

Análisis comparativo de la ecofisiología de dos especies emparentadas de abetos circunmediterráneos: rasgos adaptativos y compensación de factores en *Abies pinsapo* y *Abies alba* en el contexto de eventos de calentamiento climático

C. Serichol-Escobar^{1,*}

(1) Departamento de Biología Animal, Biología Vegetal y Ecología, Área de Ecología. Facultad de Ciencias Experimentales. Universidad de Jaén. 23071, Jaén, España.

* Autor de correspondencia: C. Serichol-Escobar [serichol@ujaen.es]

> Recibido el 22 de agosto de 2014 - Aceptado el 11 de febrero de 2015

Serichol-Escobar, C. 2015. Análisis comparativo de la ecofisiología de dos especies emparentadas de abetos circunmediterráneos: rasgos adaptativos y compensación de factores en *Abies pinsapo* y *Abies alba* en el contexto de eventos de calentamiento climático. *Ecosistemas* 24(1): 110-114. Doi.: 10.7818/ECOS.2015.24-1.18

El interés del estudio de la ecofisiología de *A. pinsapo*

En un contexto de cambio global y sus efectos sobre los ecosistemas forestales, *Abies pinsapo* Boiss. constituye un caso de gran interés, al tratarse de una especie presente únicamente en un estrecho rango de distribución y cuyas poblaciones se encuentran al límite de su tolerancia ecofisiológica. Esto hace temer que sean especialmente vulnerables ante los cambios ambientales previstos (Gaston 2003). Por ello, se ha abordado el estudio de su ecofisiología mediante dos aproximaciones distintas.

Por un lado, se han llevado a cabo experimentos de comparación con *Abies alba* Mill., la otra especie de abeto presente en la península ibérica, con la que *A. pinsapo* comparte un ancestro común de extensión amplia (Farjon y Rushforth 1989). El interés de esta comparación radica en que *A. pinsapo* pertenece al grupo de abetos aislados de forma temprana en la zona sur de la cuenca mediterránea, caracterizados por estrategias adaptativas orientadas a la persistencia (Linares y Carreira 2006), mientras que *A. alba* forma parte del grupo de abetos de rasgos más modernos que se diferenciaron en la zona norte y nor-occidental (Liu 1971; Farjon y Rushforth 1989), donde la aridificación del clima progresó más lentamente y alcanzó menor intensidad (Suc 1984). Todo ello hace pensar que sobre ambos procesos de especiación pudieron actuar presiones selectivas distintas, que hayan dado paso a diferencias en su ecofisiología. Ambas especies difieren, además de en la extensión de su área de distribución, en el tamaño y acervo genético de sus poblaciones y el rango de condiciones ecológicas que actualmente soportan (Konnert y Bergmann

1995; Scaltsoyiannes et al. 1999; Aussenac 2002), lo que a su vez modularía el comportamiento ecofisiológico de las mismas (Valladares et al. 2000; Balaguer et al. 2001).

Por otro lado, se ha realizado un experimento de campo en un pinsapar donde una estructura de edades excesivamente homogénea ha favorecido la creación de un dosel cerrado y compacto, en el que empiezan a manifestarse síntomas de declive ligados a la elevada competencia intraespecífica (Linares y Carreira 2009). Esos síntomas se ven además agravados por el ataque de un hongo patógeno de raíz que, favorecido por la elevada densidad de pies, genera un patrón de mortalidad en rodales (Sánchez et al. 2005) que altera la distribución espacial de recursos clave en el sistema (Fig. 1), lo que debe condicionar el comportamiento ecofisiológico de individuos localizados en los distintos microambientes que se distinguen.

La comparación ecofisiológica con *A. alba*

Los experimentos llevados a cabo bajo condiciones controladas abordaron tres cuestiones esenciales: la capacidad de aclimatación a distintos niveles de luz; la respuesta frente al estrés hídrico severo y el compromiso asociado al par de recursos agua-luz; y el grado de control de la apertura estomática (Tabla 1). En estos experimentos se emplearon individuos de *A. pinsapo* procedentes de una población localizada en la Sierra de las Nieves (Málaga), e individuos de *A. alba* procedentes de una población situada en Pirineos.

