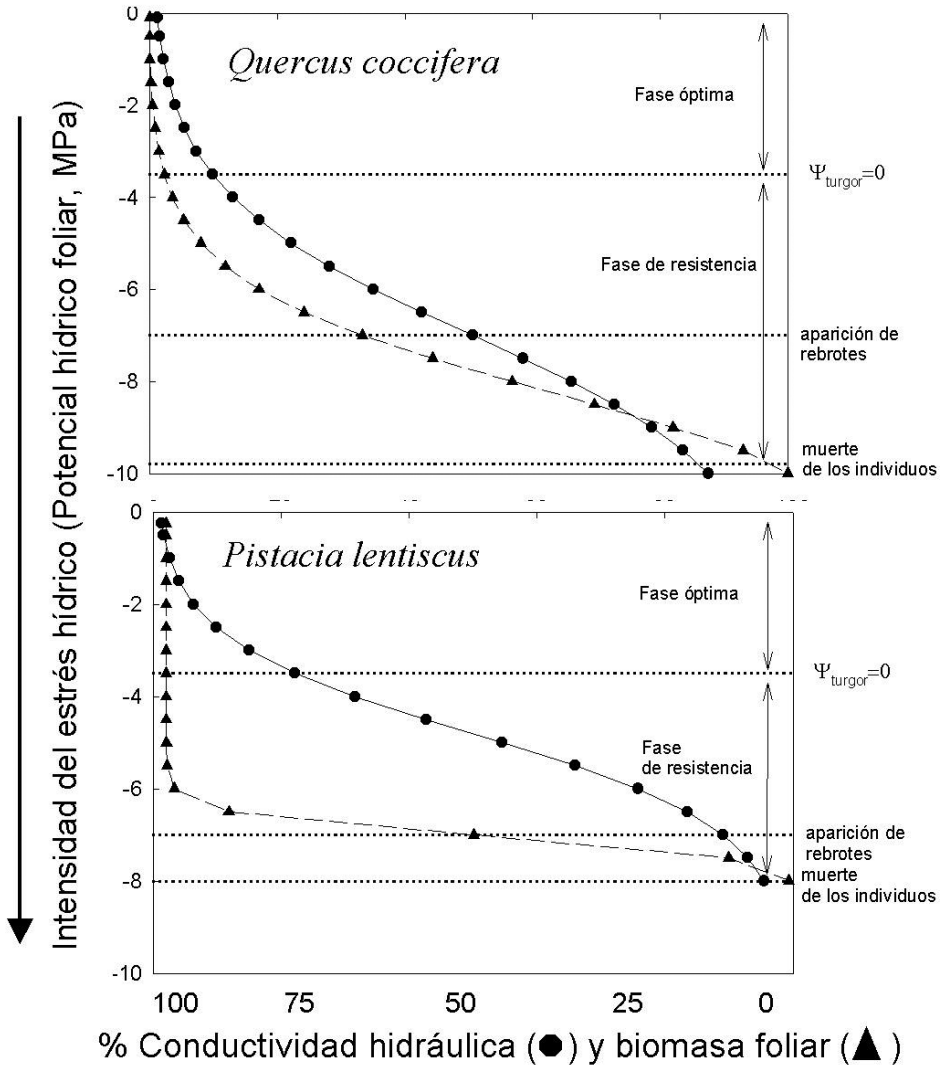
### 4.3. Ecofisiología y arquitectura hidráulica

Las plantas pueden amortiguar o responder a las oscilaciones en la disponibilidad de agua mediante respuestas de cuatro tipos: i) variando la superficie foliar por la que el agua se trans-

pira y se pierde, ii) controlando la pérdida de agua por unidad de superficie foliar mediante los estomas, iii) modificando la conductividad hidráulica entre las distintas partes de la planta para minimizar las embolias, iv) adaptando el sistema radicular para mejorar la captación de agua. Las tres primeras respuestas suelen estar estrechamente coordinadas entre si, y se desarrollarán en esta sección. El cuarto tipo de respuesta está relacionado con el déficit hídrico que la planta realmente sufre en condiciones de campo y será abordado en una sección posterior.

El estudio de las relaciones hídricas mediante las denominadas curvas de presión-volumen que se obtienen al ir midiendo el potencial hídrico durante la desecación de una planta o de un tallo (Tyree 1999, Corcuera *et al.* 2002) permite comprender importantes aspectos de la estrategia de cada especie frente al estrés hídrico, especialmente cuando estas curvas pueden relacionarse con la arquitectura hidráulica de cada especie, es decir con la conductividad hidráulica de cada parte de la planta, y con la pérdida de área foliar y el punto crítico de supervivencia del individuo a medida que avanza el déficit hídrico. La pérdida de conductividad hidráulica y de biomasa foliar a medida que aumenta el déficit hídrico fueron estudiadas en *Quercus coccifera* y *Pistacia lentiscus* (Fig. 6.3) (Vilagrosa *et al.* 2003). En la evolución de estas variables con el avance de la desecación se observaron dos fases: una fase óptima desde plena hidratación hasta la pérdida de turgencia ( $\Psi_{\text{turgor}}=0$ ) y una fase de resistencia, donde se produjeron fenómenos de cavitación del xilema y las plantas debieron regular la biomasa foliar para evitar la muerte del individuo. De acuerdo con los postulados de Hsiao (1973), la fase óptima sería la fase donde  $\Psi_{\text{turgor}} > 0$ , y durante esta fase la planta mostraría respuestas orientadas a evitar el estrés hídrico regulando la conductancia estomática. En esta fase las respuestas ante el estrés serían respuestas elásticas ya que en el momento que retornasen las condiciones de hidratación, la planta volvería a las condiciones iniciales. Superado el punto de pérdida de turgencia ( $\Psi_{\text{turgor}} = 0$ ), la planta se encontraría en la fase de resistencia al estrés hídrico. Con el incremento de las condiciones de déficit hídrico se sobrepasa el límite elástico de resistencia y se produce una deformación en la planta, en este caso la pérdida de conductividad hidráulica por cavitación del xilema y la pérdida de biomasa foliar. Si las condiciones estresantes mejoran, la planta puede rebrotar y por lo tanto recuperar biomasa foliar. En este caso se trataría de una deformación relativamente elástica, ya que si la planta no puede recuperar la conductividad hidráulica completa posiblemente no recupere la biomasa foliar inicial y se trataría en realidad de una deformación plástica. En caso de que persistan las condiciones de estrés, la planta sobrepasaría el límite de resistencia del material produciéndose la muerte del individuo. Volviendo al estudio comparativo de las dos especies, mientras *P. lentiscus* mostró una estrategia de derroche hídrico conservando su superficie foliar hasta casi alcanzar el valor de crisis hidráulica, *Q. coccifera*, con una estrategia de ahorro de agua, ajustó su área foliar gradualmente a medida que se acentuaba el estrés hídrico (Fig. 6.3) (Vilagrosa *et al.* 2003). En contra de lo obtenido en otros estudios, la especie que mostró menor mortandad de plántulas en condiciones de sequía (*P. lentiscus*) fue la mas susceptible de cavitación y la que operó con menores márgenes de seguridad. Esta estrategia de mayor riesgo le permite aprovechar mejor que otras especies episodios breves e impredecibles de buena disponibilidad hídrica, por ejemplo tras una tormenta.

En un estudio comparativo de la arquitectura hidráulica de nueve especies leñosas que coexistían en un bosque mediterráneo catalán, se comprobó que mientras *Ilex aquifolium*, *Phillyrea latifolia* y *Juniperus oxycedrus* fueron resistentes a la cavitación del xilema provocada por la sequía, especies como *Quercus ilex*, *Arbutus unedo* y *Acer monspessulanum* fueron mucho mas vulnerables (Martínez-Vilalta *et al.* 2002b). Se observó además que esta diferente vulnerabilidad a la cavitación estuvo correlacionada con los potenciales hídricos que cada especie mostraba en el campo, confirmando la existencia de estrategias hídricas diferen-



**Figura 6.3.** Pérdida de conductividad hidráulica debida a la cavitación del xilema y pérdida de biomasa foliar (valores relativos entre 0 y 100%) a medida que aumenta el déficit hídrico en *Quercus coccifera* y *Pistacia lentiscus*. Se observan dos fases: una fase óptima desde plena hidratación hasta la pérdida de turgencia ( $\Psi_{turgor}=0$ ) y una fase de resistencia, donde se producen los fenómenos de cavitación del xilema y las plantas deben regular la biomasa foliar para evitar la muerte del individuo. Mientras *P. lentiscus* muestra una estrategia de derroche hídrico conservando su superficie foliar hasta casi alcanzar el valor de crisis hidráulica, *Q. coccifera*, con una estrategia de ahorro de agua, ajusta su área foliar gradualmente a medida que se acentúa el estrés hídrico. Elaborado a partir de Vilagrosa *et al.* (2003).

tes que hacen que especies que crecen juntas pasen la sequía estival con distintos niveles de estrés y con márgenes de seguridad ante embolias también diferentes.

