

ESTRATEGIAS PARA AFRONTAR EL FRÍO INVERNAL
Y LA SEQUÍA ESTIVAL

Adaptaciones de las PLANTAS LEÑOSAS al clima mediterráneo

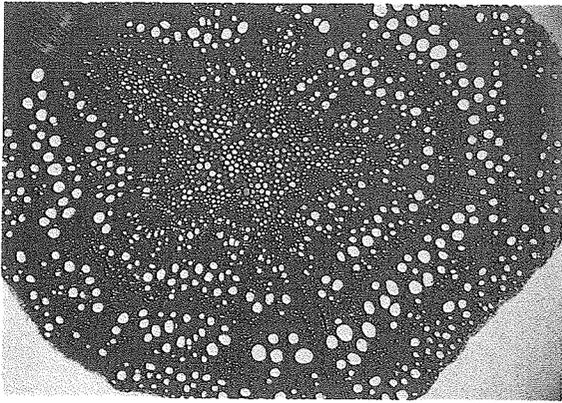
por Pilar Castro, Pedro Villar y Gabriel Montserrat

El clima mediterráneo continental, que domina en la mayor parte de la península Ibérica, se caracteriza por una alternancia de dos periodos de estrés: el invierno, por las bajas temperaturas, y el verano, por la escasez de agua. Esta situación genera un problema para las plantas, que han de sortear ambas adversidades con mecanismos diversos, y también han de conseguir un balance energético positivo al cabo del año. En este artículo se hace una revisión de las estrategias adaptativas más frecuentes entre la vegetación leñosa mediterránea.

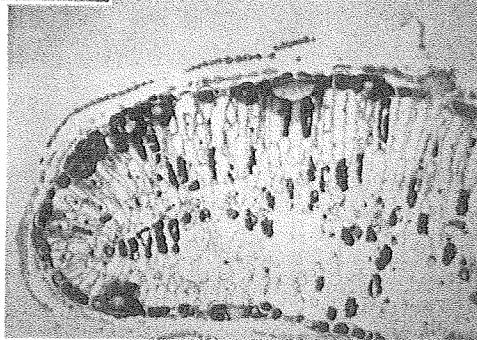
El interior de la península Ibérica se caracteriza por un clima de fuertes contrastes: el invierno es frío y las heladas son frecuentes, mientras que las temperaturas del verano superan con frecuencia los 35°C. Las precipitaciones tienen una distribución muy irregular, con máximos en primavera y otoño y un claro mínimo en verano. Este doble estrés por frío y aridez, que ocurre en dos estaciones alternas, constituye la originalidad del clima mediterráneo. En otros climas predomina un solo tipo de estrés (ya sea por frío o por aridez) y puede ser más o menos largo según la región. A estas adversidades climáticas propias de la región mediterránea habría que añadir la influencia del hombre, que con talas reiteradas, quemadas y roturación de bosques ha propiciado la pérdida de suelo y de fertilidad, potenciando el efecto de la aridez.

Los animales pueden soslayar los efectos de estos cambios estacionales mediante desplazamientos o buscando refugio. Muchas plantas herbáceas también escapan de las condiciones adversas acortando su vida a unos pocos meses, que coinciden con el periodo más favorable. Sin embargo, las plantas de vida larga, como las leñosas, tienen que soportar los dos periodos de estrés que se suceden a lo largo del año. En esta situación, se enfrentan al reto de conseguir que las ganancias energéticas acumuladas a lo largo del año superen a las pérdidas que se producen durante los periodos desfavorables.