Los resultados obtenidos indican que, si bien ambas especies son tolerantes a la sombra, la presencia de la señal lumínica constituye un factor imprescindible para su

Tabla 1. Objetivos y variables analizadas en los experimentos llevados a cabo.

Experimento	Objetivos	Tratamientos	Variables analizadas
Respuestas de aclimatación a la luz	Evaluar la capacidad de aclimatación de juveniles de <i>A. pinsapo</i> y <i>A. alba</i> a distintos niveles de PAR y las consecuencias de dicha aclimatación a nivel bioquímico, morfológico y funcional.	Nueve meses, dos niveles de PAR (50 y 350 $\mu\text{mol fotón m}^{-2} \text{s}^{-1}$).	<ul style="list-style-type: none"> - Tasas instantáneas de fotosíntesis neta y conductancia estomática, bajo los niveles de PAR empleados en los tratamientos. - Eficiencia en el uso del agua y de la luz. - Curvas P-I, parámetros fotosintéticos. - Variables morfológicas y patrones de asignación de recursos. - Composición foliar en pigmentos. - Discriminación de isótopos estables de C en tejido foliar.
Estrés hídrico y compromiso asociado al par de recursos agua – luz.	Determinar la capacidad de respuesta de ambas especies ante un episodio de estrés hídrico severo, así como la importancia del compromiso que se establece entre los recursos clave agua y luz en estas condiciones.	<ul style="list-style-type: none"> - Diez semanas, dos tratamientos de PAR (50 y 350 $\mu\text{mol fotón m}^{-2} \text{s}^{-1}$), adecuado suministro hídrico. - Siguiendo seis semanas, dos tratamientos de PAR x dos tratamientos de riego ("riego" y "sin riego"). 	<ul style="list-style-type: none"> - Tasas instantáneas de fotosíntesis neta y conductancia estomática, bajo los niveles de PAR empleados en los tratamientos. - Eficiencia en el uso del agua y de la luz. - Porcentaje de humedad en el suelo. - Potencial hídrico xilemático. - Discriminación de isótopos estables de C en tejido foliar. - Composición en carbohidratos no estructurales en tejido foliar (azúcares libres, almidón y carbohidratos totales).
Fijación de C y control estomático.	Determinar en qué medida la capacidad de fijar carbono depende de la disponibilidad lumínica, en términos tanto de la eficiencia en el uso de la luz como de la velocidad exhibida en esta respuesta, y cómo esta capacidad está modulada por el ambiente lumínico en que se desarrollan ambas especies.	Nueve meses, dos niveles de PAR (50 y 350 $\mu\text{mol fotón m}^{-2} \text{s}^{-1}$).	<ul style="list-style-type: none"> - Tasas instantáneas de fotosíntesis neta y conductancia estomática, medidas bajo distintas condiciones: <ul style="list-style-type: none"> i PAR constante (350 $\mu\text{mol fotón m}^{-2} \text{s}^{-1}$), ii distintos niveles de PAR constante (50, 300, 500, 800 y 1100 $\mu\text{mol fotón m}^{-2} \text{s}^{-1}$), iii PAR constante (350 $\mu\text{mol fotón m}^{-2} \text{s}^{-1}$), interrumpida por periodos de oscuridad de duración creciente. - Eficiencia en el uso del agua y de la luz. - Cantidad de agua "perdida"; cantidad de C fijado normalizada por dosis de luz recibida y cantidad de agua "perdida". - Parámetros temporales descriptivos de la dinámica del intercambio gaseoso en estado no estacionario.
Influencia de la heterogeneidad ambiental a pequeña escala en el patrón espacial de regeneración natural del pinsapar.	Determinar en qué medida la heterogeneidad espacial y temporal de recursos clave (agua y luz) a pequeña escala determina la distribución de individuos juveniles de <i>A. pinsapo</i> , así como su efecto sobre el comportamiento ecofisiológico exhibido por éstos en los distintos microambientes del pinsapar.	— (experimento mensurativo)	<ul style="list-style-type: none"> - Distribución espacial y variación temporal de la humedad del suelo y la radiación solar incidente. - Caracterización de la estructura forestal de las "parcelas" de estudio. Adscripción de unidades espaciales a ambientes de dosel, borde y centro del claro. - Caracterización del sotobosque. Distribución espacial de la cobertura de matorral. - Distribución espacial de juveniles de <i>A. pinsapo</i>. - Distribución espacial de otras especies (8) de matorral acompañante. - Seguimiento estacional (primavera, verano, invierno) de: <ul style="list-style-type: none"> * Potencial hídrico xilemático. * Tasas de fijación de C y conductancia estomática al agua. * Eficiencia en el uso del agua y de la luz. * Composición en carbohidratos no estructurales (azúcares libres, almidón y carbohidratos totales). - Crecimiento promedio.



