



Respuesta de *Quercus coccifera* a la herbivoría en un ambiente de enriquecimiento de CO₂ atmosférico

Growth and photosynthetic responses of *Quercus coccifera* to CO₂ enrichment and grazing

Juan Manuel Mancilla-Leytón* y Jesús Cambrollé¹

¹ Universidad de Sevilla. Departamento de Biología Vegetal y Ecología. Sevilla, España. * Autor de correspondencia. jmancilla@us.es

RESUMEN

Resultado de las actividades antrópicas la concentración de CO₂ atmosférico ha aumentado de manera vertiginosa en el último siglo. Ante este futuro escenario de cambio, el objetivo del presente estudio ha sido evaluar la respuesta de la vegetación característica de los ecosistemas forestales mediterráneos (*Quercus coccifera*) bajo distinto grado de herbivoría y concentración de CO₂ atmosférico. Para examinar los efectos del consumo parcial sobre el crecimiento de las plantas se simularon tres niveles de herbivoría (nulo, moderado y alto) y dos concentraciones de CO₂ atmosférico (380 μmol mol⁻¹ y 700 μmol mol⁻¹). Los resultados mostraron que el grado de herbivoría simulado fue el principal factor que limitó el crecimiento de las plántulas de *Q. coccifera*: bajo un grado de herbivoría moderado, para ambos ambientes de CO₂, las plantas de *Q. coccifera* presentaron un desarrollo significativamente mayor que las plantas intactas y aquellas sometidas a un grado de herbivoría alto. Este estudio supone una primera aproximación sobre la tolerancia a exceso de CO₂ atmosférico y herbivoría de matorrales mediterráneos, pero son necesarios futuros estudios que arrojen luz a muchas de las situaciones naturales de estrés (abiótico y biótico).

PALABRAS CLAVE: cambio climático, matorral, cabras.

ABSTRACT

In the last century, human activities are precipitously increasing atmospheric CO₂ concentration. In this future scenario of change, the objective of this work was to study the response of *Quercus coccifera* the combined effect of grazing and atmospheric CO₂ enrichment. To examine the effects of partial consumption on seedling growth, three levels of grazing (null, moderate and high) and two atmospheric CO₂ concentrations (380 μmol mol⁻¹ and 700 μmol mol⁻¹) were simulated. The results showed that the degree of simulated grazing was the main factor that could restrict the growth of seedlings of *Q. coccifera*; in both CO₂ environments, plants with moderate grazing showed a significantly higher development than intact and high grazing plants. This study is a first approach on the Mediterranean scrub tolerance to grazing and enrichment atmospheric CO₂ concentrations, but future studies are required that should shed light on many of the natural stress situations (abiotic and biotic).

KEYWORDS: climate change, shrub, goat.

INTRODUCCIÓN

Entre los principales factores climáticos que afectan al crecimiento de la vegetación se encuentran la temperatura, la precipitación y la radiación (Wu *et al.*, 2015). Diferentes estudios han puesto de manifiesto que, en las últimas décadas, el calentamiento global ha provocado fenómenos meteorológicos y climáticos extremos cada vez más frecuentes, lo que puede derivar en importantes alteraciones en el funcionamiento de los ecosistemas a diferentes escalas espacio-temporales (Karl y Trenberth, 2003; Kumar, 2013; Knapp *et al.*, 2015); se estima que las características del clima podrían explicar aproximadamente 54% de las variaciones en la vegetación (Jong, Schaepman, Furrer, De Bruin y Verdurg, 2013).

El último análisis realizado por la *World Meteorological Organization* (WMO, 2017), muestra que los promedios mundiales para la concentración de CO₂ atmosférico registraron nuevos máximos en el año 2016, alcanzándose 403×10^{-6} (403 ppm), lo que representa 145% de los niveles preindustriales (anteriores al año 1750). Derivadas de estos incrementos en la concentración de CO₂ atmosférico y otros gases de efecto invernadero (óxidos nitrosos y sulfurosos), las predicciones actuales sugieren un aumento del calentamiento global y de los periodos de sequía, los cuales se harían muy patentes en las áreas mediterráneas (Panel Intergubernamental del Cambio Climático [IPCC], 2018). En los últimos años, y con el fin de poner en marcha una serie de medidas que minimicen los impactos negativos y maximicen los efectos beneficiosos sobre los mismos, cada vez son más los estudios que han centrado su investigación en aclarar cómo el cambio global afecta a distintos ecosistemas, (Sardans y Peñuelas, 2013). Aunque algunos de estos estudios encuentran resultados contradictorios, la mayoría sugieren que los impactos del cambio climático derivarán en un aumento generalizado en la frecuencia e intensidad de los procesos de degradación y desertificación.

Los ecosistemas forestales mediterráneos destacan por albergar gran parte de la biodiversidad terrestre, y su correcto funcionamiento es esencial para el mantenimiento

de la misma (Ciancio y Nocentini, 2011); a pesar de ello, no son muchos los trabajos que abordan el estudio de las respuestas de estos ecosistemas ante las perspectivas del cambio climático. Estos ecosistemas se encuentran dominados por vegetación leñosa, de crecimiento lento y características esclerófilas asociadas a las condiciones abióticas de los mismos (temperatura, luz, nutrientes, agua, etc.), las cuales han sido estudiadas en profundidad (Peñuelas *et al.*, 2017). Sin embargo, otras interacciones como el aumento de la concentración atmosférica de CO₂ siguen siendo poco estudiadas; distintos trabajos han puesto de manifiesto que, en los ecosistemas mediterráneos, el aumento de la concentración de CO₂ atmosférico sobre la vegetación provoca un aumento de la eficiencia en el uso del agua ligado a disminuciones de la conductancia de la misma (Morgan *et al.*, 2004; Masyk, Hemming, Angert, Leavitt y Yakir, 2011), así como un incremento de la tasa fotosintética que deriva en aumentos de la biomasa total (Andreu-Hayles *et al.*, 2011; Peñuela *et al.*, 2018). Estas respuestas podrían contrarrestar los efectos de la sequía prevista en las próximas décadas como consecuencia del cambio climático (WMO, 2017).

