

Evolución estacional de $\delta^{13}\text{C}$ en hojas y madera de dos quercíneas mediterráneas concurrentes (*Quercus ilex* subps. *ballota* L. y *Quercus faginea* Lam.): dinámica de la eficiencia en uso del agua

M. Aguilera ¹, J. Voltas ², J.P. Ferrio ², L. Serrano ²

(1) Unitat de Fisiologia Vegetal, Facultat de Biologia, Universitat de Barcelona, Avda. Diagonal 645, Barcelona E-08028, España.

(2) Department of Crop and Forest Sciences, University of Lleida, Rovira Roure 191, 25198 Lleida, Spain

➤ Recibido el 1 de junio de 2010, aceptado el 12 de julio de 2010.

Aguilera, M., Voltas, J., Ferrio, J.P., Serrano, L. 2010. Evolución estacional de $\delta^{13}\text{C}$ en hojas y madera de dos quercíneas mediterráneas concurrentes (*Quercus ilex* subps. *ballota* L. y *Quercus faginea* Lam.): dinámica de la eficiencia en uso del agua. *Ecosistemas* 19(3):6-13.

En el ámbito mediterráneo es frecuente la concurrencia en un mismo hábitat de especies perennifolias y caducifolias como *Quercus ilex* y *Q. faginea*. En este estudio se pretende analizar la diferencia en la respuesta ecofisiológica de las dos especies frente a la variación climática estacional mediante la composición isotópica de carbono de la materia orgánica soluble de las hojas ($\delta^{13}\text{C}_h$) y de la α -celulosa de la madera ($\delta^{13}\text{C}_m$). Se observaron patrones intra-anales dependientes de la especie en la $\delta^{13}\text{C}_h$. Por un lado, *Q. faginea* utiliza reservas de almidón como fuente de carbono para producir nuevas hojas a principios de abril, dando lugar a valores altos de $\delta^{13}\text{C}_h$. Por otro, *Q. ilex* utiliza asimilados recientes de las hojas formadas el año anterior (aún funcionales). No obstante, los valores globales de $\delta^{13}\text{C}_h$ en ambas especies son similares ($-25,4 \pm 0,55$ y $-25,5 \pm 0,89$, para *Q. faginea* y *Q. ilex*, respectivamente), lo que apunta a valores equivalentes de eficiencia intrínseca en el uso del agua. Como en las hojas, la $\delta^{13}\text{C}_m$ de *Q. faginea* reflejó claramente el uso de reservas en la madera temprana. Tanto la $\delta^{13}\text{C}_h$ como la $\delta^{13}\text{C}_m$ de las dos especies registran ajustes como respuesta a las variaciones ambientales estacionales. No obstante, y como parámetro integrador de eficiencia hídrica, la menor amplitud de las variaciones en la $\delta^{13}\text{C}_m$ de *Q. ilex* sugiere una menor sensibilidad de esta especie frente a las fluctuaciones climáticas, lo que puede otorgarle cierta ventaja competitiva bajo condiciones de incremento progresivo de aridez.

Palabras clave: quercíneas, composición isotópica del carbono, eficiencia intrínseca en el uso del agua, carbohidratos de reserva

Aguilera, M., Voltas, J., Ferrio, J.P., Serrano, L. 2010. Seasonal evolution in leaf and wood $\delta^{13}\text{C}$ in two co-occurring Mediterranean oaks (*Quercus ilex* subsp. *ballota* L. and *Quercus faginea* Lam.): dynamics of water-use efficiency. *Ecosistemas* 19(3):6-13.

In the Mediterranean region, the presence of mixed stands of evergreen and deciduous species such as *Quercus ilex* and *Q. faginea* is common. In this work we aim to analyze their differential response to seasonal climatic fluctuations using the carbon isotope composition in leaf soluble organic matter ($\delta_{13}\text{C}_l$) and in wood α -cellulose ($\delta_{13}\text{C}_w$) as indicators of water-use efficiency. We observed different intra-annual patterns in $\delta_{13}\text{C}_l$. On the one hand, *Q. faginea* uses stored starch as carbon source to build new leaves in the beginnings of April, leading to high $\delta_{13}\text{C}_l$ values. On the other, *Q. ilex* uses recent assimilates from previous-year, but still functional, leaves. Nevertheless, overall $\delta_{13}\text{C}_l$ values in both species were similar (-25.4 ± 0.55 and -25.5 ± 0.89 , for *Q. faginea* and *Q. ilex*, respectively), which translates into similar intrinsic water-use efficiencies. As in leaves, $\delta_{13}\text{C}_w$ for *Q. faginea* clearly showed the use of stored carbon for early-wood formation. Both $\delta_{13}\text{C}_l$ and $\delta_{13}\text{C}_w$ recorded functional adjustments in response to seasonal climatic variations, but the lower amplitude of $\delta_{13}\text{C}_w$ changes registered in *Q. ilex* indicates a reduced sensitivity to climate changes as compared with the deciduous oak. This feature may provide this species with a competitive advantage under conditions of steady increase in aridity.