Figura 1. Vista de una ladera localizada en las proximidades del sendero del Pozo de la Nieve, en el pinsapar de Puerto Saucillo (Yunquera, Málaga). El ataque de un hongo patógeno de raíz, favorecido por la elevada densidad de pies y el debilitamiento provocado por la elevada competencia intraespecífica por recursos clave (agua y luz, principalmente), origina un patrón de mortalidad en rodales, especialmente perceptible en la banda altitudinal inferior.

desarrollo, comprobándose cómo el suministro de una dosis de radiación insuficiente provoca cambios a nivel morfológico, en los patrones de distribución de biomasa (hacia una mayor inversión en biomasa foliar) y crecimiento (menor crecimiento, ruptura de la dominancia apical), bioquímico (mayor concentración de pigmentos y menor de carbohidratos no estructurales), y funcional (variaciones en las curvas P-I) (véanse como ejemplo los resultados de la **Tabla 2**).

Por otro lado, se quería comprobar si *A. pinsapo*, con tamaños poblacionales pequeños, un reducido ámbito de distribución, y actualmente sometido a constricciones ambientales típicamente mediterráneas, exhibía un comportamiento moderado y un uso más conservador del agua y la luz (Valladares et al. 2000, 2002). Y si, por el contrario, *A. alba* mostraba un comportamiento más flexible en el uso estos recursos, como especie presente en un amplio rango de distribución que experimenta asimismo una mayor amplitud de condiciones ecológicas (Lortie y Aarssen 1996).

A este respecto, entre ambas especies se hallaron diferencias en el rango de variación de las variables consideradas, especialmente en aquéllas relacionadas con el intercambio gaseoso, que fue regulado de una forma más sutil y progresiva en *A. alba*, y menos precisa en *A. pinsapo*, que fue la especie que mostró asimismo un mayor consumo hídrico (**Fig. 2**). Estas diferencias en su comportamiento ecofisiológico resultaron en un distinto grado de eficiencia en el uso del agua y la luz, y por ello, en una distinta habilidad para desenvolverse ante cambios en el ambiente lumínico e hídrico, exhibiendo *A. alba* un comportamiento más conservador que *A. pinsapo*, lo que puede estar relacionado con su distinta procedencia.

Influencia de la heterogeneidad ambiental en la ecofisiología de *A. pinsapo*

El objetivo del trabajo de campo realizado fue conocer en qué medida la heterogeneidad espacial y temporal de recursos clave (agua y luz) determinan no sólo la distribución de individuos juveniles de *A. pinsapo*, sino también el comportamiento ecofisiológico que éstos exhiben en los distintos microambientes existentes en el pinsapar (**Tabla 1**).

Para ello, se localizaron tres áreas de claro en un pinsapar del P.N. Sierra de las Nieves (provincia de Málaga), en los que se caracterizó la variación espacial y temporal de la humedad del suelo y la radiación solar incidente (**Fig. 3**), y la distribución espacial de juveniles de *A. pinsapo* y de las principales especies de matorral acompañante (**Fig. 4**). A partir de este conjunto de datos, estructurado en variables que denominamos “ambientales” y “espaciales”, se analizó en qué medida la presencia de individuos juveniles de *A. pinsapo* en los distintos microambientes (**Fig. 4**), y su comportamiento ecofisiológico, se encuentran determinados por estas variables “ambientales” y “espaciales”, mediante la realización de análisis de regresión logística, y de redundancia total y parcial, respectivamente.

