

Investigación

Retuerto, R., Rodríguez-Roiloa, S., Fernández-Lema, B. y Obeso, J.R., 2003. Respuestas compensatorias de plantas en situaciones de estrés. *Ecosistemas* 2003/1 (URL: <http://www.aet.org/ecosistemas/031/investigacion4.htm>)

Respuestas compensatorias de plantas en situaciones de estrés.

Rubén Retuerto¹, Sergio Rodríguez-Roiloa¹, B. Fernández-Lema¹ y José Ramón Obeso².

¹ Área de Ecología, Facultad de Biología, 15782 Santiago de Compostela.

² Departamento de Biología de Organismos y Sistemas, Universidad de Oviedo, 33071 Oviedo.

Muchos estudios experimentales que analizan las respuestas de las plantas a situaciones desfavorables, no consideran que las respuestas a cualquier situación de estrés son dependientes del tiempo. Con frecuencia, las respuestas observadas a una escala temporal son extrapoladas a otras escalas, olvidando que las plantas pueden neutralizar o compensar daños mediante procesos de naturaleza homeostática que conducen a la normalización de las funciones vitales de las plantas y al incremento de su poder de resistencia. Uno de estos procesos es la llamada fotosíntesis compensatoria, definida como el incremento en las tasas fotosintéticas de plantas que han experimentado una situación de estrés en relación con las tasas fotosintéticas en plantas control. En este artículo se revisan evidencias de fotosíntesis compensatoria y el valor de la hipótesis fuente-sumidero en la que se basa, a la hora de hacer predicciones sobre el efecto de los herbívoros u otras situaciones de estrés sobre las tasas fotosintéticas

Bajo situaciones de estrés, tales como escasez de recursos o bajas temperaturas, el crecimiento de los organismos se ralentiza, pero al desaparecer el factor de estrés los organismos pueden incrementar sus tasas de crecimiento llegando a alcanzar tallas idénticas a organismos no sometidos a estrés. Este fenómeno se denomina crecimiento compensatorio tanto en animales como en plantas. Sin embargo, estas últimas presentan peculiaridades morfológicas y fisiológicas que las hacen capaces de mantener crecimiento compensatorio incluso en presencia del factor que provoca el estrés. Como organismos clonales que son pueden realizar trasvases de recursos así como modificaciones en el esquema de desarrollo de brotes que en otro caso estarían latentes, o bien pueden modular la eficiencia de la maquinaria fotosintética. El resultado final es que muchas plantas pueden no ver disminuida su *fitness* después de haber experimentado una situación de estrés, por lo que las características de los ciclos de vida que permiten estas respuestas son particularmente adaptativas. Las respuestas al estrés son siempre dependientes del tiempo por lo que el momento de la toma de datos o medida de las variables respuesta después de una situación de estrés puede afectar las conclusiones sobre los efectos del mismo. Sin embargo, una gran parte de los trabajos ecofisiológicos experimentales que consideran las respuestas de las plantas a situaciones de estrés, fracasan a la hora de considerar el tiempo como una variable de importancia en su estudio. Esto lleva a menudo a asumir que las respuestas observadas a escalas temporales cortas son directamente extrapolables a escalas temporales más largas.

Una parte importante de la literatura sobre respuestas compensatorias trata sobre las respuestas de las plantas al herbivorismo (véase Belsky 1986), aunque la capacidad compensatoria puede haberse desarrollado también en reacción a otras muchas situaciones que implican costes o pérdidas para las plantas, como inadecuados niveles de recursos o condiciones ambientales, o la inversión en estructuras reproductivas (véase Obeso 2002). De la misma manera, quizás por las mayores dificultades técnicas en

recoger datos sobre procesos fisiológicos, la literatura sobre respuestas compensatorias se ha centrado fundamentalmente en el estudio de los mecanismos basados en componentes morfológicos.