Los estudios realizados hasta el momento se centran en evaluar la respuesta de la vegetación frente a factores abióticos, dejando al margen los factores e interacciones biológicas, que no son menos importantes para su mantenimiento y desarrollo. La persistencia de gran parte de los sistemas silvopastorales mediterráneos no se entiende sin la herbivoría o pastoreo (Bugalho, Caldeira, Pereira, Aronson y Pausas, 2011). Aunque la ganadería se ha considerado tradicionalmente como algo negativo para la conservación del medio (sobrepastoreo, desertización, contribución al cambio climático, cambios en la biodiversidad, etc.), esta actividad es la responsable de la creación y mantenimiento de muchas formaciones vegetales y espacios naturales protegidos en la actualidad; la actividad ganadera controla la biomasa acumulada, contribuye a la descomposición, dispersa semillas, previene incendios forestales, etcétera. (Mancilla-Leyton, Pino y Martín, 2013; Mena, Ruiz-Mirazo, Ruiz y Castel, 2016).



En este contexto, resulta necesario conocer la respuesta de estos ecosistemas para adaptarse a las condiciones previstas en los diferentes escenarios pronosticados por los modelos de cambio global. De esta necesidad deriva el objetivo del presente estudio.

OBJETIVOS

Evaluar la respuesta de la vegetación característica de los ecosistemas forestales mediterráneos (*Quercus coccifera*), bajo distinto grado de herbivoría y concentración de CO₂ atmosférico. Se espera que la respuesta de *Q. coccifera* al incremento de CO₂ atmosférico sea distinta en función del grado de herbivoría.

MATERIALES Y MÉTODOS

Selección del material vegetal

De las especies de ganado doméstico presentes en la zona mediterránea, la cabra es, por sus características morfofisiológicas, la mejor adaptada para el consumo de vegetación arbustiva altamente lignificada y defendida por compuestos químicos potencialmente tóxicos y defensas físicas (Hoffman, 1989). Se trata del rumiante más especializado en ramoneo, es por ello que, con un manejo adecuado, se puede convertir en una herramienta muy interesante en la conservación de los montes (Mancilla-Leyton *et al.*, 2013). Durante el pastoreo, el ganado caprino consume distintas especies arbustivas cuya apetencia varía a lo largo del año, pero existe una preferencia hacia especies concretas como es el caso de *Q. coccifera*, la cual constituye más de 30% de su dieta (Mancilla-Leyton *et al.*, 2013).

Quercus coccifera es un arbusto o arbolillo monoico, muy ramificado de hoja perenne, que puede desarrollar una altura de hasta 5 metros. La corteza es grisácea en los ejemplares juveniles, pero más oscura y agrietada en los adultos. Hojas adultas, alternas, coriáceas y perennes, de color verde brillante, tanto en el haz como en el envés, y son coriáceas con forma ovada y borde espinoso. Las flores masculinas son pequeñas de color amarillo. Surgen agrupadas en filamentos (amentos) colgantes, mientras que las femeninas se encuentran solitarias o en pequeños

grupos. Sus bellotas (frutos) son de menor tamaño y menos alargadas que las de la encina (*Quercus ilex*). La producción de bellotas suele ser elevada, pero estas sufren depredación tanto antes (gorgojos como el *Curculio sp.*), como después de la dispersión (herbívoros silvestres, ganadería doméstica, pequeños roedores y aves). Este arbusto fructifica cada año en el otoño (Valdés, Talavera y Fernández-Galiano, 1987).

Plántulas de 1 año de *Q. coccifera* procedentes del vivero de San Jerónimo (Sevilla) fueron ubicadas en macetas independientes en las instalaciones del invernadero de la Universidad de Sevilla. Estas fueron cuidadosamente irrigadas con una solución de Hoagland 20% (Hoagland y Arnon, 1938), según fue necesario. Durante 30 días las plántulas estuvieron aclimatadas en el invernadero a condiciones de temperaturas mínimas y máxima de 21 °C a 25 °C, respectivamente, humedad relativa de 40% a 60% y la luz natural (mínimo y máximo flujo luminoso: 200 mol m⁻² s⁻¹ y 1000 mol m⁻² s⁻¹, respectivamente).

Diseño experimental y condiciones de crecimiento

Después del periodo de aclimatación, se realizó un pastoreo simulado manual con tres grados: i) plántulas intactas (control); ii) plántulas con un grado de herbivoría moderado (40% de pérdida de material aéreo), y iii) plántulas con un grado de herbivoría alto (70% pérdida de material aéreo).

Antes de comenzar con la experimentación, cuatro plantas completas, representativas de cada uno los tratamientos, fueron recolectadas y medida su altura (desde la base del tallo hasta la punta de la hoja más apical). Posteriormente, para cada planta, se separó en material aéreo y subterráneo. Ambas fracciones se secaron en una estufa a 80 °C durante 48 horas y se pesaron en una báscula de precisión. Esto permitió conocer la altura media y el peso seco medio de las plantas, y sus fracciones, al inicio de la experimentación.

Las plántulas fueron sometidas a dos ambientes claramente desiguales: CO₂ ambiental y exceso de CO₂. La concentración de CO₂ ambiental en el invernadero no

estuvo controlado, pero se midió con un analizador de CO₂ (Testo 535, Alemania) presentado un valor medio durante el periodo de estudio de 380 $\mu\text{mol mol}^{-1}$. En cuanto al ambiente de exceso de CO₂, este se consiguió gracias a una cámara de ambiente controlada (cámara de CO₂) conformada por paneles de cristal acrílico transparente de 0,005 m de espesor. El nivel de CO₂ en dicha cámara se mantuvo mediante el suministro de CO₂ puro a partir de gas comprimido (*Aire liquide*, B50 35 K). La concentración de CO₂ en la cámara se registró continuamente por un sensor (Vaisala CARBOCAP GMT220, Finlandia), que fijó la concentración en el interior de la cámara a un valor medio de 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$.