Los resultados obtenidos indican que, si bien los niveles de PAR incidente en la parte superior del dosel son relativamente altos a lo largo del año en comparación con otros sistemas, el sotobosque de estas masas de pinsapar particularmente densas es notablemente sombrío, por lo que la apertura de claros juega un papel fundamental en la dinámica de reclutamiento de nuevos individuos de la especie,

Tabla 2. Variaciones halladas en la tasa máxima de fotosíntesis neta (A_{Nmax} , en $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), el punto de saturación para la luz (LSP) y el punto de compensación para la luz (LCP), ambos en $\mu\text{mol fotón m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, en el experimento “Respuestas de aclimatación a la luz” (ver **Tabla 1**), que muestran el claro efecto que tuvieron dos tratamientos de PAR insuficientes (AI, ca. $350 \mu\text{mol fotón m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y BI, ca. $50 \mu\text{mol fotón m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) sobre el comportamiento de los individuos de ambas especies. Para cada combinación de especies, tiempos, tratamientos y variables se muestra el valor promedio ($n = 3 - 6$) y el error estándar (entre paréntesis). Los asteriscos indican la existencia de diferencias significativas respecto al momento inicial.

Especie	Tiempo y tratamiento	A_{Nmax}	LSP	LCP
<i>A. alba</i>	inicial	6.09 (0.38)	460 (59)	32 (7)
	final - BI	2.72 (0.64)	252 (57)	14 (7)
	final - AI	2.12 (0.59)*	245 (11)	27 (8)
<i>A. pinsapo</i>	inicial	6.80 (0.86)	968 (158)	52 (8)
	final - BI	3.10 (0.82)*	197 (19)*	20 (5)
	final - AI	4.57 (0.91)	329 (43)*	28 (9)

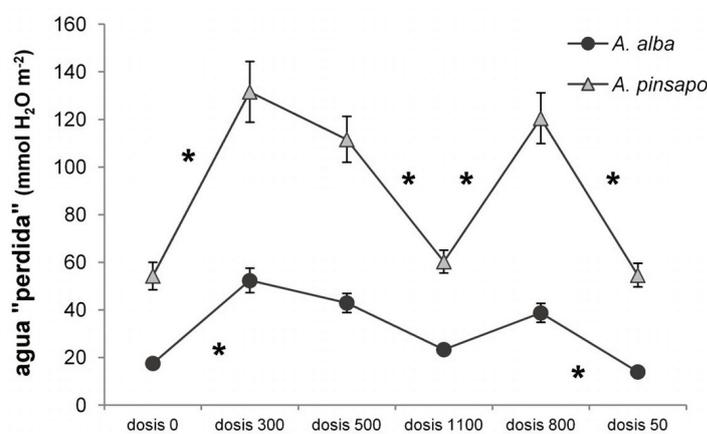


Figura 2. Cantidad de agua “perdida” por parte de individuos juveniles de ambas especies al estar sometidos a una serie de dosis consecutivas de irradiación suministradas por medio de distintos niveles de PAR en el experimento “Fijación de C y control estomático” (ver **Tabla 1**). Dichos niveles, similares a los empleados en la realización de curvas P-I en otros experimentos de la tesis, se eligieron considerando el rango de niveles de PAR que pueden experimentarse en el pinsapar en la transición desde el interior del dosel hasta el centro de un claro en un día soleado. La secuencia concreta de niveles aplicada a cada individuo se determinó al azar, en un intento de simular la variabilidad natural. “dosis 0”, 30’ en completa oscuridad, 0 J m^{-2} ; “dosis 300”, 60’ bajo $300 \mu\text{mol fotón m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ de PAR, $1.6 \times 10^5 \text{ J m}^{-2}$; “dosis 500”, 60’ a $500 \mu\text{mol fotón m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, $2.56 \times 10^5 \text{ J m}^{-2}$; “dosis 1100”, 30’ a $1100 \mu\text{mol fotón m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, $2.85 \times 10^5 \text{ J m}^{-2}$; “dosis 800”, 60’ a $800 \mu\text{mol fotón m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, $4.21 \times 10^5 \text{ J m}^{-2}$; “dosis 50”, 30’ a $50 \mu\text{mol fotón m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, $0.13 \times 10^5 \text{ J m}^{-2}$. Se indica en cada caso el valor promedio obtenido ($n = 22$) considerando en conjunto los individuos preincubados a distintos niveles de PAR. Las barras representan el error estándar. Los asteriscos indican las variaciones significativas respecto a la dosis inmediatamente anterior.