Keywords: oaks, carbon isotope composition, intrinsic water use efficiency, storage carbohydrates

Introducción

El agua es el recurso más limitante de los ecosistemas mediterráneos como determinante de la supervivencia y el crecimiento de las plantas (Peñuelas et al., 2001). Como consecuencia del cambio climático, y de acuerdo a las predicciones del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático (IPCC), se prevé un aumento de la temperatura media y una reducción del régimen pluviométrico en la Región Mediterránea (Solomon et al., 2007). El impacto de este fenómeno previsiblemente se traducirá, en las próximas décadas, en desajustes en el balance hídrico, el crecimiento y la vitalidad de los árboles. Como consecuencia, la capacidad de las especies para afrontar una disminución de la disponibilidad hídrica y sus diferencias en eficiencia en el uso del agua jugarán un papel muy importante para determinar futuros patrones de distribución geográfica (Miller et al., 2001). Así, las especies presentan diferentes estrategias en uso del agua, tales como la tolerancia o la evitación del estrés hídrico (Leavitt, 1993), con objeto de asegurarse la supervivencia y el crecimiento. La limitación en el crecimiento impuesta por una escasa disponibilidad hídrica se debe, principalmente, a una reducción en el balance de carbono de las plantas, dependiente de la relación entre fotosíntesis y respiración (Flexas et al., 2006). En este contexto, la eficiencia intrínseca en el uso del agua (EUA_i , relación entre carbono fijado y agua transpirada a nivel de estoma) es uno de los factores clave en la caracterización de la respuesta al estrés hídrico.

En la atmósfera coexisten de forma natural dos isótopos estables del carbono: ^{12}C y ^{13}C . A través de diversos procesos físicos y bioquímicos se producen fraccionamientos isotópicos que provocan variaciones en el ratio $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ de los tejidos. Así, la proporción de ^{13}C en los tejidos vegetales es menor que en la atmósfera debido a la discriminación del isótopo más pesado (^{13}C) frente al isótopo más ligero (^{12}C), tanto en el proceso de difusión del CO_2 a través de los estomas de la hoja, como posteriormente en el proceso de carboxilación por la enzima ribulosa-1,5-bifosfato carboxilasa oxigenasa (Rubisco). Debido a esto, en plantas C_3 , la composición isotópica del carbono ($\delta^{13}\text{C}$) de las hojas está relacionada con el ratio de presión parcial de CO_2 intercelular y ambiental (C_i/C_a), que depende de la disponibilidad de CO_2 en el espacio intercelular, a su vez regulada por la conductancia estomática (g_s) (Farquhar et al., 1989). El cierre estomático causado por un episodio de sequía reduce la concentración interna del CO_2 (C_i), lo que conlleva una disminución de la discriminación isotópica del ^{13}C y valores altos de $\delta^{13}\text{C}$. Finalmente, el $\delta^{13}\text{C}$ producto de la fijación del CO_2 se refleja, en mayor o menor medida, en la madera en formación, que creará un anillo de crecimiento, por lo que la distribución radial de la $\delta^{13}\text{C}$ dentro del anillo puede manifestar diferentes condiciones ambientales a lo largo del periodo vegetativo anual del árbol. Por otro lado, el crecimiento anual de un anillo no es un proceso lineal, diferenciándose la madera temprana y tardía, por lo que se pueden identificar diferencias intra-anales en los valores de la $\delta^{13}\text{C}$ (Helle y Schleser, 2004). En definitiva, el $\delta^{13}\text{C}$ de diferentes tejidos del árbol, y en concreto, de la madera, es capaz de integrar la influencia de diversos factores ambientales en los procesos de intercambio de CO_2 entre la planta y la atmósfera, factores que a su vez afectan a la disponibilidad hídrica, como la radiación, la humedad relativa o la evapotranspiración (Korol et al., 1999; Warren et al., 2001; Ferrio et al., 2003).

En la zona Noroeste de la región mediterránea una de las especies más importante por su extensión geográfica es la encina (*Quercus ilex* L.), árbol perennifolio de pequeñas hojas esclerófilas que reducen la transpiración como estrategia para paliar el déficit hídrico propio de ambientes xéricos. En la misma zona también se presentan *Quercus nemoro-mediterráneos* como el quejigo (*Quercus faginea* Lam.), una especie marcescente que habita preferentemente en áreas más mésicas. Estas dos especies pueden concurrir circunstancialmente en un mismo nicho intermedio, aunque es posible que alguna de ellas (o ambas) no se encuentre en condiciones óptimas de acuerdo a sus distintas estrategias de adaptación al medio y, por tanto, a sus diferencias morfo-fisiológicas y fenológicas. Se han llevado a cabo numerosos estudios para intentar explicar la coexistencia de especies perennes y marcescentes de *Quercus* en el área mediterránea basándose, por ejemplo, en la respuesta diferencial de las semillas a ciertas perturbaciones (Bonfil et al., 2004), en la eficiencia en el uso del agua y nutrientes a nivel de hoja (Epron y Dreyer, 1990; Damesin et al., 1998), o en diferencias anatómicas del xilema (Corcuera et al., 2004). Una posible clave para entender los factores que controlan la concurrencia de estas especies, pertenecientes a grupos funcionales distintos, es caracterizar las variables fisiológicas que determinan el balance de carbono del árbol, desde la fijación del carbono por las hojas hasta la formación de la madera.