Análisis de crecimiento

Tras seis meses, tanto al inicio del estudio como al final del mismo, ocho plantas completas de cada uno los tratamientos fueron recolectadas y medida su longitud final (desde la base del tallo hasta la punta de la hoja más apical). Posteriormente fueron separadas en fracción aérea y subterránea y secadas en una estufa a 80 °C durante 48 horas para obtener peso seco final. Las comparaciones entre los valores de biometría iniciales y finales permitieron evaluar la respuesta de las plantas a los distintos tratamientos de estudio.

Para cada tratamiento, la tasa relativa de crecimiento (RGR) de las plantas completas se calculó mediante la fórmula: $\text{RGR} = (\ln B_f - \ln B_i) * D^{-1}$ ($\text{g g}^{-1}\text{día}^{-1}$), donde: B_f = biomasa final seca de cada planta; B_i = biomasa inicial seca (media de las cuatro plantas de cada tratamiento secadas al inicio del experimento); D = duración del experimento en días (Cambrollé, Mancilla-Leytón, Muñoz-Vallés, Luque y Figueroa, 2012).

Por último, se calculó el peso específico foliar (g m^{-2}). Para ello, las hojas fueron escaneadas con el programa *Hojas* y pesadas posteriormente.

Fluorescencia de la clorofila

La fluorescencia de la clorofila se midió utilizando un fluorímetro portátil modulable (FMS-2, Hansatech

Instrument Ltd., England) en hojas completamente desarrolladas (n = 8) de cada una de las plantas según ambiente de CO₂ y grado de herbivoría, después de los seis meses de tratamiento. Los parámetros de adaptación a la luz y a la oscuridad de la fluorescencia se midieron al amanecer (a una luz ambiental estable de 50 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y a mediodía (a una luz ambiental aproximada de 1600 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), con el objetivo de investigar los posibles efectos de pastoreo e incremento de CO₂ a la fotoinhibición.

Las plantas se aclimataron a la oscuridad durante 30 minutos utilizando unas pinzas preparadas para tal fin. El nivel mínimo de fluorescencia en condiciones de adaptación a la oscuridad (F₀) se midió utilizando un pulso modulado ($< 0,05 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de 1,8 μs) demasiado pequeño para inducir cambios fisiológicos en la planta (Schreiber, Schliwa, y Bilger Schreiber, 1986) El dato almacenado fue un promedio obtenido durante un periodo de 1,6 segundos. La fluorescencia máxima en este estado (F_m) se midió después de aplicarle a la hoja un pulso saturante de luz actínica de 15000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ durante 0,7 segundos (Bolhàr-Nordenkampf y Öquist, 1993). El valor de F_m fue registrado como la mayor diferencia entre dos puntos consecutivos. Los valores de la fluorescencia variable (F_v = F_m - F₀) y la eficiencia fotoquímica potencial del fotosistema II (F_v/F_m) se calcularon a partir de los valores de F₀ y F_m. Este cociente de las fluorescencias variable y máxima se correlaciona con el número de centros de reacción funcionales del fotosistema II y puede ser utilizado para cuantificar el nivel de fotoinhibición (Maxwell y Johnson, 2000).

Se utilizó la misma sección de cada planta para medir los parámetros de fluorescencia de aclimatación a la luz. La fluorescencia en estado de equilibrio (F_s) se midió después de adaptar las plantas a la luz ambiental durante 30 minutos. Se usó un pulso de luz saturante de 15000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ durante 0,7 segundos para inhibir fotoquímicamente al fotosistema II (PSII) y registrar la fluorescencia máxima producida a la luz (F_m).



Pigmentos fotosintéticos

Se realizó la extracción de los pigmentos fotosintéticos a partir de hojas de plantas crecidas en cada tratamiento. Para llevar a cabo la extracción de cada categoría de consumo y ambiente de CO₂, se tomaron 10 muestras de 0,05 g de material vegetal fresco de cada tratamiento y fueron introducidas en un mortero junto a 10 ml de acetona a 80%, procediéndose a la trituration del material vegetal.

Se filtró el sobrenadante resultante y se tomó 1 ml de la suspensión que se diluyó en 2 ml de acetona para medir la absorbancia. Finalmente se determinaron los contenidos de clorofila a y carotenoides mediante un espectrofotómetro Hitachi U-2001 (Hitachi Ltd., Japón). La toma de datos se realizó a partir de 3 longitudes de ondas (663,2 nm; 646,8 nm y 470,0 nm). Las concentraciones de pigmentos (mg pigmento/gpf) se calcularon mediante el método Lichtenthaler (1987).

Análisis estadístico

En primer lugar, se realizó un análisis de covarianza (Ancova) para examinar el efecto del tamaño inicial de las plántulas sobre las variables estudiadas. Dado que no se encontró ningún efecto significativo de la altura ni biomasa inicial, en ninguno de los análisis de covarianza realizados, se descartó este modelo. Así que, posteriormente, para cada variable (longitud aérea, biomasa, tasa relativa de crecimiento, peso específico foliar y pigmentos fotosintéticos), tras comprobar la normalidad y homocedasticidad de los datos (Test de Kolmogorov-Smirnov y Test de Levene, respectivamente), se ajustó un modelo de análisis de varianza (Anova). El modelo incluyó dos factores: grado de herbivoría (nulo, moderado y alto) y concentración de CO₂ ambiental (380 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ y 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$). Las diferencias entre las medias se determinaron mediante la prueba de Tukey al nivel de significación de 0,05. Las medidas de fluorescencia al amanecer y al mediodía fueron comparadas con la prueba t de Student (T-test). Los análisis estadísticos fueron realizados con el programa estadístico IBM 22.0 SPSS para Windows (SPSS Inc., Chicago, IL, USA).