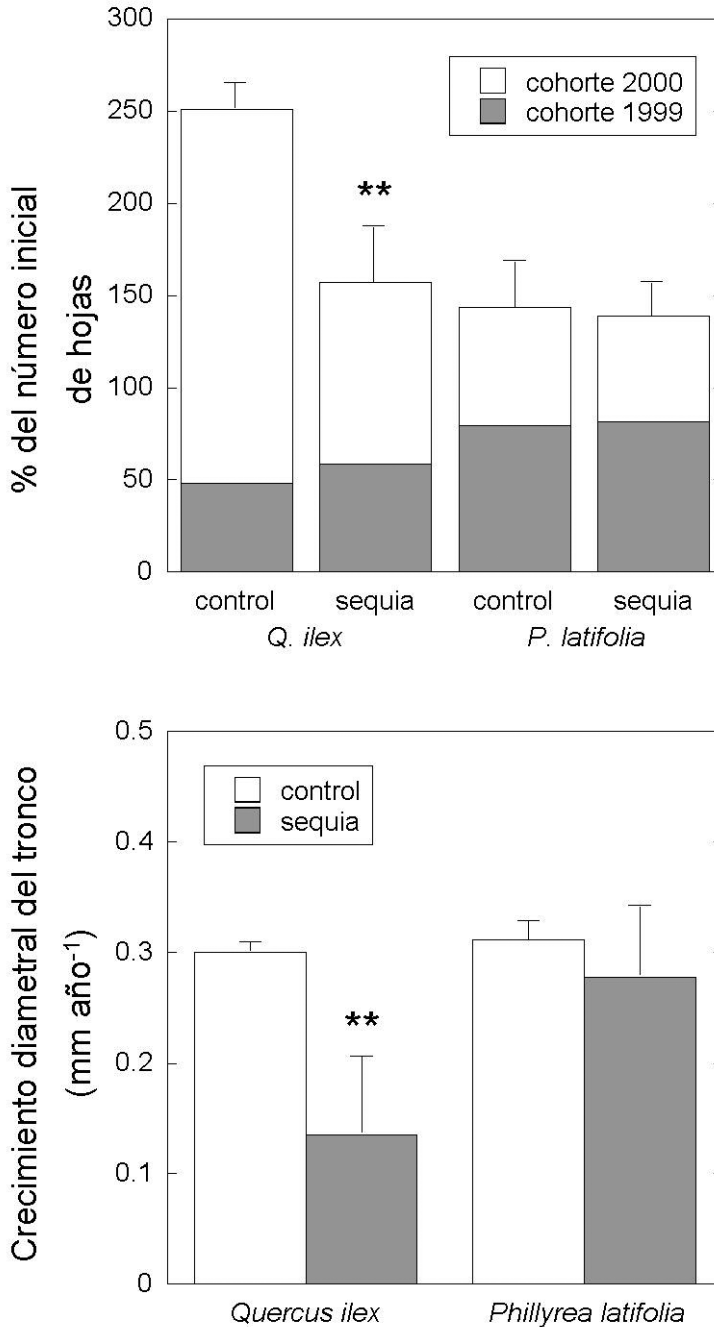
En otro estudio ecofisiológico que se proponía explicar los mecanismos subyacentes a los efectos de las fuertes sequías de 1994 y 1998 en tres especies de pino (*Pinus nigra*, *P. pinaster* y *P. sylvestris*) se encontró que a pesar de las significativas diferencias en la mortandad debida a la sequía, la conductividad hidráulica máxima y la vulnerabilidad a las embolias eran prácticamente idénticas en las tres especies (Martínez-Vilalta y Piñol 2002). Sin embargo, la

especie más afectada por la sequía (*P. sylvestris*) tenía una menor conductividad hidráulica por unidad de área foliar, lo cual, al generar mayores gradientes de potencial hídrico durante la transpiración y dar lugar a mayores niveles de embolia, se propuso como el mecanismo causante de la mayor mortandad de esta especie durante sequías intensas (Martínez-Vilalta y Piñol 2002).

#### **4.4. Supervivencia, fotosíntesis y crecimiento bajo limitaciones hídricas: coexistencia y posibles reemplazamientos de especies**

Los efectos de la sequía sobre la vegetación mediterránea se han estudiado no sólo en los rasgos ecofisiológicos más característicos como el intercambio gaseoso, la conductividad hidráulica o el potencial hídrico durante los períodos más secos del año, sino también en la propia supervivencia de los ejemplares de una población y en el crecimiento de las plantas supervivientes bien en años particularmente secos o bien en simulaciones experimentales de sequía. En un encinar montano de la Sierra de Prades (Tarragona), se ha realizado un experimento de inducción de sequía a nivel de parcela. Para ello se han cavado trincheras que desvían el agua de escorrentía de los horizontes superficiales del suelo, y se han instalado plásticos que recogen y desvían el agua de lluvia fuera de la parcela. El resultado es una disminución de aproximadamente el 15% de la humedad del suelo (Ogaya *et al.* 2003). Dos años después del tratamiento, la mortalidad observada fue reducida (un 2,5% en promedio, considerando las tres especies dominantes: encina –*Quercus ilex*–, labiérnago negro –*Phillyrea latifolia*– y madroño –*Arbutus unedo*–) y afectó principalmente a la encina. El tratamiento comportó una disminución sutil de las tasas fotosintéticas sólo apreciable durante las horas centrales del día (de como máximo un 20% y sólo en determinadas estaciones del año en la encina), y de la eficiencia fotoquímica durante los períodos más fríos del año (Ogaya y Peñuelas 2003). En cambio, comportó una más drástica reducción de la cantidad total de hojas en encina (30%) y ninguna disminución en el labiérnago negro (Fig. 6.4). Como resultado, el tratamiento de sequía redujo el crecimiento diametral de los árboles de encina en un 55%, pero no se observaron reducciones significativas en el labiérnago negro. Esta reducción afectó principalmente a las clases diamétricas intermedias, ya que las encinas más pequeñas presentaron unos crecimientos muy bajos incluso en las parcelas control, y las más grandes presentaron una gran variabilidad en el patrón de crecimiento. La posición en el dosel arbóreo también determinó el efecto de la sequía inducida, siendo las encinas suprimidas las que se vieron más afectadas. Todo ello se tradujo en una menor capacidad para secuestrar carbono atmosférico y acumular nueva biomasa (1,9 Mg ha<sup>-1</sup> y 1,1 Mg ha<sup>-1</sup> en las parcelas control y sequía respectivamente). La producción de flores y frutos disminuyó ligeramente en la encina y más claramente en otras especies del bosque como el madroño. La aparición de diversos estadios fenológicos fue también alterada por la sequía experimental, especialmente en el madroño, cosa que podría afectar las relaciones tróficas con las demás especies del ecosistema. Los efectos de la sequía no fueron pues iguales para todas las especies (Fig. 6.4), resultando favorecidas las más tolerantes a la sequía y al calor como el labiérnago negro en detrimento de las más sensibles como la encina.

Se ha constatado en varias ocasiones que especies con diferentes susceptibilidades a la cavitación, y por tanto capaces de operar en condiciones de sequía con márgenes de seguridad hidráulica muy diferentes, coexisten en ambientes mediterráneos secos (Martínez-Vilalta *et al.* 2002b, Vilagrosa *et al.* 2003). Este hecho ha sido explicado por diferencias debidas a la filogenia (Martínez-Vilalta *et al.* 2002b). Sin embargo, aunque la pérdida de conductividad hidráulica con la sequía es un buen indicador de los límites de tolerancia de una especie, una mayor resistencia a la cavitación no siempre esta acompañada de una mayor supervivencia



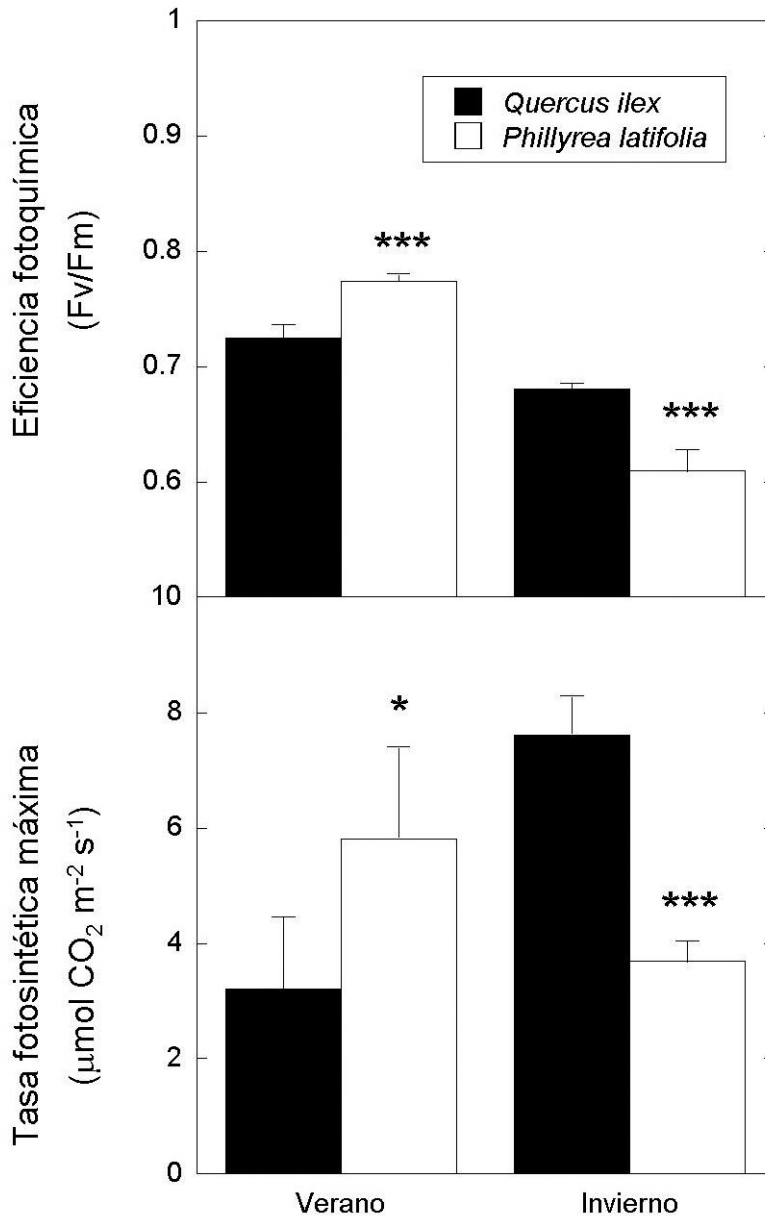
**Figura 6.4.** Efecto del tratamiento experimental de sequía (disminución del 15% de la humedad del suelo) sobre el número de hojas y el crecimiento diametral de *Phillyrea latifolia* y *Quercus ilex* en las montañas de Prades (Tarragona) (Diferencias significativas \*  $p < 0,05$ ). Modificado de Ogaya *et al.* (2003).

ante la sequía en condiciones de campo (Vilagrosa *et al.* 2003), lo cual indica que la supervivencia en condiciones de déficit hídrico es el resultado de toda una serie de características morfo-funcionales, dentro de las cuales la arquitectura hidráulica y la consiguiente distribución de resistencias al paso del agua entre las distintas partes de la planta son sólo algunas de las múltiples facetas que afectan esta supervivencia.

