

COSTOS DE CRECIMIENTO Y MANTENIMIENTO DEL SISTEMA RADICAL EN DOS POBLACIONES DE *QUERCUS ILEX* L. LOCALIZADAS EN SUELOS DE CARACTERÍSTICAS CONTRASTADAS

Raquel G. Laureano, Alfredo Luque y José Merino

Dpto. Ciencias Ambientales. Universidad Pablo de Olavide. 41013-SEVILLA (España). Correo electrónico: rgarlau@upo.es.

Resumen

Los costos de la construcción de los órganos vegetales y su mantenimiento a lo largo de su periodo de actividad son un componente importante del balance de energía de los órganos, del crecimiento de los individuos y de la producción de los ecosistemas. En principio estos costos pueden variar dependiendo de las condiciones ambientales, lo que puede contribuir a determinar la persistencia de las especies y su distribución. En el presente trabajo se han estimado los costos de construcción y mantenimiento de las raíces en dos poblaciones de encina (*Quercus ilex* L.) localizadas en suelos de características muy contrastadas. Para el estudio se recolectaron frutos en dos encinares; uno de ellos localizado en suelos edificados sobre margas ricas en yesos, y el otro, en suelos edificados sobre granitos, los cuales se diferencian de los anteriores por un pH más bajo, la ausencia de calcio activo y, globalmente, por ser más equilibrados. Las bellotas se cultivaron en cultivos hidropónicos en condiciones controladas y homogéneas y, de forma periódica, se determinaron las tasas de crecimiento y respiración del sistema radical completo. Las tasas respiratorias asociadas al crecimiento y al mantenimiento de los sistemas radicales se determinaron a partir de las regresiones crecimiento-respiración. Los resultados muestran que, en tanto el costo de crecimiento en las dos poblaciones es similar (media de 1,19 g glu g⁻¹), el costo de mantenimiento es significativamente ($p < 0,05$) más alto en la población localizada sobre los suelos yesosos (8,95 mg glu g⁻¹ día⁻¹), que en la localizada sobre los suelos más equilibrados (7,39 mg glu g⁻¹ día⁻¹). Teniendo en cuenta que las condiciones de cultivo son homogéneas, las diferencias observadas en el costo de mantenimiento podrían reflejar componentes de la respuesta al estrés de los individuos adultos en las poblaciones originarias. Suelos más pobres, o con nutrientes menos accesibles, y, en general, más desequilibrados, tenderían a seleccionar individuos con equipos enzimáticos más elevados y, por lo tanto, con tejidos radicales más costosos de mantener.

Palabras clave: *Crecimiento, Respiración, Raíces, Costos, Quercus Ilex, Ecosistemas Mediterráneos*

INTRODUCCIÓN

Los costos del crecimiento y de mantenimiento de los órganos vegetales son un componente importante del su balance de energía de los órganos, del crecimiento de los individuos y de

la producción de los ecosistemas. El costo de crecimiento incluye la cantidad de energía que queda almacenada en forma de tejidos y la consumida en la respiración asociada al crecimiento; la cual es la cantidad de carbohidratos respirados en los procesos que resultan en ganancia neta de

peso del órgano, e incluye el gasto de ATP y de poder reductor para procesos biosintéticos, para la absorción y transporte de nutrientes, etc. (PENNING DE VRIES et al., 1983). El costo de mantenimiento es la fracción de la respiración total necesaria para suministrar energía a los procesos que no resultan en incremento neto de materia; fundamentalmente mantenimiento de gradientes iónicos a través de membranas, síntesis de compuestos y reposición de moléculas orgánicas degradadas. También la energía invertida en procesos de ajuste fisiológico que mantienen a las células como unidades activas en un ambiente cambiante (aclimatación celular con ajuste fenotípico) (CHIARIELLO et al., 1989).