RESULTADOS

Los resultados encontrados pusieron de manifiesto una respuesta diferencial de las plantas ante el grado de herbivoría y el incremento de CO₂ ambiental. La figura 1 muestra el incremento de la longitud final del tallo de las plantas respecto a sus valores iniciales. En el ambiente enriquecido de CO₂ (700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$), las plántulas que sufrieron un grado de herbivoría alto presentaron un incremento de su altura respecto a su valor inicial, significativamente menor que el resto de los tratamientos (F=14,72; $p \leq 0,05$); no se encontraron diferencias significativas entre los grados de herbivoría moderado y el control ($p \geq 0,05$) (Fig. 1). En el ambiente de CO₂ de 380 $\mu\text{mol mol}^{-1}$, las plantas sometidas a herbivoría incrementaron significativamente su longitud final, respecto al tratamiento control (herbivoría nula) (F=3,97; $p \leq 0,05$); no se encontraron diferencias significativas en el resto de los tratamientos ($p \geq 0,05$) (Fig. 1).

Este mismo patrón fue encontrado en la biomasa final aérea, donde las plantas que sufrieron un grado de herbivoría alto y crecidas en un ambiente enriquecido con CO₂ (700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$) presentaron un incremento significativamente menor que el resto de los tratamientos (F = 27,09; $p \leq 0,05$) (Fig. 2). En ambos ambientes de CO₂, el incremento de la biomasa subterránea estuvo negativamente relacionado con el grado de herbivoría simulado; las plantas del tratamiento control presentaron los mayores valores de biomasa subterránea y las sometidas a un grado de herbivoría alto los menores, siendo estas diferencias significativas (F=13,87; $p \leq 0,05$) (Fig. 2).

En ambos ambientes de CO₂ estudiados, las plantas que sufrieron un grado de herbivoría alto, registraron una importante disminución de su tasa relativa de crecimiento (RGR) respecto al tratamiento control (28% en el ambiente de CO₂ de 380 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ y 40% en el ambiente 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$), existiendo diferencias significativas entre tratamientos ($p \leq 0,05$). No se encontraron diferencias entre ambos ambientes de CO₂ ($p \geq 0,05$) (Tabla 1).

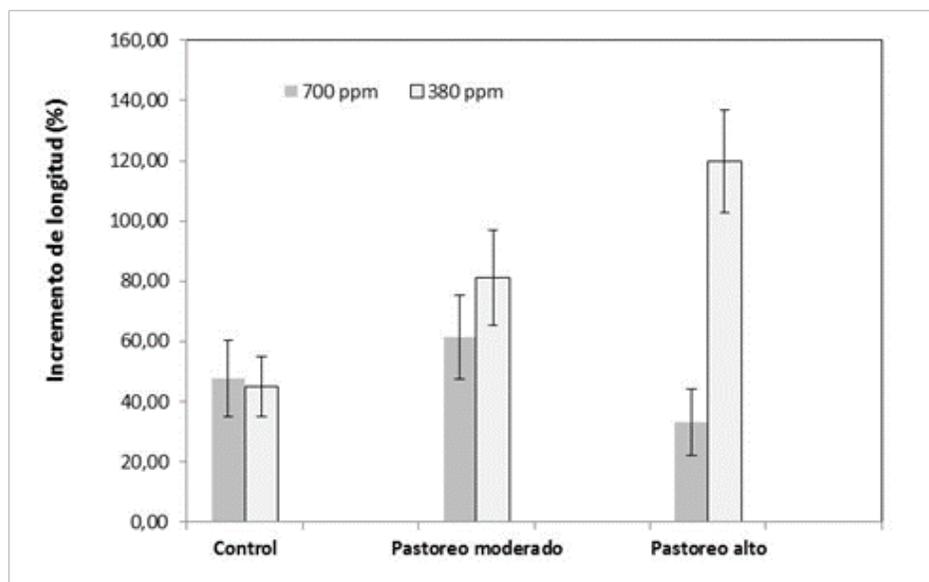


FIGURA 1. Incremento (%), respecto a los valores iniciales, de longitud final del tallo de los diferentes tratamientos de herbivoría (control, moderada y alta) en respuesta a la concentración de CO₂ ambiental. Se representa la media ± E.S. (n=8).

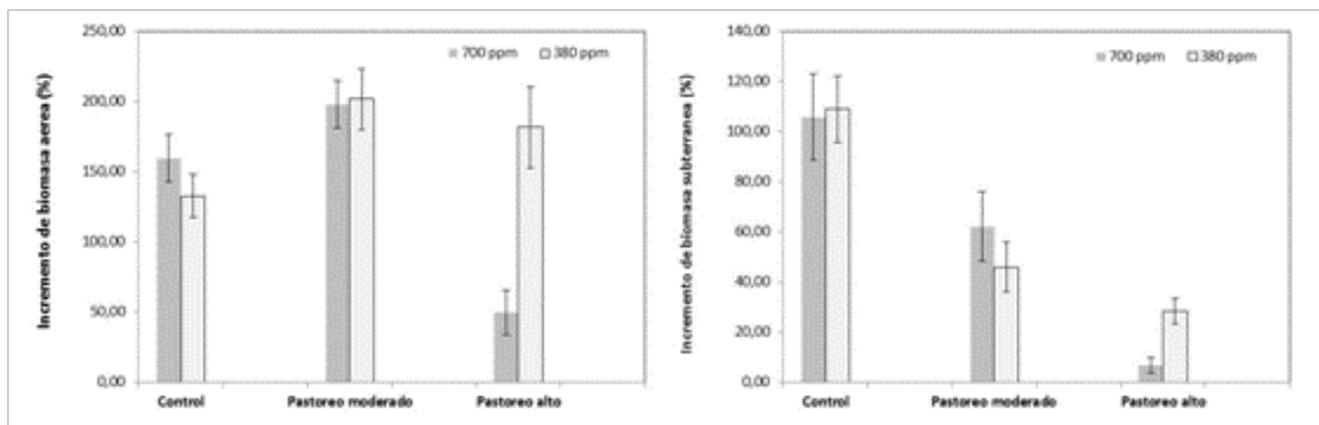


FIGURA 2. Incremento (%), respecto a los valores iniciales, de biomasa aérea (A) y subterránea (B) final de los diferentes tratamientos herbivoría (control, moderada y alta) en respuesta a la concentración de CO₂ ambiental. Se representa la media ± E.S., n=8.

TABLA 1. Tasa relativa de crecimiento de las plántulas en los diferentes tratamientos de pastoreo simulado y respuesta a dos ambientes de CO₂.

