

Aclimatación de los bosques al aumento de la sequía: cambios funcionales y estructurales

A. Barbeta^{1,2}

(1) CSIC, Global Ecology Unit, CREA-FCI-UAB, Cerdanyola del Vallès, España.

(2) CREA, Cerdanyola del Vallès, España.

* Autor de correspondencia: Adrià Barbeta [adria.barbeta.margarit@gmail.com]

> Recibido el 26 de agosto de 2016 - Aceptado el 28 de septiembre de 2016

Barbeta, A. 2016. Aclimatación de los bosques al aumento de la sequía: cambios funcionales y estructurales. *Ecosistemas* 25(3):144-148. Doi.: 10.7818/ECOS.2016.25-3.19

Introducción

En los últimos años, ha habido un aumento de casos de decaimiento forestal atribuidos a la sequía, comportando la defoliación parcial o total de las copas e incluso la muerte de individuos (Allen et al. 2015). También se han relacionado cambios a gran escala en la composición y la estructura de los bosques con una reducción progresiva de la disponibilidad hídrica (Carnicer et al. 2011). La sensibilidad a la sequía puede variar entre especies que coexisten en un mismo ecosistema, así que un aumento de la sequía podría alterar su composición específica y estructura (Mueller et al. 2005). Una mayor comprensión de las estrategias del uso del agua de las diferentes especies de un ecosistema contribuiría a predecir las respuestas al aumento de la sequía. Los experimentos de sequía son una herramienta útil, sin embargo, éstos son habitualmente de corta duración, así que los cambios que se observan a corto plazo podrían no ser representativos de lo que pueda pasar a largo plazo (Leuzinger et al. 2011). El objetivo de esta tesis es investigar como la sequía experimental a largo plazo afecta el funcionamiento hídrico de las principales especies de un encinar (el árbol *Quercus ilex* L., y los arbustos *Phillyrea latifolia* L. y *Arbutus unedo* L.). Estas especies coexisten, pero presentan diferente sensibilidad a la sequía, y por lo tanto podrían verse beneficiadas o perjudicadas por las condiciones climáticas futuras. En consecuencia, la composición y estructura de los encinares, uno de los ecosistemas más extendidos del Mediterráneo Occidental, podrían verse modificadas. La hipótesis planteada por esta tesis consiste en que **los ecosistemas mediterráneos poseen una serie de mecanismos de aclimatación a la sequía tanto a nivel de individuo como de ecosistema, que podrían atenuar parcialmente los efectos del cambio climático previstos por modelos y experimentos de corta duración**. Con el fin de testar esta hipótesis, se han realizado tres estudios en un sistema de sequía experimental a largo plazo (Cap. 1, 2 y 3), además de una revisión bibliográfica centrada en la respuesta a la sequía de *Q. ilex* (Cap. 4), y una síntesis cuantitativa

a nivel global del uso que hacen los vegetales del agua freática (Cap. 5).

Efectos de un experimento de sequía a largo plazo (13 años) en un encinar

En 1998, se estableció un experimento de sequía en un encinar de las montañas de Prades (Tarragona). El experimento consiste en 8 parcelas de 10x15 m, la mitad de las cuales fueron sometidas a la exclusión parcial de la escorrentía superficial y la precipitación mediante canalizaciones de PVC y una trinchera excavada en la parte superior de cada parcela. El tratamiento de sequía (ver Barbeta et al. (2013)) resultó en una reducción media del 18.06%±3.02 del contenido en agua del suelo, produciendo un menor crecimiento diametral de *A. unedo* (-66.5%) y *Q. ilex* (-17.5%), mientras que *P. latifolia* no se vio afectado. Las tasas de mortalidad fueron más altas en las parcelas de sequía en *Q. ilex* (+42.3%). Después de una sequía larga e intensa (2005-2006), las diferencias entre tratamientos desaparecieron (Fig. 1). *Q. ilex* también aumentó su supervivencia después de este episodio de sequía. De hecho, el efecto del tratamiento de sequía sobre el crecimiento diametral en *Q. ilex* y *A. unedo*, se fue reduciendo a medida que el estudio progresaba (Fig. 2).