El hecho de que diversas especies que coexisten presenten una resistencia poblacional a los episodios de sequía muy diferente ha llevado a proponer que la repetición de estos episodios puede conducir a una sustitución de las especies dominantes del bosque. Es el caso del labiérnago negro (*Phillyrea latifolia*), una especie con gran presencia en los bosques meridionales de la Península Ibérica y que presenta unos mecanismos ecofisiológicos más eficientes para soportar episodios de calor y estrés hídrico que la encina (Peñuelas *et al.* 2000), actualmente dominante en muchos bosques ibéricos (Costa *et al.* 1998). No obstante esta especie se muestra más vulnerable a las bajas temperaturas invernales que la encina (Fig. 6.5), lo que concuerda con su reducida presencia en zonas de inviernos muy fríos. A pesar de la aparente recuperación de las coberturas arbóreas tras las sequías inusualmente intensas, existen indicios de que las secas generalizadas dejan secuelas que persisten durante varios años. La repetición cada vez más frecuente de los episodios de sequía puede acelerar estos cambios a nivel de comunidad. En la sierra de Sant Llorenç del Munt, cerca de Barcelona, se ha observado que los individuos que habían experimentado una pobre recuperación después de un episodio anterior de sequía (1985) mostraron mayores dificultades para recobrase después de la sequía de 1994 (Dalmases, comunicación personal). Este patrón se manifestaba en ambientes extremos, como son las laderas rocosas en las que el suelo ha desaparecido por completo, excepto en algunas concavidades del terreno, donde se mantienen pequeños parches de vegetación.

#### **4.5. En busca de explicaciones generales: profundidad de raíces, tipos de hojas y grupos funcionales**

Los estudios sobre el estrés hídrico en la vegetación mediterránea de América del Norte y del Sur realizados en los años 70 del pasado siglo dieron lugar a un modelo sencillo y atractivo según el cual la respuesta ecofisiológica frente al estrés hídrico dependía de la profundidad de la raíz y por tanto del acceso al agua durante la sequía estival (Poole y Miller 1975, Poole y Miller 1981). Las especies de raíces someras tenían un acceso limitado al agua durante la sequía y sufrían un mayor déficit hídrico que las especies de raíces profundas. Se encontró que el potencial hídrico era muy bajo en verano en las especies de raíces someras, que sus tejidos eran muy resistentes a la desecación y que esto iba asociado con una gran sensibilidad estomática al déficit hídrico. Cuando este tipo de estudios se extendió a las plantas leñosas de la cuenca Mediterránea se observaron numerosas excepciones que dejaban a la profundidad de la raíz como un factor más, pero no decisivo, en la estrategia hídrica general de la especie (Joffre *et al.* 2001). En un estudio de once especies perennes mediterráneas, la única tendencia clara que se encontró es la de un aumento de la conductancia estomática máxima con la disminución del potencial hídrico mínimo (Rhizopoulou y Mitrakos 1990), es decir, las especies que sufrían un mayor estrés hídrico durante la sequía fueron aquellas que mostraron una mayor conductancia estomática. La combinación de raíces profundas, hojas esclerófilas con una conductancia estomática baja y una transpiración cuticular también baja permite un comportamiento hidroestable, como el que se observa en la encina, mientras que las raíces someras suelen ir asociadas con hojas malacófilas o ausentes en verano dando lugar a un comportamiento morfológico y fisiológico fluctuante a lo largo del año, como el que se observa en jaras y tomillos (Larcher 1995, Terradas 2001). En los últimos treinta años, los ejercicios de agrupar especies en estrategias funcionales, y en el caso particular de los ecosistemas medite-

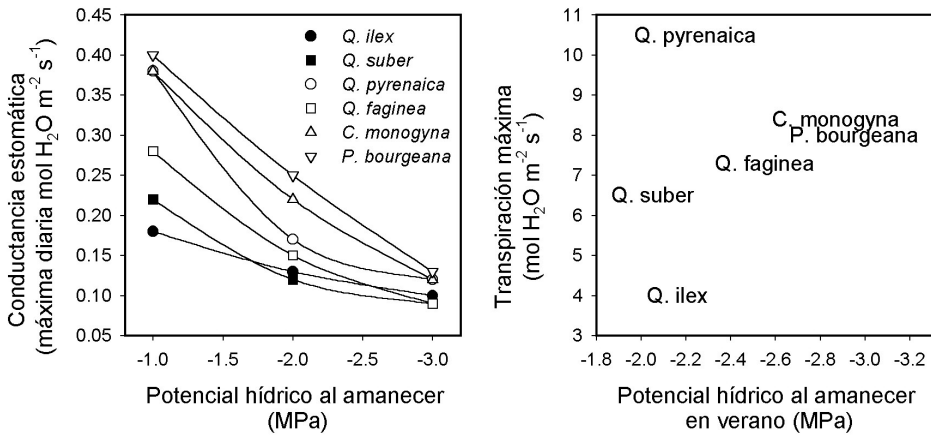


**Figura 6.5.** Máxima eficiencia fotoquímica (Fv/Fm) y tasas fotosintéticas máximas matinales de *Phillyrea latifolia* y *Quercus ilex* en invierno y verano en las montañas de Prades (Tarragona) (Diferencias significativas \* $p < 0.10$ , \*\*\*  $p < 0.01$ ). Modificado de Ogaya y Peñuelas (2003a).

rráneos de agruparlas en estrategias hídricas, han continuado a buen ritmo, mejorando nuestro entendimiento de los mecanismos que permiten la coexistencia de especies.

Una de las agrupaciones funcionales más simples y ya clásicas entre las plantas leñosas en general es la de agrupar especies perennifolias por un lado y especies caducifolias por otro. La recurrencia y éxito relativo de esta clasificación funcional se basa en la constatación de síndromes o conjuntos de rasgos funcionales que son coherentes dentro de cada grupo y con-

trastados entre ambos grupos (ver Capítulo 7). En una nueva comparación de este tipo, Mediavilla y Escudero (2003) han profundizado en las diferencias ecofisiológicas entre árboles y arbustos mediterráneos perennifolios y caducifolios mostrando que una longevidad foliar superior al año se alcanza evitando daños irreversibles durante la sequía estival. En este trabajo se confirman las estrategias propuestas por Levitt (1980) (Cuadros 6.1 y 6.2), con especies caducifolias como *Quercus faginea* y *Q. pyrenaica* que mantienen altos niveles de actividad fotosintética y transpiración durante el verano perdiendo mucha agua por transpiración, frente a especies perennifolios como *Q. ilex* y *Q. suber* que reducen su intercambio gaseoso durante el verano y evitan así contenidos o potenciales hídricos muy bajos. Los arbustos caducifolios *Crataegus monogyna* y *Pyrus bourgeana* mostraron una muy baja eficiencia del uso de agua, con conductancias estomáticas y transpiraciones estivales muy altas y una respuesta de los estomas poco sensible a la sequía (Fig. 6.6). Estos arbustos mostraron una longevidad foliar muy corta (abscisión foliar temprana) provocada por embolias en el xilema como resultado de los bajos potenciales hídricos que experimentan durante la sequía estival (Martínez-Vilalta *et al.* 2002b). Una vez más se confirma el compromiso entre la tasa fotosintética máxima y la longevidad foliar (Mediavilla y Escudero 2003), pero, contrariamente a lo esperado, las especies de perennifolios mostraron una respuesta estomática mas sensible a la sequía que los caducifolios (Fig. 6.6). Este hecho sumado a la baja tasa fotosintética de las especies de perennifolios hacen mas que dudoso que estas especies sean capaces de obtener un balance anual de carbono favorable en condiciones de sequía cada vez más intensas y prolongadas. Esto podría ser especialmente importante en zonas de clima continental con inviernos fríos como los que se experimentan en el interior de la Península, ya que en inviernos adversos las especies de perennifolios no podrían compensar las limitaciones fotosintéticas estivales causadas por la sequía, mientras que los árboles y arbustos caducifolios son mas eficientes en el aprovechamiento fotosintético de la escasa agua disponible en verano.



**Figura 6.6.** Relación entre la conductancia estomática máxima y el potencial hídrico al amanecer (gráfico izquierdo) y la transpiración máxima y el potencial hídrico al amanecer en verano (gráfico derecho) en dos especies de árboles perennifolios (*Quercus ilex* y *Q. suber*, símbolos negros), dos de árboles caducifolios (*Quercus faginea* y *Q. pyrenaica*) y dos arbustos caducifolios (*Crataegus monogyna* y *Pyrus bourgeana*). Mientras los perennifolios presentan conductancias estomáticas moderadas, que coinciden con valores altos de potencial hídrico en verano, los caducifolios, particularmente los arbustos, presentan conductancias y transpiraciones elevadas que llevan a un potencial hídrico muy bajo en verano. Elaborado a partir de Mediavilla y Escudero (2003). Cada línea del gráfico de la izquierda es en realidad la curva limitante superior (*upper boundary line*) de la representación conductancia estomática-potencial hídrico para mas de 50 medidas.