En el presente estudio se compara el patrón estacional del uso de agua en una masa mixta de encina y quejigo, en un hábitat, a priori, más desfavorable para el segundo. En particular, se investiga una posible respuesta diferencial frente a la

disponibilidad hídrica en términos de variabilidad interespecífica en eficiencia intrínseca en el uso del agua, todo ello a partir de la utilización de isótopos estables del carbono, tanto en la materia orgánica soluble de las hojas, como en la α -celulosa de la madera.

Metodología

Localización del estudio

El estudio se realizó en una ladera de suave pendiente con orientación oeste de un bosque abierto con presencia de *Quercus ilex* subsp. *ballota* y *Q. faginea*, localizado en el término municipal de Oliola, en la comarca de La Noguera, Lleida (41° 52' N, 1° 10' E, 452 m. s.n.m.). El emplazamiento presenta unas condiciones climáticas particularmente limitantes para el desarrollo de *Q. faginea*, con escasa precipitación ($P_{\text{total}} = 433\text{mm}$) de marcada estacionalidad ($P_{\text{verano}} = 91\text{ mm}$) (**Fig. 1**) y temperaturas relativamente elevadas ($T_{\text{media}} = 15,2^{\circ}\text{C}$) (fuente: Estación Meteorológica de Oliola, Xarxa Agrometeorològica de Catalunya). El tipo de suelo es un calcixerollic xerochrept de textura franco-limosa y escasa profundidad (aprox. 50 cm). Para realizar el seguimiento, se escogieron cuatro árboles sanos y dominantes (dos *Quercus ilex* subsp. *ballota* y dos *Q. faginea* Lam.) próximos entre sí (distancia inferior a 20 m) con un diámetro medio de 24,2 cm. y 23,9 cm., respectivamente.

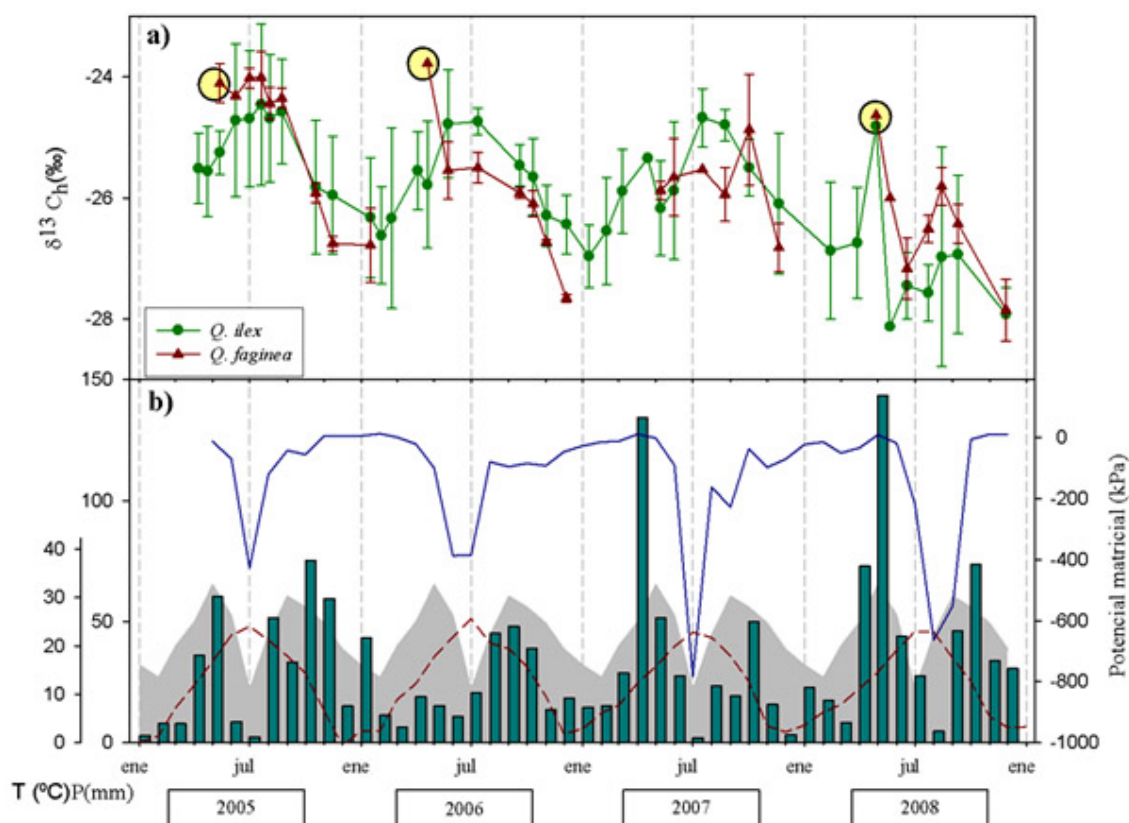


Figura 1. Variación estacional de los cuatro años de estudio de a) la $\delta^{13}C_h$ para *Q. faginea* y *Q. ilex*; y b) temperatura mensual (línea discontinua), en °C; pluviometría mensual (barras), en mm; patrón de la pluviometría de los últimos 20 años (área gris); y potencial matricial del suelo (línea continua), en kPa. Se resaltan en amarillo los máximos de $\delta^{13}C_h$ debidos a uso de carbohidratos de reserva.