Las diferencias interespecíficas en la vulnerabilidad a la sequía podrían ser explicadas por sus rasgos ecofisiológicos. En el capítulo 2 (Barbeta et al. 2012), se analizaron los patrones temporales del flujo de sabia de las dos especies más importantes, *Q. ilex* y *P. latifolia*. Ambas especies presentaron patrones cualitativamente similares. Aun así, *P. latifolia* transportó mayores cantidades de agua durante el verano (Fig. 3), y tuvo una respuesta más plástica al aumento de la humedad del suelo. A posteriori (Cap. 3, Barbeta et al. (2015)), se analizó el funcionamiento del sistema radicular de *Q. ilex*, *P. latifolia* y *A. unedo* con isótopos estables del agua para determinar patrones espacio-temporales de sus fuentes de agua. Las

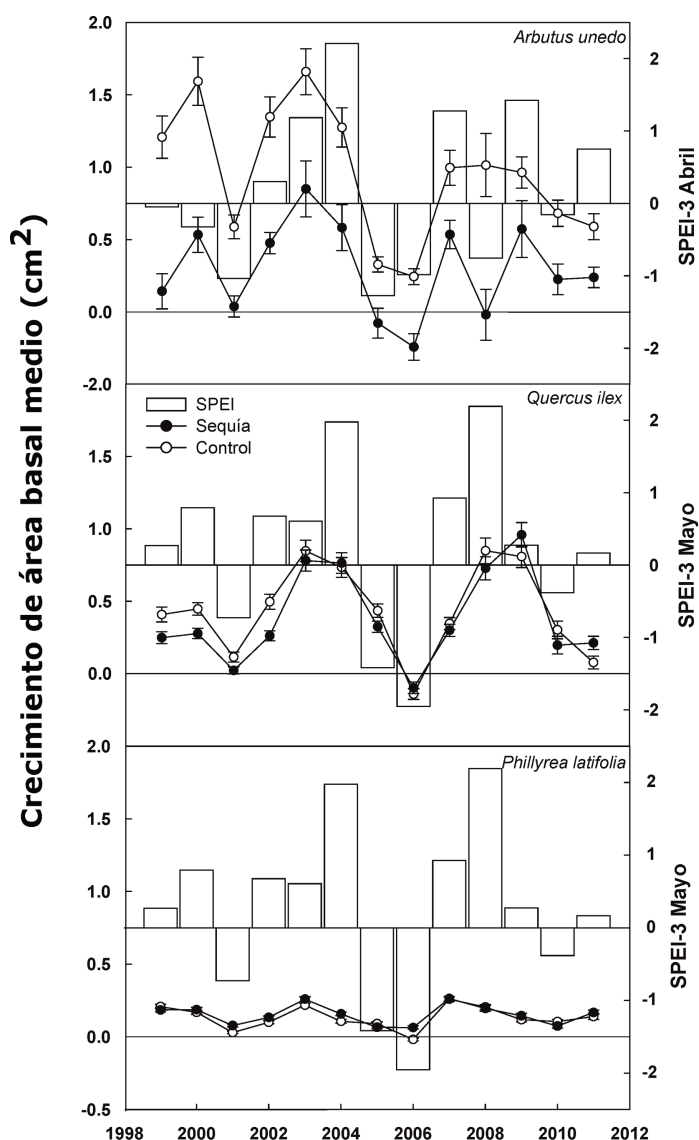


Figura 1. Crecimiento anual medio del área basal de *Arbutus unedo*, *Quercus ilex* y *Phillyrea latifolia* en las parcelas control (círculos blancos) y de sequía (círculos negros). Las barras indican el valor del índice de sequía por cada año. En cada especie, se muestra el índice de sequía SPEI en el momento y escala temporal (número de meses) que presentó una correlación más alta con el crecimiento. Las barras de error indican el error estándar de la media. De Barbeta et al. (2013).