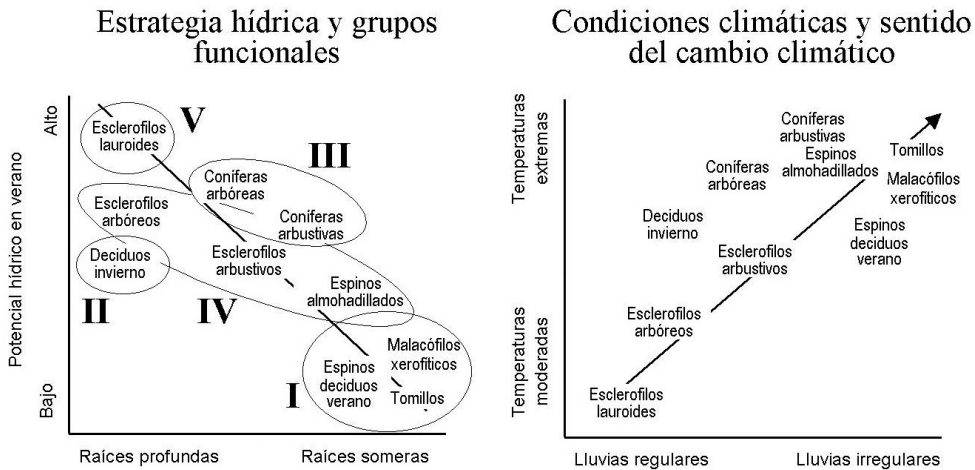
El hábito foliar decídúo unido a una mayor conductividad hidráulica del xilema de las especies caducifolias hace en principio que éstas sean más capaces de sobrellevar la sequía, contrariamente a uno de los paradigmas más extendidos sobre la vegetación mediterránea: la pretendida supremacía de los esclerófilos en condiciones mediterráneas secas. No obstante, esta refutación de un paradigma clásico concuerda con otras observaciones sobre uno de los perennifolios esclerófilos más emblemáticos, la encina: i) Joffre *et al.* (2001) y Martínez-Vilalta *et al.* (2002a) muestran una mediocre tolerancia de la sequía en esta especie, ii) Gracia *et al.* (1997, 2001) observan un envejecimiento asociado con bajas tasas de fotosíntesis y escaso desarrollo en las masas de encina que no se gestionan mediante aclareos y resalveos, un balance de carbono negativo durante el verano que debe ser compensado por las reservas de carbono que puedan acumularse durante otros períodos del año, y un período de regeneración de 20 años de los carbohidratos empleados en el rebrote tras un incendio, todo lo cual hace muy sensible a esta especie a sequías prolongadas y recurrentes, y iii) los resultados de Ogaya y Peñuelas (2003) sugieren una escasa competitividad de la encina, especialmente en condiciones de sequía intensa. Una respuesta que ya empieza a observarse en la encina es el acortamiento de la vida media de las hojas con el incremento de la temperatura y la aridez (Gracia *et al.* 2001), como si esta especie esclerófila estuviera abandonando su estrategia basada en hojas duras y longevas ante el cambio climático.

#### 4.6. En busca de predicciones: cambio climático, ecofisiología y grupos funcionales

La diversidad biológica se ha intentado simplificar y sistematizar desde los inicios de la historia natural y una de las formas más inmediatas de hacerlo es reunir las especies que comparten rasgos o adaptaciones comunes en grupos o tipos funcionales (Smith *et al.* 1993). Hemos visto hasta aquí varios intentos de agrupación de las especies según el hábito foliar, la longitud de la raíz o la arquitectura hidráulica. Una de las ventajas de agrupar las especies según su comportamiento ecológico o fisiológico es que se alcanza un nivel predictivo sobre los posibles cambios en las comunidades vegetales debidos al cambio climático significativamente mayor que el que se puede obtener a partir del conocimiento necesariamente incompleto de la ecofisiología de cada especie individual. Como hemos visto, la estrategia hídrica de cada especie está asociada con todo un síndrome de rasgos funcionales que incluyen características tanto morfológicas y anatómicas como fisiológicas y bioquímicas. El desafío ahora es integrar estas respuestas y síndromes, simular la respuesta diferencial de las especies en un escenario de cambio climático, y llegar a validar experimentalmente estas simulaciones. Existen ya algunos logros en esta dirección. Por ejemplo, la información sobre la arquitectura hidráulica de especies leñosas que coexisten en ciertos bosques ibéricos se ha combinado con el incremento de la demanda evaporativa esperable con el incremento de temperatura y con duraciones crecientes de la sequía en un modelo ecofisiológico que tiene en cuenta el balance de carbono de la planta para estimar su supervivencia en los ambientes climáticos esperados para el siglo XXI (Martínez-Vilalta *et al.* 2002a). Se obtuvo en las predicciones del modelo que la mortalidad de *Quercus ilex* era siempre mayor que la de *Phillyrea latifolia* y que esta mortalidad aumentaba abruptamente si la sequía duraba más de tres meses, que es la duración habitual de la sequía en la zona (Martínez-Vilalta *et al.* 2002a). Esto concuerda con la mortalidad de más de un 80% de los individuos de *Q. ilex* en la intensa sequía de 1994, que, sin embargo, apenas afectó a *P. latifolia*. Es importante destacar que estas simulaciones y predicciones generadas por modelos que tienen en cuenta sólo algunas variables ecofisiológicas deben comprobarse con estudios demográficos (ver capítulo 14), a ser posible en condiciones naturales, ya que como se ha visto en el caso de la comparación entre *Quercus coccifera* y *Pistacia lentiscus* descrito anteriormente (Fig. 6.3, sección 4.3) (Vilagrosa *et al.* 2003), las espe-

cies más sensible a la cavitación pueden mostrar menor mortandad en condiciones naturales de sequía.

Las sequías pueden ser moderadas o extremas, crónicas o agudas, recurrentes o esporádicas, y las respuestas de una misma especie pueden variar dependiendo de estas características de la sequía así como del momento y la rapidez con que se establece. Las predicciones sobre el cambio climático apuntan hacia un aumento de la duración e intensidad de las sequías durante el s. XXI, asociadas con un régimen más irregular de las precipitaciones y con temperaturas más extremas y en general más cálidas (IPCC 2001). Como se ha adelantado en otras partes de este capítulo al hablar de la ecofisiología y la tolerancia diferencial a la sequía de las especies que coexisten actualmente en los ecosistemas mediterráneos, es de prever que este cambio climático dé lugar a extinciones locales y cambios en la dominancia de las especies del bosque. La incertidumbre radica una vez más en predecir qué especies desaparecerán y cuales podrían volverse dominantes en los nuevos escenarios climáticos. A modo de resumen integrador de los distintos rasgos funcionales y estrategias hídricas de la vegetación leñosa mediterránea discutidos hasta aquí, hemos reunido las especies en cinco grupos que se segregan bien en función del potencial hídrico que presentan durante la sequía de verano y de la profundidad de su raíces (Fig 6.7). Estos grupos se segregan también en función de su sensibilidad al cambio climático. Las especies de raíces someras (tomillos, malacófilos xerofíticos como las jaras) y los espinos decíduos de verano serían más capaces de aprovechar lluvias irregulares y de tolerar sequías cada vez más intensas que otras especies, mientras que los esclerófilos, en particular los de hoja lauroide (e.g. *Myrtus*, *Arbutus*, *Viburnum*), principales



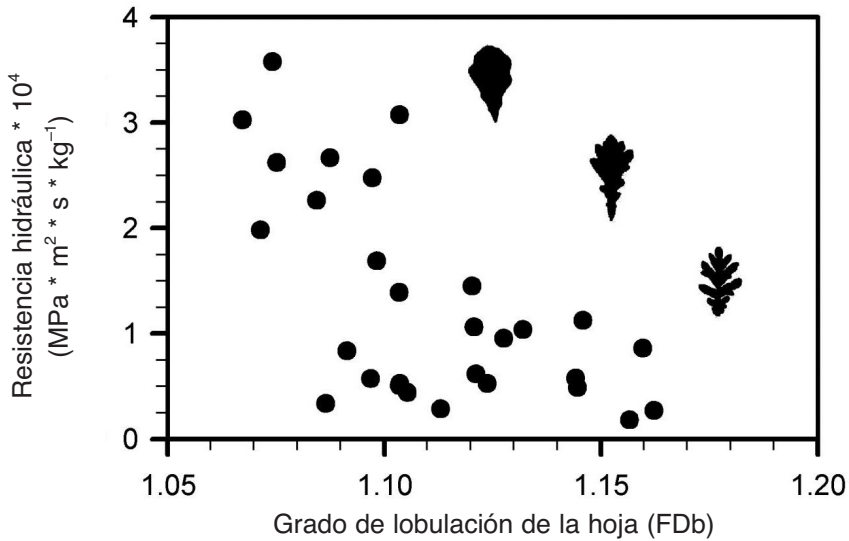
**Figura 6.7.** Estrategia hídrica de los principales grupos funcionales de plantas leñosas mediterráneas (gráfico izquierdo) y distribución de estos grupos según condiciones climáticas y en función de las previsiones de cambio climático (gráfico derecho). La profundidad de la raíz, la respuesta estomática a la sequía y la conductividad hidráulica determinan diferentes potenciales hídricos en verano; estas relaciones permiten distinguir cinco grupos principales: I escape del estrés (dormancia total o parcial durante la sequía, reducción del área foliar), II evitación del estrés mediante el derroche de agua, III evitación del estrés mediante ahorro de agua (cierre estomático), IV tolerancia del estrés y tolerancia de la deshidratación, V tolerancia del estrés con poca tolerancia de la deshidratación. Ordenando estos grupos funcionales según la regularidad de las precipitaciones (correlacionada con la aridez) y los extremos térmicos (continentalidad, olas de calor) se observa un sensibilidad al cambio climático muy diferente entre estos grupos, de forma que los esclerófilos lauroides (auténticos restos del Terciario) serían los primeros en desaparecer, mientras que los caméfitos como los tomillos y los arbustos malacófilos como las jaras (aparecidos tras el establecimiento del clima mediterráneo en el Plioceno) serían los menos afectados. Si predominan inviernos muy fríos, los esclerófilos serían más sensibles que las coníferas y los árboles y arbustos decíduos.

relictos de la vegetación Terciaria, serían los más sensibles al cambio climático (Fig. 6.7). Esta mayor sensibilidad de los esclerófilos estaría amplificada por temperaturas extremas, que favorecerían a los decíduos de invierno y a las coníferas en zonas de clima continental o si los extremos térmicos incluyen temperaturas bajas. Según este esquema, con el cambio climático el bosque iría dando lugar en muchos casos a matorrales cada vez de menor porte y productividad, dominados por especies surgidas tras el establecimiento del clima mediterráneo en el Plioceno (e.g. familias Cistaceae y Labiatae), que lejos de mantener una estrategia hidroestable como los esclerófilos presentan tasas de transpiración y en general un metabolismo muy variable, y son capaces de aprovechar con éxito un recurso hídrico no sólo más escaso sino también más fluctuante. De todas formas, este esquema basado en la sensibilidad diferencial de las especies al cambio climático podría verse alterado por una capacidad también diferencial de cada especie de evolucionar y adaptarse a las condiciones locales cambiantes. Se ha constatado, por ejemplo, una notable capacidad de adaptación de las relaciones hídricas a la disponibilidad local de agua en el caso de la encina (Rambal 1992, Sala y Tenhunen 1994). Pero el problema es la tasa del cambio ambiental, ya que si bien el ajuste evolutivo al cambio climático puede atenuar los efectos adversos de éste, en especies leñosas estos ajustes requieren un mínimo de 200 años para ser efectivos, como ha sido estimado en *Pinus contorta* (Rehfeldt *et al.* 2001).