	<i>Ambiente normal</i> 380×10 ⁶ (380 ppm)	<i>Ambiente enriquecido</i> 700×10 ⁶ (700 ppm)
Control	3,05 ± 0,1	3,20 ± 0,09
Herbivoría moderada	2,36 ± 0,04	2,41 ± 0,06
Herbivoría alta	2,21 ± 0,07	1,92 ± 0,07

Se muestra la media ± E.S. (n=8).



Respecto al peso específico foliar (PEF), aunque, en ambos ambientes de CO₂ estudiados, los valores de las plántulas del tratamiento control mostraron un PEF mayor que los otros dos tratamientos, estas diferencias no fueron significativas ($p \geq 0,05$). Tampoco se encontraron diferencias entre ambos ambientes de CO₂ ($p \geq 0,05$).

Por último, en cuanto a la fluorescencia de la clorofila, al final del experimento la eficiencia fotoquímica potencial del fotosistema II (Fv/Fm) medida al mediodía no mostró una respuesta clara respecto al grado de herbivoría ni respecto al incremento de la concentración externa de CO₂. En cuanto a las medidas de Fv/Fm realizadas al amanecer y medio día se detectaron escasas variaciones en los diferentes tratamientos, no siendo significativas dichas diferencias ($p \geq 0,05$), con valores aproximados en torno a 0,8 y 0,6 respectivamente (Fig. 3). Del mismo modo, los pigmentos fotosintéticos no revelaron respuesta clara ni al grado de herbivoría ni al incremento de la concentración externa de CO₂ ($p \geq 0,05$, en ambos casos) (Fig. 4).

DISCUSIÓN

Los resultados encontrados en el presente estudio han puesto de manifiesto que, durante el periodo de estudio, el

crecimiento y desarrollo de las plantas de *Q. cocifera* fue más sensible al grado de herbivoría que a los cambios en la concentración de CO₂ atmosférico. Bajo un grado de herbivoría moderado, para ambos ambientes de CO₂, las plantas de *Q. cocifera* presentaron un desarrollo significativamente mayor que las plantas intactas y aquellas sometidas a un grado de herbivoría alto. La relación planta-herbívoro, aunque es una relación típica de depredador-presa, de las denominadas ramoneo, en las que la presa no muere, pero pierde capacidad reproductora y biomasa tras su contacto con el depredador, tiene muchos matices de respuestas, por lo que a veces no es tan desfavorable para la presa como se puede suponer en un análisis simple. Son muchos los estudios que ponen de manifiesto una mejora en el desarrollo de las partes supervivientes de la planta, las cuales suplen la pérdida de las partes consumidas (Redondo-Gómez, Mancilla-Leytón, Mateos-Naranjo, Cambrollé y Martín, 2010; Lezama *et al.*, 2014; Legendijk, Howison, Esselink, Ubels y Smit, 2017); lo cual depende mucho de la historia evolutiva de las especies en concreto y del tipo de depredación (Midoko-Iponga, Krug y Milton, 2005).

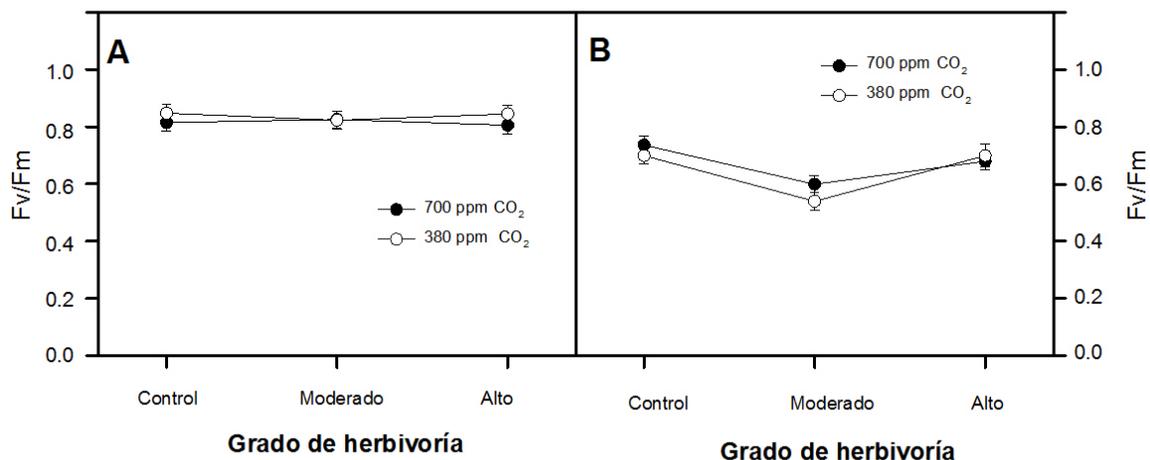


FIGURA 3. Niveles de fluorescencia al amanecer (A) y al mediodía (B) de los diferentes tratamientos herbivoría (control, moderada y alta) en respuesta a la concentración de CO₂ ambiental. Se representa la media \pm E.S., n=8.

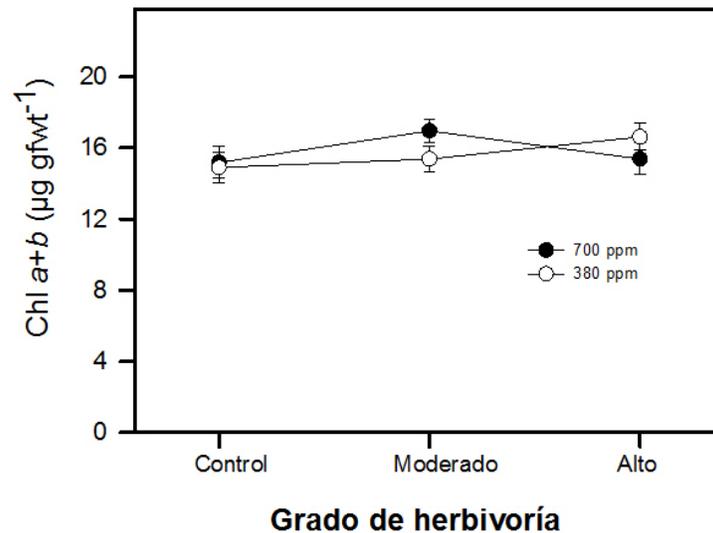


FIGURA 4. Niveles de pigmentos fotosintéticos en los diferentes tratamientos herbivoría (control, moderada y alta) en respuesta a la concentración de CO₂ ambiental. Se representa la media ± E.S., n=10.

