

Factores limitantes y estrategias de establecimiento de plantas leñosas en ambientes semiáridos. Implicaciones para la restauración

F.M. Padilla Ruiz

Estación Experimental de Zonas Áridas (CSIC). General Segura, 1. 04001 Almería, España.

Tras la germinación, las plántulas resultantes son individuos muy vulnerables que están expuestos a diversas amenazas bióticas (e.g., herbivoría, competencia, alelopatía) y abióticas (e.g., desecación del suelo, niveles de radiación y temperatura inadecuada) que limitan su supervivencia. Esto provoca que sólo una pequeña fracción de los individuos germinados consiga establecerse, y que la fase de plántula sea una de las etapas más críticas en el ciclo de vida de una planta. Tanto factores abióticos como bióticos inciden en la supervivencia de las plántulas, pero parece que los factores abióticos predominan en ambientes limitantes, mientras que en hábitats más benignos la competencia con otras plantas toma especial protagonismo. Esta observación es relevante en ecosistemas áridos, donde se ha visto que el establecimiento de determinadas especies es mayor debajo de la cubierta de ciertos arbustos que mejoran las condiciones de crecimiento que en zonas alejadas de ellos. Así, el éxito de establecimiento de las plántulas depende en gran medida del lugar en el que crezcan, de manera que si las plántulas no crecen en lugares favorables y seguros (e.g., bajo arbustos), la supervivencia dependerá en gran medida de su habilidad para adaptarse y/o resistir los factores limitantes. En ambientes mediterráneos y semiáridos, el principal factor limitante del establecimiento es la sequía estiva. Tras la germinación en primavera, las plántulas antes de establecerse tienen que hacer frente a un fuerte periodo de sequía que deseca las capas superficiales del suelo lo que constituye un auténtico cuello de botella para el establecimiento.

En esta tesis se estudian las estrategias de establecimiento de varias especies arbóreas y arbustivas que aparecen en ambientes semiáridos del sureste de la Península Ibérica (**Fig. 1**). En concreto, estudio a) qué mecanismos presentan las plántulas para hacer frente a la sequía durante las primeras etapas del desarrollo, haciendo especial hincapié en el desarrollo de las plántulas y la plasticidad de sus sistemas radicales ante cambios, tanto cuantitativos como temporales, en la disponibilidad de agua, b) cómo la protección por arbustos que actúan como plantas nodriza afecta a la supervivencia, y finalmente c) evalúo el potencial del uso de los arbustos como plantas nodriza en restauración. Se han realizado experimentos en invernadero y en campo de corta y larga duración con las especies *Anthyllis cytisoides*, *Atriplex halimus*, *Ephedra fragilis*, *Genista umbellata*, *Lycium intricatum*, *Olea europaea* var. *sylvestris*, *Pinus halepensis*, *Pistacia lentiscus*, *Retama sphaerocarpa*, *Salsola oppositifolia* y *Ziziphus Lotus*, y también he realizado una extensa revisión bibliográfica de los experimentos que emplearon plantas nodriza en restauración.



Figura 1. En los ambientes semiáridos del sureste de la Península Ibérica la sequía a menudo impide el establecimiento de las plántulas. En esta tesis estudio qué estrategias muestran las plantas para superar el estrés hídrico durante la fase de plántula y cómo la sequía y la protección por plantas nodriza afectan a la supervivencia.

Plasticidad de las raíces y establecimiento

La capacidad de las plántulas de desarrollar raíces profundas fue decisiva para sobrevivir la sequía estival mediterránea, independientemente de la mayor o menor tolerancia a la sequía de las especies. Las plántulas tanto de una especie tolerante a la sequía, como *Salsola oppositifolia*, como de una más sensible, como *Retama sphaerocarpa*, desarrollaron raíces profundas durante los primeros meses de crecimiento en campo, tuvieron acceso a capas más húmedas de suelo, y mostraron tasas de supervivencia tras el verano muy elevadas. En cambio, la capacidad de profundizar de especies como *Ephedra fragilis*, una especie muy tolerante, y *Pinus halepensis*, considerada más sensible a la sequía, fue mucho menor, y murieron conforme las capas del suelo superficiales se secaron al avanzar el verano (**Fig. 2**). En cambio, una mayor asignación de biomasa a la parte radical con respecto a la parte aérea (i.e., mayor R:S ratio) no estuvo correlacionada con un mayor éxito de establecimiento en condiciones extremas de sequía. Además, encontramos que la supervivencia pareció estar controlada por umbrales de humedad del suelo. Existe un valor mínimo bajo el cual la humedad no es suficiente para que las plantas sobrevivan pues las capas del suelo están tan secas que las raíces son incapaces de tomar el agua almacenada en él. En cambio, por encima de cierto valor la supervivencia está asegurada debido a la gran disponibilidad de agua en el suelo. La presencia de umbrales de humedad del suelo que determinan el grado de establecimiento tiene implicaciones para la dinámica de las poblaciones en lugares con una alta variabilidad de las precipitaciones.

