

ASPECTOS BÁSICOS DE LA FISIOLÓGÍA EN RESPUESTA A ESTRÉS Y EL CLIMA COMO CONDICIONANTE DEL MISMO EN LAS PLANTAS.

Varela, Santiago Agustín.
Comunicación Técnica N° 78
Área Forestal
Grupo de Ecología Forestal
INTA EEA Bariloche



*Instituto Nacional de
Tecnología Agropecuaria*

Series:
Comunicaciones Técnicas
ISSN 1667-4006

**COMUNICACIÓN TÉCNICA N°78
AREA FORESTAL
ECOLOGÍA FORESTAL**

**Aspectos básicos de la fisiología en respuesta a estrés y
el clima como condicionante del mismo en las plantas**

Santiago Agustín Varela

2010

■ **Ediciones**

Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria
Centro Regional Patagonia Norte
Estación Experimental Agropecuaria Bariloche. "Dr. Grenville Morris"
biblioteca@bariloche.inta.gov.ar



Aspectos básicos de la fisiología en respuesta a estrés y el clima como condicionante del mismo en las plantas.

Autor: Santiago Varela
Grupo de Ecología Forestal
INTA EEA Bariloche
svarela@bariloche.inta.gov.ar

1. Introducción.

El alto grado de organización de los seres vivos, incluyendo las plantas, supone la presencia de relaciones complejas y múltiples en relación al ambiente. La influencia medioambiental sobre una planta estará determinada tanto por la intensidad como por la duración del correspondiente factor de estrés en interacción con los rasgos genéticos característicos de la planta. Para cada uno de los numerosos procesos fisiológicos que constituyen un sistema viviente existe siempre un "*límite de estabilidad*" (*sensu* Zlatev et al., 2003) a partir del cual una determinada variable ambiental o factor biótico genera estrés en un organismo. El concepto de estrés vegetal es generalmente usado de forma imprecisa y la terminología utilizada confusa, existiendo además una amplia diversidad en cuanto a las definiciones enunciadas en la literatura. Algunas comparaciones entre las diferentes definiciones pueden verse en trabajos como los de Tambussi y colaboradores (2000) y Valladares y colaboradores (2004), entre otros.

Sin una variabilidad periódica del entorno biológico (ambiente), la mayoría de los organismos no soportarían las cargas extremas que pequeños cambios podrían imponerles (Strasburger et al., 2002). Así, donde sea que las plantas crezcan están sujetas a una gran variedad de factores de estrés medioambiental tendientes a restringir sus chances de supervivencia y desarrollo. La mayor parte del tiempo las plantas no experimentan cantidades o intensidades biológicas óptimas por lo que las condiciones del "*óptimo fisiológico*" son generalmente una excepción y desviación de la regla (Schulze et al., 2005).

Estas cargas ambientales estructuran y condicionan a las plantas, constituyendo así un factor constructivo (aunque reduzcan en parte la producción de biomasa; Lichtenthaler, 1996). De estas oscilaciones necesarias para la vida se distingue el estrés destructivo (Strasburger et al., 2002). De esta forma y para dar una definición lo más aproximada posible, puede decirse que: *estrés* es el conjunto de respuestas bioquímicas o fisiológicas que definen un estado particular del organismo diferente al observado bajo un rango de condiciones óptimas (*óptimo fisiológico*) en las cuales el *límite de estabilidad* ha sido sobrepasado, y que un *factor de estrés* es cualquier agente que produce un menor crecimiento respecto al óptimo de la planta (Kozlowski & Pallardy, 1997 a y b).

Adicionalmente, puede hacerse una segunda división en cuanto a los grados de estrés, definiéndose como eu-estrés a aquel estrés que genera una activación o un estímulo y puede considerarse como un elemento positivo para el desarrollo de la planta, y dis-estrés a un estrés severo y real que causa daño y tiene así un efecto negativo en el desarrollo de la planta (Lichtenthaler, 1988).

En general los factores de estrés pueden ser clasificados en físicos, químicos y bióticos, siendo los dos primeros agrupados bajo el término de abióticos. Ciertos factores, como por ejemplo la temperatura, pueden generar estrés en tan solo unos minutos. Otros como el contenido de agua en el suelo pueden tardar días a semanas y algunos factores como la

deficiencia en contenido de minerales del suelo pueden tardar meses en generar estrés. Sumado a las características intrínsecas de cada factor (severidad, duración, etc.) la interacción entre los diferentes factores determinan y/o limitan la distribución y los mecanismos de respuesta de una determinada especie.

La mayor resistencia a un determinado tipo de estrés puede estar ligada no sólo a diferencias en el tipo de estrategias de respuesta utilizadas, sino también al hecho de poseer diferentes grados de *plasticidad fenotípica* (grado de adaptación de un mismo genotipo al ambiente) en relación con variables que conducen a la resistencia al estrés (Valladares et al., 2002). Así, el concepto de estrés esta asociado con el de los distintos mecanismos de respuesta/resistencia que las plantas posean. Debido a la diversidad de agentes estresantes y de mecanismos de respuesta de las plantas no existe un esquema general que comprenda todas las combinaciones. Pese a ello, en la Figura 1 se hace una aproximación general a los mecanismos de respuesta de las plantas clasificándose éstos como mecanismos de escape, evasión y tolerancia.

El primer grupo de mecanismos (*escape*) se presenta en plantas de gran plasticidad, con un desarrollo fenológico rápido, que adaptan su ciclo vegetativo y reproductivo a la disponibilidad de recursos y a las condiciones climáticas. Superan así los periodos desfavorables en forma de semillas, bulbos, rizomas, etc. Esto tiene como consecuencia una alta tasa de supervivencia pero muy baja productividad potencial, que en el caso de cultivos es aún más destacable. Los restantes grupos de mecanismos podrían ser pensados como un gran grupo de *resistencia* ante el estrés. Así el segundo grupo de mecanismos (*evasión*) están destinados a retrasar lo mas posible la acción del factor de estrés, impidiendo llegar a aquellos valores umbrales que comprometan la vida de la planta (concepto de *límite de estabilidad*). El tercer grupo de mecanismos (*tolerancia*) abarca aquellos que permiten que la planta siga siendo funcional aunque haya un efecto marcado del factor de estrés.

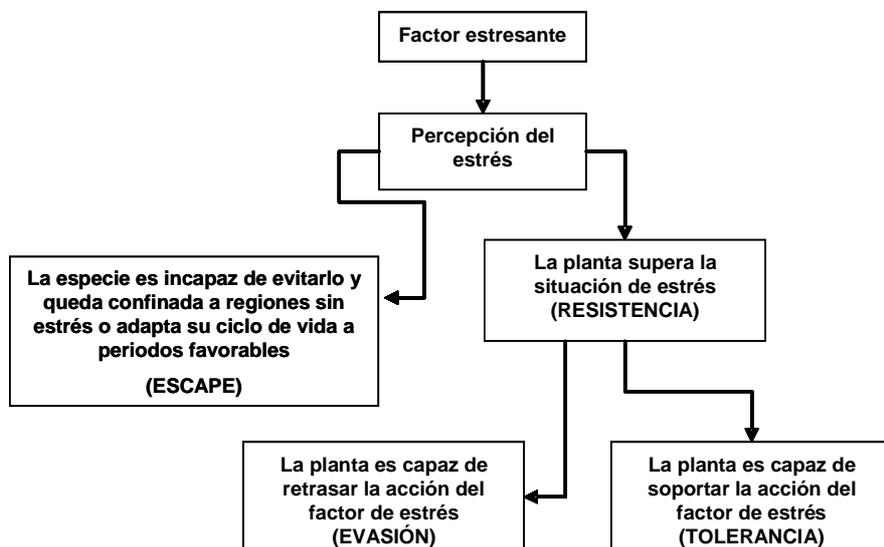


Figura 1. Esquema básico de los mecanismos de respuesta a estrés en una planta (Modificado a partir de Strasburger et al., 2002).

En sistemas biológicos se ha adoptado el concepto físico de tensión-deformación (*stress-strain*) para analizar los procesos que ocurren cuando una planta se encuentra sometida a una situación de estrés. Así, el estrés biológico sería cualquier factor ambiental capaz de producir una deformación (*strain*) potencialmente nociva en un organismo (Levitt, 1980). La deformación o *strain* sería la respuesta a una tensión o estrés determinado al que está sometido la planta (Fig. 2). La respuesta del organismo puede ser un cambio físico (e.g. rotura de membranas celulares, flujo citoplasmático, etc.) o químico (e.g. cambios en la síntesis de metabolitos). Según este modelo conceptual, en una primera fase existe una respuesta proporcional que se establece entre el incremento del estrés y la deformación (Punto P, Fig. 2). Más allá del punto P, la respuesta no es proporcional y si el factor de estrés continúa de forma muy acentuada se llega a producir un efecto severo hasta llegar al punto de límite de resistencia o estabilidad (R); una vez traspasado, la planta sufrirá un daño permanente, pudiendo existir compromiso sobre su sobrevivencia. Entre los puntos P y R existen umbrales a partir de los cuales se condiciona la respuesta. Si no se sobrepasa el punto (E) automáticamente se vuelve a las condiciones iniciales cuando el estrés deja de actuar (e.g. cierre de los estomas ante la falta de agua).

Los cambios estructurales o funcionales como respuesta al continuado incremento del estrés serán así de dos tipos: i) reversibles (hasta el punto E en la Fig. 2), donde se produce un cambio que, en caso de desaparecer recuperará las condiciones iniciales o ii) irreversibles (hasta el punto F de la Fig. 2), donde la deformación persistirá a pesar de desaparecer el estrés. La reversibilidad produciría la típica respuesta de rustificación de las plantas frente a unas condiciones ambientales adversas, muy aprovechada en la producción comercial de plantas en viveros, mientras que la irreversibilidad representaría aclimatación, generalmente mediada por rasgos fisiológicos (Valladares et al., 2004). Este concepto difiere del concepto de adaptación ya que no implica la variación de un carácter de forma que afecte al genotipo y pueda transmitirse a la descendencia.

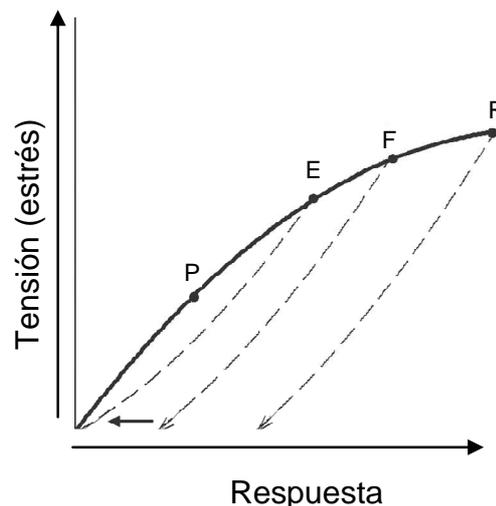


Figura 2. Esquema conceptual empleado para describir los procesos que ocurren en una planta en condiciones de estrés. P, fase de respuesta proporcional entre la intensidad de estrés y la respuesta vegetal; E, límite de reversibilidad automática de la respuesta; F, límite de la respuesta irreversible (deformación plástica); R, límite de resistencia del vegetal. Modificado a partir de Valladares et al. 2004, elaborado a partir de Levitt (1980); Lichtenthaler (1996); Glaser (2001) y Larcher (2003).