El grado de compensación dependerá de las especies de plantas, no solo de los daños del herbívoro, sino también de la intensidad y temporalidad, así como de las condiciones ambientales y/o de la especie vegetal de estudio (Thomson, Cunningham, Ball y Nicotra, 2003). En los ecosistemas mediterráneos, varios estudios han planteado la hipótesis de un aumento en la biomasa vegetal en altas concentraciones de CO₂ atmosférico (ver Sardans y Peñuelas 2013). Se ha comprobado que, en ausencia de déficit nutricional, un aumento de CO₂ atmosférico produce un incremento en la capacidad fotosintética de las plantas lo que se traduce en un incremento de su crecimiento (Cruz, Lips y Martins-Loução, 2003); aunque, este efecto sobre el crecimiento suele ser a corto plazo y está relacionado con incrementos en la eficiencia del uso del agua (Hernández-Santana, Martínez-Vilalta, Martínez-Fernández y Williams, 2009). Los resultados de nuestro estudio mostraron que el desarrollo de las plantas en el ambiente enriquecido de CO₂ atmosférico fue ligeramente mayor, aunque no se encontraron diferencias significativas. Esto pudo ser debido a que las plantas no sufrieron déficit de agua durante toda la experimentación. Así mismo, la temporalidad del

experimento, seis meses, pudo hacer que las plantas se aclimataran a la alta concentración de CO₂, mermando paulatinamente este efecto positivo sobre el crecimiento (Saurer, Cherubini, Bonani y Siegwolf, 2003).

Q. coccifera está considerada como especie rebrotadora bien adaptada al pastoreo. Los resultados de este estudio muestran una respuesta positiva a un grado de herbivoría moderado como un incremento de su biomasa aérea (y con ello un aumento y recuperación del material fotosintético) en detrimento del desarrollo del sistema radical. Estos ajustes morfológicos reflejan la prioridad para el crecimiento de brotes sobre el crecimiento de la raíz, una estrategia para maximizar la tasa neta de captación de energía (Givnish, 1988; Van Hees, 1997; Gomez-Aparicio *et al.*, 2004). No obstante, es importante mencionar que este detrimento del sistema radical en el ecosistema mediterráneo podría llevar a serios problemas como la mortandad en periodos de sequía (Leiva, Mancilla-Leytón, Martín, 2013), por lo que *Q. coccifera* debería adoptar de nuevo una estrategia para sobrevivir a tales condiciones.

Por último, en cuanto a la eficiencia fotoquímica potencial del PSII (Fv/Fm), esta mostró una disminución



significativa a mediodía en comparación con los valores registrados al amanecer, indicando que las plantas experimentaron una fotoinhibición en condiciones de radiación elevada. La fotoinhibición es causada por daños en los componentes del aparato fotosintético, los efectos pueden ser a corto plazo y reversibles (fotoinhibición dinámica) o a largo plazo e irreversibles (fotoinhibición crónica; Werner, Correia y Beyschlag, 2002). Los valores de Fv/Fm registrados al amanecer mostraron una clara recuperación en las plántulas evaluadas en los diferentes tratamientos, alcanzando valores cercanos a los parámetros control para plantas no estresadas (Björkman y Demmig, 1987; Peñuelas, Filella, Lluisa, Siscart y Piñol, 1998), e indicando la existencia de fotoinhibición dinámica. Del mismo modo, las concentraciones de los pigmentos fotosintéticos no se vieron afectadas por las interacciones con la herbivoría y la concentración de CO₂. Estos resultados indican que las plantas no sufrieron daños severos en la función fotosintética, lo que refuerza la idea de que el principal efecto fue la inhibición del crecimiento.

CONCLUSIONES

Los resultados de este estudio ponen de manifiesto una respuesta diferencial de las plantas de *Q. coccifera* ante el grado de herbivoría y el incremento de CO₂ atmosférico sugiriendo cierta plasticidad estructural; un grado de herbivoría moderado favoreció el desarrollo y crecimiento de las plántulas, no mostrando diferencias en virtud del incremento de CO₂ atmosférico experimentado.

Cabe señalar que en el estudio la herbivoría fue puntual y simulada al inicio del estudio, sin embargo, en condiciones naturales se trata de un proceso más complejo y continuo. Son varios los estudios que han observado una mayor proporción de C/N y menores contenidos de nutrientes en tejidos de plantas bajo mayores concentraciones de CO₂ atmosférico (Tognetti y Peñuelas 2003; Cruz *et al.*, 2003); lo que no solo podría afectar a las tasas de descomposición del material vegetal (Castells, Peñuelas y Valentine, 2004), sino también reducir la apetencia de los herbívoros por esta especie. En este sentido, el presente estudio es una primera aproximación sobre la tolerancia a exceso de CO₂ y

herbivoría de matorrales mediterráneos, por lo que se hace necesario profundizar en futuras investigaciones que arrojen luz a muchas de las situaciones naturales de estrés (abiótico y biótico).

RECONOCIMIENTOS

Este trabajo ha sido cofinanciado por la Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía (OG-52/07). Nuestro especial agradecimiento a Manuel Avilés y María del Carmen Domínguez por su apoyo y dedicación en el procesamiento de las muestras en el laboratorio.