En este artículo pretendemos resaltar la dificultad que entraña para muchas plantas leñosas mediterráneas, como encinas (*Quercus ilex*), coscojas (*Quercus coccifera*) o aladiernos (*Rhamnus alaternus*), permanecer año tras año en su emplazamiento, soportando temperaturas extremas y se-



Sobre estas líneas, sección transversal de un tallo de encina de tres años de edad visto al microscopio. La parte central, de color rosado, es la médula. El resto es el xilema, donde destacan en blanco los conductos por los que circula el agua desde las raíces hasta las hojas (foto: Pedro Villar). A la derecha, corte de una hoja de jarilla de escamas (*Helianthemum squamatum*) vista al microscopio. Pueden apreciarse en torno a ella unas filas de células que corresponden a las escamas protectoras que recubren su superficie y le confieren un característico color blanquecino (foto: Pilar Castro).



manda puede seguir siendo alta debido a que el calor acelera la respiración. Además, muchos árboles y arbustos desarrollan sus frutos durante este periodo, proceso que puede requerir grandes cantidades de carbohidratos. Este desfase estival entre producción y demanda de carbohidratos es uno de los retos que han de afrontar las plantas leñosas mediterráneas. Para evitar un balance energé-

cuías rigurosas, y, aún con todo, arreglárselas para crecer y fructificar. También explicaremos algunos de los mecanismos que permiten a estas plantas afrontar con éxito ambos periodos de estrés.

ECONOMÍA DE LOS CARBOHIDRATOS

Las plantas necesitan carbohidratos (azúcares) como fuente de energía y como materia prima para construir sus tejidos. Estos carbohidratos se sintetizan a partir del dióxido de carbono (CO₂) de la atmósfera, a través de la fotosíntesis, y se consumen en la respiración. Al igual que los animales, las plantas al respirar "queman" carbohidratos para obtener la energía que requiere su metabolismo. Para que una planta sea viable ha de producir más carbohidratos de los que consume y utilizar el excedente para crecer, florecer y fructificar. Todos los tejidos vivos de las plantas respiran, pero únicamente los tejidos con cloroplastos (orgánulos celulares donde se realiza la fotosíntesis), que se concentran en las hojas y más raramente en los tallos, son capaces de sintetizar carbohidratos. Tanto la tasa de fotosíntesis como la de respiración varían a lo largo del año. La fotosíntesis alcanza cotas máximas en primavera y otoño, mientras que en invierno y en verano se ve reducida por las condiciones adversas (frío y sequía, respectivamente). La demanda de carbohidratos para la respiración es mínima en invierno, ya que la actividad metabólica se reduce con el frío. Por el contrario, alcanza su máximo en primavera, que es cuando se produce la mayor parte del crecimiento. En verano esta de-

mando negativo pueden mantener un cierto nivel de producción en verano y/o en invierno, o bien pueden reducir la demanda de carbohidratos, deshaciéndose de parte de los tejidos vivos durante los periodos desfavorables. Sin embargo, todas las soluciones tienen sus costes y entrañan unos riesgos.

DIFICULTADES PARA LA VIDA DE LAS PLANTAS

En el interior peninsular son frecuentes las heladas durante el invierno y los tejidos vivos pueden sufrir daños al congelarse el agua que contienen. Este riesgo es menor en las raíces, ya que en el suelo las oscilaciones térmicas no son tan acusadas como en el aire. Las partes vivas de los tallos se aíslan del exterior gracias a la acumulación de los tejidos muertos que forman la corteza. Sin embargo, las hojas y las yemas, por su mayor exposición al aire, son los órganos más vulnerables.

Las bajas temperaturas también amenazan el correcto funcionamiento del sistema de conducción de agua de las plantas. En los tallos, las raíces y los nervios de las hojas, podemos encontrar el tejido que forma la madera —el xilema—, compuesto por células muertas, huecas, alargadas longitudinalmente y con los extremos abiertos a modo de tubo. Estas células se ensamblan unas con otras para constituir un sistema continuo de tuberías por el que circula el agua desde las raíces hasta las hojas. El diámetro de es-

tos tubos oscila entre menos de 25 micras en sabinas y enebros (género *Juniperus*), pinos (gen. *Pinus*) y boj (*Buxus sempervirens*), hasta más de 200 micras en diversas lianas, como la vid (*Vitis vinifera*) y la clemátide (*Clematis vitalba*). Cuando se congela el agua que circula por ellos, los gases disueltos se liberan, formando burbujas que persisten tras la fusión del hielo y que bloquean el flujo de agua por ese conducto (sobreviene una embolia). Si las burbujas se extienden hacia otros tubos vecinos pueden llegar a bloquear todo el sistema hidráulico, lo que provoca la muerte de la planta por falta de agua, incluso aunque el suelo esté muy húmedo.