Figure 1. Mean annual basal area increment of *Arbutus unedo*, *Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia* in control (open circles) and drought (closed circles) plots. The bar indicates the value of the drought index of each year. For each species, the drought index SPEI shown (month and temporal scale) is the one that had the strongest correlation with growth. Error bars are the standard error of the mean. Modified from Barbeta et al. 2013.

tres especies presentaron sistemas radicales dimórficos que les permiten acceder a diferentes fuentes de agua. No se observaron diferencias en los patrones de uso del agua entre las tres especies estudiadas. Las plantas extrajeron agua principalmente del suelo más superficial durante estaciones frías y húmedas, y aumentaron el uso del agua subterránea durante la sequía estival (Fig. 4). Las plantas sometidas a la sequía experimental a largo plazo desplazaron su absorción de agua hacia capas más profundas del suelo durante la estación húmeda, indicando cierta plasticidad en la distribución de las raíces finas. De todas formas, durante la sequía extrema de 2011, las plantas sometidas a sequía experimental mostraron una menor aportación del agua subterránea. Esto coincidió con una mayor defoliación en las parcelas de sequía, hecho que podría atribuirse al agotamiento de las reservas de agua subterránea, importante fuente de agua para sobrevivir la sequía estival.

Los experimentos de sequía a largo plazo evidencian que existen procesos de aclimatación que mitigan los efectos de la sequía a distintos niveles; del molecular (e.g., cambios epigenéticos) al ecosistema (e.g., reducción de la densidad de pies) (Fig. 5). Así pues, los cambios morfológicos en las hojas, en el sistema hidráulico, en las alometrias entre hojas y ramas, y en el funcionamiento de las raíces son algunos de los mecanismos clave para lidiar con el aumento de la sequía. La duración de la sequía determina su severidad en términos de defoliación y mortalidad. Aunque *Q. ilex* puede rebrotar vigorosamente después de episodios extremos de sequía, su resiliencia se ve menguada después de estos episodios, que podrían ser más recurrentes en el futuro.

Contribución del agua subterránea a la transpiración estimada con los isótopos estables del agua

El agua almacenada bajo tierra en la zona saturada es una importante fuente de agua para las plantas de ecosistemas secos. La presencia de plantas de raíces profundas en todo el mundo, sin embargo, sugiere que el uso de las aguas subterráneas no se limita a los ecosistemas áridos y estacionalmente secos (Canadell et al. 1996). Hasta la fecha, ningún estudio ha cuantificado cuál es la contribución relativa del agua de la zona saturada a la transpiración de las plantas, y a nivel global. Se recopiló los datos disponibles (71 especies) sobre la contribución relativa de las aguas subterráneas a la transpiración determinada por estudios que empleaban los isótopos estables del agua, y se analizó su variación en diferentes climas, estaciones, tipos de planta, condiciones edáficas y topografía. El uso de agua subterránea es más probable en sitios con una pronunciada estación seca (Fig. 6). La contribución relativa de las aguas subterráneas es mayor en suelos delgados y rocosos. Los árboles usan relativamente más agua subterránea que los arbustos y las especies herbáceas, aunque todos tienen la misma probabilidad de captación de aguas subterráneas.

Conclusiones

Los resultados de esta tesis confirman que especies coexistentes tienen distinta vulnerabilidad a la sequía; las encinas podrían ser parcialmente sustituidas por *P. latifolia* en los lugares más secos, ya que esta planta es capaz de transpirar mayores cantidades de agua durante las sequías. Ciertamente, las tasas de crecimiento y mortalidad de *P. latifolia* no se ven afectadas por la sequía experimental mientras que *Q. ilex* presenta una mayor mortalidad, y tanto *Q. ilex* como *A. unedo* crecen menos en las parcelas de sequía. De todos modos, también se ha visto como el efecto de la sequía experimental se ha reducido con el tiempo. Una mayor mortalidad de pies en las parcelas de sequía parece reducir la competencia por los recursos hídricos, amortiguando el efecto del tratamiento. El experimento también ha producido cambios en las fuentes de agua de las plantas, lo que podría contribuir a amortiguar los efectos de la sequía experimental. En una revisión bibliográfica sobre los mecanismos de resistencia y los efectos de la sequía en la encina, se ha mostrado que ésta es una especie que puede sobrevivir y recuperarse de las sequías estivales. Aún así, parece que sequías extremadamente largas producen la pérdida del follaje o incluso la mortalidad de individuos enteros. Esta especie tiene la capacidad de rebrotar vigorosamente después de estos episodios y se aclimata a condiciones más secas, pero parece que si estas sequías se vuelven más recurrentes, su resiliencia puede disminuir. Finalmente, se ha informado sobre la ubicuidad del uso de aguas subsuperficiales por parte de las plantas. Se trata de una fuente de agua crucial, más allá de la posición topográfica, el clima, o el tipo de planta. En resumen, los árboles, y los bosques que los conforman, tienen múltiples mecanismos que les permiten lidiar con la sequía. Sin embargo, no está nada claro que esta aclimatación pueda contrarrestar los efectos negativos del aumento de la frecuencia, intensidad y duración de las sequías.