#### 4.7. Otras agrupaciones funcionales y nuevos síndromes de caracteres

Además de los tipos o grupos funcionales principales discutidos anteriormente existen otros grupos funcionales de especies leñosas que también han tenido éxito en los ecosistemas mediterráneos. Entre ellos destacan los arbustos de hojas aciculiformes o en escama de los géneros *Erica* y *Calluna* y las leguminosas de tallos verdes fotosintéticos, con frecuencia espinosas. Ambos grupos funcionales son muy resistentes a la sequía, particularmente en el caso de las leguminosas de tallos verdes (Nilsen 1992, Larcher 1995). Los tallos fotosintéticos de estas leguminosas evitan eficazmente la fotoinhibición y el sobrecalentamiento por exceso de radiación y son tolerantes de potenciales hídricos muy bajos (Haase *et al.* 1999, Valladares y Pugnaire 1999).

Posiblemente el avance más significativo del conocimiento en las próximas décadas no dará lugar a nuevas re-agrupaciones de especies según sus formas de vida o tipos biológicos, sino que se apoyará en el establecimiento de correlaciones entre los rasgos y sus diversas implicaciones funcionales, así como en la interpretación evolutiva de estas correlaciones. Por ejemplo, Sisó *et al.* (2001) han mostrado cómo el mayor grado de lobulación de las hojas de distintas especies de robles caducifolios implica una mejora hídrica dado que las hojas más lobuladas tienen una menor resistencia hidráulica (Fig. 6.8). Este caso representa, además, un compromiso entre necesidades hídricas y lumínicas, ya que las hojas más lobuladas son hidráulicamente más eficaces pero disponen de menor superficie de captación de luz. Dado que en ambientes mediterráneos la luz no es tan limitante como el agua, la lobulación podría suponer una ventaja para los robles mediterráneos que deben maximizar el crecimiento (y por tanto el transporte de agua) durante el período relativamente breve que media entre la producción primaveral de hojas y el advenimiento de la sequía estival. Además, a nivel de follaje y debido al efecto penumbra, las hojas lobuladas permiten una mejor transmisión de la radiación hacia capas inferiores, con lo que la fotosíntesis del dosel se hace más eficiente cuanto más lobuladas estén las hojas (Valladares 1999). El grado de lobulación tiene implicaciones también para el balance energético de la hoja y la transpiración, ya que la lobulación tiende a atenuar la capa límite aumentando la transpiración. Este síndrome de rasgos funcionales asociados a la lobulación haría a las especies de hojas más lobuladas más eficaces en la



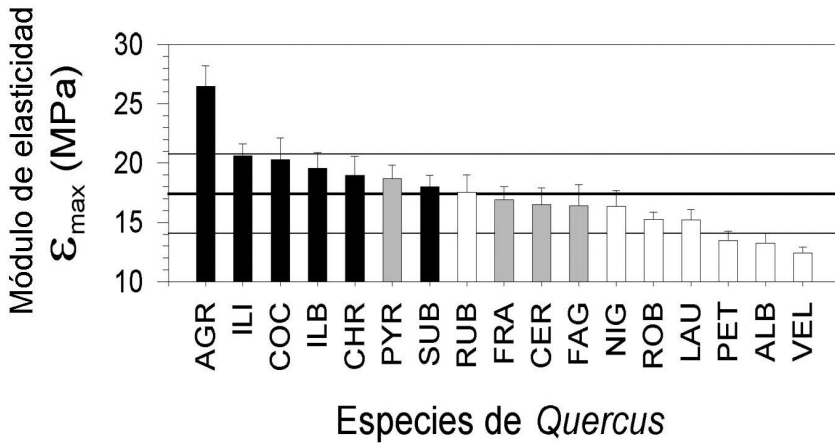
**Figura 6.8.** Relación entre la resistencia hidráulica de las hojas y el grado de lobulación, (estimado usando la dimensión fractal del borde de las hojas calculada mediante el método de conteo de cajas, *FDb*), en diversas especies de robles caducifolios. La relación inversa es altamente significativa ( $r^2 = 0,56$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 45$ ). Las hojas más lobuladas corresponden a *Q. pyrenaica* y *Q. frainetto* y las menos lobuladas a *Q. rubra* y *Q. velutina*. Modificado de Sisó *et al.* (2001)

conducción del agua y en la repartición de luz entre las distintas unidades del follaje pero también más susceptibles a la desecación. Otros rasgos ecofisiológicos como el módulo de elasticidad máximo, derivado de las curvas presión-volumen, permiten reunir especies en función del ambiente en el que se encuentran y de la tolerancia de un período de estrés hídrico más o menos acentuado. El módulo de elasticidad alcanzó valores máximos en las especies de robles y encinas mediterráneas y valores mínimos en las especies nemorales, mientras que los robles submediterráneos como *Q. faginea* o *Q. pyrenaica*, con valores intermedios, formaron un grupo funcional consistente (Fig. 6.9).

## 5. Eficiencia en el uso del agua desde la hoja al bosque

Hasta ahora hemos visto cómo responden las plantas a la escasez del agua, pero no hemos discutido la eficiencia con la que usan el agua disponible, aunque en el término “derroche” empleado para describir algunas estrategias ya está implícita una baja eficiencia. De hecho, la eficiencia en el uso del agua está estrechamente relacionada con la estrategia frente al estrés hídrico, ya que las especies tolerantes de estrés suelen mostrar elevadas eficiencias, mientras que las elusivas del estrés presentan eficiencias más bajas. Esto ha sido recientemente comprobado en series temporales largas mediante el estudio de los isótopos 12 y 13 del carbono en la madera de distintas procedencias de dos árboles mediterráneos, el pino carrasco o de Alepo, una especie evitadora, y la encina, una especie tolerante (Ferrio *et al.* 2003).

Hay dos escalas principales en el análisis de la eficiencia con la que el agua es empleada por las plantas para crecer, y el significado de esta eficiencia es completamente diferente en cada una: en la escala del individuo el uso del agua puede ser (y en muchos casos es) eco-



**Figura 6.9.** Valores medios en orden decreciente del módulo de elasticidad máximo de la pared celular (inverso de la elasticidad real de las paredes,  $\epsilon_{\max}$ ) para plántulas de distintas especies del género *Quercus*. Los colores de las barras corresponden al fitoclima en el que aparece mayoritariamente cada especie: mediterráneo (negro), submediterráneo (gris) y templado no mediterráneo (blanco). Abreviaturas de las especies: *Q. agrifolia* (AGR), *Q. ilex* subsp. *ilex* (ILI), *Q. coccifera* (COC), *Q. ilex* subsp. *ballota* (ILB), *Q. chrysolepys* (CHR), *Q. pyrenaica* (PYR), *Q. suber* (SUB), *Q. rubra* (RUB), *Q. frainetto* (FRA), *Q. cerris* (CER), *Q. faginea* (FAG), *Q. nigra* (NIG), *Q. robur* (ROB), *Q. laurifolia* (LAU), *Q. petraea* (PET), *Q. alba* (ALB) y *Q. velutina* (VEL). La línea horizontal gruesa es la media global y las líneas finas corresponden a la desviación estándar. Modificado de Corcuera *et al.* (2002).

lógica y evolutivamente optimizado, mientras que en la escala de comunidad no tiene sentido hablar de una optimización del uso del agua, aunque sí puede hablarse de (y calcularse) la eficiencia con la que el agua es usada por las distintas plantas que forman la comunidad. El concepto de eficiencia en el uso del agua se origina en realidad a nivel de hoja, ya que se determina mediante la proporción de carbono absorbido y de agua transpirada por unidad de área foliar y se basa en el hecho de que son los estomas los que controlan simultáneamente el paso del vapor de agua y del CO<sub>2</sub> (Lambers *et al.* 1998). Para trasladar este concepto a escalas superiores (individuo, comunidad, ecosistema) bastaría con estimar la relación entre producción y consumo hídrico. En una reciente revisión de la respuesta al estrés hídrico de las plantas mediterráneas, Chaves y colaboradores (2002) concluyen que mientras los árboles y arbustos tienden a ser tolerantes del estrés hídrico y mantener valores de eficiencia en el uso del agua elevados, las plantas herbáceas aprovechan en general el período óptimo de la primavera y no maximizan esta eficiencia. En realidad, en un entorno competitivo carece de significado adaptativo maximizar la eficiencia en el uso del agua, ya que el agua que un individuo ahorre será gastada por un competidor. No obstante y como se ha desarrollado en secciones anteriores, una estrategia de ahorro hídrico puede permitir trabajar dentro de unos márgenes fisiológicos de seguridad, minimizando el riesgo de embolias y cavitación de vasos, algo que es fundamental para especies longevas que tardan muchos meses o años en iniciar la reproducción y cerrar el ciclo vital como son muchos de los árboles y arbustos mediterráneos.

El trasladar procesos ecofisiológicos estimados en hojas a todo el dosel del bosque puede dar como resultado no sólo un incremento de la imprecisión, sino grandes errores. Y estos errores son aún mayores si se pretende escalar a todo el ecosistema, incluyendo el suelo y los distintos estratos de vegetación. La reducción de la conductancia estomática con el avance de la sequía observada en las especies leñosas dominantes del bosque mediterráneo ha llevado a

estimar que la eficiencia en el uso del agua por parte del bosque aumenta durante la sequía estival (Sala y Tenhunen 1996). Sin embargo, en un estudio reciente en el que se comparan tres encinares distintos en Italia y Francia se ha observado precisamente todo lo contrario: la eficiencia en el uso del agua disminuye con el estrés hídrico, ya que no sólo la transpiración sino la propia ganancia de carbono disminuye en cerca de un 90% durante la sequía (Reichstein *et al.* 2002). Dado el importante papel de las condiciones hídricas y térmicas del suelo en la respiración del ecosistema, el balance neto de carbono durante los períodos secos dependerá de la duración e intensidad de la sequía y de la cantidad de agua disponible para las raíces de los árboles en las capas profundas del suelo. Este trabajo se apoya en medidas integradoras (covarianza Eddy y flujos de savia) y no permite dilucidar los mecanismos ecofisiológicos precisos que podrían subyacer a este eventual cambio de paradigma, pero desafía las estimas actuales del balance de carbono de los ecosistemas áridos y hace reflexionar sobre las importantes limitaciones en los modelos actuales que se basan casi exclusivamente en el control estomático del flujo de gases del ecosistema.