Por el contrario, durante el verano, el principal riesgo para las plantas es la deshidratación de sus tejidos. De nuevo son las hojas los órganos más vulnerables, ya que exponen una gran superficie al aire cálido y seco del verano. Además, para captar el CO₂ que requieren para la fotosíntesis han de abrir sus estomas, que son unos pequeños poros de la superficie de las hojas que ponen en contacto su medio interno con el exterior. Al hacerlo, parte del agua de los tejidos foliares se evapora y se pierde hacia la atmósfera (transpiración), en mayor medida cuanto más seco es el aire y más caliente está la hoja. Esto no supondría mayor problema si las raíces pudieran captar del suelo agua suficiente para reponer esas pérdidas, cosa que habitualmente no ocurre durante nuestros veranos.

Así pues, las plantas mediterráneas han desarrollado multitud de mecanismos para equilibrar su economía energética. Por ejemplo, la disposición, forma y tamaño de sus órganos (raíces, tallos y hojas) contribuye a reducir el consumo de agua y carbohidratos o a aumentar su adquisición. También el modo en que ajustan los ciclos de actividad anual (crecimiento, floración, caída de las hojas) a los cambios estacionales tiene suma importancia para



Aspecto de una coscoja (*Quercus coccifera*) que se ha desprendido de parte de su follaje para hacer frente a un verano árido (foto: Pilar Castro).

conseguir este equilibrio energético. A continuación vamos a detallar algunos de esos mecanismos, resaltando aquellos que pueden observarse a simple vista en un paseo por el campo.

PATRONES DE CAÍDA DE LAS HOJAS

La forma más simple de evitar daños en las hojas, ya sea por frío o por sequedad, es deshacerse de ellas durante el invierno o el verano. En los climas septentrionales, donde el invierno es crudo pero sin aridez estival, las especies caducifolias predominan en la flora leñosa, es decir, aquellas plantas que pierden todas sus hojas cuando se acerca el invierno. Este mecanismo también permite reducir la demanda de carbono y agua durante ese periodo. Podemos encontrar un predominio de caducifolios de invierno en las franjas de transición del clima mediterráneo hacia otros más lluviosos (quejigos, robles melojos, majuelos, espinos albares) o en localidades con abundante humedad en el suelo durante el verano, por ejemplo cerca de los ríos (sauces, álamos, fresnos, olmos). En climas más cálidos, donde la aridez estival es intensa pero los inviernos son suaves, las plantas pueden pasar buena parte del verano con los estomas poco abiertos para no perder agua, a costa de reducir la producción de carbohidratos.

También existen plantas que pierden sus hojas en verano (caducifolios estivales) para evitar las pérdidas de agua. Esta estrategia es frecuente en los bosques tropicales secos o en regiones con clima mediterráneo más templado, como California o Israel. Tenemos incluso algún representante en nuestra flora, caso de la albaida (*Anthyllis cytisoides*), una planta que habita en las zonas más meridionales de la Península. Sin embargo, en las zonas extremas del interior, donde se intensifica el frío en invierno y la aridez en verano, la reducción de actividad o la pérdida de las hojas dos veces al año podría conducir a un consumo de carbohidratos superior a la cantidad producida en un ciclo anual. En tal caso predominan los árboles y arbustos de hoja perenne –como encinas, coscojas, aladiernos, durillos (*Viburnum tinus*) y lentiscos (*Pistacia lentiscus*)–, capaces de mantener una cierta producción durante todo el año. Si en esta situación se intensifica la aridez, por ejemplo como consecuencia de la degradación del suelo propiciada por la so-