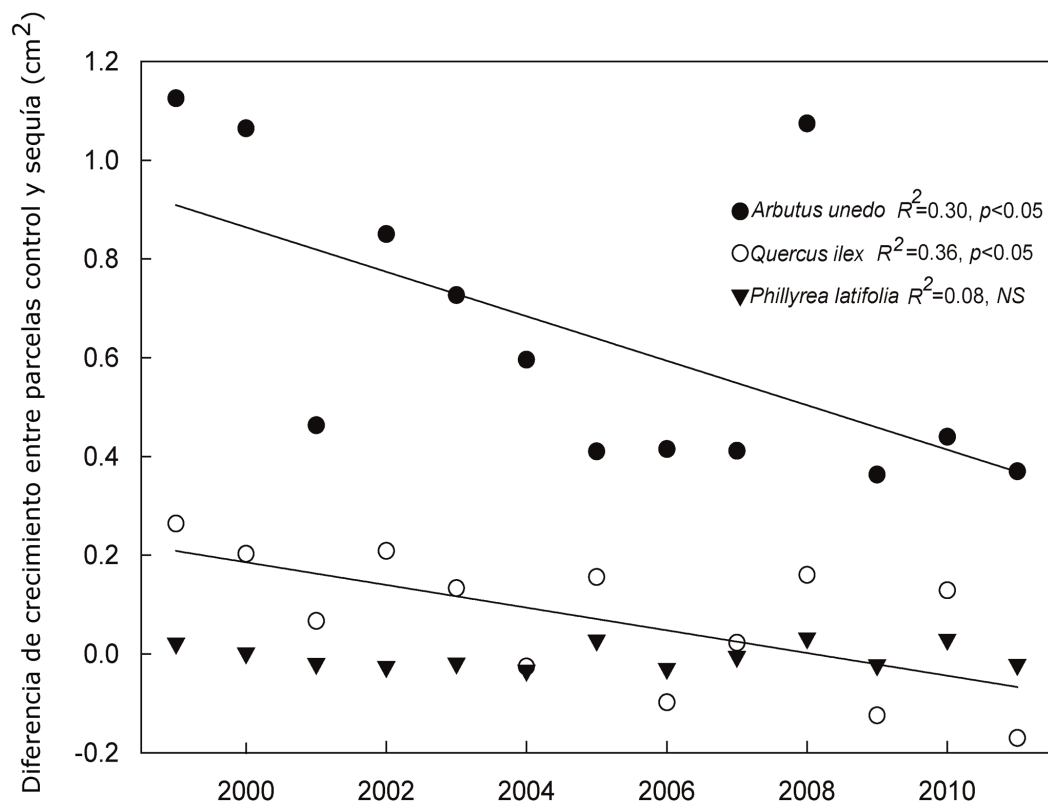


Figura 2. Diferencia de crecimiento basal (cm^2) entre las parcelas control y de sequía para las especies *A. unedo*, *Q. ilex* y *P. latifolia*. La línea de regresión muestra la relación lineal entre la diferencia de crecimiento y el tiempo en las especies en que ésta es significativa. De Barbata et al. (2013).

Figure 2. Growth difference (cm^2) between control and drought plots for the species *A. unedo*, *Q. ilex* and *P. latifolia*. The regression line represents the relationship between the growth difference and time for species in which this relationship was significant. Modified from Barbata et al. 2013.