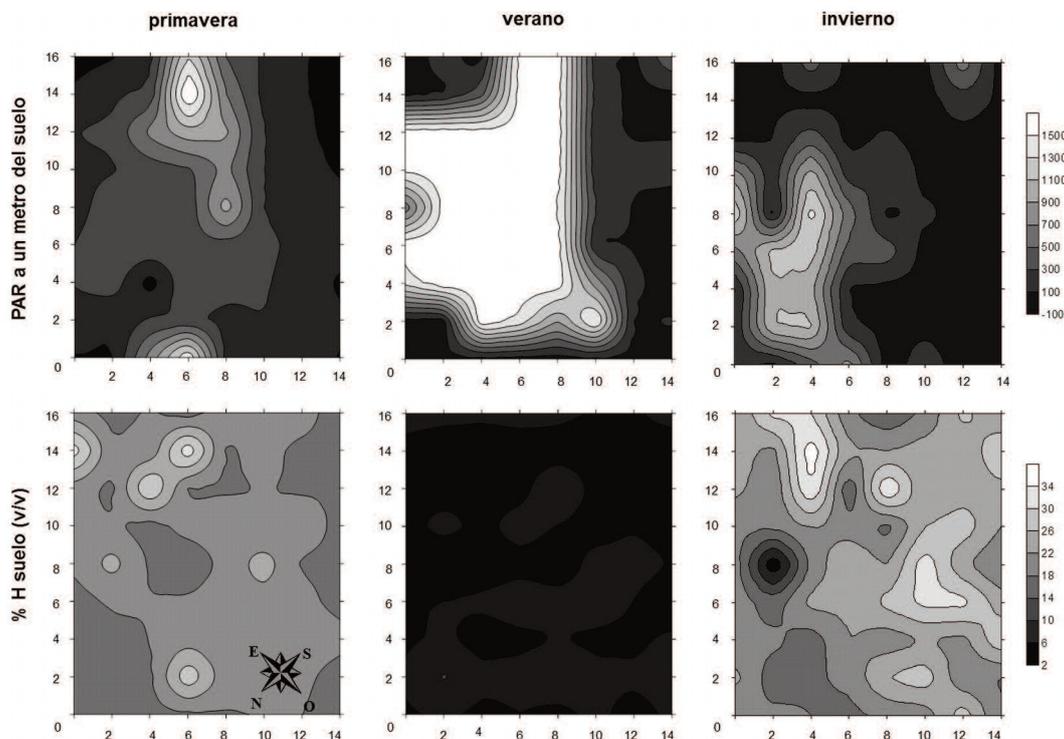


Figura 3. Distribución espacial del PAR incidente ($\mu\text{mol fotón m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y la disponibilidad hídrica en el suelo (contenido volumétrico de agua en el suelo, expresado en %) encontrada en una de las tres áreas de claro estudiadas, en tres momentos diferentes del tiempo (ver *Tabla 1*, experimento "Influencia de la heterogeneidad ambiental a pequeña escala en el patrón espacial de regeneración natural del pinsapar"). Las dimensiones de la "parcela" se expresan en metros.