Muestreo y preparación de muestras

El estudio se llevó a cabo desde principios de 2005 hasta finales de 2008. Para analizar la composición isotópica del carbono de la materia orgánica soluble de las hojas ($\delta^{13}C_h$) se tomaron muestras de hojas formadas en el año en curso de los cuatro árboles estudiados, repitiéndose el proceso cada 20-25 días, aproximadamente, hasta finales de 2008, exceptuando la época de invierno en el caso de *Q. faginea* por tratarse de una especie marcescente. Para minimizar la variabilidad microambiental, las hojas se recogieron en exposición sur y en la parte alta del dosel. Las muestras se congelaron inmediatamente después

de su recogida. Al llegar al laboratorio se procedió al secado en estufa de unas 15 hojas por muestreo durante 48 horas a 70°C, y se trituraron hasta reducirlas a polvo fino para realizar la extracción de la materia orgánica soluble en agua. La extracción se llevó a cabo de acuerdo a Gessler et al., (2004). Una vez obtenidos los carbohidratos solubles se traspasó una alícuota del líquido de extracción a cápsulas de estaño, se evaporó el agua de cada cápsula en una estufa a 60°C durante 12 horas (Kodama et al., 2008), se pesaron las cápsulas y se cerraron para su análisis isotópico.

Para analizar la $\delta^{13}\text{C}$ de la α -celulosa de la madera ($\delta^{13}\text{C}_m$) se obtuvo una sección del fuste (1 cm³) a una altura de 1,35 m, evitando zonas de madera de compresión, nudos y otras alteraciones, de dos de los árboles estudiados (uno por especie). Se fotografiaron y midieron los anillos de crecimiento del periodo 2005-2007. Se realizaron cortes consecutivos en microtomo (20-120 μm) dividiendo cada anillo en unas 10 secciones, aproximadamente. Una vez obtenidas las láminas, se procedió a la extracción de α -celulosa según Loader et al. (1997), y a continuación, cada muestra se pesó y encapsuló para su análisis isotópico.

Los análisis de $\delta^{13}\text{C}$ se llevaron a cabo en un espectrómetro de masas de relación isotópica Thermo Finnigan Delta C acoplado a un analizador elemental Flash EA1112, en los Servicios Científico-Técnicos de la Universidad de Barcelona. El ratio $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ se expresó como la desviación del estándar VPDB (Viena PeeDee Belenmite) en ‰ ($\delta^{13}\text{C}$).

Resultados y discusión

$\delta^{13}\text{C}$ en materia orgánica soluble de hoja

La evolución de la $\delta^{13}\text{C}$ de la materia orgánica soluble de las hojas ($\delta^{13}\text{C}_h$) presentó patrones dependientes de la especie. En particular, *Q. ilex* exhibió una variación intra-anual similar para los cuatro años de estudio, con un incremento paulatino en los meses de febrero a junio y que alcanzó un valor máximo en julio (Jl'05= -24,5‰), seguido de una disminución de agosto a enero, alcanzándose su valor mínimo a finales de enero-principios de febrero (F'07= -27,9‰). En el caso de *Q. faginea*, se observaron los valores más elevados de $\delta^{13}\text{C}_h$ durante el mes de abril (A'06= -23,8‰), coincidiendo con el brote de hojas nuevas, descendiendo rápidamente en los días posteriores para permanecer constante durante la primavera y descender de nuevo, más acusadamente, a partir del mes de agosto, hasta alcanzar valores mínimos en diciembre, coincidiendo con la senescencia de las hojas (D'08= -27,9‰) (**Fig. 1a**).

Las hojas jóvenes de *Q. faginea* presentaron valores de $\delta^{13}\text{C}_h$ más altos, con una diferencia media de 1,5‰ respecto a las hojas maduras y de 2,4‰ respecto a las hojas senescentes. Se han constatado patrones similares en especies de hoja caduca como *Fagus sylvatica*, *Acer grandidentatum* y *Quercus pubescens* (Leavitt y Long, 1982; Damesin et al., 1998; Damesin y Lelarge, 2003; Helle y Schleser, 2004). En cambio, el valor medio de $\delta^{13}\text{C}_h$ de las hojas jóvenes de mayo en *Q. ilex* presentó una diferencia media de -0,9‰ respecto a valores promedio de los meses de verano, y en este caso no se observaron diferencias con los valores propios de finales de año.