Ramas en flor de la albaida (*Anthyllis cytisoides*), un ejemplo de caducifolio estival. Esta planta puede desprenderse de sus hojas en los veranos más secos y rigurosos para evitar pérdidas de agua (foto: Antonio Sacristán / Grévol).

breexplotación humana del territorio, las especies de mayor talla ceden ante otras leñosas más pequeñas, como los tomillos (gen. *Thymus*), las lavandas (gen. *Lavandula*) y las jarillas (gen. *Helianthemum*). Estas plantas, aunque mantienen algunas hojas verdes durante todo el año, se deshacen de

buena parte de ellas e incluso de algunas ramas en pleno verano, de manera que podrían considerarse semicaducifolias.

ESTRUCTURA DE HOJAS, RAÍCES Y TALLOS

Como ya hemos comentado, el principal inconveniente de mantener las hojas durante el verano consiste en la pérdida de agua que acarrea. Una forma de reducir dicha pérdida es evitar el calentamiento exce-

sivo de las hojas, por ejemplo disponiéndolas en orientación oblicua al sol. Las hojas de muchas especies de zonas áridas tienen un ángulo de inserción bastante cerrado respecto a la vertical. Es más, algunas de nuestras especies, como las jaras (gen. *Cistus*), son capaces de modificar ese ángulo a lo largo del año, incluso a lo largo del día, en función de la intensidad de radiación incidente (1).

Otro mecanismo que contribuye a reducir la transpiración es recubrir las hojas con pelos o escamas: por un lado, reflejan parte de la radiación incidente y reducen el calentamiento; y, por otro, ayudan a crear un microclima húmedo en torno a la hoja capaz de retener el vapor de agua que se pierde por los estomas. En algunos casos, también contribuyen a captar el agua del rocío. Tales pelos confieren a muchas plantas mediterráneas su característico color blanquecino, caso de tomillos, lavandas, jarillas y diversas especies de armelles (gen. *Atriplex*) y ajenjos (gen. *Artemisia*). Algunas plantas reducen la transpiración gracias a que los estomas de las hojas se disponen dentro de cavidades, muchas veces cerradas al exterior con pelos, donde el aire se mantiene más húmedo y fresco que en el exterior, como ocurre en los pinos o las adelfas (*Nerium oleander*).

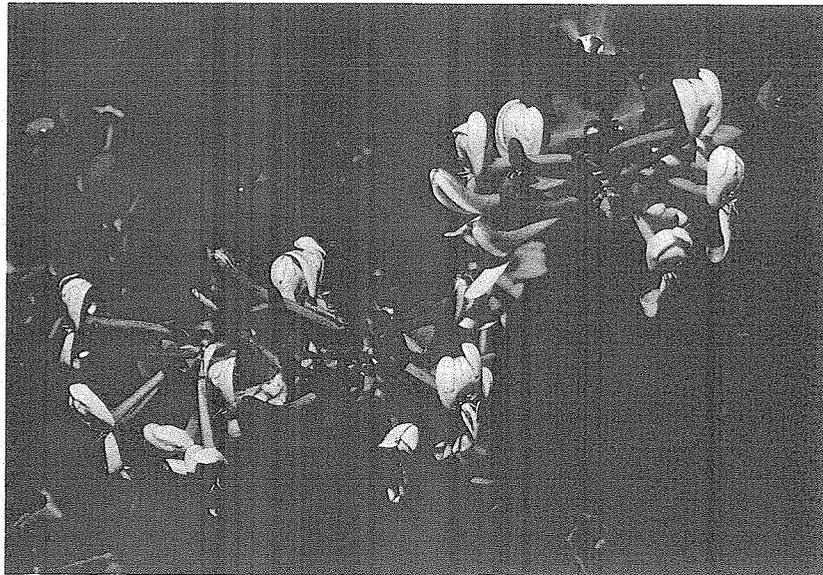
Otro mecanismo para mejorar la economía hídrica de las plantas que crecen en zonas secas consiste, simplemente, en reducir la proporción de superficie de la planta expuesta a la atmósfera con respecto a la proporción de raíz, que es el órgano encargado de captar agua del suelo. De hecho, en las plantas leñosas mediterráneas