Respuestas compensatorias en crecimiento y fecundidad

Las circunstancias ecológicas y las características de las plantas que hacen posible la compensación han sido ampliamente discutidas en el contexto del herbivorismo (Belsky 1986; Whitman *et al.* 1991). En un contexto diferente, Retuerto y Woodward (2001) examinaron la capacidad de plantas de *Sinapis alba* para compensar las pérdidas en el crecimiento derivadas de los efectos inducidos por situaciones de estrés abiótico (intensidad del viento) y biótico (densidad). Estos autores observaron que después de un período de recuperación, tras ser liberadas de la situación de estrés que experimentaban, las plantas que habían crecido bajo condiciones de estrés inducido por el viento presentaban incrementos significativos de biomasa con respecto a plantas control (Figura 1), un fenómeno conocido como sobrecompensación. En el análisis de las características reproductivas (biomasa asignada a estructuras reproductivas, número y peso de semillas) se observó que los efectos del viento eran significativamente dependientes del tiempo (Figura 2). La capacidad de las plantas para compensar las pérdidas derivadas de crecer en situaciones de elevada densidad fue menor, siendo mayor la biomasa de las plantas que habían crecido en condiciones de menor densidad, aunque las diferencias no llegaron a ser significativas. Este estudio, y algunos similares, interpretan la capacidad compensatoria como parte de una estrategia de tolerancia que minimiza los efectos dañinos del estrés y concluyen que bajo condiciones propicias, las plantas pueden compensar los efectos perjudiciales de condiciones desfavorables pasadas, dependiendo de la intensidad, duración y tipo de estrés experimentado. Asimismo, indican que las plantas pueden manifestar prioridades a la hora de recuperar daños en distintas estructuras o componentes de sus ciclos.

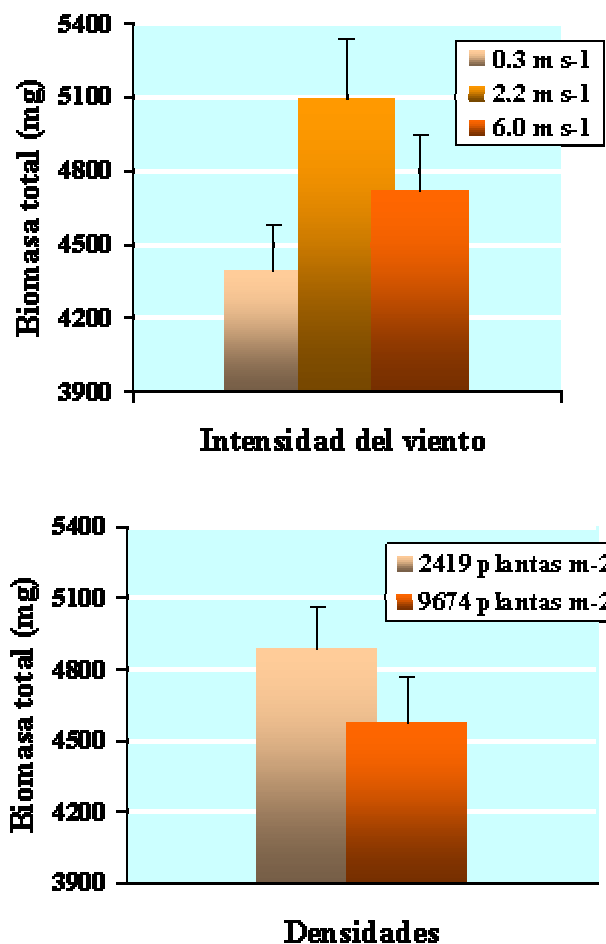


Figura 1. Biomasa final (valores medios \pm e.t.) tras un período de recuperación después de que las plantas se vieran sometidas a diferentes condiciones de intensidad del viento (a) y densidades (b). Análisis de varianza mostraron efectos significativos para la intensidad del viento pero no para la densidad ($F_{2,36} = 3.642$, $P < 0.05$, para el efecto del viento; $F_{1,36} = 2.103$, n.s., para el efecto de la densidad).