Los dos componentes de la respiración radical representan una pérdida significativa de energía para la planta, ya que puede alcanzar el 50% del carbono fijado en fotosíntesis (LAMBERS et al., 1998). En las raíces, el componente de mantenimiento es muy elevado, pudiendo alcanzar en el género *Quercus* valores superiores al 50% de la respiración total (MARTÍNEZ et al., 2002b); lo que contribuye a explicar el lento crecimiento de algunas de estas especies.

La composición química de los tejidos radicales, así como la energía requerida por algunos de los procesos citados pueden variar dependiendo de las condiciones ambientales. Debido a ello, los costos también podrían variar dependiendo de las condiciones ambientales, lo que puede contribuir a determinar la producción y la distribución de las especies vegetales. En el presente trabajo se han estimado los costos de construcción y mantenimiento de dos poblaciones de encina (*Quercus ilex* L.) localizadas en suelos muy contrastados.

MATERIAL Y MÉTODOS

Para el estudio, se consideraron dos poblaciones de *Quercus ilex* L. localizadas en las provincias de Cádiz (margas ricas en yeso con altos contenidos de calcio activo) y Sevilla (suelos pardos sobre granitos y más equilibrados desde el punto de vista nutricional). La caracterización de los suelos se realizó en base a una serie de variables edáficas (ver tabla 1) de acuerdo con KLUTE (1986). Los suelos con presencia de calcio activo presen-

tan problemas significativos a las plantas que crecen sobre ellos; ya que, debido a su gran actividad, esta forma del calcio compite con los cationes divalentes por los transportadores radicales; interfiriendo en el bombeo de magnesio, cobre y manganeso, entre otros. Por otra parte, la combinación de pH elevados propios de estos suelos calizos y de la alta accesibilidad de calcio, favorece la precipitación de los metales de transición; disminuyendo fuertemente su disponibilidad. Todo ello resulta en fuertes desequilibrios en la nutrición mineral de las plantas y, en términos globales, en situaciones de fuerte estrés nutricional.

Para el análisis de la respiración se siguió el modelo de HESKETH et al. (1971), según el cual la tasa específica de respiración (SRR $\mu\text{mol O}_2 \text{ día}^{-1}$) es una función lineal de la tasa específica de crecimiento (SGR $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{día}^{-1}$). La regresión de SRR sobre SGR es una recta en la que la pendiente representa la respiración de crecimiento ($R_g \text{ mmol O}_2 \text{ g}^{-1}$) y la intercepción con el eje de ordenadas representa la respiración de mantenimiento ($R_m \text{ mmol O}_2 \text{ g}^{-1} \cdot \text{día}^{-1}$).

Para estimar las tasas específicas de crecimiento de cada población se recolectaron frutos de peso similar y, una vez germinados, se cultivaron en medio hidropónico en condiciones controladas, asegurando condiciones favorables y homogéneas a todas las plántulas. Cada 3 días se recolectaban entre 7 y 13 individuos de cada población, hasta alcanzar 9 recolecciones (edades comprendidas entre los 0 y los 24 días). Las plántulas recolectadas se lavaban con agua destilada, se separaba la parte aérea de la raíz y se secaban a 80°C hasta peso constante; determinándose el peso seco de cada sistema radical completo. La regresión del peso radical medio (mg) de cada clase de edad frente a la edad (días) puede utilizarse como un predictor del peso del sistema radical en función de la edad. La tasa específica de crecimiento (SGR) para cada intervalo de edad se obtuvo a partir del peso medio en el intervalo (mg) y de la duración del intervalo (días).

Para estimar la respiración se utilizó un sistema de flujo continuo que incluía en el circuito una cámara para alojar el sistema radical conectada a un electrodo de oxígeno (MARTÍNEZ et al. 2002b). La respiración (consumo de O_2) se estimó a un total de 47 individuos, con edades comprendidas entre los 3 y los 25 días. La respira-

ción específica (SRR) se determinó estimando las tasas de respiración del sistema radical en un intervalo de tiempo de 4 días y refiriéndola al peso medio en el intervalo. El peso medio en el intervalo se obtuvo a partir de la edad del sistema radical y de la relación edad-peso. La regresión SRR sobre SGR en cada población permitió estimar la respiración asociada al crecimiento (pendiente de la recta, con unidades mg CO₂ g⁻¹) y la respiración de mantenimiento (ordenada en el origen, con unidades mg CO₂ g⁻¹ día⁻¹).