es frecuente que la raíz sea mucho mayor, tanto en peso como en talla, que la parte aérea. Por ejemplo en la retama (*Retama sphaerocarpa*), que es un arbusto de menos de tres metros de altura, se han descrito raíces de hasta 27 metros de profundidad (2). La raíz de la coscoja, al igual que otros árboles y arbustos mediterráneos, consta de un doble sistema: una parte superficial muy ramificada y una raíz principal muy gruesa, que alcanza varios metros de pro-

La flora mediterránea no sólo es diversa, sino también pródiga en mecanismos para afrontar las adversidades que depara un clima de inviernos fríos y veranos secos.

fundidad. Así, durante las estaciones lluviosas el agua es captada con eficacia por la parte superficial de la raíz. Pero, a medida que progresa el verano, las capas superficiales del suelo se van secando, de manera que la raíz anclada en las capas más profundas pasa a ser la principal suministradora de agua. Si a pesar de este mecanismo llega un momento en que las hojas pierden más agua de la que capta la raíz, la coscoja puede desprenderse de una parte de su follaje para ajustar el balance hídrico (3). De hecho, en regiones muy secas, la coscoja adquiere durante el verano el aspecto de una planta casi seca, con apenas algunas hojas dispersas.

La estructura del xilema también puede contribuir al ahorro de agua. En algunas especies que crecen en localidades con distinta pluviosidad (coscoja, encina, lentisco y aladierno) se ha observado que el diámetro de los conductos que conforman el xilema disminuye en los individuos que crecen en las regiones más secas y con ello el volumen de agua que pueden transportar por unidad de tiempo. Esto se puede interpretar como un ajuste para consumir de forma gradual el agua disponible en el suelo y evitar que se agote rápidamente en las primeras semanas de calor (4). Dicha tendencia se manifiesta en que la madera de estas plantas es más densa y compacta, debido a su menor porosidad (5). Las plantas también han desarrollado diversos mecanismos para evitar daños por las bajas temperaturas del invierno. Una



Mata en flor de madreselva (*Lonicera implexa*), especie oportunista que aprovecha cualquier periodo favorable -incluso en pleno invierno- para crecer y florecer (foto: Antonio Sacristán / Grévol).

de las partes más vulnerables, tanto en especies caducifolias como perennifolias, son las yemas que encierran los tejidos (meristemos) cuya proliferación celular conduce al crecimiento de las ramas. En muchas especies las yemas constan de un número variable de hojas modificadas o escamas que protegen los meristemos del frío. Algunos estudios han demostrado que el número de hojas o escamas de las yemas está relacionado con la capacidad de la especie para colonizar zonas frías (6). Esto podría explicar que ciertas especies mediterráneas con pocas o ninguna escama protectora, como el algarrobo (*Ceratonia siliqua*) y el durillo, tengan una distribución relegada a regiones de inviernos suaves o a enclaves protegidos de las heladas. Las especies que retienen el follaje durante el invierno pueden retardar la congelación de los tejidos mediante la síntesis de sustancias anticongelantes (como azúcares o alcoholes) que, disueltas en

los líquidos que fluyen por la planta, rebajan su temperatura de congelación.