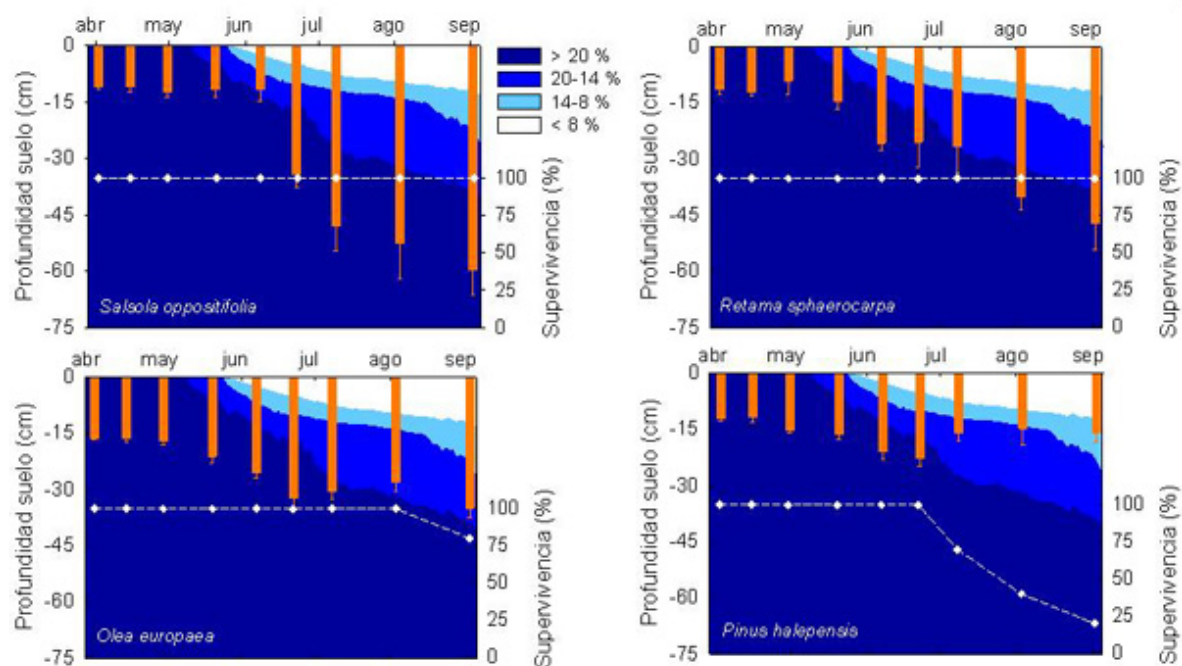


Figura 2. Profundidad máxima de enraizamiento (barras) e isoclinas de distintos valores de humedad del suelo (áreas azules) en el eje Y principal, y tasa de supervivencia (líneas blancas) en el eje Y secundario a lo largo de todo el periodo de estudio (eje X) para varias especies arbóreas y arbustivas. Las capas de suelo más húmedas se representan en azul intenso y las capas más secas en color pálido. Los valores de profundidad de enraizamiento son medias $\pm$ ES.