La significación de las líneas de regresión y su comparación se analizaron con un test de paralelismo (ZAR, 1999) comparando las pendientes y las ordenadas en el origen correspondientes a las dos poblaciones.

RESULTADOS

Suelos

La tabla 1 muestra los resultados de los análisis de suelos, realizados en muestras tamizadas a 2 mm. Como puede comprobarse, los suelos difieren en cuanto a sus características físico-químicas. Llama la atención las fuertes diferencias en los contenidos de carbonatos y de calcio acti-

vo, mucho más elevados en los suelos de la provincia de Cádiz, y que se reflejan en un pH básico, en unos contenidos más altos en metales alcalinos (calcio, magnesio y potasio) y más bajos contenidos en metales (hierro y manganeso).

Crecimiento

En la figura 1 se muestran las curvas de crecimiento de los individuos pertenecientes a las poblaciones de Cádiz y Sevilla y las ecuaciones correspondientes. Las rectas son significativamente distintas (p < 0,01); siendo mayor la tasa de crecimiento de los individuos de la población de Sevilla (suelo más equilibrado).

Costos

En la figura 2 se representan las regresiones de la tasa de respiración específica (SRR mmol O₂ día⁻¹) sobre las tasas específicas de crecimiento (SGR mg.g⁻¹.día⁻¹) para cada población. Ambas rectas presentan la misma pendiente y distinta ordenada en el origen (p < 0,05), indicando que no existen diferencias significativas en la respiración de crecimiento, pero sí en la de mantenimiento.

En la tabla 2 se muestran los costos de crecimiento y de mantenimiento en las poblaciones estudiadas. Los valores han sido transformados

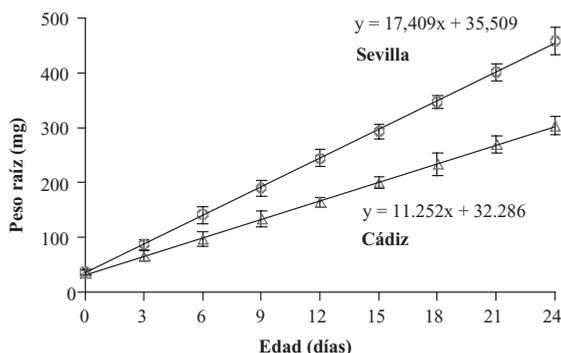


Figura 1. Evolución del peso seco absoluto (mg) del sistema radical con la edad (días) de las plántulas de las poblaciones de Cádiz (Δ) y Sevilla (O). Las barras indican la desviación típica. Se indican las ecuaciones de regresión

	Carbonatos %	Ca de cambio meq/100g	Caliza activa %	Mg de cambio meq/100g	K asimilable ppm	K cambio meq/100g	pH 1/2,5	pH en CIK	Fe mg/Kg	Mn mg/Kg	Salinidad mmhog/cm	Na de cambio meq/100g
Cádiz	57,9	21,345	11,75	1,686	325	0,665	7,8	7,3	53,8	104,4	0,29	0,157
Sevilla	No	2,191	No	0,893	110	0,025	6,1	5,1	188,2	127,2	0,15	0,048

Tabla 1. Características físicas y químicas de los suelos considerados en el estudio