REFERENCIAS

- Andreu-Hayles, L., Planells, O., Gutierrez, E., Muntan, E., Helle, G., Anchukaitis, K. J., & Schleser, G. H. (2011). Long tree-ring chronologies reveal 20th century increases in water-use efficiency but no enhancement of tree growth at five Iberian pine forest. *Global Change Biology*, 17(6), 2095–2112. doi: 10.1111/j.1365-2486.2010.02373.x
- Björkman, O., & Demmig, B. (1987). Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins. *Planta*, 170(4), 489-504. doi: 10.1007/BF00402983
- Bolhàr-Nordenkamp, H. R., & Öquist, G. (1993). Chlorophyll fluorescence as a tool in photosynthesis research. En D. O. Hall, J. M. O. Scurlock, H. R. Bolhàr-Nordenkamp, R. C. Leegood, & S. P. Long (Eds.) *Photosynthesis and Production in a Changing Environment*. Springer (pp. 193-206). Dordrecht, Holanda: Springer.
- Bugalho, M. N., Caldeira, M. C., Pereira, J. S., Aronson, J., & Pausas, J. G. (2011). Mediterranean cork oak savannas require human use to sustain biodiversity and ecosystem services. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9(5), 278-286. doi:10.1890/100084
- Cambrollé, J., Mancilla-Leytón, J. M., Muñoz-Vallés, S., Luque, T., & Figueroa, M. E. (2012). Zinc tolerance and accumulation in the salt-marsh shrub *Halimione portulacoides*. *Chemosphere*, 86(9), 867-874. doi: 10.1016/j.chemosphere.2011.10.039
- Castells, E., Peñuelas, J., & Valentine, D. W. (2004). Are phenolic compounds released from the Mediterranean shrub *Cistus albidus* responsible for changes in N cycling in siliceous and calcareous soils? *New Phytologist*, 162(1), 187-195. doi: 10.1111/j.1469-8137.2004.01021.x
- Ciancio, O., & Nocentini, S. (2011). Biodiversity conservation and systemic silviculture: concepts and applications. *Plant*

- Biosystems-An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*, 145(2), 411-418. doi: 10.1080/11263504.2011.558705
- Cruz, C., Lips, H., & Martins-Loução, M. A. (2003). Nitrogen use efficiency by a slow-growing species as affected by CO₂ levels, root temperature, N source and availability. *Journal of Plant Physiology*, 160(12), 1421-1428. doi: 10.1078/0176-1617-00998
- Givnish, T. J. (1988). Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. *Functional Plant Biology*, 15(2), 63-92. doi: 10.1071/PP9880063
- Gómez-Aparicio, L., Zamora, R., Gómez, J. M., Hódar, J. A., Castro, J., & Baraza, E. (2004). Applying plant facilitation to forest restoration: a meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications*, 14(4), 1128-1138. doi: 10.1890/03-5084
- Hernández-Santana, V., Martínez-Vilalta, J., Martínez-Fernández, J., & Williams, M. (2009). Evaluating the effect of drier and warmer conditions on water use by *Quercus pyrenaica*. *Forest Ecology and Management*, 258(7), 1719-1730. doi: 10.1016/j.foreco.2009.07.038
- Hoagland, D. R., Arnon, D., 1938. *The water culture method for growing plants without soil*. Berkeley, California: California Agricultural Experimental Station, Circular 347.
- Hoffman, T. (1989). *Vegetation studies and the impact of grazing in the semi-arid eastern Cape*. Tesis doctoral, University of Cape Town, Sudáfrica.
- Panel Intergubernamental del Cambio Climático [IPCC] (2018). Summary for Policymakers. En: V. Masson-Delmotte, P. Zhai, H. O. Pörtner, D. Roberts, J. Skea, P.R. Shukla, A. Pirani, W. Moufouma-Okia, C. Péan, R. Pidcock, S. Connors, J. B. R. Matthews, Y. Chen, X. Zhou, M. I. Gomis, E. Lonnoy, T. Maycock, M. Tignor, & T. Waterfield (Eds.), *Global warming of 1.5°C. An IPCC Special Report on the impacts of global warming of 1.5°C above pre-industrial levels and related global greenhouse gas emission pathways, in the context of strengthening the global response to the threat of climate change, sustainable development, and efforts to eradicate poverty* (pp 32). Geneva, Switzerland: World Meteorological Organization.
- Jong, R., Schaepman, M. E., Furrer, R., De Bruin, S., & Verburg, P. H. (2013). Spatial relationship between climatologies and changes in global vegetation activity. *Global Change Biology*, 19(6), 1953-1964.
- Karl, T. R., & Trenberth, K. E. (2003). Modern global climate change. *Science*, 302(5651), 1719-1723. doi: 10.1111/gcb.12193
- Knapp, A. K., Hoover, D. L., Wilcox, K. R., Avolio, M. L., Koerner, S. E., La Pierre, K. J., & Smith, M. D. (2015). Characterizing differences in precipitation regimes of extreme wet and dry years: implications for climate change experiments. *Global Change Biology*, 21(7), 2624-2633. doi: 10.1111/gcb.12888
- Kumar, P. (2013). Hydrology: seasonal rain changes. *Nature Climate Change*, 3(9), 783. doi: 10.1038/nclimate1996
- Legendijk, D. G., Howison, R. A., Esselink, P., Ubels, R., & Smit, C. (2017). Rotation grazing as a conservation management tool: Vegetation changes after six years of application in a salt marsh ecosystem. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 246, 361-366. doi: 10.1016/j.agee.2017.05.023
- Leiva, M. J., Mancilla-Leyton, J. M., & Martín Vicente, Á. (2013). Methods to improve the recruitment of holm-oak seedlings in grazed Mediterranean savanna-like ecosystems (dehesas). *Annals of forest science*, 70(1), 11-20. doi: 10.1007/s13595-012-0225-0
- Lezama, F., Baeza, S., Altesor, A., Cesa, A., Chaneton, E. J., & Paruelo, J. M. (2014). Variation of grazing-induced vegetation changes across a large-scale productivity gradient. *Journal of Vegetation Science*, 25(1), 8-21. doi: 10.1111/jvs.12053
- Lichtenthaler, H. K. (1987). Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods in Enzymology*, 148, 350-382.
- Mancilla-Leytón, J. M., Pino Mejías, R., & Martín Vicente, A. (2013). Do goats preserve the forest? Evaluating the effects of grazing goats on combustible Mediterranean scrub. *Applied Vegetation Science*, 16(1), 63-73. doi: 10.1111/j.1654-109X.2012.01214.x
- Maseyk, K., Hemming, D., Angert, A., Leavitt, S. W., & Yakir, D. (2011). Increase in water-use efficiency and underlying processes in pine forests across a precipitation gradient in the dry Mediterranean region over the past 30 years. *Oecologia*, 167(2), 573-585. doi: 10.1007/s00442-011-2010-4
- Maxwell, K., & Johnson, G. N. (2000). Chlorophyll fluorescence—a practical guide. *Journal of experimental botany*, 51(345), 659-668. doi: 10.1093/jexbot/51.345.659
- Mena, Y., Ruiz-Mirazo, J., Ruiz, F. A., & Castel, J. M. (2016). Characterization and typification of small ruminant farms providing fuelbreak grazing services for wildfire prevention in Andalusia (Spain). *Science of the Total Environment*, 544, 211-219. doi: 10.1016/j.scitotenv.2015.11.088
- Midoko - Iponga, D., Krug, C. B., & Milton, S. J. (2005). Competition and herbivory influence growth and survival of shrubs on old fields: Implications for restoration of