La disponibilidad de agua en el suelo afectó a las primeras etapas del desarrollo de las plántulas. En las primeras semanas de desarrollo, las plántulas de *Genista umbellata*, *Lycium intricatum* y *Retama sphaerocarpa* respondieron a una disminución de la cantidad de agua suministrada aumentando la tasa de elongación de las raíces y la longitud y superficie de las mismas, mientras que no se produjeron cambios en la inversión de biomasa al sistema radical en detrimento de la parte aérea. A pesar de las diferencias en el tamaño de semilla y la estrategia de resistencia a la sequía, las tres especies, tanto tolerantes con semillas pequeñas (*Genista* y *Lycium*) como la evitadora de semilla grande (*Retama*), respondieron de la misma manera, aunque *Genista* mostró la respuesta más plástica. *Retama*, en cambio, exhibió una plasticidad menor debido presumiblemente a una mayor dependencia de las reservas de los cotiledones. Creemos que la elongación de las raíces ante una disminución de la cantidad de agua aportada constituye una estrategia adaptativa de establecimiento en estas tres especies pues una mayor longitud y superficie de raíces implica una mayor capacidad de absorción de recursos del suelo.

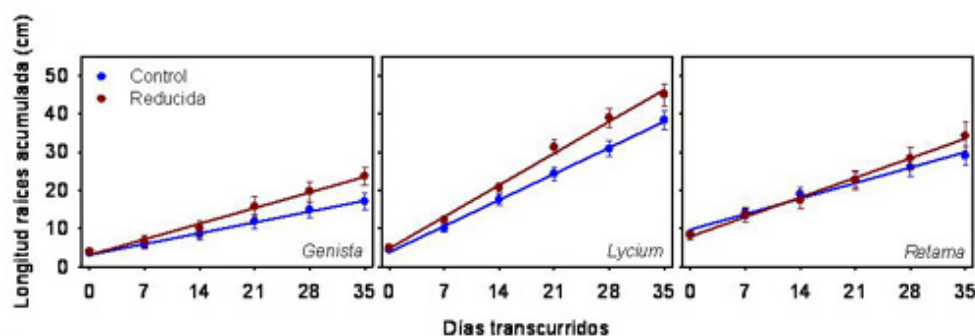


Figura 3. Longitud acumulada de raíces a lo largo del experimento en plantas que recibieron más agua (control, color azul) y menos agua (reducida, color rojo). Se muestran medias $\pm$ ES.

Todos estos resultados evidencian que una mayor asignación de biomasa a las raíces no es suficiente para compensar el descenso de la humedad del suelo, sino que la capacidad de proliferar raíces en ciertos lugares puede llegar a ser más importante que la mera asignación de biomasa a las mismas.

Protección por arbustos y restauración

En determinados ambientes limitantes las plántulas que crecen debajo de la cubierta de ciertos arbustos se pueden beneficiar de la protección microclimática y frente a herbívoros que le ofrece el dosel de éstos, así como de una mayor disponibilidad de recursos en el suelo, lo que se puede traducir en una mayor supervivencia. El potencial de usar estos arbustos en restauración ha sido comprobado en áreas de alta montaña, estepas semiáridas, salinas costeras, bosques tropicales secos, matorrales áridos y sabanas a nivel mundial. Sin embargo, hay ciertos aspectos relacionados con las características de las plantas nodriza, las condiciones del sitio a restaurar y la autoecología de las especies que se quieren implantar que influyen en el éxito de este procedimiento. Se deben evitar como plantas nodriza aquellas especies que liberen compuestos alelopáticos, así como aquellas que tengan una alta habilidad competitiva y un sistema radical superficial muy denso que interfiera con las plántulas. La probabilidad de éxito de este procedimiento será mayor en aquellos lugares en los cuales las condiciones limitantes del medio y/o la presión de herbívoros amenacen la supervivencia de las plantas, pues esta técnica resultará ineficaz en lugares en los cuales el establecimiento no esté limitada por estos factores. La supervivencia de especies heliófilas, primocolonizadoras y muy resistentes al estrés puede verse perjudicada bajo plantas nodriza pues el nicho de regeneración de estas especies normalmente está ligado a lugares abiertos desprovistos de protección. Dada la autoecología de estas especies, el suavizado de las condiciones de crecimiento bajo la cubierta de plantas nodriza puede resultar perjudicial más que beneficioso para ellas.