La interacción entre factores de estrés genera en muchos casos que la respuesta a un determinado tipo de estrés esté estrechamente correlacionada con la respuesta a otros tipos de estrés (e.g. térmico, lumínico). Esto suele generar un estado de menor susceptibilidad de la planta aún antes de que un determinado tipo de estrés llegue a producirse (Valladares & Pearcy, 1997). La ocurrencia simultánea de estreses hídricos, lumínicos y térmicos y las correlaciones e interacciones encontradas en las respuestas ecofisiológicas correspondientes hacen que sean necesarios estudios experimentales con manipulaciones o diseños factoriales en condiciones naturales o al menos realistas, para disociar los efectos de cada uno de los factores y ver hasta qué punto es la respuesta a un factor específico y no a otros factores o a la combinación de los mismos lo que realmente determina las estrategias funcionales de la planta frente al estrés (Valladares et al., 2004). Frente a un tipo determinado de estrés, los mecanismos de resistencia pueden involucrar estrategias que comprendan a la planta en su totalidad, partes de la misma e incluso, sólo un nivel celular o bioquímico.

2. Estrés hídrico.

En términos biológicos y aplicados a la ecofisiología de plantas, el término sequía puede ser definido como el conjunto de circunstancias bajo las cuales las plantas sufren una reducción del crecimiento o producción por causa de insuficientes recursos hídricos o, porque a pesar de que aparentemente hay suficiente agua en el suelo, el déficit hídrico es demasiado elevado (la demanda evaporativa es muy alta y supera la capacidad de la planta de aprovisionar agua a las hojas) o bien el agua no está físicamente disponible (por ej. por estar congelada o fuertemente retenida por sales o partículas de suelo muy finas) (Passioura, 1996; Savé et al., 1999).

Para describir el estado de un material o una forma de energía, como lo es el agua, hacen falta dos tipos de variables. Un tipo describe la cantidad mientras que el otro describe la intensidad (Campbell & Norman, 1998). La variable extensiva que describe la cantidad de agua presente en el suelo es llamada "contenido hídrico". Esta variable no informa acerca de la dirección o la velocidad en que el agua fluirá hacia o desde el medio circundante, mientras que la que sí lo hace es la variable intensiva, que da una idea de la energía libre que posee dicha sustancia (Trillo & Fernández, 2005). La magnitud más empleada para expresar y medir el estado de energía libre del agua es el potencial hídrico (ψ_{H_2O}) que da una idea de la disponibilidad de esta sustancia en una determinada muestra. Dicha magnitud es la suma de cuatro componentes: potencial osmótico, de presión, mátrico y gravitacional ($\psi_{H_2O} = \psi_o + \psi_p + \psi_m + \psi_g$). El potencial osmótico está relacionado con la osmolaridad de la disolución acuosa, dependiendo así su valor de los osmolitos disueltos en el agua; el potencial de presión está relacionado con la presión que ejercen las paredes celulares vegetales contra la célula, siendo máximo cuando alcanza la turgencia plena y mínimo cuando alcanza el valor de plasmolisis incipiente; el potencial matricial o mátrico está relacionado con la adsorción por capilaridad del agua y el potencial gravitacional es aquel relacionado con la fuerza de gravedad.

Desde que es absorbida en las raíces hasta que es perdida por transpiración en las hojas, el transporte de agua en las plantas se realiza a través del xilema. El ascenso del agua a través de estos conductos se explica mediante la teoría coheso-tenso-transpiratoria del agua (Dixon & Joly, 1894), que postula que la pérdida de agua por transpiración genera tensiones suficientemente grandes como para producir el movimiento de agua de la raíz a las hojas, y que la cohesión entre moléculas de agua es más que suficiente para mantener la continuidad de las columnas de agua que circulan en este trayecto siendo la fuerza motora el gradiente de potencial existente entre las raíces y la superficie foliar. Bajo condiciones que

permitan la manifestación de presión radical, el agua en el xilema puede hallarse bajo presión hidrostática positiva, y se mueve siguiendo gradientes de presión positiva.

El continuo suelo-planta-atmósfera (Jones, 1992) puede pensarse como un modelo análogo a la ley de Ohm (Fig. 3) que describe cuantitativamente el flujo hídrico a lo largo de todo el sistema, relacionándolo con la fuerza motriz (ψ_{H_2O}) y las resistencias al flujo en cada uno de los compartimentos que son atravesados. El flujo de agua a través de los tallos generalmente sigue la ley de Darcy donde la tasa de flujo volumétrico es función de la conductancia hidráulica (k ; inversa de la resistencia) y de la diferencia de presión entre los extremos de la ruta de flujo.

La pérdida de agua desde las hojas hacia la atmósfera (transpiración) esta asociada al intercambio de CO_2 necesario para el crecimiento y desarrollo de la planta, siendo los estomas la principal vía de intercambio de carbono y agua. Así, la transpiración tiene efectos positivos y negativos. Dicho proceso proporciona la energía capaz de transportar agua, minerales y nutrientes a las hojas en la parte superior de la planta, mientras que al mismo tiempo es la mayor fuente de pérdida de agua. Esta pérdida puede amenazar la supervivencia de la planta, especialmente en climas muy secos y cálidos. Casi toda el agua se transpira por los estomas de las hojas y del tallo, por lo tanto una planta al abrir y cerrar los mismos debe lograr un equilibrio entre la absorción de dióxido de carbono para la fotosíntesis y la pérdida de agua por transpiración. De esta manera, se logra un flujo unidireccional desde el sistema de absorción de agua hasta las superficies por las cuales los individuos transpiran.

A través de la apertura y cierre de sus estomas, las plantas regulan la tasa de transpiración y la diferencia de potencial agua entre las distintas partes del xilema (Sperry & Pockman, 1993; Cochard et al., 1996; Salleo et al., 2000). Así, las especies isohídricas (*sensu* Tardieu & Simoneau, 1998), ante condiciones de sequía mantienen un grado de apertura estomática tal que se evite caer por debajo de valores umbrales de potencial agua relacionados con pérdidas significativas de conductividad hidráulica (Sperry et al., 2002) o turgencia de las células (Cochard et al., 2002).

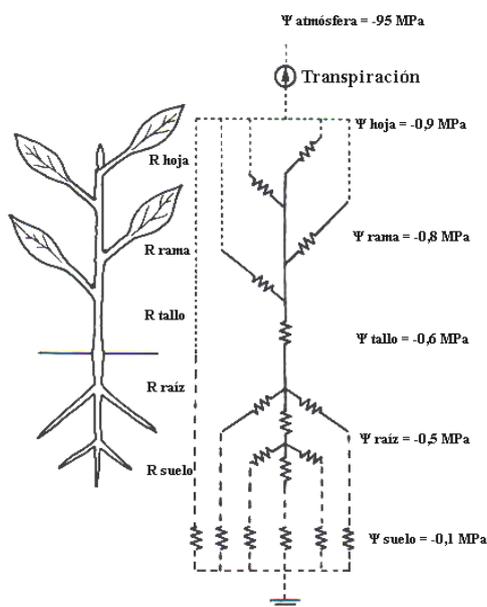


Figura 3. Simplificación del flujo de agua a través del continuo suelo-planta-atmósfera incluyendo las resistencias a la circulación hídrica (R_i) y valor del potencial agua en cada compartimento (ψ_i). Tomado de Gyenge, 2005, modificado de Jones, 1992.

Aunque el cierre estomático suponga una gran ventaja a la hora de evitar pérdidas de agua, tiene como contrapartida una reducción en la captación de CO_2 y el calentamiento de la hoja, que pueden conducir a la debilidad de la planta, a daños en la estructura celular e incluso a la muerte del individuo (Bohnert & Jensen, 1996). A la vez, gracias a la liberación de energía durante el proceso de evaporación del agua de los tejidos se produce la “refrigeración” de la misma. Así, la temperatura de la hoja puede ser de 10 a 15 °C menor que la del aire circundante.

Dependiendo del valor umbral en el cual se produce el cierre estomático y otras variables o mecanismos relacionados con la capacidad de alimentar con agua a las hojas, Jones & Sutherland (1991) proponen la siguiente clasificación:

- i) plantas *ahorradoras* (water savers), cuya estrategia se define por un fuerte control estomático de las pérdidas de agua, alta capacidad de evitar la transpiración cuticular, superficies transpiratorias bajas, relativamente altos valores de resistencia hidráulica de las raíces y/o alta capacidad de acumulación de agua (capacitancia). Estas plantas, en general mantienen un estricto control estomático del potencial hídrico foliar, de manera de evitar toda pérdida de conductividad hidráulica. Estas plantas son, por lo tanto, isohídricas, llegando siempre a valores similares de potencial hídrico mínimo.
- ii) plantas *derrochadoras* (water spenders) cuya estrategia se basa en poseer sistemas eficientes de absorción de agua con el fin de poder mantener tasas de crecimiento y fotosíntesis elevadas, además de poseer elevados contenidos relativos de agua en los tejidos. Esto se logra gracias a una amplia superficie radicular y una reducción de la resistencia hidráulica total. Dentro de este grupo hay especies que pueden ser isohídricas (llegan siempre al mismo potencial mínimo), y otras anisohídricas (Tardieu & Simoneau, 1998). En este último caso, el potencial mínimo al que llegan al mediodía puede variar dependiendo del contenido de agua en el suelo. En estas especies pueden verificarse pérdidas de conductividad hidráulica a medida que desciende el potencial mínimo diario. Las plantas derrochadoras de agua pueden agotar los recursos hídricos, por lo que esta estrategia sólo puede mantenerse por períodos de sequía moderada o de corta duración. Cuando los recursos hídricos del suelo se agotan, muchas especies derrochadoras se convierten en ahorradoras. En cualquier caso existen muchas situaciones intermedias a estos dos extremos.

2.1. Estrategias de resistencia al estrés hídrico a nivel celular: Ajuste osmótico y elástico.

En términos generales, las perspectivas de sobrevivencia y desarrollo de una planta bajo estrés hídrico serán mejores cuanto más tiempo pueda ser retrasada una reducción en el contenido relativo de agua del protoplasma (evasión de la desecación) y/o cuanto más sea posible desecar este protoplasma sin resultar en un daño (tolerancia a la sequía), existiendo así diferentes mecanismos de respuesta (Herralde Travería, 2000). Así, los mecanismos pueden ser clasificados en dos grupos (Turner, 1986): los destinados al mantenimiento de la turgencia celular (ajuste osmótico y ajuste elástico) y los que permiten la tolerancia a la deshidratación (tolerancia protoplasmática).