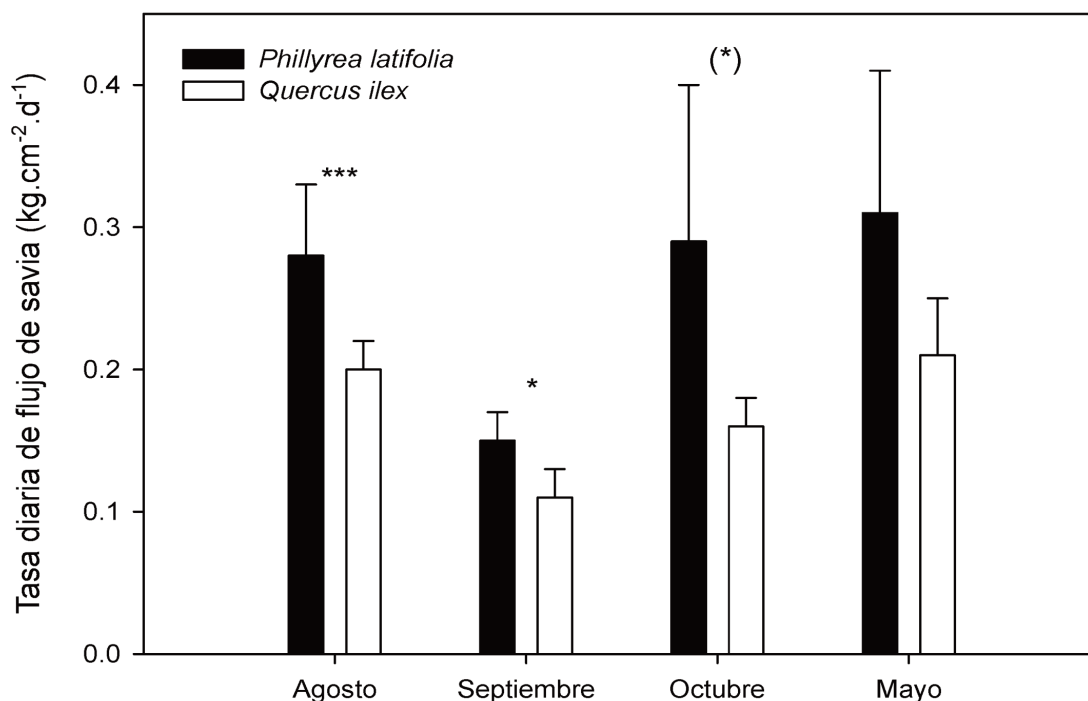


Figura 3. Promedio diario estacional de flujo de savia para *P. latifolia* y *Q. ilex*. Las barras de error indican el error estándar de la media. Las diferencias significativas entre especies se muestran con un asterisco ($P<0.05$), tres ($P<0.001$) o un asterisco entre paréntesis ($P<0.1$). De Barbata et al. (2012).

Figure 3. Seasonal mean of the daily sap flow rate of *P. latifolia* and *Q. ilex*. Error bars indicate the standard error of the mean. Significant differences between species are highlighted with one asterisk ($P<0.05$), three ($P<0.001$) or an asterisk in brackets ($P<0.1$). Modified from Barbata et al. 2012.