Fotosíntesis compensatoria como respuesta a daños inducidos por herbívoros

La capacidad de compensar daños derivados de una situación de estrés puede basarse directamente en mecanismos fisiológicos. La llamada fotosíntesis compensatoria es uno de ellos y ha sido definida como

el incremento en las tasas fotosintéticas de plantas que han experimentado una situación de estrés en relación con las tasas fotosintéticas en plantas control (Nowak & Caldwell 1984). La fotosíntesis compensatoria puede ser el resultado indirecto de cambios en factores externos a la planta o bien de cambios en procesos fisiológicos. Así, por ejemplo, el impacto de los herbívoros puede reducir determinadas restricciones ambientales a la fotosíntesis, a través de un incremento en la penetración de luz a estratos inferiores de la planta, por una mayor disponibilidad de agua, nutrientes y hormonas a los tejidos supervivientes, o a través de cambios en la estructura de las hojas (las hojas jóvenes tienen más elevadas tasas fotosintéticas). Pero como decíamos, la fotosíntesis compensatoria puede ser también el resultado de cambios en procesos internos de las plantas. De acuerdo a la hipótesis fuente-sumidero (Neales & Incoll 1968), las tasas fotosintéticas parecen estar reguladas, al menos en parte, por cambios en la relación entre tejidos que son exportadores de fotosintetizados, llamados tejidos fuente, y tejidos que son consumidores netos de carbohidratos, denominados sumideros. De esta forma, las tasas fotosintéticas se incrementarían cuando se produjera una reducción de los tejidos fuente en relación a la demanda hecha por los tejidos sumidero, mientras que se produciría una reducción en las tasas fotosintéticas en el supuesto contrario. Basándonos en esta suposición, se podrían hacer predicciones sobre el efecto de herbívoros u otras perturbaciones, sobre las tasas fotosintéticas, dependiendo de cómo se viera afectada la relación entre los tejidos que actúan como fuente o como sumideros. Algunos de nuestros estudios en este campo muestran evidencias contradictorias sobre este fenómeno. Los resultados de Obeso (1998), en un estudio sobre los efectos de defoliación simulada y anillado de ramas (que impide la importación de fotosintetizados de otras ramas) sobre la producción de frutos en acebo no apoyan la existencia de un incremento en las tasas fotosintéticas como un mecanismo compensatorio.

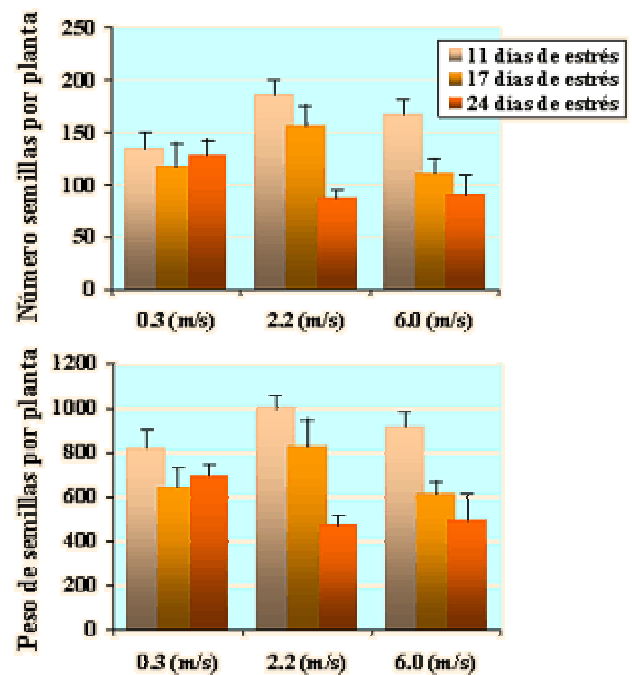


Figura 2. Número de semillas por planta y peso de semillas por planta (valores medios \pm e.t., $n = 6$) para grupos de plantas que se vieron sometidos durante 11, 17 o 24 días a distintas intensidades del viento. Análisis de varianza mostraron que el efecto del viento era dependiente del tiempo ($F_{2,36} = 3.017$, $P < 0.05$, para el peso de semillas; $F_{2,36} = 2.795$, $P < 0.05$, para el número de semillas).