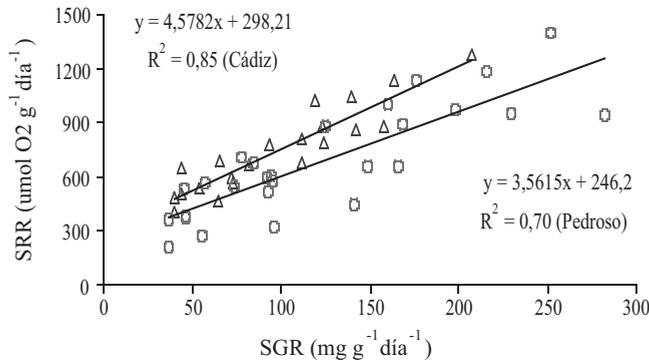


Figura 2. Regresión de la tasa específica de respiración de la raíz (SRR) sobre la tasa específica de crecimiento (SGR) en las poblaciones de Cádiz (Δ) y Sevilla (O). Se indican las ecuaciones de regresión y los coeficientes de correlación de las rectas

a sus equivalentes en glucosa. El costo de mantenimiento (mg glucosa g^{-1} peso seco día^{-1}) se corresponde con la respiración de mantenimiento (ordenada en el origen de la figura 2). El costo de crecimiento (g glucosa g^{-1}) es la suma de la respiración asociada al crecimiento (pendiente de la figura 2) y la energía almacenada en forma de tejido radical, publicada por MARTÍNEZ et al. (2002 b) para el sistema radical de individuos de *Quercus ilex* de la misma edad a la de los individuos considerados en el presente estudio y cultivados en idénticas condiciones.

DISCUSIÓN

Costo de crecimiento

La ausencia de diferencias significativas en la respiración de crecimiento entre las poblacio-

nes estudiadas concuerda con los resultados de otros estudios realizados en diferentes órganos vegetales, como hojas (MERINO, 1987) o raíces (CHAPIN, 1989). La fuerte homogeneidad del costo de crecimiento de los órganos observada en distintos ecosistemas parece ser resultado de la compensación entre los costos de los diferentes componentes químicos de los tejidos (VILLAR & MERINO, 2001; MARTÍNEZ et al., 2002a).

Los valores del costo de crecimiento estimados en el presente estudio están dentro del rango de valores observados para las raíces de 7 especies del género *Quercus* cultivadas en medio hidropónico (entre 1,20 y 1,17 g glu g^{-1} , MARTÍNEZ et al., 2002 b); pero son bajos en comparación con los publicados para otras especies leñosas (SZANIAWSKI, 1982), o para los observados en las mismas especies creciendo en condiciones naturales en el Sur de España

	Población	
	Cádiz	Sevilla
Rg (mmol O ₂ g ⁻¹)	4,58	3,56
Contenido de C (g glu g ⁻¹) (*)	1,06	1,06
Rg (g glu g ⁻¹)	0,14	0,11
Costo de crecimiento (g glu g ⁻¹)	1,20	1,17
Rm (mmolO ₂ g ⁻¹ d ⁻¹)	298,21	246,20
Costo de mantenimiento (mg glu g ⁻¹ día ⁻¹)	8,95	7,39

Tabla 2. Coeficientes de respiración de crecimiento (Rg) y de crecimiento (Rm), contenido en carbono de los tejidos radicales (g glucosa g⁻¹ peso seco), respiración de crecimiento (Rg, g glucosa g⁻¹ peso seco), costo de crecimiento (g glucosa g⁻¹ peso seco) y costo de mantenimiento (mg glucosa g⁻¹ peso seco día⁻¹) de las poblaciones estudiadas. (*) Datos de MARTÍNEZ et al. (2002b)

(MARTÍNEZ et al., 2002a). La diferencia podía deberse a las condiciones de crecimiento de las plantas.

Efectivamente, las características del hábitat parecen ser más importantes que las características intrínsecas de la especie en la determinación del costo de construcción de raíces, ya que ambientes menos fértiles promueven acumulación de lignina y/o cutina, mientras que una mayor fertilidad promueve la acumulación de compuestos menos costosos como, por ejemplo, la celulosa (MARTÍNEZ et al., 2002 a). Las condiciones favorables que supone el cultivo hidropónico explicarían por una parte los bajos valores observados en el presente estudio, en tanto que, por otra, la uniformidad ambiental que supone este tipo de cultivo podría haber anulado posibles diferencias en la composición química de las plántulas de las dos poblaciones y, con ello, hacer converger sus costos de crecimiento; todo lo cual que resultaría en la ausencia observada de diferencias significativas en el costo de crecimiento de las dos poblaciones.