Sin embargo, las plantas nodriza son beneficiosas sólo para aquellas especies que toleran los posibles efectos negativos que éstas ejercen sobre las plántulas, minimizando los costes de la interacción y maximizando los beneficios. Así, en un experimento de plantación de plántulas bajo el arbusto leguminoso *Retama sphaerocarpa* realizado en Sierra Alhamilla (Almería), encontramos que la efectividad de *Retama* como planta nodriza difirió significativamente dependiendo de las especies de plántulas empleadas y de la disponibilidad de recursos hídricos (Fig. 4). Encontramos que tras tres estaciones de crecimiento la supervivencia de plántulas de acebuche (*Olea europaea* var. *sylvestris*) colocadas bajo la cubierta de *Retama* fue el doble que bajo la protección artificial creada por ramas secas de arbustos. En cambio, las plántulas de azufaífo (*Ziziphus lotus*) se vieron notablemente perjudicadas al vivir debajo de *Retama* y apenas sobrevivieron en este microambiente debido probablemente a su baja capacidad competitiva. La supervivencia de acebuche bajo *Retama* fue mayor en condiciones de sequía, esto es, cuando las plántulas no recibieron riegos en verano, mientras que la supervivencia de las plantas regadas en este microambiente fue menor debido probablemente a la competencia por el agua suministrada ejercida por las raíces superficiales de *Retama*. Dado estos resultados, podemos concluir que el balance de la interacción entre este arbusto nodriza y las plántulas se decantó hacia el lado de la competencia bajo condiciones de estrés hídrico atenuado, mientras que los efectos positivos fueron más aparentes bajo condiciones de sequía.

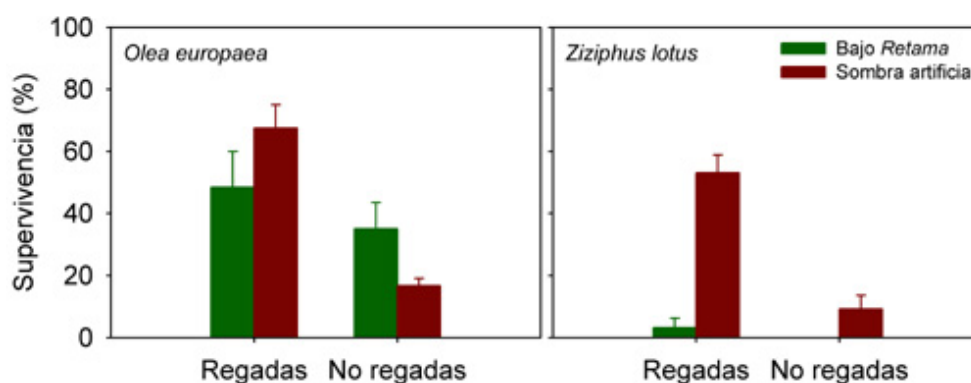


Figura 4. Tasa de supervivencia de plántulas de *Olea europaea* var. *sylvestris* y *Ziziphus lotus* tras tres estaciones de crecimiento debajo de la cubierta del arbusto *Retama sphaerocarpa* (verde) y de sombra artificial proporcionada por ramas secas (marrón) en un experimento realizado en Sierra Alhamilla (600 msnm, Almería, España). Se muestran valores promedio de la parcela de solana y de umbría $\pm$ ES.

FRANCISCO M. PADILLA RUIZ

Factores limitantes y estrategias de establecimiento de plantas leñosas en ambientes semiáridos. Implicaciones para la restauración

Tesis Doctoral

Departamento de Biología Vegetal y Ecología de la Universidad de Almería. Realizada en la Estación Experimental de Zonas Áridas, CSIC.

Noviembre de 2007

Dirección: Francisco I. Pugnaire de Iraola

Publicaciones resultantes de la tesis:

Padilla F.M. & Pugnaire F.I. 2006. The role of nurse plants in the restoration of degraded environments. *Frontiers in Ecology and the Environment* 4: 196-202.

Padilla F.M. & Pugnaire F.I. 2007. Rooting depth and soil moisture control Mediterranean woody seedling survival during drought. *Functional Ecology* 21: 489-495.

Padilla F.M., Miranda J. & Pugnaire F.I. 2007. Early root growth plasticity in seedlings of three Mediterranean woody species. *Plant and Soil* 296: 103-113.