Como se mencionó anteriormente, el potencial osmótico (ψ_o) depende de la concentración de sustancias disueltas en el agua (Alarcon & Díaz, 1993; Sen & Metha, 1998). El ajuste osmótico es un proceso que consiste en la acumulación activa de solutos en tejidos de la planta en respuesta a una disminución de la disponibilidad de agua. Con ello disminuye el potencial osmótico y el potencial hídrico total de tallos, hojas, y raíces (Girma & Krieg 1992). Como resultado, las plantas pueden absorber agua a potenciales hídricos del suelo menores y mantener la presión de turgor y la actividad fisiológica relacionada al contenido hídrico en los tejidos (Turner & Jones 1980; Schonfeld et al., 1988; Acevedo et al. 1999). El

potencial osmótico puede disminuir porque se reduce el volumen de agua simplástica originando una mayor concentración de los solutos existentes en proporción a la cantidad de agua perdida, este proceso es el que se conoce como osmoregulación. Los solutos que se acumulan activamente son básicamente azúcares solubles y aminoácidos, aunque en algunos casos también el potasio juega un papel importante (Morgan, 1992).

Bajo condiciones de estrés hídrico se ha demostrado una fuerte asociación entre la capacidad de ajuste osmótico y una mayor supervivencia y/o crecimiento en distintas especies (Clifford et al., 1998; Corcuera et al., 2002; Nguyen- Queyrens & Bouchet-Lannat, 2003; Aranda et al., 2004). Dentro de una misma especie o variedad pueden existir diferentes capacidades de ajuste osmótico, pudiendo también cambiar a lo largo del ciclo ontogénico. Así, la capacidad de ajuste osmótico depende tanto de factores inherentes a la planta (diferencias entre poblaciones, tipo de tejido estudiado y su edad, el grado y la velocidad de desarrollo del estrés y la historia previa de la planta), como de factores ambientales (principalmente precipitaciones, Herralde Travería, 2000).

Por otro lado, las paredes de las células vegetales presentan propiedades plásticas y elásticas y son estas últimas las que generan el potencial de turgencia (presión) en células vivas. La plasticidad de las paredes celulares vegetales posibilita la extensión permanente de las células en crecimiento. El módulo de elasticidad máximo (ϵ_{max}) describe los cambios del potencial de turgencia en función de las variaciones de volumen celular. Valores bajos de módulo de elasticidad indican una mayor elasticidad de las paredes celulares. El incremento de la elasticidad tisular permite el mantenimiento de la turgencia a contenidos relativos de agua bajos, pudiéndose considerar así como un mecanismo de tolerancia. Asimismo, la disminución de la elasticidad permite el desarrollo de potenciales hídricos foliares menores para una determinada disminución del contenido relativo de agua; ello permite una mayor capacidad de extracción de agua del suelo en condiciones de desecación, pudiendo así considerarse como un mecanismo de evasión (Savé et al., 1994).

Por todo lo antes mencionado, el valor adaptativo del ajuste osmótico ha sido señalado por distintos autores en diferentes especies. Así, por ejemplo, estudios desarrollados por Aranda et al. (2004) sobre el comportamiento adaptativo ante la sequía de dos especies de roble (*Quercus petraea* y *Q. pyrenaica*) mostraron disminuciones significativas en los valores de potencial osmótico a plena turgencia y en plasmólisis conjuntamente con un aumento en el módulo de elasticidad. Al comparar plantines bien regados y estresados, *Q. pyrenaica* mostró una disminución de 0.8 MPa en el potencial osmótico en turgencia plena respecto a 0.3 MPa en *Q. petraea*. Estos resultados ponen de manifiesto la presencia de ajuste osmótico en ambas especies. Sin embargo estos autores destacan que la capacidad de osmorregulación fue superior en *Q. pyrenaica*, lo cual señala una mayor capacidad de puesta en marcha de mecanismos de tolerancia al estrés hídrico.

2.2. Vulnerabilidad a la cavitación y su relación con la resistencia al estrés hídrico

En situaciones de estrés hídrico, el estado hídrico foliar se ve afectado a causa de las limitaciones físicas en el transporte xilemático. Según la teoría coheso-tenso-transpiratoria, el agua es extraída del suelo y conducida hacia las hojas para reponer la que se evapora a través de los estomas. Esto sitúa al agua que hay en los conductos xilemáticos bajo presiones negativas. A presiones por debajo de la presión de vapor, el agua líquida está en un estado "metaestable" (Zimmermann, 1983) y es vulnerable a un rápido paso a la fase estable (vapor), es decir, al fenómeno de cavitación. La hipótesis más comúnmente aceptada para explicar el mecanismo por el cual el estrés hídrico produce cavitación en las plantas es la de sembrado de aire o "air-seeding" (Zimmermann, 1983). Según esta teoría, la cavitación

tiene lugar cuando el aire del exterior es aspirado a través de los poros de la pared de los conductos xilemáticos, siendo necesaria una diferencia de presión mínima entre el agua xilemática y el aire para que se produzca el desplazamiento del menisco gas-agua a través de los poros (Zimmermann, 1983; Sperry 1995). La vulnerabilidad a la cavitación de una planta limita, sin duda alguna, el rango de presiones xilemáticas a las cuales el transporte de agua es posible, influyendo así sobre el rango de distribución de las especies en diferentes ambientes.

Estudios como los de Maherali et al. (2004) o Pockman & Sperry (2000) destacan el hecho de que existe una asociación adaptativa entre la resistencia a la cavitación y la disponibilidad de agua. La resistencia a la cavitación es creciente al aumentar la aridez de un determinado sitio (disminución en los valores de la precipitación media anual) y ocurre a lo largo de distintos grupos funcionales aún cuando existen marcadas diferencias en la anatomía del xilema. La vulnerabilidad a la cavitación limita así la distribución de una determinada especie a un determinado gradiente de condiciones ambientales, definiendo un valor máximo de tolerancia e influenciando la habilidad competitiva de las especies tolerantes en hábitats méxicos.

2.3. Cambios morfométricos en respuesta al estrés hídrico

Las características xeromórficas son todas aquellas características morfológicas que permiten que las plantas resistan la sequía. Este carácter cuantitativo puede estar fijado de forma hereditaria o desarrollarse como respuesta de aclimatación a las condiciones ambientales (Herralde Travería, 2000). El cómo las plantas pueden modificar su morfología y fisiología en respuesta a cambios ambientales (plasticidad fenotípica) ha sido un punto de interés en la ciencia en general y en la ciencia forestal en particular por los últimos doscientos años (Herralde Travería, 2000). En este contexto se han hecho grandes esfuerzos en el estudio de la habilidad de un determinado genotipo, en el sentido más amplio de la palabra, de alterar dichos atributos (Monserrat-Martí et al., 2009). De acuerdo a la teoría de partición óptima, las plantas responden a las condiciones de un ambiente estresante a través de la asignación o translocación del carbono a aquel órgano que colecte el recurso más limitante. Asimismo, diferentes estudios han mostrado que el estrés por sequía puede afectar el crecimiento de los órganos de la planta diferencialmente (e.g. Spollen et al., 1993) pudiendo alterar rasgos morfológicos de las mismas.

Como se mencionó anteriormente, el efecto de desecamiento es retrasado por todos aquellos mecanismos que permitan a la planta mantener contenidos favorables de agua en los tejidos el mayor tiempo posible a pesar de la aridez del aire y el suelo (Blum, 1996). Este retraso puede lograrse 1) aumentando la toma de agua del suelo, 2) a través de la reducción de la pérdida de agua (incremento temprano y efectivo en la resistencia a la difusión, reducción de la superficie transpiratoria), o 3) por una alta capacidad de conducción de agua o almacenado de la misma en tejidos (capacitancia). Estas medidas funcionales para evitar la desecación se ven reflejadas también en la morfología de la planta (Larcher, 2003). Así los ajustes estructurales tendientes a la reducción de la superficie transpiratoria con respecto al área de absorción y elementos conductivos, entre otros, establecen un buen control de las pérdidas de agua (Bréda et al., 2006).

La modificación estructural hacia un sistema de raíces profundas y el desarrollo de un amplio gradiente de potencial agua entre el suelo y las hojas permite maximizar la capacidad de toma de agua (e.g. Bachelard 1986; Li & Wang, 2003; Serrano & Pañuelas, 2005; Susiluoto & Berninger, 2007). Los plantines de especies arbóreas en regiones secas, por ejemplo, (dependiendo de su plasticidad fenotípica, ver a continuación) pueden desarrollar

raíces diez veces más largas que el tallo, incrementando la toma de agua a través de un sistema de raíces extensivo, con un área activa, alcanzado a través de un crecimiento rápido horizontes más profundos del suelo (Larcher, 2003). Adicionalmente, muchas plantas de zonas semiáridas tienen sistemas radicales muy extendidos lateralmente y no tanto en profundidad. Esto les permitiría captar mucha más agua ante eventos de precipitación y competir mejor con sus vecinos, sumado a una alta capacitancia (Fowler, 1986).

Asimismo, la capacidad de conducción de agua es incrementada a través del incremento del área de xilema activo y una mayor densidad de venación en las hojas (sistema conductivo), reduciendo además la distancia de conducción (internodos más cortos). Si la superficie transpiratoria se reduce al mismo tiempo, el área relativa del sistema conductivo es incrementada incluso considerando que el área absoluta (sección transversal conductiva) no cambia.

A nivel foliar el enrollamiento o pliegue para reducir la superficie expuesta, la abscisión foliar y la reorientación de las hojas y brotes para reducir la captación de energía implican una menor tasa de transpiración por unidad de superficie (Elheringer & Werk, 1986). Otra de las modificaciones observadas ante la sequía es la reducción del área foliar específica (AFE), un indicador de la densidad de la hoja. La reducción en el AFE en plantas bajo sequía puede deberse a sensibilidades diferenciales en los procesos de fotosíntesis y expansión del área foliar, afectando este fenómeno la expansión foliar antes que la fotosíntesis (Tardieu et al., 1999). Se asume que la reducción en el AFE es una forma de mejorar la eficiencia en el uso del agua (EUA; Craufurd, 1999). Esto se debe a que hojas más densas usualmente poseen una mayor densidad de clorofila y proteínas por unidad de área, por ende, poseen una mayor capacidad fotosintética (por unidad de área foliar) que hojas más delgadas.