## 6. La “seca” de la encina

Una manifestación alarmante de posibles desequilibrios hídricos en el arbolado es la denominada “seca” (Mesón y Montoya 1993, Fernández-Cancio 1997), que en la Península Ibérica comenzó a detectarse a principios de la década de los 80, con manifestaciones severas (amarilleamiento foliar, defoliación, atabacado de la copa) en distintas especies del género *Quercus*. En la explicación de este proceso se articularon dos frentes, con interpretaciones diferentes de las razones que subyacían a la realidad observada: la explicación fitopatológica, que atribuía el fenómeno a la destrucción de las raíces del árbol por parte de hongos patógenos (Brasier *et al.* 1993) y la explicación climática, que estableció una relación entre la muerte masiva de árboles con la existencia de episodios climáticos adversos (Peñuelas 2001). Esta última idea se apoyaba en estudios realizados durante las intensas sequías registradas en las décadas de los 80 y 90 del siglo XX en la Península Ibérica. La “seca” ibérica presentaba características que promovían su vínculo con tales episodios de sequía extrema (Peñuelas 2001, Corcuera *et al.* 2003) ya que participaba de los criterios de inespecificidad, ubicuidad, sincronía y reversibilidad (Fernández-Cancio 1997). La seca se aborda con más detalle en el capítulo 14.

## 7. Efectos de retroalimentación bosque-clima: la escala local y la interacción con el macroclima

Los ecosistemas se consideran importantes reguladores del clima global, influyendo decisivamente en los ciclos biogeoquímicos y en las características de la atmósfera (ver Capítulos 10, 15 y 17). Un aspecto crucial en la actualidad es determinar hasta qué punto los ecosistemas terrestres pueden actuar como sumideros de carbono y atenuar así el calentamiento global, pero como hemos visto la estima del balance de carbono de los bosques mediterráneos es compleja por el efecto de la sequía, que altera en cascada diversos procesos ecofisiológicos y funcionales del dosel. A pesar de las incertidumbres que aún existen, parece claro que la eficiencia en el uso del agua disminuye con la sequía y que el balance de carbono tiende a hacerse positivo (el bosque se vuelve fuente de CO<sub>2</sub>) no sólo durante el verano, sino también en años secos y cálidos (Gracia *et al.* 2001, Joffre *et al.* 2001, Reichstein *et al.* 2002).

Pero el bosque puede afectar también a la humedad relativa e incluso al régimen de precipitaciones local, pudiendo dar lugar a un ciclo de retroalimentación en el que el bosque favorece las condiciones hídricas para que se mantenga el propio bosque. Si bien es un hecho cons-

tatado en numerosas ocasiones que cuando la cobertura vegetal es alta (aumenta el índice de área foliar o LAI) hay menos agua disponible en el ecosistema al aumentar la transpiración (Rambal y Debussche 1995), el bosque puede actuar como captador de agua en ciertas condiciones mediterráneas. Datos experimentales y simulaciones numéricas indican que la presencia de masas arboladas en las laderas de las montañas costeras favorece significativamente la formación de tormentas de verano y la captura del agua que en forma de nieblas mas o menos densas se eleva desde el mar (Millán 2002). Si bien estos efectos locales del bosque sobre el microclima y la precipitación son notables y están bien probados, la influencia en el clima regional (macroclima) es menos clara. En simulaciones del efecto de una deforestación extensa en España y Francia se ha obtenido que el bosque sólo favorece las lluvias cuando éstas se dan en verano mediante nubes de evolución diurna, en la formación de las cuales puede intervenir activamente la transpiración del bosque (Gaertner *et al.* 2001).

## 8. Implicaciones y perspectivas para la gestión

El conocimiento de los mecanismos de resistencia al estrés permiten comprender los procesos evolutivos implicados en la adaptación de las plantas al ambiente mediterráneo y predecir hasta cierto punto la respuesta vegetal al incremento de la adversidad asociada al cambio global. Además, pueden ser aplicados para mejorar las características de las plantas que vayan a ser empleadas en proyectos de restauración ecológica, tanto en su fase de cultivo como en la selección de variedades que se ajusten a unos requerimientos ambientales determinados o, simplemente, para mejorar la productividad de una especie (Kozłowski *et al.* 1991, Nilsen y Orcutt 1996). El conocimiento de estos mecanismos puede hacer posible la utilización de especies sensibles como bioindicadoras de estrés o el uso de determinadas especies o reacciones específicas como biomonitores (Larcher 1995).

La vegetación arbórea de Europa ha migrado latitudinal y altitudinalmente en los distintos períodos geológicos como respuesta a los cambios climáticos registrados (Ver Capítulo 1). Las principales especies leñosas europeas migraron en latitud durante las glaciaciones con tasas de entre 50 y 500 metros por año, excepcionalmente más de 1 kilómetro al año en los géneros *Acer*, *Alnus*, *Carpinus* y *Ulmus* (Huntley y Webb III 1988). El límite superior del bosque, el que se encuentra limitado por temperatura, ha avanzado en los períodos más favorables del Holoceno entre 10 y 100 centímetros al año y en los Pirineos centrales se han registrado avances de hasta 80 centímetros al año durante el último siglo (Camarero 1999). El cambio climático previsto permitiría la expansión de especies termófilas, pero la disminución de las precipitaciones frenaría este avance, comprometería a las especies poco tolerantes a la sequía, y afectaría negativamente al límite inferior del bosque (limitado por disponibilidad hídrica). La vegetación podría extenderse hacia las zonas más altas de las montañas, pero las comunidades alpinas que ya se encuentran en estas zonas altas se extinguirían. En muchos casos, la única migración posible es hacia latitudes norteñas. Pero las tasas de migración no serían eficaces en el actual escenario de cambio global, ya que por un lado el clima cambia demasiado deprisa y por otro lado el territorio se encuentra muy fragmentado, lo cual restringe significativamente la posibilidad real de migraciones latitudinales o altitudinales de la vegetación.

La sequía y los extremos climáticos producirán cambios en las comunidades y podrán dar lugar a la extinción local de las especies peor adaptadas. Ya hay claros indicios de que el aumento de la aridez y de la temperatura no sólo afectará negativamente a la productividad primaria neta de las especies ahora presentes sino que inducirá su sustitución por otras más resistentes a las nuevas condiciones climáticas (Peñuelas *et al.* 2001, Martínez-Vilalta *et al.* 2002a). Por ejemplo, el incremento de la aridez climática puede comprometer la superviven-

cia de varias poblaciones de *P. sylvestris* de la cuenca Mediterránea (Martínez-Vilalta y Piñol 2002) y especies como *Quercus coccifera* y *Q. ilex* podrían ir siendo desplazadas por especies más resistentes a la sequía como *Pistacia lentiscus* y *Phyllirea latifolia* (Filella *et al.* 1998, Ogaya y Peñuelas 2003, Vilagrosa *et al.* 2003). Según el esquema propuesto a partir de las estrategias hídricas de los principales grupos funcionales de plantas leñosas mediterráneas (Fig. 6.7), las primeras extinciones locales amenazarían a los esclerófilos lauroides relictos del Terciario (e.g. *Myrtus*, *Arbutus*, *Viburnum*), seguidos por los esclerófilos arbóreos (e.g. quercíneas), mientras que los que se verían menos afectados o incluso favorecidos serían los caméfitos (e.g. tomillos), los malacófilos xerofíticos (e.g. jaras) y en general los arbustos decíduos de verano. A mas corto plazo que el reemplazamiento de grupos funcionales, se registrarían, y ya se están registrando, cambios en las dominancias relativas de las especies leñosas del bosque mediterráneo, algunas bastante bien documentadas.

Evidencias procedentes de diversos estudios coinciden en apuntar hacia un progresivo declinar de la encina, un paradigma de esclerófilo mediterráneo que ha dominado y aún domina muchos bosques de la Península Ibérica. La sensibilidad observada en la encina ante el cambio climático se apoya en su mediocre tolerancia ecofisiológica a sequías severas (Joffre *et al.* 2001, Martínez-Vilalta *et al.* 2002a), su baja eficiencia en el uso del agua durante la sequía (Reichstein *et al.* 2002), el envejecimiento (“reviejado” ver Capítulo 1) de las masas de encina y del monte bajo que no se gestionan mediante aclareos y resalveos, los episodios de “seca” de la encina, el balance de carbono negativo durante el verano, el largo período de regeneración de mas 20 años de los carbohidratos empleados en el rebrote tras un incendio (Gracia *et al.* 1997, Gracia *et al.* 2001), y los resultados de Ogaya y Peñuelas (2003a, b) que sugieren una escasa competitividad de esta especie en condiciones de sequía intensa. Esta paulatina crisis hídrica sin duda se verifica ya en algunos encinares, y también en pinares y otros bosques mediterráneos, que se encuentran en su límite hídrico con tasas de evapotranspiración casi iguales a las de precipitación (Peñuelas 2001). En estos bosques, como el de Prades (Tarragona), uno de los bosques densos mediterráneos de latitudes más meridionales, y donde la evapotranspiración representa por término medio el 92% de la precipitación, el recrudecimiento de la aridez durante el verano podría ser la causa última o, al menos, un factor de predisposición a la muerte masiva del arbolado.

Dado que el bosque afecta al ciclo hidrológico, la gestión del bosque repercute directamente en el agua disponible y en la eficiencia con que este agua es empleada por el bosque. La recuperación y puesta en práctica de los aspectos básicos de la gestión tradicional del matorral y bosque mediterráneo, así como la aplicación de técnicas silvícolas nuevas que mejoren la eficiencia en el uso del agua tanto de los pies individuales como del ecosistema en general son las principales medidas disponibles para corregir la tendencia general de decaimiento y para prevenir respuestas bruscas tipo umbral ante el incremento de la aridez y de la irregularidad de las precipitaciones (Gracia *et al.* 1997, Gracia *et al.* 2001, Joffre *et al.* 2001). Con el conocimiento climático y ecológico que se tiene actualmente de las costas del Mediterráneo, una reforestación adecuada en las laderas de estas montañas costeras podría utilizarse para reactivar mecanismos de disparo y retroalimentación de las tormentas de verano y guiar así el sistema hacia una configuración con más vegetación, estabilizando alguno de los efectos anticipados como resultado del cambio climático (Millán 2002).