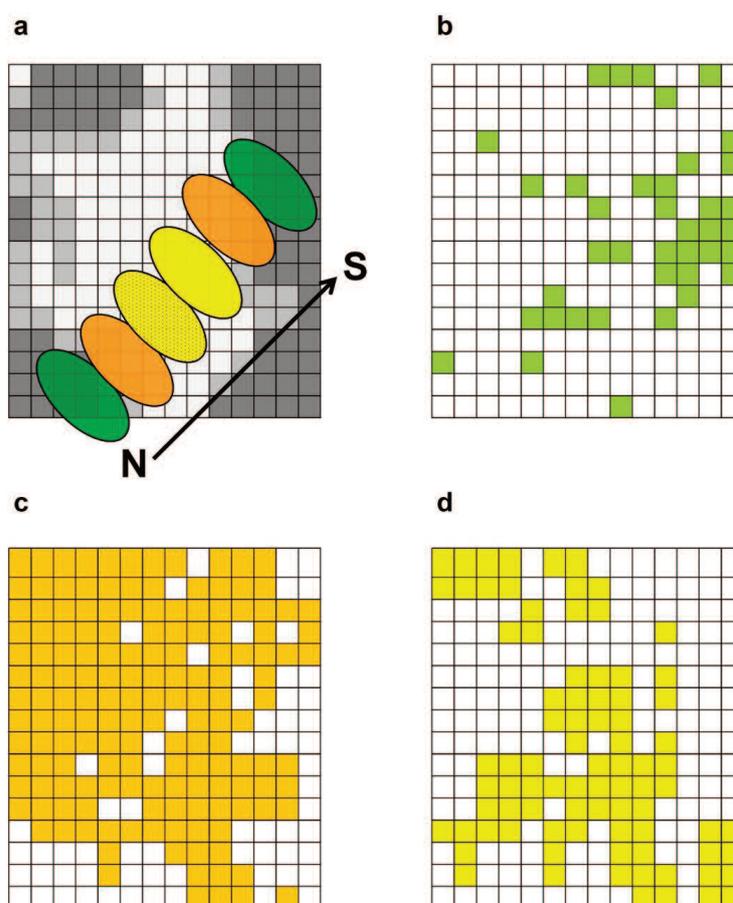


Figura 4. Distribución espacial de la zona de dosel (en gris oscuro), el centro del claro (gris claro) y la zona de transición entre ambas en la misma área de claro de la *Figura 3*. (a). Cada cuadrícula representa 1 m^2 . Se muestra superpuesta la posición de los distintos microambientes muestreados a lo largo del transecto norte – sur: en verde oscuro, los microambientes de dosel; en amarillo, los del centro del claro, con suelo desnudo o abundante cobertura de matorral (punteado); en naranja, los microambientes localizados en la zona de transición entre el dosel y el centro del claro. Los otros gráficos muestran la distribución espacial de la presencia de individuos juveniles de *A. pinsapo* (b) y de las principales especies de matorral acompañante (c, *Ulex baeticus*; d, *Rubia peregrina*) en la misma parcela.

hallándose una mayor concentración de juveniles censados y un mayor crecimiento promedio en la zona central del claro. Además, los distintos análisis revelaron la importancia de considerar en todo momento la distribución espacial de las variables de estudio, dado que esto contribuye a explicar en un porcentaje significativamente superior la variación hallada en cada caso.

En cualquier caso, las características ecofisiológicas observadas en *A. pinsapo* tanto en campo como bajo condiciones controladas apuntan a que sus requerimientos ecológicos (niveles notables de PAR, elevado suministro de recursos hídricos) se corresponden en gran medida con las condiciones ambientales existentes en el pinsapar, viéndose favorecido por las importantes precipitaciones totales recibidas cada año, los niveles de radiación incidente o la existencia de procesos espaciales que contribuyen a la regeneración natural. No obstante, las predicciones relativas al cambio climático auguran una intensificación de las condiciones climáticas típicamente mediterráneas en la región (IPCC 2007). Esto conllevaría el incremento en la temperatura media y el déficit de presión de vapor, el empeoramiento de las condiciones de suministro hídrico durante el verano e incluso la primavera, y una mayor variación intra- e inter-anual de las precipitaciones totales, y haría disminuir sensiblemente las probabilidades de conservación de estas poblaciones a largo plazo.