2.4. Estrés hídrico y fotoinhibición. Efecto sobre la fijación de CO₂ y la fluorescencia de la clorofila a

El impacto negativo del déficit hídrico sobre la productividad de plantas ha sido estudiado extensivamente (Kozlowski, 1982; Jones, 1998). En muchos casos, a medida que el déficit hídrico se incrementa durante la sequía la limitación del crecimiento es primero ejercida a través de una reducción en el crecimiento de la superficie asimilatoria y luego a través de la inhibición de la fotosíntesis (Ephrath & Hesketh, 1991). La fotosíntesis es el proceso más importante en la productividad vegetal y la habilidad para mantener la tasa de asimilación de CO₂ en condiciones de estrés ambiental es fundamental para el crecimiento y la producción de la planta (Lawlor, 2002). Dicha tasa de asimilación se ve reducida por el déficit hídrico, principalmente y como se mencionó anteriormente, por su efecto sobre la apertura o cierre estomático. En condiciones de déficit hídrico, dependiendo de la especie y la intensidad del estrés, la tasa de asimilación puede disminuir hasta valores cercanos a cero, sin que se detecte daño de la maquinaria fotosintética del mesófilo (Chaves, 1991). Los daños permanentes en dicha capacidad suelen desarrollarse cuando además se superponen a éste otros factores de estrés, como por ejemplo excesos de radiación y altas temperaturas, que se traducen en procesos inhibitorios de las enzimas fotosintéticas y en la cadena de transporte de electrones (Boyer et al., 1987).

Para evitar el daño, las hojas deben disipar o utilizar toda la energía absorbida de alguna manera. Existen tres procesos principales por los cuales se disipa la energía absorbida por la clorofila (principal pigmento del aparato fotosintético de una planta). Un primer proceso, definido como mitigación fotoquímica (qP, del inglés "photochemical quenching"), consiste en convertir la energía lumínica a energía química, que posteriormente es utilizada para la fotosíntesis. Dado que los requerimientos lumínicos de una planta para la

fotosíntesis son usualmente bajos en relación a la luz absorbida, mucha de esta energía extra es disipada como calor. Este segundo proceso es denominado como mitigación no fotoquímica (qN, del inglés “non photochemical quenching”). Finalmente, una baja pero importante porción del exceso de energía es mitigada (emitida) como fluorescencia desde las moléculas de clorofila (qF, del inglés “fluorescent quenching”). Algunas veces, bajo condiciones de alta radiación, la planta puede ser incapaz de mitigar toda la energía que absorbe. Cuando esto ocurre, la energía en exceso actúa como combustible de reacciones metabólicas que generan radicales libres como peróxidos y otras especies reactivas del oxígeno (Björkman & Demmig-Adams, 1994; Ritchie, 2006). Estos tres procesos compiten simultáneamente, con lo cual el incremento de uno da como resultado la disminución de los dos restantes.

Una alteración en cualquiera de las tasas que gobiernan la relajación o mitigación de los estados individuales de excitación de las clorofilas modifica el rendimiento de la fluorescencia de la clorofila *a* y, de esta forma, su intensidad. Este es el principio básico para utilizar la fluorescencia de la clorofila *a* para el monitoreo de procesos fisiológicos *in vivo*. Por este motivo esta variable puede ser utilizada para obtener información de los cambios en la eficiencia fotoquímica y en la disipación de calor (Maxwell & Johnson, 2000). A mayor intensidad de fluorescencia de la clorofila menor actividad de disipación por procesos de mitigación fotoquímica (qP) y mitigación no fotoquímica (qN). De esta forma la fluorescencia puede dar valiosa información respecto al daño que se produce sobre el aparato fotosintético (PSII) y a su tolerancia ante el estrés ambiental (Bilger et al., 1995). En aquellos casos en los que pueden llegar a conjugarse todos los factores ambientales promotores de estrés al mismo tiempo, en función de mantener una buena asimilación de CO₂ la planta debe establecer un compromiso entre el gasto hídrico, la fijación de materia y energía y la disipación de la energía excesiva, aplicando todos estos mecanismos para poder mantener la productividad de la especie.

2.5. Plasticidad fenotípica

La plasticidad fenotípica se define como la capacidad de un organismo de producir fenotipos diferentes en respuesta a cambios en el ambiente. Este concepto se visualiza en la norma de reacción, que es el rango de respuestas fenotípicas de un genotipo expresado en un gradiente ambiental. El significado funcional de un cambio particular en la morfología, fisiología o patrones de asignación de biomasa puede estimarse a partir del conocimiento de la ecofisiología de la adquisición de recursos de la planta. La plasticidad fenotípica también tiene un significado evolutivo, dado que actúa modulando la selección natural y tiene consecuencias en el desempeño y éxito reproductivo, afectando las generaciones siguientes. En los últimos años la plasticidad fenotípica ha sido de gran interés en el estudio para predecir la respuesta de las especies o poblaciones al cambio climático y en la variación de su distribución natural. Para su estimación, existen numerosos índices, cada uno con distintos grados de dificultad para su cálculo y con ventajas y desventajas que depende del sistema que se quiera evaluar (Valladares et al., 2006). Por ejemplo, uno de los índices de plasticidad fenotípica utilizados (*P_{lv}*) en la bibliografía y en éste estudio se basa en las medias máximas y mínimas de los diferentes tratamientos considerados (Valladares et al, 2006).

3. Radiación y estrés lumínico.

La radiación solar es la principal fuente de energía para la fotosíntesis, siendo esencial para todas las plantas y en última instancia para la vida de los animales. A la vez, esta fuente de energía puede pasar de ser un factor limitante a bajas intensidades a un factor de estrés

cuando es excesiva (Gómez-Aparicio et al.; 2006). Existen cuatro procesos principales en los cuales la radiación juega un importante rol para la vida vegetal:

1) fotosíntesis: parte de la radiación absorbida por las plantas es usada para la síntesis de compuestos carbonados ricos en energía química. Este proceso es característico de las plantas y provee la principal entrada de energía libre en la biosfera.

2) flujos térmicos: son el mayor modo de intercambio de energía entre las plantas y el ambiente aéreo. La radiación solar provee la principal entrada de energía a las plantas. Mucha de esa energía se convierte en calor, conduciendo a otros intercambios y procesos como por ejemplo la transpiración, determinando la temperatura de la hoja y así las tasas de procesos metabólicos y el balance entre ellos.

3) fotomorfogénesis: la calidad de luz (aumento de la distribución espectral de radiación de onda corta) juega un rol importante en la regulación del crecimiento y desarrollo vegetal.

4) mutagénesis: mucha de la radiación de alta energía (radiación de onda corta), incluyendo los rayos ultravioletas, radiación X y γ pueden generar daño en las células vivas, afectando particularmente la estructura del material genético y causando mutaciones.

Como se mencionó, la radiación puede ser perjudicial para los vegetales cuando alcanza niveles excesivos, dañando el aparato fotosintético hasta puntos extremos de causar la fotooxidación de las clorofilas (Jones, 1992). Existe entonces un compromiso para los organismos fotosintéticos de optimizar la interceptación de la radiación para la fotosíntesis minimizando a su vez, el daño potencial que ésta puede causar. Evolutivamente las plantas han desarrollado un amplio número de estrategias para combinar la absorción de luz con la capacidad para utilizar ésta en el proceso fotosintético.

La luz es probablemente la más heterogénea espacial y temporalmente de todas las variables ambientales que afectan a las plantas (Osmond, 1994; Pearcy et al., 1996). Por ejemplo, existen diferencias espaciales debidas a la latitud, elevación, niveles de contaminación del aire, sombreado, así como debidas a cambios temporales tanto a nivel diario como a nivel estacional. Esta gran variabilidad permite la segregación de nichos y la coexistencia de especies vegetales en distintos momentos o en distintos micrositios (Nicotra et al., 1999; Beckage et al., 2000, Beckage & Clark 2003). La heterogeneidad espacial de radiación crea variación en la disponibilidad de este recurso, afectando los niveles de fotosíntesis y la tasa de crecimiento (Pearcy, 1999).

Aproximadamente sólo un 5% de la radiación solar que llega a la Tierra es del tipo fotosintéticamente activa (RFA) comprendida en el espectro visible (380-680 nm; Fig. 4.). Alrededor de un 85 a 90% de la RAF es absorbida por la hoja, siendo la restante reflejada por su superficie o transmitida a través de la misma (Taiz & Zeiger, 1998). La radiación solar también contiene longitudes de onda del rango ultravioleta (UV), las que son absorbidas por las plantas y pueden resultar nocivas, especialmente a nivel molecular (Jansen et al., 1998).

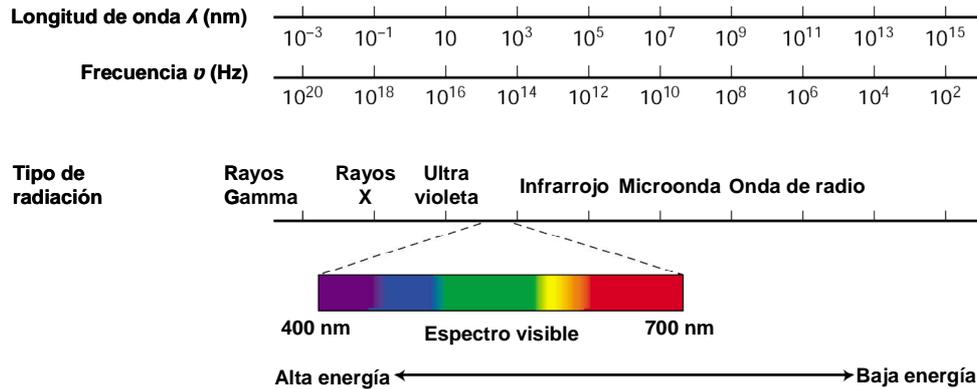


Figura 4. Espectro de longitudes de onda de la radiación solar detallando el espectro electromagnético, rayos gamma, rayos x, UV, luz visible, Infrarrojo y ondas de radio (extraído y modificado de Taiz & Zeiger, 1998).

3.1. Exceso de radiación.

El exceso de radiación está determinado por la energía que sobrepasa los requerimientos fotoquímicos de la planta y que debe ser disipada en forma segura para evitar el daño (Osmond, 1994; Adir et al., 2003). Por lo tanto, la cantidad absoluta del exceso de radiación dependerá de la capacidad fotosintética de la planta. En términos generales podría decirse que las plantas adaptadas a crecer en ambientes con altos niveles de radiación poseen una alta capacidad fotosintética y los umbrales de exceso de energía son mayores a los de las adaptadas a crecer en ambientes de baja radiación, correspondiéndose con capacidades fotosintéticas menores (Wright et al., 2003). Por lo tanto, en términos generales, es normal que una planta tenga que soportar excesos de energía. Por ejemplo, la mayoría de las plantas C_3 se saturan aproximadamente con un 25% de los valores de radiación solar total (exposición total) sugiriendo que aún ante condiciones normales, las plantas experimentan períodos con excesos de radiación (Larcher, 2003).