Los efectos de la sequía en el balance de carbono y agua de los ecosistemas mediterráneos son importantes no sólo por la creciente preocupación por la conservación de estos ecosistemas sino también por su papel regulador de las emisiones de CO<sub>2</sub>. Cox *et al.* (2000) han estimado que el incremento de respiración causado por el incremento de temperaturas podría

convertir a muchos ecosistemas en fuentes y no sumideros de CO<sub>2</sub> para el año 2050. No obstante, el efecto de la sequía no se ha tenido en cuenta, la cual, como han mostrado Reichstein *et al.* (2002) puede alterar profundamente el balance de agua y carbono estimados a partir de modelos que sólo contemplan la respuesta estomática de la vegetación. La sequía disminuye significativamente la capacidad para secuestrar carbono atmosférico y acumular nueva biomasa como han mostrado estudios experimentales en encinares en los que una sequía de un 15% menos de humedad en el suelo, la cual se espera que sea habitual en el s. XXI, lleva a una reducción de más de un 40% del carbono fijado anualmente (1,9 Mg ha<sup>-1</sup> y 1,1 Mg ha<sup>-1</sup> en las parcelas control y sequía respectivamente, (Ogaya y Peñuelas 2003b).

El que nuevos trabajos ecofisiológicos revelen nuevos patrones, modificaciones y excepciones a las estrategias hídricas de las especies leñosas mediterráneas y a los paradigmas establecidos sobre la eficiencia de estas especies en el uso del agua revela que nuestro conocimiento es aún limitado y posiblemente insuficiente para satisfacer la urgente necesidad de predicciones y recomendaciones precisas para la gestión de los ecosistemas mediterráneos en un mundo cambiante donde la sequía jugará un papel cada vez más determinante.

## Agradecimientos

Este trabajo se apoya en resultados obtenidos mediante diversos proyectos del Ministerio de Ciencia y Tecnología (ECOFIARB REN2000-0163-P4 y TALMED REN2001-2313 de FV, REN2000-0278 y REN-2001-0003 de JP, 1FD97-0911-C03-01 de EGP) y la colaboración del Depto. de Medio Ambiente del Gobierno de Aragón. JJC escribió este manuscrito gracias a un contrato postdoctoral INIA-CCAA. El trabajo de AV ha sido financiado por la Conselleria de Territorio y Vivienda (Generalitat Valenciana) y Bancaja a través del proyecto “I+D en relación con la Restauración de la Cubierta Vegetal en la Comunidad Valenciana” y el proyecto “REDMED (ENV4-CT97-0682)” financiado por la Comisión Europea.

## Bibliografía

- Abril, M. y R. Hanano. 1998. Ecophysiological responses of three evergreen woody Mediterranean species to water stress. *Acta Oecologica* 19: 377-387.
- Acherar, M. y S. Rambal. 1992. Comparative water relations of four mediterranean oak species. *Vegetatio* 99-100: 177-184.
- Ackerly, D., C. Knight, S. Weiss, K. Barton y K. Starmer. 2002. Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: contrasting patterns in species level and community level analyses. *Oecologia* 130: 449 - 457.
- Beyschlag, W., H. Pfanz y R. J. Ryel. 1992. Stomatal patchiness in mediterranean evergreen sclerophylls - phenomenology and consequences for the interpretation of the midday depression in photosynthesis and transpiration. *Planta* 187: 546-553.
- Blondel, J. y J. Aronson. 1999. *Biology and wildlife of the Mediterranean region*. Oxford University Press, New York.
- Boyer, J. S. 1996. Advances in drought tolerance in plants. *Advances in Agronomy*. Academic Press,
- Brasier, C. M., F. Robredo y J. F. P. Ferraz. 1993. Evidence for *Phytophthora cinnamomi* involvement in Iberian oak decline. *Plant Pathology* 42: 140-145.
- Broncano, M. J., M. Riba y J. Retana. 1998. Seed germination and seedling performance of two Mediterranean tree species, holm oak (*Quercus ilex* L.) and Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.): a multifactor experimental approach. *Plant Ecology* 138: 17-26.
- 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.
- Chaves, M. M., J. S. Pereira, J. Maroco, M. L. Rodriguez, C. P. P. Ricardo, M. L. Osorio, I. Carvalho, T. Faria y C. Pinheiro. 2002. How plants cope with water stress in the field: photosynthesis and growth. *Annals of Botany* 89: 907-916.

- Corcuera, L., J. J. Camarero y E. Gil-Pelegrin. 2002. Functional groups in *Quercus* species derived from the analysis of pressure-volume curves. *Trees, structure and function* 16: 465-472.
- Corcuera, L., J. J. Camarero y E. Gil-Pelegrin. 2004. Effects of a severe drought on *Quercus ilex* radial growth and xylem anatomy. *Trees Structure and Function* 18: 83-92.
- Costa, M., C. Morla y H. Sainz. 1998. Los bosques de la Península Ibérica. Una interpretación geobotánica. Geopla-neta, Barcelona.
- Cox, P. M., R. A. Betts y C. D. Jones. 2000. Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a cou-pled climate model. *Nature* 408: 184-187.
- Davis, S. D. y H. A. Mooney. 1986a. Tissue water relations of four co-occurring chaparral shrubs. *Oecologia* 70: 527-535.
- Davis, S. D. y H. A. Mooney. 1986b. Water use patterns of four co-occurring chaparral shrubs. *Oecologia* 70: 172-177.
- De Luis, M., M. F. García-Cano, J. Cortina, J. Raventós, J. C. González-Hidalgo y J. R. Sánchez. 2001. Climatic trends, disturbances and short-term vegetation dynamics in a Mediterranean shrubland. *Forest Ecology and Management* 14: 25-37.
- Di Castri, F., D. W. Goodall y R. L. Specht. 1981. Mediterranean-type shrublands. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam.
- Fernández-Cancio, A. 1997. Naturaleza y significado de „la seca“. *Vida Rural* 40: 56-58.
- Ferrio, J. P., A. Florit, A. Vega, L. Serrano y J. Voltas. 2003. D13C and tree-ring width reflect different drought res-ponses in *Quercus ilex* and *Pinus halepensis*. *Oecologia* 442: 512-518.
- Filella, I., J. Llusia, J. Piñol y J. Peñuelas. 1998. Leaf gas exchange and fluorescence of *Phillyrea latifolia*, *Pistacia lentiscus* and *Quercus ilex* saplings in severe drought and high temperature conditions. *Environmental and Experimental Botany* 39: 213-220.
- Gaertner, M. A., O. Christensen, J. A. Prego, J. Polcher, C. Gallardo y M. Castro. 2001. The impact of deforestation on the hydrological cycle in the Western Mediterranean: an ensemble study with two regional climate models. *Climate Dynamics* 17: 857-873.
- Glaser, R. 2001. Biophysics. Springer-Verlag, Berlin.
- Gracia, C., J. Bellot, S. Sabaté, E. Albeza, A. Djema, B. León, B. López, J. M. Martínez, I. Ruíz y E. Tello. 1997. Análisis de la respuesta de *Quercus ilex* L. a tratamientos de aclareo selectivo. Páginas: 547-601 En: R. Valle-jo, edit. La restauración de la cubierta vegetal en la Comunidad Valenciana. Fundación Centro de Estudios Ambientales del Mediterráneo, Valencia.
- Gracia, C., S. Sabaté, B. López y A. Sánchez. 2001. Presente y futuro del bosque mediterráneo: balance de carbono, gestión forestal y cambio global. Páginas: 351-372 En: R. Zamora y F. I. Pugnaire, edit. Aspectos funcionales de los ecosistemas mediterráneos. CSIC-AEET, Granada.
- Haase, P., F. I. Pugnaire, S. C. Clark y L. D. Incoll. 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.
- Hickman, J. C. 1970. Seasonal course of xylem sap tension. *Ecology* 51: 1052-1056.
- Hsiao, T. C. 1973. Plant responses to water stress. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 24: 519-570.
- Huntley, B. y T. Webb III. 1988. Vegetation history. Handbook of vegetation. Kluwer Academic Publisher, Dor-drecht.
- IPCC. 2001. Climate change 2001: the scientific basis. Páginas: En: J. T. Houghton, Y. Ding, J. Griggs, M. Noguer, P. J. Van der Linden, X. Dai, K. Maskell y C. A. Johnson, edit. Third Assessment Report of the Intergovern-mental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge.
- Joffe, R., S. Rambal y T. Winkel. 2001. Respuestas de las plantas mediterráneas a la limitación de agua: desde la hoja hasta el dosel. Páginas: 37-85 En: R. Zamora y F. I. Pugnaire, edit. Aspectos funcionales de los ecosiste-mas mediterráneos. CSIC-AEET, Granada.
- Jones, H. G. 1992. Plants and Microclimate. A quantitative approach to environmental plant physiology. Cambridge University Press, Cambridge.
- Jones, H. G. y M. B. Jones. 1989. Introduction - some terminology and common mechanisms. Páginas: 1-10 En: H. G. Jones, T. J. Flowers y M. B. Jones, edit. Plants Under Stress. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kozłowski, T. T., P. J. Kramer y S. G. Pallardy. 1991. The physiological ecology of woody plants. Academic Press., Toronto.
- Kramer, P. J. y J. S. Boyer. 1995. Water relations of plants and soils. Academic Press, San Diego.
- Lambers, H., F. S. Chapin III y T. L. Pons. 1998. Plant physiological ecology. Springer Verlag, York PA.
- Larcher, W. 1995. Physiological plant ecology. Ecophysiology and stress physiology of functional groups. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg.
- Leiva, M. J. y R. Fernández-Ales. 1998. Variability in seedling water status during drought within a *Quercus ilex* subsp. ballota population, and its relation to seedling morphology. *Forest Ecology and Management* 111: 147-156.
- Levitt, J. 1980. Responses of plants to environmental stresses. Academic Press, New York.