Comparando plantas que viven en localidades con distinta incidencia de heladas, se ha observado que en regiones más frías tienden a tener conductos más estrechos en el xilema. Al parecer, los conductos estrechos son menos susceptibles a sufrir embolias durante los ciclos de congelación y descongelación. La razón es que la probabilidad que se formen burbujas aumenta con el diámetro de los conductos.

Por último, también puede considerarse como parte de la estrategia adaptativa la forma en que las plantas

organizan sus ciclos de actividad a lo largo del año.

LOS CICLOS VITALES

Aunque las plantas mediterráneas sitúan sus periodos de máxima actividad en torno a los meses de primavera (crecimiento, floración, inicio del desarrollo de los frutos), se aprecian notables diferencias en la duración de estos procesos y en los momentos de iniciarlos y terminarlos.

Dicha diversidad puede reducirse a dos tendencias extremas. Una la protagonizan especies que podemos llamar oportunistas, que crecen o florecen en cuanto hay unos pocos días favorables de temperatura y humedad, incluso en pleno invierno. Empiezan a crecer las primeras y terminan las últimas. Sin embargo, sufren a menudo daños y pérdidas de tejidos cuando el desarrollo de sus brotes se ve interrumpido por el frío o la sequedad. En el extremo opuesto se en-

LOS AUTORES



Sobre estas líneas, Pilar Castro, sentada a la izquierda, junto a otros biólogos del Instituto Pirenaico de Ecología (CSIC). A la derecha, Pedro Villar con una compañera del Centro de Mejora Forestal *El Serranillo* en pleno trabajo de campo.



profesor asociado en la Universidad de Alcalá. **Gabriel Montserrat Martí** es científico titular del Instituto Pirenaico de Ecología, un centro del Consejo Superior de Investigaciones Científicas (CSIC) radicado en Zaragoza.

Los tres autores son doctores en Biología y han colaborado anteriormente en proyectos de investigación dirigidos por Gabriel Montserrat sobre estrategias adaptativas de las plantas mediterráneas. Dichos trabajos tuvieron lugar en el Instituto Pirenaico de Ecología (Zaragoza), donde Pilar Castro y Pedro Villar elaboraron sus tesis doctorales. Los tres continúan investigando sobre ecología funcional en sus respectivos centros.

Dirección de contacto: Pilar Castro Díez · Departamento de Ecología · Universidad de Alcalá · 28871 Alcalá de Henares · Madrid · Correo electrónico: mpilar.castro@alcala.es

cuentran las especies de estrategia conservadora, que limitan su crecimiento a unas pocas semanas al año, independientemente de que las condiciones favorables persistan durante más tiempo. Estas plantas reducen el riesgo de perder tejidos, pero desaprovechan los cortos periodos favorables que pueden aparecer de forma irregular e impredecible a lo largo del año. Ejemplos de la primera estrategia son el aladierno, el durillo y algunas especies de madrelesvas (*Lonicera implexa*) y de rosales silvestres (*Rosa sempervirens*). Como ejemplos de la segunda estrategia podemos citar a la encina, la coscoja, el quejigo, la cornicabra (*Pistacia terebinthus*) y el arce de Montpellier (*Acer monspessulanum*), entre otras (7). La flora mediterránea no es solo diversa, sino también pródiga en mecanismos para afrontar

La hemeroteca de *Quercus*

Artículos complementarios publicados en *Quercus*

■ *Quercus* 95 (enero 1994)

Ref. 5301095 / 550 Pta.

· *Adaptaciones de la flora ibérica al medio alpino*. Manuel F. Vázquez Espí.

■ *Quercus* 113 (julio 1995)

Ref. 5301113 / 550 Pta.

· *Conservación de la flora mediterránea: un plan piloto para la isla de Córcega*. José M. Iriondo y José M. Pita.

■ *Quercus* 143 (enero 1998)

Ref. 5301143 / 550 Pta.

· *Adaptaciones de las plantas ibéricas a los suelos salinos*. Fernando T. Maestre.