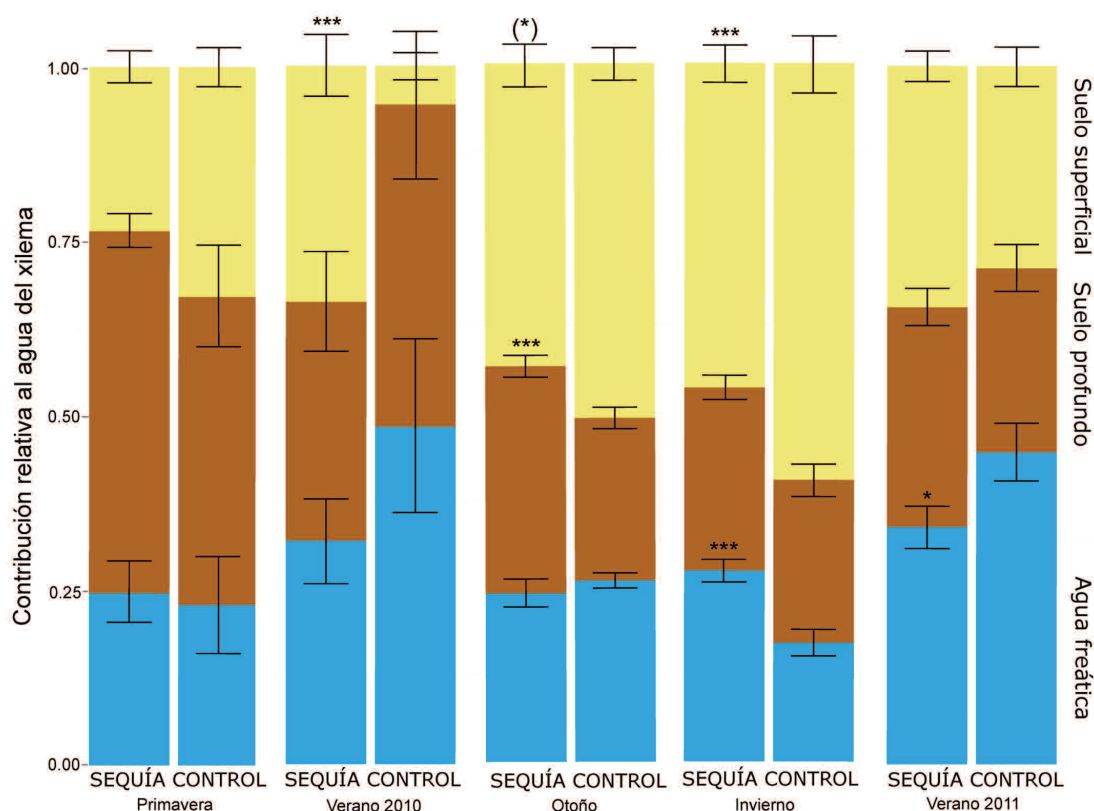


Figura 4. Contribuciones medias de cada fuente de agua de la planta por estación del año en los tratamientos de control y la sequía obtenido por modelo de mezcla bayesianos (SIAR). Las barras de error son los errores estándar de las medias. Los asteriscos denotan niveles de significación para las comparaciones entre los tratamientos de control y sequía (ANOVA y test Tukey HSD posthoc, *** $P < 0.001$, ** $P < 0.01$, * $P < 0.05$, (*) $P < 0.1$). De Barbeta et al. (2015).

Figure 4. Mean contribution of plant water sources at each season in control and drought plots, as obtained by Bayesian mixing models (SIAR). Error bars are the standard error of the mean. Asterisks denote the level of significance for the comparisons between control and drought plots. ANOVA and Tukey HSD posthoc tests, *** $P < 0.001$, ** $P < 0.01$, * $P < 0.05$, (*) $P < 0.1$). Modified from Barbeta et al. (2015).