- Lo Gullo, M. A. y S. Salleo. 1988. Different strategies of drought resistance in three Mediterranean sclerophyllous trees growing in the same environmental conditions. *New Phytologist* 108: 267-276.
- Ludlow, M. M. 1987. Strategies of response to water stress. Páginas: En: K. H. Kreeb, H. Richter y T. M. Hinckley, edit. *Structural and Functional Responses to Environmental Stresses: Water Shortage*. SPB Academic Pub, The Hague.
- Maheras, P. 1988. Changes in precipitation conditions in the western Mediterranean over the last century. *Journal of Climatology* 8: 179-189.
- Martinez-Ferri, E., L. Balaguer, F. Valladares, J. M. Chico y E. Manrique. 2000. Energy dissipation in drought-avoiding and drought-tolerant tree species at midday during the Mediterranean summer. *Tree Physiology* 20: 131-138.
- Martínez-Vilalta, J. y J. Piñol. 2002. Drought-induced mortality and hydraulic architecture in pine populations of the NE Iberian Peninsula. *Forest Ecology and Management* 161: 247-256.
- Martínez-Vilalta, J., J. Piñol y K. Beven. 2002a. A hydraulic model to predict drought-induced mortality in woody plants: an application to climate change in the Mediterranean. *Ecological Modelling* 155: 127-147.
- Martínez-Vilalta, J., E. Prat, I. Oliveras y J. Piñol. 2002b. Xylem hydraulic properties of roots and stems of nine Mediterranean woody species. *Oecologia* 133: 19-29.
- Mediavilla, S. y A. Escudero. 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.
- Mediavilla, S. y A. Escudero. 2004. Stomatal responses to drought of mature trees and seedlings of two co-occurring Mediterranean oaks. *Forest Ecology and Management* 187: 281-294.
- Mesón, M. L. y J. M. Montoya. 1993. Factores desencadenantes de la seca de los *Quercus* en España. *Quercus* 92: 30-31.
- 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.
- Mitrakos, K. 1980. A theory for Mediterranean plant life. *Acta Oecologica* 1: 245-252.
- Nardini, A., M. A. Lo Gullo y S. Salleo. 1999. Competitive strategies for water availability in two Mediterranean *Quercus* species. *Plant Cell and environment* 22: 109-116.
- Nardini, A. y F. Pitt. 1999. Drought resistance of *Quercus pubescens* as a function of root hydraulic conductance, xylem embolism and hydraulic architecture. *New Phytologist* 143: 485-493.
- Nardini, A. y M. T. Tyree. 1999. Root and shoot hydraulic conductance of seven *Quercus* species. *Annals of Forest Science* 56: 371-377.
- 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.
- Nilsen, E. T. y D. M. Orcutt. 1996. *Physiology of plants under stress*. John Wiley & Sons, Inc., New York.
- Ogaya, R. y J. Peñuelas. 2003a. Comparative field study of *Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia*: photosynthetic response to experimental drought conditions. *Environmental and Experimental Botany* 50: 137-148.
- Ogaya, R., J. Peñuelas, J. Martínez-Vilalta y M. Mangirón. 2003b. Effect of drought on diameter increment of *Quercus ilex*, *Phillyrea latifolia*, and *Arbutus unedo* in a holm oak forest of NE Spain. *Forest Ecology Management* 180: 175-184.
- Peñuelas, J. 2001. Cambios atmosféricos y climáticos y sus consecuencias sobre el funcionamiento y la estructura de los ecosistemas terrestres mediterráneos. Páginas: 423-455 En: R. Zamora y F. Pugnaire, edit. *Ecosistemas Mediterráneos. Análisis funcional*. CSIC-AEET, Madrid.
- Peñuelas, J., I. Filella, F. Lloret, J. Pinol y D. Siscart. 2000. Effects of a severe drought on water and nitrogen use by *Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia*. *Biologia Plantarum* 43: 47-53.
- Peñuelas, J., F. Lloret y R. Montoya. 2001. Severe drought effects on Mediterranean woody flora in Spain. *Forest Science* 47: 214-218.
- Pianka, E. R. 2000. *Evolutionary ecology*. Benjamin-Cummings, San Francisco.
- Poole, D. K. y P. C. Miller. 1975. Water relations of selected species of Chaparral and Coastal sage communities. *Ecology* 56: 1118-1128.
- Poole, D. K. y P. C. Miller. 1981. The distribution of plant water-stress and vegetation characteristics in Southern California chaparral. *American Midland Naturalist* 105: 32-43.
- Prasad, J. 1996. *Plant Ecophysiology*. John Wiley & Sons, Inc., India.
- Rambal, S. 1992. *Quercus ilex* facing water stress: a functional equilibrium hypothesis. *Vegetatio* 99-100: 147-153.
- Rambal, S. 1994. Water balance and pattern of root water uptake in *Quercus coccifera* L. evergreen scrub. *Oecologia* 62: 18-25.
- Rambal, S. y G. Debussche. 1995. Water balance of Mediterranean ecosystems under a changing climate. Páginas: 386-407 En: J. M. Moreno y W. C. Oechel, edit. *Global change and Mediterranean-type ecosystems*. Springer Verlag, New York.

- Rehfeldt, G., W. R. Wyckoff y C. C. Ying. 2001. Physiological plasticity, evolution, and impacts of a changing climate on *Pinus contorta*. *Climatic Change* 50: 355-376.
- Reichstein, M., J. D. Tenhunen, O. Roupsard, J. M. Ourcival, S. Rambal, F. Miglietta, A. Peressotti, M. Pecchiari, G. Tirone y R. Valentini. 2002. Severe drought effects on ecosystem CO<sub>2</sub> and H<sub>2</sub>O fluxes at three Mediterranean evergreen sites: revision of current hypotheses? *Global Change Biology* 8: 999-1017.
- Rhizopoulou, S. y K. Mitrakas. 1990. Water relations of evergreen sclerophylls. I. Seasonal changes in the water relations of eleven species from the same environment. *Annals of Botany* 65: 171-178.
- Rodó, X. y F. Comín. 2001. Fluctuaciones del clima mediterráneo: conexiones globales y consecuencias regionales. Páginas: 1-36 En: R. Zamora y F. I. Pugnaire, edit. Aspectos funcionales de los ecosistemas mediterráneos. CSIC-AEET, Granada.
- Sala, A. y J. D. Tenhunen. 1994. Site-specific water relations and stomatal response of *Quercus ilex* L. in a Mediterranean watershed. *Tree Physiology* 14: 601-617.
- Sala, A. y J. D. Tenhunen. 1996. Simulations of canopy net photosynthesis and transpiration in *Quercus ilex* L. under the influence of seasonal drought. *Agricultural and Forest Meteorology* 78: 203-222.
- Salleo, S. y M. A. Lo Gullo. 1989. Different aspects of cavitation resistance in *Ceratonia siliqua*, a drought avoiding Mediterranean tree. *Annals of Botany* 64: 325-336.
- Salleo, S., M. A. Lo Gullo, D. De Paoli y M. Zippo. 1996. Xylem recovery from cavitation-induced embolism in young plants of *Laurus nobilis*: A possible mechanism. *New Phytologist* 132: 47-56.
- Sisó, S., J. J. Camarero y E. Gil-Pelegrín. 2001. Relationship between hydraulic resistance and leaf morphology in broadleaf *Quercus* species: a new interpretation of leaf lobation. *Trees, Structure and Function* 15: 341-345.
- Smith, T. M., H. H. Shugart, F. I. Woodward y P. J. Burton. 1993. Plant functional types. *Vegetation Dynamics & Global Change* 272-292.
- Sperry, J. S., U. G. Hacke, R. Oren y J. P. Comstock. 2002. Water deficits and hydraulic limits to leaf water supply. *Plant Cell and environment* 25: 251-263.
- Tenhunen, J. D., P. C. Harley, W. Beyschlag y O. L. Lange. 1987. A model of net photosynthesis for leaves of the sclerophyll *Quercus coccifera*. Páginas: 339-354 En: J. Tenhunen, F. Catarino, O. Lange y W. Oechel, edit. NATO ASI Series Vol.G15; Plant response to stress. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- Terradas, J. 2001. Ecología de la vegetación. De la ecofisiología de las plantas a la dinámica de comunidades y paisajes. Ed. Omega, Barcelona.
- Turner, N. C. 1986. Adaptation to water deficits: a changing perspective. *Australian Journal of Plant Physiology* 13: 175-190.
- Tyree, M. T. 1999. Water relations and hydraulic architecture. Páginas: 221-268 En: F. I. Pugnaire y F. Valladares, edit. Handbook of functional plant ecology. Marcel Dekker, New York.
- Valladares, F. 1999. Architecture, ecology and evolution of plant crowns. Páginas: 121-194 En: F. I. Pugnaire y F. Valladares, edit. Handbook of functional plant ecology. Marcel Dekker, New York.
- Valladares, F., L. Balaguer, E. Martínez-Ferri, E. Pérez-Corona y E. Manrique. 2002. Plasticity, instability and canalization: is the phenotypic variation in seedlings of sclerophyll oaks consistent with the environmental unpredictability of Mediterranean ecosystems? *New Phytologist* 156: 457-467.
- Valladares, F., E. Martínez-Ferri, L. Balaguer, E. Pérez-Corona y E. Manrique. 2000. Low leaf-level response to light and nutrients in Mediterranean evergreen oaks: a conservative resource-use strategy? *New Phytologist* 148: 79-91.
- Valladares, F. y R. W. Pearcy. 1997. Interactions between water stress, sun-shade acclimation, heat tolerance and photoinhibition in the sclerophyll *Heteromeles arbutifolia*. *Plant, Cell and Environment* 20: 25-36.
- Valladares, F. y F. I. Pugnaire. 1999. Tradeoffs between irradiance capture and avoidance in semiarid environments simulated with a crown architecture model. *Annals of Botany* 83: 459-470.
- Vilagrosa, A., J. Bellot, V. R. Vallejo y E. Gil-Pelegrín. 2003. Cavitation, stomatal conductance, and leaf dieback in seedlings of two co-occurring Mediterranean shrubs during an intense drought. *Journal of Experimental Botany* 54: 2015-2024.