■ *Quercus* 164 (octubre 1999)

Ref. 5301164 / 550 Pta.

· *Respuesta de las plantas y las comunidades vegetales a la erosión del suelo*. Joaquín Guerrero y Gabriel Montserrat.

■ *Quercus* 180 (febrero 2001)

Ref. 5301180 / 550 Pta.

· *Las dehesas de retama en el sureste seco*. F.I. Pugnaire, R. Lázaro, C. Armas y R. Tírado.

Insertamos un boletín de pedidos en la página 62.

unas adversidades cuya intensidad varía en el espacio y en el tiempo. Conocer qué factores ambientales limitan el crecimiento y la regeneración de las plantas, y cómo éstas son capaces de sobrellevar tales adversidades, es fundamental para entender su distribución, así como las relaciones que establecen con otros organismos. Pero esos conocimientos también son necesarios para lograr una explotación sostenible de nuestros bosques, diseñar planes de conservación, establecer directrices para recuperar ambientes degradados y prever la respuesta de la vegetación a los cambios ambientales que se

avecinan. Aunque en las últimas décadas se ha avanzado mucho en el conocimiento de la flora mediterránea, su diversidad florística y funcional o la heterogeneidad ambiental de los territorios sometidos a este tipo de cli-

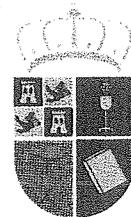
ma, aún quedan multitud de incógnitas por resolver para mejorar la gestión y la conservación de nuestro entorno natural. ☞

Bibliografía

- (1) Valladares, F. (2001). Características mediterráneas de la conversión fotosintética de la luz en biomasa: de órgano a organismo. En *Ecosistemas mediterráneos, análisis funcional*. R. Zamora y F.I. Pugnaire (eds.). Colección de textos Universitarios, 32. CSIC. Madrid.
- (2) Haase, P. y otros autores (1996). An investigation of rooting depth in the semi-arid shrub *Retama sphaerocarpa* (L.) Boiss. by labelling of ground water with a chemical tracer. *Journal of Hydrology*, 170: 23-31.
- (3) Rambal, S. (1984). Water balance and pattern of root water uptake by a *Quercus coccifera* L. evergreen scrub. *Oecologia*, 62: 18-25.
- (4) Castro-Díez, P. (1996). *Variaciones estructurales y funcionales de los fanerófitos dominantes en las comunidades de encinar a lo largo de un gradiente climático atlántico-mediterráneo*. Tesis doctoral inédita. Universidad de León.
- (5) Villar Salvador, P. (2000). *Estrategias ecológicas y funcionales del xilema en plantas leñosas mediterráneas*. Tesis doctoral inédita. Universitat de València.
- (6) Christodoulakis, N.S. (1992). Structural diversity and adaptations in some Mediterranean evergreen sclerophyllous species. *Environmental and Experimental Botany*, 32: 295-305.
- (7) Castro-Díez, P. y Montserrat-Martí, G. (1998). Phenological pattern of fifteen Mediterranean phanerophytes from *Quercus ilex* communities of NE-Spain. *Plant Ecology*, 139: 103-112.

DIPUTACIÓN PROVINCIAL DE CUENCA PROMOCIÓN ECONÓMICA Y TURISMO

Cuenca, del 7 al 9 de Septiembre



* Nombre Registrado

NATURAMA 2001

Feria de la Naturaleza, el Medio Ambiente, Turismo Rural, Ocio y Deportes en la Naturaleza.

Horario al Público:

Viernes día 7: de 17:30 a 21:30 horas

Sábado 8 y Domingo 9: de 11:00 a 14:00 h. y de 17:30 a 21:30 h.

Información:

Tlfno: 969 240 141 • 969 233 858

e-mail: ppet@dipucuenca.es



Junta de Comunidades de
Castilla-La Mancha

CCM
Caja
Castilla
La Mancha