Las plantas poseen en general, mecanismos para afrontar fluctuaciones diurnas de los niveles de radiación, pudiéndose aclimatar a cambios estacionales en el tiempo. Pese a ello, los incrementos repentinos en los niveles de radiación presentan grandes desafíos para las plantas (e.g. la transición de bajos a altos niveles de radiación que ocurren cuando se crea un claro frente a la caída de un árbol en el bosque o en función de niveles de luz variables o "sunflecks"; Percy et al., 1996). También se ha observado que las plantas experimentan exceso de luz en los momentos en que un estrés medioambiental o biótico reduce su capacidad fotosintética (por ejemplo, momentos de estrés hídrico), y por consiguiente, se reduce el umbral de radiación a partir del cual la energía recibida pasa a constituir un exceso de radiación (Osmond, 1994; Mullieaux & Karpinski, 2002).

Siempre que la cantidad de radiación absorbida por las plantas sobrepase los niveles requeridos para la fotosíntesis, la planta deberá asegurar estrategias de protección para reducir el fotodaño potencial. Estas estrategias pueden dividirse en a) aquellas que operan reduciendo la absorción lumínica de la hoja (*mecanismos de protección externa*) y b) aquellas que actúan dentro de la hoja previniendo el daño dentro del cloroplasto (*mecanismos de protección interna*) (Larcher et al., 2003).

Los **mecanismos de protección externa** son la primera línea de defensa contra el exceso de luz, reduciendo la absorción de fotones hasta equipararse con los valores requeridos para una actividad fotosintética adecuada. Este tipo de mecanismos es empleado en plantas creciendo bajo una condición continua de alta irradiancia; poseen hojas con un área foliar reducida (hojas pequeñas y estrechas) y pueden disminuir la interceptación de radiación mediante la orientación vertical de las hojas. Otra estrategia posible es la de incrementar la reflectancia mediante la producción de ceras o pelos. Estos mecanismos reducen la absorción de luz de todo el espectro lumínico, protegiendo así los tejidos del exceso de la energía por radiación visible junto a los UV, rayos X, etc. La reducción del área foliar y el incremento en la reflectancia también reducen el sobrecalentamiento y la pérdida de agua de las plantas siendo rasgos comunes en plantas xerófitas. Pese a que estos mecanismos son muy efectivos en reducir la interceptación de luz, usualmente son determinados durante el desarrollo de la hoja y no son reversibles. Esta permanencia significa que son sólo adecuados en plantas bajo ambientes constantes de alta irradiancia. En plantas expuestas a niveles de luz fluctuantes es necesaria una respuesta más rápida y reversible de protección. También pueden observarse otros mecanismos, tales como la posibilidad de mover sus hojas para evitar períodos intensos de radiación (Taiz & Zeiger, 1998).

Los **mecanismos de protección interna** están en estrecha relación al proceso de fotosíntesis. En dicho proceso el oxígeno es generado como producto de la fotólisis del agua, esto ocurre cuando el complejo hidrolítico asociado a la cara luminal del fotosistema dos (producto de la absorción de luz), adquiere un potencial redox capaz de oxidar a la molécula de agua. El metabolismo de las plantas debe estar altamente regulado de manera de permitir una integración efectiva de un espectro diverso de pasos biosintéticos. Esta regulación no evade completamente la activación del oxígeno molecular y la formación de especies reactivas de oxígeno, particularmente el superóxido, el peróxido (H_2O_2) y el oxígeno molecular (Foyer & Noctor, 2005) causantes de daño oxidativo en las plantas.

La liberación de oxígeno es proporcional a la velocidad de transporte de electrones, la cual está asociada a la fijación de CO_2 mediante la reducción del NADP a NADPH y la síntesis de ATP. La fotosíntesis involucra procesos fotofísicos y fotoquímicos, que dependen de la intensidad lumínica, concentración de CO_2 , y de la temperatura. Una planta mantenida a temperatura óptima y CO_2 atmosférico (380 ppm) en oscuridad presentará una tasa negativa de evolución de oxígeno equivalente al consumo de oxígeno en el proceso respiratorio. Si paulatinamente se ilumina una superficie foliar determinada con intensidad lumínica creciente, la A_{neta} aumentará linealmente con la intensidad lumínica hasta alcanzar una meseta (Fig. 5) (Taiz & Zeiger, 1998). El punto en que A_{neta} es igual a 0 (cero), es decir, la intensidad lumínica a la cual la respiración y la fotosíntesis bruta se igualan se denomina punto de compensación lumínico (PCL). Por otro lado, la intensidad lumínica a la que se alcanza la meseta (valor máximo) en la tasa de fotosíntesis neta (A_{max}) se conoce como punto de saturación lumínica (PSL). La pendiente de la región lineal indica el rendimiento cuántico de la fotosíntesis (RC). La declinación en el incremento de la tasa de A_{neta} y su mantenimiento en valores constantes con el aumento de la intensidad lumínica por sobre el PSL se atribuye a que la velocidad de carboxilación a nivel enzimático (Rubisco) se torna limitante. Tanto el PSL como el PCL dependen fundamentalmente del grado de sensibilidad de cada planta a la luz, como se mencionó anteriormente. Es así como las plantas adaptadas a la sombra presentan PSL y PCL más bajos que aquellas adaptadas a pleno sol.

Una vez que la energía provista por la radiación solar penetra en la hoja puede ser absorbida por los pigmentos fotosintéticos en las membranas tilacoidales del cloroplasto, alterando su estado de excitación. Las plantas superiores contienen dos tipos de pigmentos

fotosintéticos: clorofilas a y b y un rango de pigmentos carotenoides (xantofilas, carotenos, etc.). Estos últimos, en caso de mantenerse un buen estado del fotosistema dos (PSII), transfieren la energía absorbida a las moléculas de clorofila. Una vez que la energía lumínica alcanza el centro de reacción de la clorofila es utilizada por uno de tres procesos competitivos: 1) procesos fotoquímicos asimilatorios y no asimilatorios, 2) disipación como calor y 3) fluorescencia de la clorofila a.

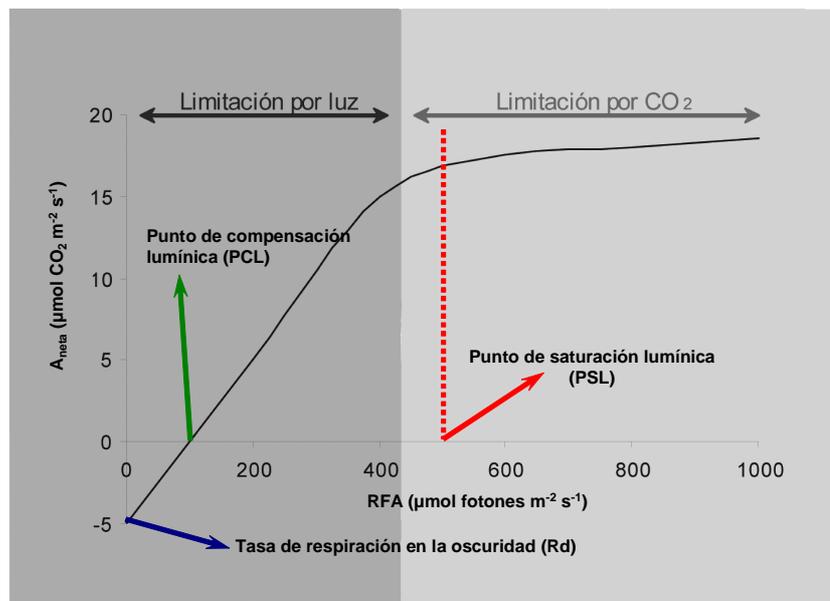


Figura 5. Tasa de asimilación fotosintética de CO_2 neta (A_{neta}) vs. RFA absorbida por la hoja, detallando en la curva de respuesta la limitación por luz, limitación por concentración de CO_2 , punto de compensación lumínica (PCL), punto de saturación lumínica (PSL) y tasa de respiración en oscuridad (Rd).

Como se mencionó anteriormente, el aumento de energía utilizado en procesos fotoquímicos asimilatorios y no asimilatorios varía dependiendo de la disponibilidad de luz y dióxido de carbono. Las reacciones de foto-respiración permiten que el transporte de electrones proceda y los fotones sean utilizados bajo condiciones donde el CO_2 limite la asimilación fotoquímica. Ha sido sugerido que estas reacciones fotoquímicas no asimilatorias pueden canalizar una gran porción del exceso de energía lumínica absorbido por las plantas (Osmond & Grace, 1995; Grace & Logan, 1996).

Toda la energía lumínica por sobre el punto de saturación lumínica (PSL) se considera en exceso, lo que resulta en la regulación negativa y disipación de este exceso por parte de la planta. Esto generalmente conduce a un descenso en el rendimiento cuántico (*fotoinhibición dinámica*) o en casos extremos puede llegar a dañar al aparato fotosintético causando *fotoinhibición crónica* (Adir et al., 2003). Este fenómeno se manifiesta a través de una baja tasa de fijación de CO_2 y un bajo rendimiento cuántico de la fotosíntesis. La *fotoinhibición crónica* involucra la formación de centros de reacción no funcionales en los PSII, que se acumulan en la membrana y promueven la disipación de calor.

Las especies que están genéticamente adaptadas a la sombra tienen una capacidad restringida para aclimatarse a altas irradiancias. Las plantas no aclimatadas a altos niveles de radiación tienden a ser dañadas por los altos niveles de irradiancia cuando la energía

absorbida por los fotosistemas excede la energía que puede ser usada en procesos fotoquímicos (fotodaño). Contrariamente, las especies evolutivamente adaptadas a altos niveles de luz poseen un mecanismo que evita el fotodaño. Existen especies que generan los mecanismos fotoprotectivos en un corto plazo (ej. *Quercus suber*, Faria et al., 1996), aclimatando sus hojas en función del nuevo ambiente lumínico mientras que en otras especies se da la muerte y abscisión de las hojas (Addicott, 1968), generándose nuevas hojas aclimatadas al nuevo medio (Guédon et al., 2006; Puntieri et al., 2007).

La energía es disipada en el sistema de captación lumínica del PSII, involucrando el ciclo de las xantofilas. La fuerte acidificación del lumen induce una conversión enzimática de los carotenoides violaxantina a zeaxantina. El exceso de energía es transferido desde la clorofila a las zeaxantinas que pierden dicho exceso como calor. Esta disipación de energía puede ser medida por la fluorescencia de la clorofila a. La presencia del ciclo de las xantofilas dentro de la membrana tilacoidal y su sensibilidad provee una rápida y efectiva respuesta a las condiciones de exceso de luz. El mecanismo exacto por el cual la zeaxantina disipa la energía es aún discutido pero existe un amplio consenso de que esta molécula está involucrada en la mitigación de exceso de energía dentro de la membrana tilacoidal, tanto directa como indirectamente (Owens, 1994; Horton, 1996).