Aunque *Q. faginea*, como especie marcescente, no se desprende de las hojas hasta la producción de los nuevos brotes, éstas pierden su actividad y entran en senescencia a principios de invierno. Por tanto, el brote de hojas a principios de primavera requiere de la movilización hacia los tejidos meristemáticos de carbohidratos de reserva almacenados en forma de almidón en ramas jóvenes, cortezas o células vivas del parénquima xilemático del año precedente (Kozłowski et al., 1991). El almidón presenta un valor de $\delta^{13}\text{C}$ superior al de otros azúcares solubles (Brugnoli et al., 1988), y esta señal queda reflejada en la materia orgánica soluble de las hojas en formación, dando lugar a una mayor $\delta^{13}\text{C}_h$ durante abril para *Q. faginea*. Estos resultados indican que el manejo de las reservas en *Q. faginea* es comparable al de las quercíneas caducifolias de ambientes templados, coincidiendo con el patrón descrito por Helle y Schleser (2004) en *Quercus petraea* (Mattuschka) Liebl. En cambio, la elevada señal isotópica del almidón no aparece reflejada en *Q. ilex*. Al ser una especie perennifolia, la materia orgánica de las hojas a principios de primavera en *Q. ilex* puede provenir tanto de material de reserva, como en *Q. faginea*, como de azúcares recientemente asimilados por hojas del año anterior, pero todavía funcionales.

En nuestro estudio, la fracción soluble de las hojas jóvenes de *Q. ilex* presentó, por lo general, valores más bajos de $\delta^{13}\text{C}$ que las hojas jóvenes de *Q. faginea*, y para la primera especie no se observaron diferencias tan acusadas entre la $\delta^{13}\text{C}_h$ de hojas en formación (abril) y la de hojas maduras (octubre-noviembre) (**Fig. 1a**), dos periodos en los que las condiciones ambientales suelen presentar bastante semejanzas. Esto sugiere que, efectivamente, la producción de nuevos brotes en *Q. ilex* procede fundamentalmente de asimilados producidos por las hojas del año anterior, de acuerdo con lo observado en coníferas perennes de ambientes tropicales y mediterráneos (Barbour et al., 2002; Klein et al., 2005). No obstante, es sabido que *Q. ilex* tiene una gran capacidad de almacenar reservas, que aprovecha para iniciar un rebrote masivo tras una perturbación (Fleck et al. 1996; El Omari et al. 2003). De hecho, nuestro estudio indica que en determinadas condiciones *Q. ilex* desarrolla

sus brotes nuevos a partir de material de reserva, como lo haría una quercínea caducifolia. Así, en el año 2008, tras un inicio de primavera particularmente lluvioso y frío, poco favorable a la fijación de nuevos asimilados, se observó en *Q. ilex* un máximo de $\delta^{13}C_h$ a principio de la primavera, comparable al de *Q. faginea* (Fig. 1a). Es probable que esta capacidad de administrar los recursos de carbono para adaptarse a las condiciones ambientales sea una de las claves del éxito evolutivo de esta especie, presente en un amplio rango de condiciones climáticas.

A pesar de las diferencias de patrones intra-anales entre las dos especies, la media de los valores de $\delta^{13}C_h$ fue similar ($-25,4 \pm 0,55$ y $-25,5 \pm 0,89$, para *Q. faginea* y *Q. ilex*, respectivamente), lo que a priori se traduce en valores aproximadamente equivalentes de eficiencia intrínseca en el uso del agua (Farquhar et al., 1989). Esto concuerda con el resultado obtenido por Damesin et al. (1997), que muestra la semejanza en los valores de $\delta^{13}C$ foliar entre especies perennes o marcescentes de *Quercus*, más concretamente entre *Q. pubescens* y *Q. ilex*. No obstante, la relación lineal entre $\delta^{13}C$ y C_i/C_a (y por ende EUA_i) tan sólo se mantiene asumiendo una C_c-C_i constante (diferencia entre la presión parcial de CO_2 en el espacio intercelular y el cloroplasto) (Farquhar et al., 1989). Por tanto, cabe considerar la posibilidad de que diferencias en la conductancia del mesófilo (g_m , que modula C_c-C_i) entre las dos especies modifiquen la relación entre EUA_i y $\delta^{13}C$ (Warren y Adams 2006; Aranda et al., 2007; Flexas et al., 2008). En consecuencia, aún con valores de $\delta^{13}C$ semejantes no es posible descartar totalmente diferencias en EUA_i entre las dos especies.

$\delta^{13}C$ en anillos de crecimiento

Por lo que respecta a la $\delta^{13}C$ de la α -celulosa de la madera ($\delta^{13}C_m$), se observó un patrón intra-anual muy similar al de la materia orgánica soluble de hojas. En los tres años estudiados los valores más altos para *Q. faginea* se presentan en la madera temprana (2006= $-22,4\%$); seguidamente, se produce un primer descenso y, posteriormente, ya en la madera tardía, una subida que no llega a superar los valores del principio de anillo. Hacia el final del anillo se observan los valores más bajos (2008= $-25,7\%$) (Fig. 2a). Un patrón estacional más errático y con una menor variabilidad se observó para *Q. ilex*. Los valores de $\delta^{13}C_m$ durante el periodo de brotación no superaron, en general, los obtenidos durante la sequía estival, además los valores más bajos no corresponden al final del anillo (Fig. 2b).