Los resultados de un estudio posterior (Retuerto *et al.*, pendiente de publicar) sobre los efectos del herbivorismo por una larva de lepidóptero y defoliación simulada en plantas de acebo, son muy variables. El estudio muestra que ambos tipos de defoliación, natural y simulada, afectan al rendimiento fotosintético, aunque la probabilidad de fotosíntesis compensatoria parece verse afectada por los diferentes patrones de daños experimentado por las plantas, si natural o simulado, y por las condiciones de adaptación a la luz de las plantas afectadas. Así, el trabajo demuestra que los efectos del herbivorismo por las larvas de un lepidóptero produce un incremento en la eficiencia con la que los centros de reacción del fotosistema II capturan la energía de excitación, en el caso de plantas adaptadas a la sombra (**Figura 3**), pero este efecto no era manifiesto en plantas adaptadas a condiciones de luz, ni en el caso de plantas sometidas a defoliación experimental.

Hay otros herbívoros que no eliminan ningún tipo de tejido de las plantas, si no que a través de una punción acceden a los fotoasimilados y nutrientes transportados por el sistema vascular de las plantas, creando de esta manera sumideros adicionales de fotosintetizados y por tanto, alterando las relaciones entre las fuentes y los sumideros de carbono. Tal es el caso de los insectos chupadores de floema, como los áfidos o los cocoideos (**Foto 1**). De nuevo, y basándose en los supuestos de la hipótesis fuente-sumidero, se podrían hacer predicciones sobre el efecto de estos herbívoros sobre la fotosíntesis de sus plantas hospedadoras.

La regulación de la tasa fotosintética por retroalimentación haría que un incremento en la demanda de carbohidratos se tradujera en un incremento en la tasa fotosintética. Nuestros resultados han mostrado evidencias de esto, apoyando la existencia de fotosíntesis compensatoria en plantas que presentaban un importante grado de infestación por cocoideos. Estas plantas presentaban incrementos significativos en sus valores de rendimiento cuántico efectivo de su fotosistema II en relación con plantas control (**Figura 4**).

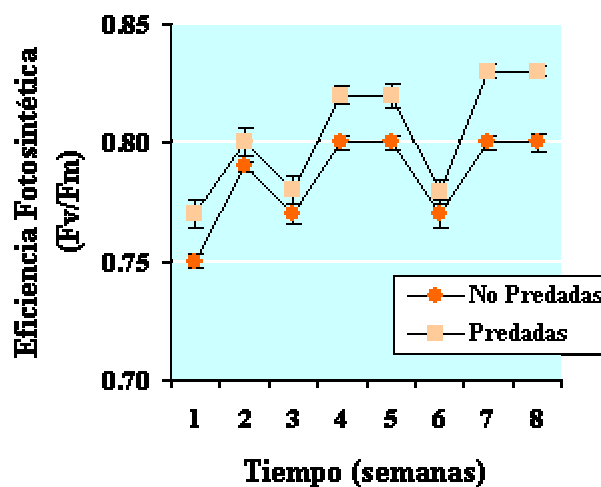


Figura 3. Valores medios (\pm e.t.), a lo largo de un período de dos meses, en la eficiencia fotosintética, estimada a partir de la emisión de fluorescencia clorofílica (parámetro F_v/F_m), en plantas que sufrieron depredación por la larva de un lepidóptero y en plantas control (Análisis de varianza de medidas repetidas, $F_{1,24} = 118.7$, $P < 0.001$).



Foto 1. Hojas de *Ilex aquifolium* mostrando una importante infestación por insectos cocoideos. Se aprecia una preferente disposición de los mismos sobre los nervios principales, en los que a través de una punción acceden a los fotoasimilados y nutrientes por ellos transportados.

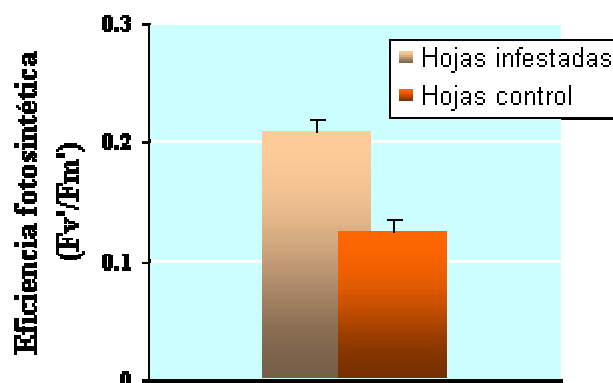


Figura 4. Valores medios (\pm 1 e.t., $n = 35$) en la eficiencia del fotosistema II, en hojas de *Ilex aquifolium* infestadas y no infestadas por cocoideos ($F_{1,55} = 7.99$, $P = 0.016$).