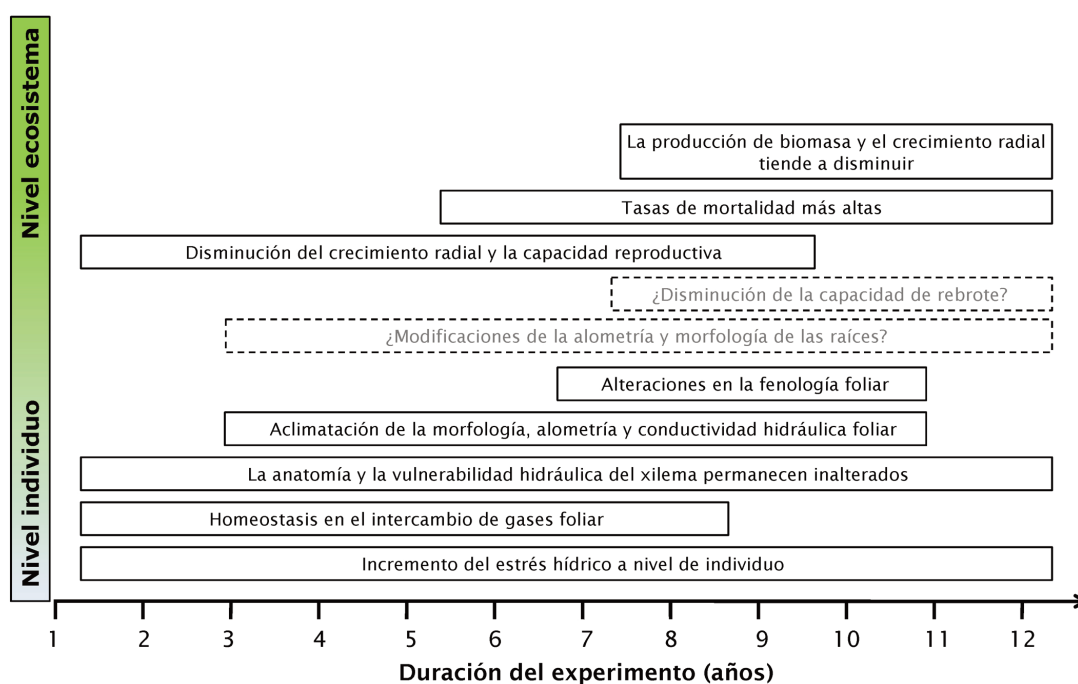


Figura 5. Esquema conceptual de los efectos más relevantes de los experimentos de sequía a largo plazo en encinares (*Quercus ilex*) a nivel de árbol y ecosistema. La longitud de los rectángulos define la duración de los efectos. Los rectángulos que superan los 12 años indican que los efectos son persistentes. La posición en el eje x representa el tiempo aproximado de aparición del efecto. Los rectángulos con contorno discontinuo indican efectos potenciales que requieren mayor estudio. De Barbeta y Peñuelas (2016).

Figure 5. Conceptual scheme of the most relevant effects of long-term drought experiments conducted in Holm oak forests (*Quercus ilex*) at tree- and ecosystem-level. The rectangle length defines the duration of the effects. The rectangles that are wider than 12 years (x-axis) indicate persistent effects. The position in the x-axis represents the approximate time of appearance of the effects. The rectangles with a dashed contour line indicate potential effects that require further research. Modified from Barbeta and Peñuelas (2016).

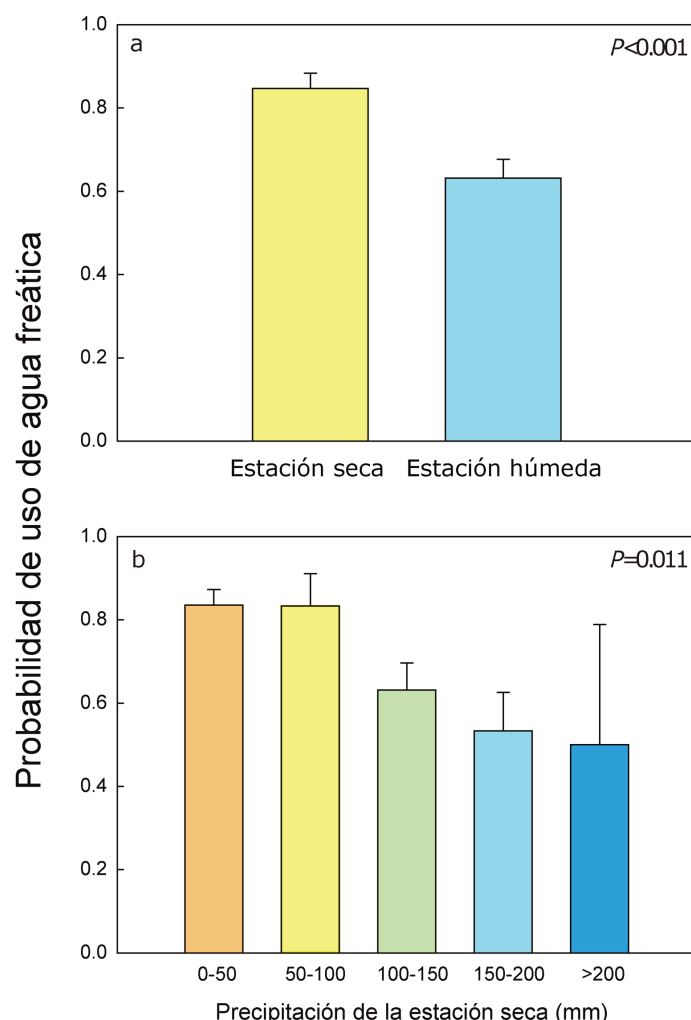


Figura 6. Probabilidad de uso de las aguas subterráneas. El panel superior (a) muestra la probabilidad de uso de aguas subterráneas en estaciones secas y húmedas. El panel inferior (b) muestra la probabilidad de uso de aguas subterráneas en categorías cuantitativas de precipitación durante las estaciones secas. Las barras de error son el error estándar de la media, y los valores de P se calcularon con modelos GLMM del paquete *MCMCglmm* de R. Resultados no publicados.