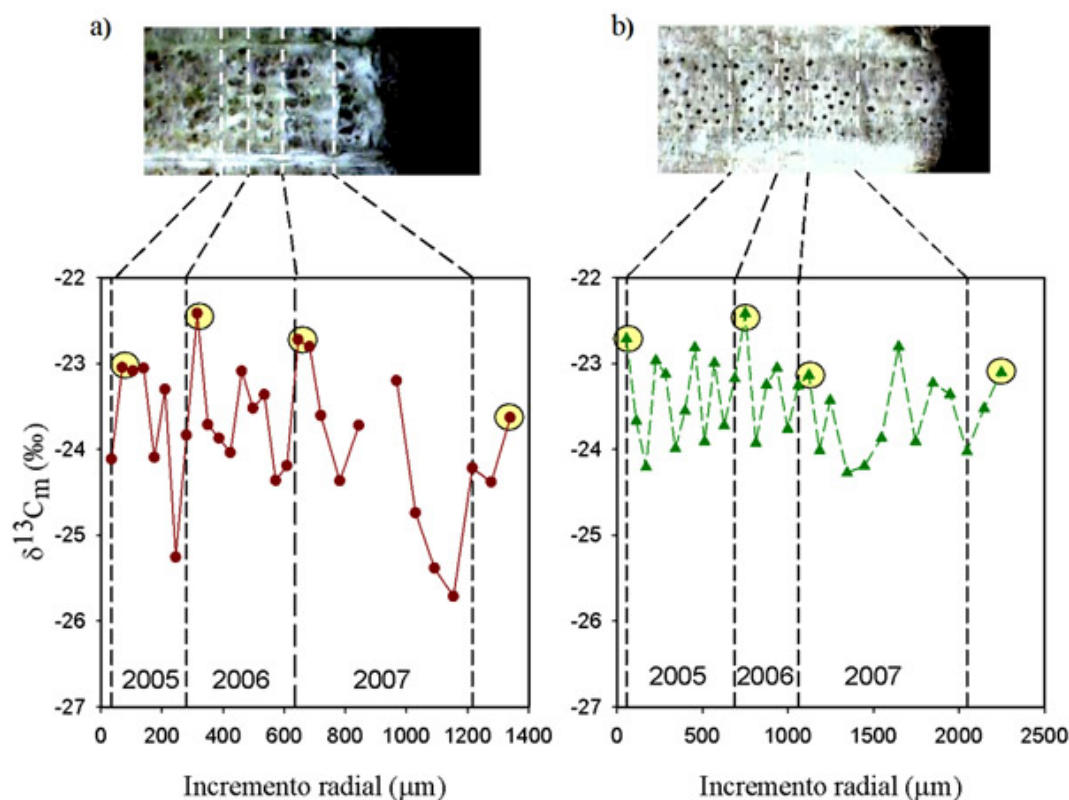


Figura 2. Variación estacional de la $\delta^{13}C_m$ para los años 2005, 2006 y 2007 para la especie *Q. faginea* (a) y *Q. ilex* (b). La línea discontinua representa el principio y final del anillo de crecimiento. Se resaltan en amarillo los máximos de $\delta^{13}C_m$ debidos a uso de carbohidratos de reserva.

El alto valor de la $\delta^{13}\text{C}_m$ de la madera temprana en *Q. faginea* podría deberse a que, como en muchas otras especies de poro en anillo, el crecimiento secundario o formación de la madera temprana se inicia antes de la brotación de las hojas, por lo que la fuente de carbono procede de reservas almacenadas, principalmente almidón, formadas el año anterior (Helle y Schleser, 2004). En *Q. ilex* no sucede lo mismo, ya que las hojas del año anterior son todavía funcionales y pueden proporcionar carbohidratos para el crecimiento secundario, tal y como ya sucedía en la $\delta^{13}\text{C}_h$ para el caso de la formación de hojas. El resto de variaciones de la $\delta^{13}\text{C}_m$ podría deberse a la relación que existe entre las condiciones ambientales, como precipitación y evapotranspiración, y la $\delta^{13}\text{C}$ de la madera formada (McCarroll y Loader, 2004; Ferrio y Voltas, 2005). Así, las variables ambientales condicionan la disponibilidad hídrica de la planta y su respuesta queda reflejada en la $\delta^{13}\text{C}_m$. Valores altos de $\delta^{13}\text{C}_m$ corresponderían a momentos de escasa disponibilidad hídrica, lo que provocaría un cierre estomático y una reducción de la concentración interna de CO_2 . En cambio, valores bajos reflejarían mejores condiciones hídricas para la planta. En particular, los valores altos podrían corresponderse con la sequía estival típica de ambientes mediterráneos, y los valores bajos con los picos de pluviometría de primavera y otoño (Fig. 2). Así, observando las diferencias intra-anales en la $\delta^{13}\text{C}_m$ puede sugerirse un ajuste funcional respecto a la disponibilidad hídrica en ambas especies, y especialmente en verano, momento en que las condiciones ambientales son más extremas. Este ajuste se presenta menos acentuado en *Q. ilex*, como sugiere su menor variabilidad intra-anual en $\delta^{13}\text{C}_m$, lo que apunta, por tanto, a una sensibilidad inferior en esta especie frente a cambios ambientales.