Es sabido que en ambientes con bajos niveles de déficit hídrico, los niveles de radiación son el principal factor determinante de la composición de especies en las distintas etapas sucesionales de los sistemas boscosos (Pacala & Tilman, 1994; Gómez-Aparicio et al., 2006; Rodríguez-Calcerrada et al., 2008). Debido al porte de las especies arbustivas y arbóreas, que en algunos casos forman estratos de diversas alturas dentro de los bosques, la heterogeneidad en la disponibilidad de radiación es muy amplia, tanto a nivel vertical como horizontal (Percy, 1999; Valladares, 2003). Por ello, durante la ontogenia de una especie arbórea que regenera en el sotobosque debe variar su tolerancia a niveles de radiación bajos y altos. A su vez, existen diferencias intrínsecas en la tolerancia a la sombra y excesos de radiación de las distintas especies, determinando en gran medida su comportamiento como pioneras o especies que aparecen en las etapas tardías de la sucesión (King, 2003).

4. Altas y bajas temperaturas como factores de estrés.

En términos generales, el crecimiento de una planta es promovido por un aumento de temperatura y es inhibido si la temperatura cae o supera un valor óptimo (ver definición de óptimo fisiológico en el Capítulo 1, sección 1.3). Es por ello que el incremento en la tasa de crecimiento no puede seguir indefinidamente con el aumento de la temperatura (Kositsup et al., 2009), ya que, a partir de un cierto valor o a partir de un rango de temperaturas, el aumento de esta variable puede generar lesiones sobre la planta (Falk et al., 1996). Ello se debe a diversos factores que pueden ocurrir al mismo tiempo como la deshidratación de los tejidos y/o la inhibición de enzimas claves que producen una reducción de la tasa metabólica de la planta, modificando procesos tales como la fijación de CO₂, la translocación, la respiración, y la construcción de nuevas células, entre otros.

Cada especie tiene un umbral de temperatura mínima, por debajo del cual el crecimiento cesa, un rango de temperaturas óptimo en el que la tasa de crecimiento es la más alta, y un umbral máximo, por encima del cual, el crecimiento llega a su fin. A la vez, el rango de temperaturas óptimas también puede variar en cada etapa del desarrollo, así como la duración en que esa temperatura prevalece. La temperatura óptima para la fotosíntesis de una planta es generalmente mayor a aquella en la que las plantas crecen (Li, 1980). Este óptimo refleja el rango de temperaturas ambientales al cual la planta se adapta (Berry & Björkman, 1980; Falk et al., 1996). Por ejemplo, especies arbóreas de climas tropicales

muestran un menor rango de temperaturas óptimas que aquellas de ambientes templados, en donde la fluctuación de temperaturas es mayor (Cunningham & Read, 2003).

La temperatura afecta no sólo la tasa sino también el tipo de crecimiento, jugando un papel importante en el ciclo de actividad y de inactividad conocido como latencia en las plantas de climas templados. La latencia es especialmente notoria en las plantas leñosas decíduas, donde se da la caída de las hojas en otoño y el árbol permanece inactivo durante el invierno, renovando su actividad y crecimiento con la llegada de la primavera. La longitud del período de latencia es variable, y para muchas especies un período de bajas temperaturas es necesario para romper el letargo permitiendo reanudar el crecimiento (Perry, 1971).

La aclimatación de la planta a cualquier variable que cause alteraciones fenotípicas representa una integración temporal a fluctuaciones ambientales de corto y largo plazo, como lo pueden ser los cambios de temperatura (Ensminger et al., 2006). La fotosíntesis representa una integración de procesos fotoquímicos y bioquímicos dependientes de reacciones catalizadas y procesos a nivel de membrana (Taiz & Zeiger, 1998). Dado que la energía de activación de diferentes reacciones difiere entre plantas aclimatadas o adaptadas a diferentes regímenes de temperatura, la fotosíntesis puede ser afectada acorde a ello (Atkin et al., 2006). Así las fluctuaciones de la temperatura ambiental pueden tener un amplio impacto en las tasas de actividad fotosintética, debido a la sensibilidad de los procesos en los que se divide, incluyendo : a) la reducción fotosintética del carbono, b) la síntesis de sacarosa, c) la partición del carbono y d) el funcionamiento del inter-sistema (PSI y PSII) del transporte de electrones debido al efecto sobre la actividad de las enzimas transportadoras de electrones, como son la plastoquinona y la plastocianina (Falk et al., 1996). Los efectos combinados de la luz y la sensibilidad diferencial a la temperatura en procesos foto y termoquímicos de la fotosíntesis pueden conducir así a desbalances metabólicos que, en definitiva, pueden resultar en significativos deterioros como resultado de la fotoinhibición (Savitch et al., 2000). Finalmente, la temperatura a la cual una planta crezca puede inducir aclimatación de la fotosíntesis gracias a la plasticidad de algunos de los procesos mencionados (Bunce, 2000; Sage & Kubien, 2007).

Los organismos autótrofos exhiben en general un amplio grado de plasticidad con respecto a la respuesta a la temperatura a corto plazo, dependiendo tanto de la especie vegetal en sí como del tiempo de exposición al nuevo régimen térmico (Öquist & Huner, 2003). Como se mencionó anteriormente, muchas plantas muestran una temperatura óptima para la fotosíntesis cercana a la de la temperatura normal de crecimiento, con hojas activamente transpirantes a temperaturas menores a la temperatura del aire. Las altas temperaturas afectan adversamente el crecimiento y supervivencia de las plantas de varias maneras, pero el impacto de las altas temperaturas sobre el aparato fotosintético es considerado como particularmente significativo debido a que la fotosíntesis es a menudo inhibida antes que cualquier otra función celular sea dañada (Berry & Björkman, 1980; Haldimann & Feller, 2004).

En general, bajo condiciones de alta irradiancia solar, la temperatura de la hoja puede incrementarse varios grados centígrados por sobre la temperatura del aire (Leaky et al., 2003), pudiendo afectar la asimilación de carbono. A temperaturas altas las reacciones de oxigenación de la Rubisco se incrementan más que las de carboxilación, por lo que la fotorespiración se vuelve proporcionalmente más importante. Esto es, en cierto modo, debido a que la solubilidad del CO_2 se reduce con el incremento de la temperatura más marcadamente que lo que lo hace el O_2 . Adicionalmente, la temperatura actúa sobre las propiedades cinéticas de la enzima Rubisco. Este efecto combinado causa reducciones en las tasas de fotosíntesis neta a altas temperaturas (Loveys et al., 2002). A la vez, estas enzimas asociadas con las reacciones de la etapa oscura también se encuentran limitadas cuando la

temperatura disminuye por debajo de cierto umbral. Muchas plantas crecen pobremente o son dañadas por temperaturas levemente por sobre los 0° C (daño por enfriamiento), mientras que otras lo son a temperaturas aún menores (< 0°C, daño por congelamiento).

Parte del daño por enfriamiento está asociado al aparato fotosintético (disminución en la fluidez de las membranas, cambios en la actividad de los procesos mediados por enzimas asociadas a membrana y pérdida de la actividad de enzimas sensibles al frío, entre otros) mientras que el daño por congelamiento esta asociado principalmente a la formación de cristales de hielo dentro de las células y órganos. La resistencia al congelamiento en ciertas especies se debe a que: 1) pueden limitar el crecimiento de los cristales en espacios extracelulares, realizar ajuste osmótico y bajar el contenido de agua para reducir el punto de congelamiento (Levitt, 1980; Griffit & Antikainen, 1996), 2) pueden acumular sustancias crioprotectoras y cambiar la composición de lípidos estabilizando las membranas a contenidos hídricos celulares bajos (Santarius, 1982; Lynch & Steponkus, 1987; Hinch et al., 1989) y 3) generando ajustes en el metabolismo celular para optimizar su habilidad para fotosintetizar y funcionar bajo condiciones de ciclos de congelamiento y descongelamiento (Hällgren & Öquist, 1990).

5. Referencias.

- Acevedo, E.; Silva, P. & Silva, H. 1999. Wheat production in mediterranean environments. En: Satorre EH & GA Slafer (Eds.) *Wheat ecology and physiology of yield determination*: 295-331. The Haworth Press, New York, New York, USA.
- Addicott, F. T. 1968. Environmental factors in the physiology of abscission. *Plant Physiol.* 43: 1471-1479.
- Adir, N.; Zer, H.; Shochat, S. & Ohad, I. 2003. Photoinhibition - a historical perspective. *Photosynthesis Research* 76:343-370.
- Alarcón, C. & Díaz, M. 1993. Hydric and nutritional relation of *Prosopis juliflora* DC (Fabaceae, Mimosoideae) in Semiarid parts of Falcon state, Venezuela. *Revista De Biología Tropical* 41: 433-441.
- Aranda, I.; Gil, L. & Pardos, J. A. 2004. Osmotic adjustment in two temperate oak species [*Quercus pyrenaica* Willd and *Quercus petraea* (Matt.) Liebl] of the Iberian Peninsula in response to drought. *Invest. Agrar.: Sist. Recur. For.* 13 (2): 339-345.
- Atkin, O. K.; Scheurwater, I. & Pons, T. L. 2006. High thermal acclimation potential of both photosynthesis and respiration in two lowland *Plantago* species in contrast to an alpine congeneric. *Global Change Biology* 12: 500-515.
- Bachelard, E. P. 1986. Effects of soil moisture stress on the growth of seedlings of three eucalypt species. II Growth effects. *Australian Forest Research* 16:51-61.
- Beckage, B. & Clark, J. S. 2003. Seedling survival and growth of three forest tree species: The role of spatial heterogeneity. *Ecology* 84:7 1849-1861.
- Beckage, B.; Clark, J. S.; Barton, D. & Haines, B. L. 2000. A long-term study of tree seedling recruitment in southern Appalachian forests: the effects of canopy gaps and shrub understories. *Can. J. For. Res.* 30(10):1617-1631.
- Berry, J. A. & Björkman, O. 1980. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Annu Rev Plant Physiol* 31:491-543.
- Bilger, W.; Schreiber, U. & Bock, M. 1995. Determination of the quantum efficiency of photosystem II and of non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence in the field. *Oecologia* 102:4 425-432.
- Björkman, O. & Demmig-Adams, B. 1987. Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins. *Planta* 170:489-504.
- Blum, A. 1996. Crop responses to drought and the interpretation of adaptation. *Plant Growth Regulation* 20:135-148.
- Bohnert, H. J. & Jensen, R. G. 1996. Strategies for engineering water-stress tolerance in plants. *Trends Biotechnol* 14:89-96.