Figure 6. Probability of groundwater use. The upper panel (a) shows the probability of groundwater use in dry and wet seasons. The lower panel (b) shows the probability of groundwater use in quantitative categories of precipitation during the dry season. The error bars are the standard error of the mean, and the P values were obtained with GLMM models from the package *MCMCglmm* in R. Unpublished results.

Referencias

- Allen, C.D., Breshears, D.D., McDowell, N.G. 2015. On underestimation of global vulnerability to tree mortality and forest die-off from hotter drought in the Anthropocene. *Ecosphere* 6, 1–55.
- Barbeta, A., Ogaya, R., Peñuelas, J. 2012. Comparative study of diurnal and nocturnal sap flow of *Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia* in a Mediterranean holm oak forest in Prades (Catalonia, NE Spain). *Trees* 26, 1651–1659.
- Barbeta, A., Ogaya, R., Peñuelas, J. 2013. Dampening effects of long-term experimental drought on growth and mortality rates of a Holm oak forest. *Global change biology* 19, 3133–44.
- Barbeta, A., Mejía-Chang, M., Ogaya, R., Voltas, J., Dawson, T.E., Peñuelas, J. 2015. The combined effects of a long-term experimental drought and an extreme drought on the use of plant-water sources in a Mediterranean forest. *Global Change Biology* 21, 1213–1225.
- Barbeta, A., Peñuelas, J. 2016. Sequence of plant responses to droughts of different timescales: lessons from holm oak (*Quercus ilex*) forests. *Plant Ecology and Diversity*. Doi: 10.1080/17550874.2016.1212288.
- Canadell, J., Jackson, R.B., Ehleringer, J.B., Mooney, H.A., Sala, O.E., Schulze, E.D. 1996. Maximum rooting depth of vegetation types at the global scale. *Oecologia*, 108, 583–595.
- Carnicer, J., Coll, M., Ninyerola, M., Pons, X., Sánchez, G., Peñuelas, J. 2011. Widespread crown condition decline, food web disruption, and amplified tree mortality with increased climate change-type drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108, 1474–1478.
- Leuzinger, S., Luo, Y., Beier, C., Dieleman, W., Vicca, S., Körner, C. 2011. Do global change experiments overestimate impacts on terrestrial ecosystems? *Trends in ecology and evolution*, 26, 236–41.
- Mueller, R.C., Scudder, C.M., Porter, M.E., Talbot Trotter, R., Gehring, C., Whitham, T.G. 2005. Differential tree mortality in response to severe drought: evidence for long-term vegetation shifts. *Journal of Ecology* 93, 1085–1093.

ADRIÀ BARBETA MARGARIT

Aclimatación de los bosques al aumento de la sequía: cambios funcionales y estructurales

Tesis Doctoral

Universidad Autónoma de Barcelona, Cerdanyola del Vallès (Barcelona).

Diciembre 2015

Directores: Dr. Josep Peñuelas y Dr. Romà Ogaya

Publicaciones resultantes de la tesis

- Barbeta, A., Ogaya, R., Peñuelas, J. 2012. Comparative study of diurnal and nocturnal sap flow of *Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia* in a Mediterranean holm oak forest in Prades (Catalonia, NE Spain). *Trees* 26, 1651–1659. [Capítulo 2]
- Barbeta, A., Ogaya, R., Peñuelas, J. 2013. Dampening effects of long-term experimental drought on growth and mortality rates of a Holm oak forest. *Global change biology* 19, 3133–44. [Capítulo 1]
- Barbeta, A., Mejía-Chang, M., Ogaya, R., Voltas, J., Dawson, T.E., Pe-

ñuelas, J. 2015. The combined effects of a long-term experimental drought and an extreme drought on the use of plant-water sources in a Mediterranean forest. *Global Change Biology* 21, 1213–1225. [Capítulo 3]

Barbeta, A., Peñuelas, J. 2016. Sequence of plant responses to droughts of different timescales: lessons from holm oak (*Quercus ilex*) forests. *Plant Ecology and Diversity*. Doi: 10.1080/17550874.2016.1212288. [Capítulo 4]