Por otro lado, aunque la señal isotópica de las hojas se transfiere en buena parte a los anillos de crecimiento, existen diferencias en valores absolutos de $\delta^{13}\text{C}_h$ y $\delta^{13}\text{C}_m$ en ambas especies ($-25,4\pm 0,55$ y $-23,5\pm 0,50$, para *Q. ilex*, y $-25,5\pm 0,89$ y $-23,8\pm 0,80$, para *Q. faginea*, respectivamente), siendo mayor la composición isotópica de la α -celulosa de la madera. Este fraccionamiento post-fotosintético se produce durante los procesos metabólicos que llevan a la producción de tejidos (Badeck et al. 2005; Kodama et al. 2008). En general los compuestos de la planta se enriquecen en ^{13}C entre la fuente (hoja) y los tejidos receptores (tejido xilemático). No existe una única explicación mecánica para este fraccionamiento, y es probable que se deba a la participación de diversos procesos, como son la ramificación metabólica de la hoja, procesos metabólicos en las células durante el transporte y el efecto de la respiración durante la formación de madera (Damesin y Lelarge, 2003; Badeck et al. 2005). Puesto que estos procesos podrían enmascarar los efectos climáticos en la señal isotópica, se debería profundizar en los mecanismos de fraccionamiento post-fotosintético para conocer su relevancia en cada una de las etapas, individualizarlas y, finalmente, discernir el efecto climático sobre las mismas.

Conclusiones

Este estudio evidencia el potencial de la señal isotópica del carbono para caracterizar las respuestas fisiológicas de dos especies mediterráneas concurrentes. Así, la $\delta^{13}\text{C}_h$ y la $\delta^{13}\text{C}_m$ permiten sugerir que el crecimiento inicial de las hojas jóvenes y del tejido vascular del xilema en *Q. faginea* se debe a la incorporación de reservas, con valores más elevados de $\delta^{13}\text{C}$, almacenadas en la estación precedente. En cambio, para *Q. ilex*, los valores máximos de $\delta^{13}\text{C}_h$ y de $\delta^{13}\text{C}_m$ aparecen, por lo general, durante la sequía estival, si bien se observan valores comparables durante el periodo de brotación en la $\delta^{13}\text{C}_m$. Todo ello sugiere una fuente diferente de la materia orgánica fijada en la hoja de primer año y en la madera de primavera para especies perennifolias y caducifolias. Además, los cambios registrados en los valores de $\delta^{13}\text{C}_m$ de la α -celulosa sugieren ajustes en las dos especies como respuesta al clima, aunque el rango de variación de respuesta sea menor para *Q. ilex*. Esta especie presenta una estrategia conservadora amortiguando las variaciones en $\delta^{13}\text{C}_m$ producidas por cambios en disponibilidad hídrica. Aunque la mayor plasticidad de *Q. faginea*, en términos de eficiencia hídrica, resulta seguramente ventajosa bajo condiciones favorables para el desarrollo, es posible que, en contrapartida, esta especie padezca en mayor medida las consecuencias de un endurecimiento climático si sobrepasa su umbral intraespecífico de eficiencia en uso del agua. Ello podría traducirse en una pérdida de capacidad de competencia frente a la estrategia más conservadora de *Q. ilex* en el actual contexto de cambio climático.

Agradecimientos

Este trabajo se ha desarrollado en el marco de los proyectos PALEOISOTREE (CGL2009-13079-C02-01, MCINN) y SMARTTREES (MC-ERG-246725, EU-FP7). Dos revisores anónimos mejoraron sustancialmente la versión previa del manuscrito. Mónica Aguilera posee una beca predoctoral FPI (MCINN). J.P. Ferrio posee un contrato postdoctoral del programa "Ramón y Cajal" (MCINN).