- Boyer**, J. S.; Armond, P.A. & Sharp, R. E. 1987. Light stress and leaf water relations. En: Kyle, D. J.; Osmond, C. B. & Arntzen, C. J. *Photoinhibition* (Eds.), Elsevier Science Publishers, Amsterdam. 25-37 pp.
- Bréda**, N.; Huc, R.; Granier, A. & Dreyer, E. 2006. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Ann. For. Sci.* 63, 625–644.
- Bunce**, J. A. 2000. Acclimation to temperature of the response of photosynthesis to increased carbon dioxide concentration in *Taraxacum officinale*. *Photosyn. Res.* 64:89-94.
- Campbell**, G. S. & Norman, J. M. 1998. An introduction to Environmental Biophysics. Springer-Verlag, New York.
- Chaves**, M. M. 1991. Effects of water deficits on carbon assimilation. *J. Exp. Bot.* 42:1-16.
- Clifford**, S. C.; Arndt, S. K.; Corlett, J. E.; Joshi, S.; Sankhla, N.; Popp, M. & Jones, H. G. 1998. The role of solute accumulation, osmotic adjustment and changes in cell wall elasticity in drought tolerance in *Ziziphus mauritiana* (Lamk.), *J. Exp. Bot.* 49: 967–977.
- Cochard**, H.; Breda, N. & Granier, A. 1996. Whole tree hydraulic conductance and water loss regulation in *Quercus* during drought: evidence for stomatal control of embolism? *Annales des Sciences Forestières*. 53, 197-206.
- Cochard**, H.; Coll, L.; Le Roux, X. & Améglio, T. 2002. Unraveling the effects of plant hydraulics on stomatal closure during water stress in walnut. *Plant Physiol* 128:282-290.
- Corcuera**, L.; Camarero, J. J. & Gil-Pelegrín, E. 2002. Functional groups in *Quercus* species derived from the analysis of pressure–volume curves. *Trees* 16:465–472.
- Craufurd**, P. Q.; Wheeler, T. R.; Ellis, R. H.; Summerfield, R.J. & Williams, J. H. 1999. Effect of temperature and water deficit on water-use efficiency, carbon isotope discrimination, and specific leaf area in peanut. *Crop Science* 39:136-142.
- Cunningham**, S. & Read, J. 2003. Comparison of temperate and tropical rainforest tree species: growth responses to temperature. *Journal of Biogeography* 30 (1):143-153.
- Dixon**, H. H. & Joly, J. 1894. On the ascent of sap. *Annals of Botany* 8:468-470.
- Elheringer**, J. R. & Werk, K. S. 1986. Modifications of solar-radiation absorption patterns and implications for carbon gain at the leaf level. pp. 57-81. En: Givnish T. J. (Ed.). *On the Economy of Plant Form and Function*. Cambridge University Press, London.
- Ensminger**, I.; Busch, F. & Huner, N. P. A. 2006. Photostasis and cold acclimation: sensing low temperature through photosynthesis. *Physiol Plant* 126:28–44.
- Ephrath**, J. E. & Hesketh, J. D. 1991. The thermal-photoperiod requirement for floral bud growth. *Biotronics* 20:1-8.
- Falk**, S.; Maxwell, D. P.; Laudénbach, D. E. & Huner, N. P. A. 1996. Photosynthetic adjustment to temperature. pp 367–385. En: Baker N. R. (Ed) *Photosynthesis and Environment*, Advances in Photosynthesis. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- Faria**, T.; García-Plazaola, J. I.; Abadía, A.; Cerasoli, S.; Pereira, J. S. & Chaves, M.M. 1996. Diurnal changes in photoprotective mechanisms in leaves of cork oak (*Quercus suber*) during summer. *Tree Physiol.* 16:115-123.
- Fowler**, N. 1986. The Role of Competition in Plant Communities in Arid and Semiarid Regions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17:89-110.
- Foyer**, C. H. & Noctor, G. 2005. Oxidant and antioxidant signaling in plants: a re evaluation of the concept of oxidative stress in a physiological context. *Plant, Cell and Environment* 28:1056–1071.
- Girma**, F. S. & Krieg, D. R. 1992. Osmotic Adjustment in Sorghum I. Mechanisms of Diurnal Osmotic Potential Changes. *Plant Physiology* 99:577-582.
- Glaser**, R. 2001. Biophysics. Springer-Verlag, Berlin.
- Gómez-Aparicio**, L.; Valladares, F. & Zamora, R. 2006. Differential light responses of Mediterranean tree saplings: linking ecophysiology with regeneration niche in four co-occurring species. *Tree Physiology* 26(7):947-958.
- Grace**, S. C. & Logan, B. A. 1996. Acclimatation of Foliar Antioxidant Systems to Growth Irradiance in Three Broad-Leaved Evergreen Species. *Plant Physiol.* 112:1631-1640.
- Griffit**, M. & Antikainen, M. 1996. Extracellular ice formation in freezing-tolerant plants. En: *Advances in low-temperature Biology*. Volume 3. Steponkus, P. L. (Ed.). Elsevier Science. 336 pp.
- Guédon**, Y.; Puntieri, J. G.; Sabatier, S. & Barthélémy, D. 2006. Relative Extents of Preformation and Neof ormation in Tree Shoots: Analysis by a Deconvolution Method. *Annals of Botany* 98: 835–844.

- Gyenge**, J. E. 2005. Uso de agua y resistencia a la sequía de las principales especies forestales del noroeste patagónico, pino ponderosa y ciprés de la cordillera. Tesis Doctoral. Universidad Nacional del Comahue, Río Negro, Argentina, 364 pp.
- Haldimann**, P. & Feller, U. 2005. Growth at moderately elevated temperature alters the physiological response of the photosynthetic apparatus to heat stress in pea (*Pisum sativum* L.) leaves. *Plant Cell Environment* 28(3):302-317.
- Hällgren**, J. E. & Öquist, G. 1990. Adaptations to low temperatures. En: *Stress Responses in Plants: Adaptation and Acclimation Mechanisms*. Alscher, R. G.; Cumming J. R. (Eds.) Wiley-Liss, New York, pp 265-293.
- Herralde Traveria**, F. 2000. Estudio integral de las respuestas ecofisiológicas al estrés hídrico: Caracterización de variedades de almendro. Tesis Doctoral. Universidad de Barcelona. 140 pp.
- Hincha**, D. K.; Heber, U. & Schmitt, J. M. 1989. Freezing ruptures thylakoid membranes in leaves, and rupture can be prevented in vitro by cryoprotective proteins. *Plant Physiol Biochem* 27:795-801.
- Horton**, P. 1996. Nonphotochemical quenching of chlorophyll fluorescence. En: *Light as an Energy Source and Information Carrier in Plant Physiology*. Jennings, R. C.; Zuchelli, G.; Getti, F. & Colombetti, G. (Eds.). Plenum Publishing, New York, pp 99-111.
- Jansen**, M. A. K.; Gabab, V. & Greenberg, B. M. 1998. Higher plants and UV-B radiation: balancing damage, repair and acclimation. *Trends in Plant Science* 3: 4 131-135.
- Jones**, H. & Sutherland, R. 1991. Stomatal control of xylem embolism. *Plan, Cell and environment*. 14, 607-612.
- Jones**, H. G. 1992. *Plants and Microclimate: A quantitative approach to environmental plant physiology*. Cambridge University Press. Melbourne. 438 pp.
- Jones**, H. G. 1998. Stomatal control of photosynthesis and transpiration. *J. Expt. Bot.* 49:387-398.
- King**, D. A. 2003. Allocation of above-ground growth is related to light in temperate deciduous saplings. *Functional Ecology* 17:482-488.
- Kositsup**, B.; Montpied, P.; Kasemsap, P.; Thaler, P. & Améglio, E. 2009. Photosynthetic capacity and temperature responses of photosynthesis of rubber trees (*Hevea brasiliensis* Müll.Arg.) acclimate to changes in ambient temperatures. *Trees Structure and Function* 23:357-365.
- Kozlowski**, T. T. & Pallardy, S. G. 1997 a. *Physiology of Woody Plants*. Second Edition. Academic Press, San Diego. 411 pp.
- Kozlowski**, T. T. & Pallardy, S. G. 1997 b. *Growth Control in Woody Plants*. Academic Press, San Diego. 641 pp.
- Kozlowski**, T. T. 1982. Water supply and tree growth. Part I. Water deficits. *For. Abstr.* 43:57-95.
- Larcher**, W. 2003. *Physiological Plant Ecology. Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Groups*. 4ta Edición. Springer Verlag, Berlin. 513 pp.
- Lawlor**, D. W. 2002. Limitation to Photosynthesis in Water-stressed Leaves: Stomata vs. Metabolism and the Role of ATP. *Annals of Botany* 89:871-885.
- Leakey**, A. D. B.; Press, M. C. & Scholes, J. D. 2003. High-temperature inhibition of photosynthesis is greater under sunflecks than uniform irradiance in a tropical rain forest tree seedling. *Plant Cell Environ* 26:1681-1690.
- Levitt**, J. 1980. *Responses of plants to environmental stresses*. 2^{da} Edn. Academic Press, Orlando, Florida, 497 pp.
- Li**, C. & Wang, K. 2003. Differences in drought responses of three contrasting *Eucalyptus microtheca* F. Muell. populations. *For. Ecol. Manage.* 179:377-385.
- Li**, W. K. W. 1980. Temperature adaptation in phytoplankton: cellular and photosynthetic characteristics. En: *Primary Productivity in the Sea*. Falkouski, P. G. (Ed.). Plenum Press, New York, 259-279 pp.
- Lichtenthaler**, H. K. 1988. *In vivo* chlorophyll fluorescence as a tool for stress detection in plants: En: *Applications of Chlorophyll Fluorescence*. Lichtenthaler, H. K. (Ed.). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. 129-142 pp.
- Lichtenthaler**, H. K. 1996. Vegetation stress: an introduction to the stress concept in plants. *Journal of plant physiology* 148:4-14.
- Loveys**, B. R.; Scheurwater, I.; Pons, T. L.; Fitter, A. H. & Atkin, O. K. 2002. Growth temperature influences the underlying components of relative growth rate: an investigation using inherently fast- and slow-growing plant species. *Plant Cell and Environment* 25:975-987.
- Lynch**, D. V. & Steponkus, P. L. 1987. Plasma Membrane Lipid Alterations Associated with Cold Acclimation of Winter Rye Seedlings (*Secale cereale* L. cv Puma). *Plant Physiology* 83:761-767.