Costo de mantenimiento

Los resultados del presente estudio muestran diferencias significativas ($p < 0,05$) en los costos de mantenimiento de las raíces de las poblaciones comparadas; con valores más elevados en la población de Cádiz ($8,95 \text{ mg glu g}^{-1} \cdot \text{día}^{-1}$) que en la de Sevilla ($7,39 \text{ mg glu g}^{-1} \cdot \text{día}^{-1}$). Las causas de esta diferencia pueden ser varias. Así, por ejemplo, una distinta composición química de las raíces podría generar distinto costo de mantenimiento. Dado que no existen indicios de diferencias en cuanto a la composición química (ver apartado anterior), el origen de la diferencia de costo observada podría estar relacionada directamente con las diferencias edáficas entre los hábitats originarios de las dos poblaciones.

La idea de que el estrés nutricional incrementa la respiración de mantenimiento es ya antigua (PENNING DE VRIES, 1975). Así, por ejemplo, se ha demostrado que el déficit de hierro, característico de suelos calcáreos, provoca cambios bioquímicos en la planta que resultan en el incremento de la actividad enzimática, lo que implica a su vez, alta actividad ATPasa de membrana (bomba de H^+), alto transporte de cationes divalentes y elevada actividad férrico reductasa

(COHEN et al., 1998); todo lo cual resultaría en mayores gastos energéticos en las plantas de zonas calizas. Por otra parte, una disponibilidad de nutrientes más baja, exigiría a la planta potenciales de membrana más altos y, por lo tanto, mayores gastos energéticos; es decir, mayores costos de mantenimiento (POORTER et al., 1991).

El hecho de que en el presente estudio las plántulas hayan crecido en condiciones homogéneas sugiere que la diferencia observada tiene carácter intrínseco; es decir, que es resultado de la selección (y quizás de la evolución) en las poblaciones originarias. Los individuos procedentes de Cádiz, en respuesta a los problemas nutricionales de su hábitat, han desarrollado seguramente mecanismos de adaptación que forman ya parte de su metabolismo y que suponen un costo adicional que resulta en una menor tasa de crecimiento de los individuos (Figura 1); en contraste con un menor costo de mantenimiento y, consecuentemente, una mayor tasa de crecimiento en la población originaria de ambientes más favorables (Sevilla).

Aunque, a primera vista, la diferencia de costo de mantenimiento entre ambas poblaciones pudiera considerarse pequeña ($1,56 \text{ mg glu g}^{-1} \cdot \text{día}^{-1}$), su trascendencia para el balance energético de la planta puede ser grande. Así, para contextualizar la significación de la diferencia de costo de mantenimiento entre las poblaciones estudiadas puede calcularse el costo que tendría el mantenimiento de las raíces finas de un encinar en la población de Cádiz y en otro de Sevilla.

CANADELL et al. (1991) estimaron que la biomasa de raíces finas (diámetro $< 2 \text{ mm}$) de *Quercus ilex* en un bosque mediterráneo es de 5 t/ha . Asumiendo que sólo la tercera parte son raíces similares a las consideradas en el presente estudio (diámetro $< 1 \text{ mm}$) y que sólo hay raíces activas la mitad de los días del año, la diferencia en la cantidad de glucosa requerida para el mantenimiento de los dos encinares es de 683 Kg de glucosa por hectárea y año. Aún asumiendo que los valores utilizados para este cálculo estén sobreestimados, es evidente que la diferencia observada entre ambas poblaciones es de gran significación biológica, ya que, si se atiende solamente al coste energético directo, con esa cantidad de glucosa podrían construirse más de 400 kg de hojas.

Agradecimientos

Los autores agradecen a D. José M^a Mateos Romero, Director de la E.E.L.A. de Jerez de la Frontera (Consejería de Agricultura y Pesca, Junta de Andalucía) la realización de los análisis de suelos y al Dr. Feliciano Martínez su inestimable colaboración. Este trabajo fue financiado con cargo al Proyecto REN2003-09509-CO2-O2.