- renosterveld shrubland. *Journal of Vegetation Science*, 16(6), 685-692. doi: 10.1111/j.1654-1103.2005.tb02411.x
- Morgan, J. A., Pataki, D. E., Körner, C., Clark, H., Del Grosso, S. J., Grünzweig, J. M., & Nippert, J. B. (2004). Water relations in grassland and desert ecosystems exposed to elevated atmospheric CO₂. *Oecologia*, 140(1), 11-25. doi: 10.1007/s00442-004-1550-2
- Peñuelas, J., Filella, I., Llusia, J., Siscart, D., & Piñol, J. (1998). Comparative field study of spring and summer leaf gas exchange and photobiology of the Mediterranean trees *Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia*. *Journal of Experimental Botany*, 49(319), 229-238. doi: 10.1093/jxb/49.319.229
- Peñuelas, J., Sardans, J., Filella, I., Estiarte, M., Llusia, J., Ogaya, R., & Peguero, G. (2017). Impacts of global change on Mediterranean forests and their services. *Forests*, 8(12), 463. doi: 10.3390/f8120463
- Peñuelas, J., Sardans, J., Filella, I., Estiarte, M., Llusia, J., Ogaya, R., & Peguero, G. (2018). Assessment of the impacts of climate change on Mediterranean terrestrial ecosystems based on data from field experiments and long-term monitored field gradients in Catalonia. *Environmental and Experimental Botany*, 152, 49-59. doi: 10.1016/j.envexpbot.2017.05.012
- Redondo-Gómez, S., Mancilla-Leytón, J. M., Mateos-Naranjo, E., Cambrollé, J., & Martín-Vicente, A. (2010). Differential photosynthetic performance of three Mediterranean shrubs under grazing by domestic goats. *Photosynthetica*, 48(3), 348-354. doi: 10.1007/s11099-010-0045-0
- Sardans, J., & Peñuelas, J. (2013). Plant-soil interactions in Mediterranean forest and shrublands: impacts of climatic change. *Plant and Soil*, 365(1-2), 1-33. doi: 10.1007/s11104-013-1591-6
- Saurer, M., Cherubini, P., Bonani, G., & Siegwolf, R. (2003). Tracing carbon uptake from a natural CO₂ spring into tree rings: an isotope approach. *Tree Physiology*, 23(14), 997-1004. doi: 10.1093/treephys/23.14.997
- Schreiber, U., Schliwa, U., & Bilger, W. (1986). Continuous recording of photochemical and non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching with a new type of modulation fluorometer. *Photosynthesis research*, 10(1-2), 51-62. doi: 10.1007/BF00024185
- Thomson, V. P., Cunningham, S. A., Ball, M. C., & Nicotra, A. B. (2003). Compensation for herbivory by *Cucumis sativus* through increased photosynthetic capacity and efficiency. *Oecologia* 134, 167-175, 2003. doi: 10.1007/s00442-002-1102-6
- Tognetti, R., & Peñuelas, J. (2003). Nitrogen and carbon concentrations, and stable isotope ratios in Mediterranean shrubs growing in the proximity of a CO₂ spring. *Biologia Plantarum*, 46(3), 411-418. doi: 10.1023/A:1024342606329
- Valdés, B., Talavera, S., & Fernandez-Galiano, E. (1987). *Flora vascular de Andalucía Occidental*. Barcelona, España: Ketres Editora.
- Van Hees, A. F. M. (1997). Growth and morphology of pedunculate oak (*Quercus robur* L) and beech (*Fagus sylvatica* L) seedlings in relation to shading and drought. *Annales des Sciences Forestières*, 54(1), 9-18. EDP Sciences. doi: 10.1051/forest:19970102
- Werner, C., Correia, O., & Beyschlag, W. (2002). Characteristic patterns of chronic and dynamic photoinhibition of different functional groups in a Mediterranean ecosystem. *Functional Plant Biology*, 29(8), 999-1011. doi: 10.1071/PP01143
- Greenhouse Gas Bulletin [WMO] (2017) *The State of Greenhouse Gases in the Atmosphere Based on Global Observations through 2016*. GHG Bulletin - No. 13, Europa.
- Wu, D., Zhao, X., Liang, S., Zhou, T., Huang, K., Tang, B., & Zhao, W. (2015). Time-lag effects of global vegetation responses to climate change. *Global Change Biology*, 21(9), 3520-3531. doi: 10.1111/gcb.12945

Manuscrito recibido el 26 de abril de 2018

Aceptado el 31 de enero de 2019

Publicado el 13 de noviembre 2019

Este documento se debe citar como:

Mancilla-Leytón, J. M. & Cambrollé, J. (2019). Respuesta de *Quercus coccifera* a la herbivoría en un ambiente de enriquecimiento de CO₂ atmosférico. *Madera y Bosques*, 25(3), e253581. doi: 10.21829/myb.2019.253581



Madera y Bosques por Instituto de Ecología, A.C. se distribuye bajo una Licencia Creative Commons Atribución-NoComercial-CompartirIgual 4.0 Internacional.