- Maherali**, H.; Pockman, W. T. & Jackson, R. B. 2004. Adaptive variation in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation. *Ecology* 85: 2184-2199.
- Maxwell**, K. & Jonhson, G. N. 2000. Chlorophyll fluorescence-a practical guide. *J Exp Bot.* 51(345):659-668.
- Monserrat-Martí**, G.; Camarero, J. J.; Palacio, S.; Pérez-Rontomé, C.; Milla, R.; Albuixech, J. & Maestro, M. 2009. Summer-drought constrains the phenology and growth of two coexisting Mediterranean oaks with contrasting leaf habit: implications for their persistence and reproduction. *Tress* 23:787-799.
- Morgan**, J. M. 1992. Osmotic components and properties associated with genotypic differences in osmoregulation in wheat. *Aust. J. Plant Physiol.* 19:67-76.
- Mullieaux**, P. & Karpinski, S. 2002. Signal transduction to excess light: getting out of the chloroplast. *Current opinion in Plant Biology* 5:43-48.
- Nguyen-Queyrens**, A. & Bouchet-Lannat, F. 2003. Osmotic adjustment in three-year-old seedlings of five provenances of maritime pine (*Pinus pinaster*) in response to drought. *Tree Physiology* 23:397-404.
- Nicotra**, A. B.; Chazdon, R. L. & Iriarte, S. V. B. 1999. Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. *Ecology* 80:1908-1926.
- Öquist**, G. & Huner, N. P. A. 2003. Photosynthesis of overwintering evergreen plants. *Annual Review of Plant Biology* 54:329-355.
- Osmond**, C. B. & Grace, S. C. 1995. Perspectives on photoinhibition and photorespiration in the field: quintessential inefficiencies of the light and dark reactions of photosynthesis? *Journal of Experimental Botany* 46: 1351-1362.
- Osmond**, C. B. 1994. What is photoinhibition? Some insights from comparisons of shade and sun plants. En: Photoinhibition of Photosynthesis: from Molecular Mechanisms to the Field. Baker, N. R. & Bowyer, J. R. (Eds.). BioScientific Publishers, Oxford. 1-24 pp.
- Owens**, T. G. 1994. In vivo chlorophyll fluorescence as a probe of photosynthetic physiology. En: Plant Responses to the Gaseous Environment. Alscher, R. G. & Wellburn, A. R. (Eds.). Chapman and Hall, London. 195-217 pp.
- Pacala**, S. W. & Tilman, D. 1994. Limiting similarity in mechanistic and spatial models of plant competition in heterogeneous environments. *American Naturalist* 143:222-257.
- Passioura**, J. B. 1996. Drought and drought tolerance. *Plant Growth Regulation* 20:79-83.
- Pearcy**, R. W. 1999. Responses of plants to heterogeneous light environments. En: Handbook of functional plant ecology. Pugnaire, F. I. & Valladares, F. (Eds.). Marcel Dekker, New York. 901 pp.
- Pearcy**, R. W.; Sassenrath-Cole, G. F. & Krall, J. P. 1996. Photosynthesis in fluctuating light environments. En: Environmental Stress and Photosynthesis. Baker, N. R. (Ed.). The Hague: Flower Academic. 321-346 pp.
- Perry**, T.O. 1971. Dormancy of trees in winter. *Science* 171:29-36.
- Pockman**, W. T. & Sperry, J. S. 2000. Vulnerability to cavitation and the distribution of Sonoran Desert vegetation. *American Journal of Botany* 87:1287-1299.
- Puntieri**, J. G.; Grosfeld, J.E.; Stecconi, M.; Brion, C. & Barthélémy, D. 2007. Bud and growth unit structure in seedlings and saplings of *Nothofagus alpina* (Nothofagaceae). *Amer. J. Bot.* 94: 1382-1390.
- Ritchie**, G.A. 2006. Chlorophyll Fluorescence: What Is It and What Do the Numbers Mean?. En: Riley, L. E.; Dumroese, R. K.; Landis, T. D. (Eds.). National Proceedings: Forest and Conservation Nursery Associations—2005. Proc. RMRS-P-43. Fort Collins, CO: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station. 160 pp.
- Sage**, R. F. & Kubien, D. 2007. The temperature response of C₃ and C₄ photosynthesis. *Plant Cell Environ* 30:1086-1106.
- Salleo**, S.; Nardini, A.; Pitt, F. & LoGullo, M. 2000. Xylem cavitation and hydraulic control of stomatal conductance in laurel (*Laurus nobilis* L.). *Plan Cell Environ* 23, 71-79.
- Santarius**, K. A. 1982. The mechanism of cryoprotection of biomembrane systems by carbohydrates. En: Plant Cold Hardiness and Freezing Stress Li, P. H. & Sakai, A. (Eds.). Academic Press, New York. 475-486 pp.
- Savé**, R.; Castell, C. & Terradas, J. 1999. Gas exchange and water relations. En: Ecology of Mediterranean evergreen oak forests. Rodà, F.; Retana, J.; Gracia, C. A. & Bellot, J. (Eds.) Springer-Verlag. Berlin.
- Savé**, R.; Olivella, C.; Biel, C.; Adillón, J. & Rabella, R. 1994. Seasonal patterns of water relationships, photosynthetic pigments and morphology of *Actinidia deliciosa* plants of the Hayward and Tomuri cultivars. *Agronomie* 2:121-126.

- Savitch**, L. V.; Massacci, A.; Gray, G. R. & Huner N. P. A. 2000. Acclimation to low temperature or high light mitigates sensitivity to photoinhibition: roles of the Calvin cycle and the Mehler reaction. *Australian Journal of Plant Physiology* 27(3): 253-264.
- Schonfeld**, M. A.; Johnson, R. C.; Carver, B. F. & Mornhinweg, D.W. 1988. Water relations in winter wheat as drought resistance indicators. *Crop Science* 28:526-531.
- Schulze**, E. D.; Beck, E. & Müller-Hohenstein, K. 2005. *Plant Ecology*, Springer Verlag, Berlin, Germany.
- Sen**, D. & Mehta, M. 1998. Seasonal variations of metabolic status of *Prosopis juliflora*. pp 35-37. En: *Prosopis Species in the Arid and Semi-Arid Zones of India*. Tewari, J.; Pasiiecznik, N.; Harsh, L. & Doubleday, H. (Eds.). Research Association, Coventry, U.K.
- Serrano**, L. & Peñuelas, J. 2005. Assessing forest structure and function from spectral transmittance measurements: a case study in a Mediterranean holm oak forest. *Tree Physiology* 25: 67-74.
- Sperry**, J. & Pockman, W. 1993. Limitation of transpiration by hydraulic conductance and xylem cavitation in *Betula occidentalis*. *Plant, Cell and Environ* 16:279-287.
- Sperry**, J. S. 1995. Limitations on stem water transport and their consequences. En: *Plant Stems: Physiology and Functional Morphology*. Gartner, B. L. (Ed.). Physiological Ecology Series. Academic Press. San Diego. 105-124 pp.
- Sperry**, J.; Hacke, U.; Oren, R. & Comstock, J. 2002. Water deficits and hydraulic limits to leaf water supply. *Plant, Cell and Environment* 25:251-263.
- Spollen**, W. G.; Sharp, R. E.; Saab, I. N. & Wu, Y. 1993. Regulation of cell expansion in roots and shoots at low water potentials. En: *Water deficits. Plant responses from cell to community*. Smith, J. A. C. & Griffiths, H. (Eds.). Oxford: Bios Scientific Publishers, 37–52 pp.
- Strasburger**, E.; Noll, F.; Schenck, H. & Schimper, A. F. W. 2002. *Tratado de Botánica*. Ediciones Omega, Barcelona. 1134 pp.
- Susiluoto**, S. & Berninger, F. 2007. Interactions between morphological and physiological drought responses in *Eucalyptus microtheca*. *Silva Fennica* 41(2): 221–233.
- Taiz**, L. & Zeiger, E. 1998. *Plant Physiology*. Second Edition. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts. 792 pp.
- Tambussi**, E. A.; Bartoli, C. G.; Beltrano, J.; Guiamet, J. J. & Araus, J. L. 2000. Oxidative damage to thylakoid proteins in water-stressed leaves of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Physiologia Plantarum* 108:398-404
- Tardieu**, F. & Simoneau, T. 1998. Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modeling isohydric and anisohydric behaviors. *Journal of Experimental Botany*. 49:419-432.
- Tardieu**, F.; Granier, C. & Muller, B. 1999. Modelling leaf expansion in a fluctuating environment: are changes in specific leaf area a consequence of changes in expansion rate?. *New Phytol.* 143:33–43.
- Trillo**, N. & Fernández, R. 2005. Wheat plant hydraulic properties under prolonged experimental drought: Stronger decline in root-system conductance than in leaf area. *Plant and Soil* 277:277–284.
- Turner**, N. C. & Jones, H. G. 1980. Turgor maintenance by osmotic adjustment: a review and evaluation. En: *Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress*. Turner, N. C. & Kramer, P. J. (Eds.). John Wiley & Sons, Chichester. 87-103 pp.
- Turner**, N. C. 1986. Adaptation to water deficits: a changing in perspective. *Australian Journal of Plant Physiology* 13:175-190.
- Valladares**, F. & Pearcy, R. 1997. Interactions between water stress, sun-shade acclimatation, heat tolerance and photoinhibition in the sclerophyll *Heteromeles abutilifolia*. *Plant Cell and Environment* 205:25-36.
- Valladares**, F. 2003. Light Heterogeneity and Plants: from Ecophysiology to Species Coexistence and Biodiversity. En: *Progress in Botany*. Beyschlag, W. (Ed.). Vol 64. Springer Verlag, Heidelberg. 439-471 pp.
- Valladares**, F.; Chico, J. M.; Aranda, I.; Balaguer, L.; Dizengremel, P., Manrique, E. & Dreyer, E. 2002. The greater seedling high-light tolerance of *Quercus robur* over *Fagus sylvatica* is linked to a greater physiological plasticity. *Trees* 16: 395-403.
- Valladares**, F.; Sanchez-Gomez, D. & Zavala, M. A. 2006. Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *Journal of Ecology* 94:1103–1116.
- Valladares**, F.; Vilagrosa, A.; Peñuelas, J.; Ogaya, R.; Camarero, J. J.; Corchera, L.; Sisó S. & Gil-Pelegrín, E. 2004. Estrés hídrico: ecofisiología y escalas de la sequía. En: *Ecología del bosque*

mediterráneo en un mundo cambiante. Valladares, F. (Ed.). Naturaleza y Parques Nacionales. Madrid: Ministerio de Medio Ambiente.

-**Zimmermann**, M. H. 1983. Xylem Structure and the Ascent of Sap. Springer-Verlag, Berlin, Germany.

-**Zlatev**, Z.; Berova, M. & Vassilev, A. 2003. Use of physiological parameters as stress indicators. *Journal of Experimental Protection and Ecology* 4(4):841-849.