BIBLIOGRAFÍA

- CANADELL, J. & RODA, F.; 1991. Root biomass of *Quercus ilex* in a montane mediterranean forest. *Can. J. For. Res.* 21(12): 1771-1778.
- CHAPIN, F.S. III.; 1989. The cost of tundra plants structures: evaluation of concepts and currencies. *Am. Nat.* 133: 1-19.
- CHIARIELLO, N.R.; MOONEY, H. *abietis*. & WILLIAMS, K.; 1989. Growth, carbon allocation and cost of plant tissues. In: R.W. Pearcy, J.R. Ehleringer, H.A. Mooney, P.W. Rundel (eds.), *Plant physiological ecology: Field methods and instrumentation*: 327-365. Chapman and Hall. New York.
- COHEN, C.K.; FOX, T.C.; GARVIN, D.F. & KOCHIAN, L.V.; 1998. The role of iron-deficiency stress responses in stimulating heavy-metal transport in plants. *Plant Physiol.* 116: 1063-1072.
- KLUTE, A. (ed); 1986. *Methods of Soil Analysis. I. Physical and mineralogical methods*. 2nd edn. ASA. ASSA. Madison.
- LAMBERS, H.; SCHEURWATER, I.; MATA, C. & NAGEL, O.W.; 1998. Root respiration of fast- and slow-growing plants, as dependent on genotype and nitrogen supply: A major clue to the functioning of slow-growing plants. In: H. Lambers, H. Poorter, & M.M.I. Van Vuuren (eds.), *Inherent variation in plant growth. Physiological mechanisms and ecological consequences*: 139-157. Backhuys Publishers. Leide.
- MARTÍNEZ, F.; LAZO, Y.; FERNÁNDEZ-GALIANO, R.M. & MERINO, J.; 2002(a). Chemical composition and construction costs for roots of Mediterranean trees, shrub species and grassland communities. *Plant Cell Environ.* 25: 601-608.
- MARTÍNEZ, F.; LAZO, Y.; FERNÁNDEZ-GALIANO, J.M. & MERINO, J.; 2002(b). Root respiration and associated cost in deciduous and evergreen species of *Quercus*. *Plant Cell Environ.* 25: 1271-1278.
- MERINO, J.; 1987. The cost of growing and maintaining leaves of Mediterranean plants. In: J.D. Tenhunen, F.M. Catarino, O.L. Lange, W.C. Oechel (eds.), *Plant response to stress*. NATO ASI series, Vol G 15: 553-564. Springer-Verlag, New York, USA.
- PENNING DE VRIES, F.W.T.; 1975. The cost of maintenance processes in plant cells. *An. Bot.* 39: 77-92.
- PENNING DE VRIES, F.W.T.; VAN LAAAR, H.H. & CHARDON, M.C.M.; 1983. Bioenergetics of growth of seeds, fruits and storage organs. In: *Proceedings of the symposium on potential productivity of field crops in different environments*: 37-59. Manila, Philippines: International Rice Research Institute.
- POORTER, H.; VAN DER WERF, A.; ATKIN, O.K. & LAMBERS, H.; 1991. Respiratory energy requirements of roots vary with the potential growth rate of a plants species. *Physiol. Plant.* 83: 469-475.
- SZANIASWKI, R.K. & KIELKIEWIEZ, M.; 1982. Maintenance and growth respiration in shoots and roots of sunflower plants grown at different root temperatures. *Physiol. Plantarum* 54: 500-504.
- VILLAR, R. & MERINO, J.; 2001. Comparison of leaf construction cost in woody species with differing leaf life-spans in contrasting ecosystems. *New Phytol.* 151: 213-226.
- ZAR, J.H.; 1999. *Biostatistical analysis*, 4th edn. Prentice Hall Inc, Upper Saddle River, NJ, USA. 360-375 pp.