Agradecimientos

Este trabajo ha sido financiado por el Ministerio de Ciencia y Tecnología a través del proyecto REN2003-09509-CO2-01, y por el Ministerio de Educación, Cultura y Deporte a través de la concesión de una beca FPU (AP2003-4086). La Red de Viveros de Andalucía nos proveyó amablemente de juveniles de *A. pinsapo*. Estamos también muy agradecidos a los doctores Robert D. Guy (University of British Columbia, Vancouver, Canadá) y Günter Hoch (Institute of Botany, Universität Basel, Suiza), por su apoyo y desinteresada colaboración.

Referencias

- Aussenac, G. 2002. Ecology and ecophysiology of circum-Mediterranean firs in the context of climate change. *Annals of Forest Science* 59: 823-832.
- Balaguer, L., Martínez-Ferri, E., Valladares, F., Pérez-Corona, M.E., Baquedano, F.J., Castillo, F.J., Manrique, E. 2001. Population divergence in the plasticity of the response of *Quercus coccifera* to the light environment. *Functional Ecology* 15: 124-135.
- Farjon, A., Rushforth, K.D. 1989. A classification of *Abies* Miller (*Pinaceae*). *Notes of the Royal Botanic Garden of Edinburgh* 46: 59-79.
- Gaston, K.J. 2003. The structure and dynamics of geographic ranges (266 páginas). Oxford University Press. Oxford, Inglaterra, Reino Unido.
- IPCC 2007. Cambio climático 2007: Informe de síntesis. IPCC, Ginebra, Suiza, 104 páginas.
- Konnert, M., Bergmann, F. 1995. The geographical distribution of genetic variation of silver fir (*Abies alba*, *Pinaceae*) in relation to its migration history. *Plant Systematics and Evolution* 196: 19-30.
- Linares, J.C., Carreira, J.A. 2006. El pinsapo, abeto endémico andaluz. O, ¿qué hace un tipo como tú en un sitio como éste? *Ecosistemas* 15 (3): 171-191.
- Linares J.C., Carreira, J.A. 2009. Temperate-like stand dynamics in relict Mediterranean-fir (*Abies pinsapo* Boiss.) forests from Southern Spain. *Annals of Forest Science* 66: 610-620.
- Liu, T.S. 1971. A monograph of the genus *Abies*. Publication of the Department of Forestry, College of Agriculture, National Taiwan University, Taipei, Taiwan.
- Lortie, C.J., Aarssen, L.W. 1996. The specialization hypothesis for phenotypic plasticity in plants. *International Journal of Plant Sciences* 157: 484-487.
- Sánchez, M. E., Capretti, P., Calzado, C., Navarro, R., Trapero, A. 2005. Root rot disease on *Abies pinsapo* in southern Spain. En: *Actas de la 11th International Conference on Root and Butt Rots, Poznan (Polonia), del 16 al 22 de agosto de 2004*, pp. 220-223. IUFRO. Ed. Manka M., Lakomy. P. The August Ciezuowsky. Agricultural University, Poznan, Polonia.
- Scaltsoyiannes, A., Tsaktsira, M., Drouzas, A.D. 1999. Allozyme differentiation in the Mediterranean firs (*Abies*, *Pinaceae*). A first comparative study with phylogenetic implications. *Plant Systematics and Evolution* 216: 289-307.
- Suc, J.P. 1984. Origin and evolution of the Mediterranean vegetation and climate in Europe. *Nature* 307: 429-432.
- Valladares, F., Martínez-Ferri, E., Balaguer, L., Pérez-Corona, E., Manrique, E. 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., Balaguer, L., Martínez-Ferri, E., Pérez-Corona, E., Manrique, E. 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: 457-466.

CELIA SERICHOL ESCOBAR

Análisis comparativo de la ecofisiología de dos especies emparentadas de abetos circunmediterráneos: rasgos adaptativos y compensación de factores en *Abies pinsapo* y *Abies alba* en el contexto de eventos de calentamiento climático

Tesis Doctoral

Departamento de Biología Animal, Biología Vegetal y Ecología, Universidad de Jaén

Marzo de 2014

Directores: Benjamín Viñegla Pérez y José Antonio Carreira de la Fuente