Incrementos en la eficiencia fotosintética como compensación por los costes en la reproducción.

Las estructuras reproductivas actúan como importantes sumideros de fotoasimilados y en consecuencia, de acuerdo a la hipótesis fuente-sumidero, pueden inducir respuestas compensatorias en fotosíntesis. Este mecanismo puede explicar tanto el incremento observado en las tasas fotosintéticas coincidiendo con los periodos de fructificación (Wardlaw 1990), como el que con frecuencia las hembras de las especies dioicas muestren mayores tasas fotosintéticas que los machos (véase Obeso 2002). Así se observó también en un estudio sobre la dioica *Ilex aquifolium* (Obeso et al. 1998). En este caso, eran las ramas sin frutos de las hembras que maduraban frutos las que presentaban mayores eficiencias fotosintéticas, no habiendo diferencias entre los machos y las ramas reproductivas de las hembras (Figura 5).

La explicación que se ha sugerido para esta observación es que la reproducción afecta a la utilización de nutrientes, especialmente nitrógeno, por las hojas más cercanas. Durante la reproducción se produce una transferencia de nitrógeno de las partes vegetativas a las reproductivas, convertidas en importantes sumideros de este elemento. Este nitrógeno puede hacerse disponible incluso por la hidrólisis, mediante proteinasas, de la enzima fotosintética rubisco, causando una disminución de la capacidad fotosintética de las hojas más cercanas a los sumideros de nitrógeno en los que se han convertido los frutos. Son entonces las hojas de las ramas no reproductivas las que manifiestan el fenómeno de la fotosíntesis compensatoria.

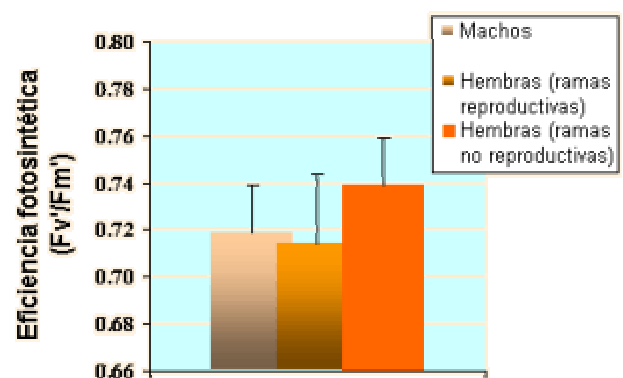


Figura 5. Valores medios (± 1 e.t., $n = 13$) en la eficiencia del fotosistema II, en machos y en ramas reproductivas y vegetativas de hembras de *Ilex aquifolium* ($F_{1,18} = 5.276$, $P < 0.005$).

Fotosíntesis compensatoria en relación al grado de integración fisiológica de rametos de plantas clonales.

Según el grado de dependencia o integración fisiológica, las interrelaciones entre rametos intraclonales pueden también inducir respuestas compensatorias en fotosíntesis, de forma que se manifestaría un incremento en la tasa fotosintética de aquellos rametos que experimenten un aumento en la demanda de asimilados, debido a que otros rametos del clon se encuentran bajo condiciones desfavorables, convirtiéndose por tanto en sumideros de fotoasimilados. Este efecto, hemos podido observarlo en un experimento realizado con la estolonífera *Fragaria vesca*. En nuestro estudio el incremento en la demanda de asimilados por parte de un rameto parental se vio inducido por la necesidad de sustentar hasta cuatro rametos hijos a los que se mantenía conectado. La actividad fotosintética de estos rametos era significativamente mayor que la correspondiente a rametos parentales en las mismas condiciones, pero que no mantenían conexiones con ningún rameto hijo (Figura 6). Claramente los rametos hijos actuaban como sumideros que estimulaban la actividad del rameto parental al que estaban conectados.

Aunque numerosas evidencias apoyan la hipótesis fuente-sumidero, ésta por si sola no puede explicar muchas otras observaciones realizadas, por lo que su valor a la hora de hacer predicciones sobre el efecto de los herbívoros u otras situaciones de estrés en las tasas fotosintéticas, puede verse limitado. Nuestros estudios, junto con los de otros autores, han aportado también evidencias que no apoyan la existencia de fotosíntesis compensatoria, ya que se ha visto que ésta puede ser dependiente del tiempo transcurrido desde que se produjo la situación de estrés, de la intensidad del daño, del patrón de daño, si concentrado o disperso, o del estado de adaptación en el que se encuentren las plantas. Aún en los casos donde se ha constatado la existencia de fotosíntesis compensatoria, ésta puede tener un potencial limitado para mitigar los efectos negativos del estrés (Anten y Ackerly 2002).

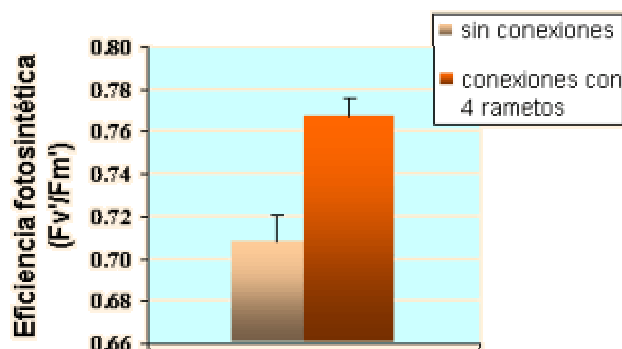


Figura 6. Valores medios (± 1 e.t., $n = 7$) en la eficiencia del fotosistema II, en rametos parentales de *Fragaria vesca* manteniendo conexiones con 4 rametos hijos o sin conexiones a rametos hijos. ($F = 22.08$, $P < 0.001$).

Referencias

Anten, N.P.R. y Ackerly, D.D. 2002. Canopy-level photosynthetic compensation after defoliation in a tropical understorey palm. *Functional Ecology* 15: 252-262.

Belsky, A.J. 1986. Does herbivory benefit plants? A review of the evidence. *American Naturalist* 127: 870-892.

Neales, T.F. & Incoll, L.D. 1968. The control of leaf photosynthesis rate by the level of assimilate concentration in the leaf: a review of the hypothesis. *Botanical Review* 34: 107-125.

Nowak, R.S. & Caldwell, M.M. 1984. A test of compensatory photosynthesis in the field: implications for herbivory tolerance. *Oecologia* 61: 311-318.

Obeso, J.R. 1998. Effects of defoliation and girdling on fruit production in *Ilex aquifolium*. *Functional Ecology* 12: 486-491.

Obeso, J.R., Álvarez-Santullano, M. y Retuerto, R. 1998. Sex ratios, size distributions and sexual dimorphism in growth in the dioecious tree *Ilex aquifolium* L. (Aquifoliaceae). *American Journal of Botany* 85: 1602-1608.

Obeso, J.R. 2002. The cost of reproduction in plants. *Tansley review no. 139. New Phytologist* 155: 321-348.

Retuerto, R., Fernández-Lema, B. y Obeso, J.R. (enviado). Photosynthetic responses to herbivory and experimental leaf damage in the dioecious tree *Ilex aquifolium* L.

Retuerto, R. & Woodward, F.I. 2001. Compensatory responses in growth and fecundity traits of *Sinapis alba* L. following release from wind and density stress. *International Journal of Plant Sciences* 162: 171-179.

Wardlaw, I.F. 1990. The control of carbon partitioning in plants. *New Phytologist* 116: 341-381.

Whitman, T.G., Maschinski, Larson, K.C. y Paige, K.N. 1991. Plant responses to herbivory: the continuum from negative to positive and underlying physiological mechanisms. Pags. 227-256, en: P.W. Price, TM, Lewinsohn, GW Fernandes, WW Benson, eds. *Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. Wiley, New York.