Referencias

- Aranda, I., Pardos, M., Puértolas, J., Jimenez, M.D., Pardos, J.A. 2007. Water-use efficiency in cork oak (Quercus suber) is modified by the interaction of water and light availabilities. *Tree Physiology* 27:671-677.
- Badeck, F.W., Tcherkez, G., Nogués, S., Piel, C., Ghashghaie, J. 2005. Post-photosynthetic fractionation of stable carbon isotopes between plant organs -a widespread phenomenon. *Rapid Communication in Mass Spectrometry* 19:1381-1391.
- Barbour, M.M., Walcroft, A.S., Farquhar, G.D. 2002. Seasonal variation in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ of cellulose from growth rings of Pinus radiata. *Plant, Cell and Environment* 25:1483-1499.
- Bonfil, C., Cortés, P., Espelta, J.M. and Retana, J. 2004. The role of disturbance in the coexistence of the evergreen Quercus ilex and the deciduous Quercus cerrioides. *Journal of Vegetation Science* 15:423-430.
- Brugnoli, E. Hubick, K.T., Von-Caemmerer, S., Wong, S.C., Farquhar, G.D. 1988. Correlation between the carbon isotope discrimination in leaf starch and sugars of C3 plants and the ratio of intercellular and atmospheric partial pressures of carbon dioxide. *Plant Physiology* 88:1418-1424.
- Corcuera, L., Camarero, J.J., Gil-Pelegri, E. 2004. Effect of a severe drought on Quercus ilex radial growth and xylem anatomy. *Trees* 18:83-92.
- Damesin, C., Rambal, S., Joffre, R. 1997. Between-tree variations in leaf $\delta^{13}\text{C}$ of Quercus pubescens and Quercus ilex among Mediterranean habitats with different water availability. *Oecologia* 111:26-35.
- Damesin, C., Rambal, S., Joffre, R. 1998. Co-occurrence of trees with different leaf habit: a functional approach on Mediterranean oaks. *Acta Oecologica* 19:195-204.
- Damesin, C., Lelarge, C. 2003. Carbon isotope composition of current-year shoots from Fagus sylvatica in relation to growth, respiration and use of reserves. *Plant Cell and Environment* 26:207-219.
- El Omari, B., Aranda, X., Verdager, D., Pascual, G., Fleco, I. 2003. Resource remobilization in Quercus ilex L. resprouts. *Plant Soil* 252:349-357.
- Epron, D., Dreyer, E. 1990. Stomatal and non-stomatal limitation of photosynthesis by leaf water deficits in three oak species: a comparison of gas exchange and chlorophyll a fluorescence data. *Annales des Sciences Forestieres* 47:435-450.
- Farquhar, G.D., Ehleringer, J.R., Hubick, K.T. 1989. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 40:503-531.
- Ferrio, J.P., Florit, A., Vega, A., Serrano, L., Voltas, J. 2003. $\Delta^{13}\text{C}$ and tree-ring width reflect different drought responses in Quercus ilex and Pinus halepensis. *Oecologia* 137:512-518.
- Ferrio, J.P., Voltas, J. 2005. Carbon and oxygen isotope ratios in wood constituents of Pinus halepensis as indicators of precipitation, temperature and vapour pressure deficit. *Tellus B* 57:164-173.
- Fleck, I., Grau, D., Sanjosé, M., Vidal, D. 1996. Carbon isotope discrimination in Quercus ilex resprouts after fire and tree-fell. *Oecologia* 105:286-292.
- Flexas, J., Bota, J., Galmes, J., Medrano, H., Ribas-Carbo, M. 2006. Keeping a positive carbon balance under adverse conditions: responses of photosynthesis and respiration to water stress. *Physiologia Plantarum* 127:343-352.
- Flexas, J., Ribas-Carbo, M., Diaz-Espejo, A., Galmes, J., Medrano, H. 2008. Mesophyll conductance to CO_2 : current knowledge and future prospects. *Plant Cell and Environment* 31:602-621.
- Gessler, A., Rennenberg, H., Keitel, C. 2004. Stable isotope composition of organic compounds transported in the phloem of European beech - Evaluation of different methods of phloem sap collection and assessment of gradients in carbon isotope composition during leaf-to-stem transport. *Plant Biology* 6:721-729.

- Helle, G., Schleser, G.H. 2004. Beyond CO₂-fixation by Rubisco – an interpretation of ¹³C/¹²C variations in tree rings from novel intra-seasonal studies on broad-leaf trees. *Plant, Cell and Environment* 27:367-380.
- Klein, T., Hemming, D., Lin, T., Grunzweig, J.M., Maseyk, K., Rotenberg, E., Yakir, D. 2005. Association between tree-ring and needle δ¹³C and leaf gas exchange in *Pinus halepensis* under semi-arid conditions. *Oecologia* 144:45-54.
- Kodama, N., Barnard, R.L., Salmon, Y., Weston, C., Ferrio, J.P., Holst, J., Werner, R.A., Saurer, M., Rennenberg, H., Buchmann, N., Gessler, A. 2008. Temporal dynamics of the carbon isotope composition in a *Pinus sylvestris* stand: from newly assimilated organic carbon to respired carbon dioxide. *Oecologia* 156:737-760.
- Korol, R.L., Kirschbaum, M.U.F., Farquhar, G.D., Jeffrey, M. 1999. Effects of water status and soil fertility on the C-isotope signature in *Pinus radiata*. *Tree Physiology* 19:551-562.
- Kozłowski T.T., Kramer P.J. Pallardy S.G. 1991. *The physiological ecology of woody plants*. Academic Press, San Diego, CA, USA.
- Leavitt, S.W. 1993. Environmental information from ¹³C/¹²C ratios of wood. *Geophysical Monograph* 78:325-331.
- Leavitt, S.W., Long, A. 1982. Evidence for ¹³C/¹²C fractionation between tree leaves and Wood. *Nature* 298:742-744.
- Loader, N.J., Robertson, I., Barker, A.C., Switsur, V.R., Waterhouse, J.S. 1997. An improved technique for the batch processing of small wholewood samples to alpha-cellulose. *Chemical Geology* 136:313-317.
- McCarroll, D., Loader, N.J. 2004. Stable isotope in tree rings. *Quaternary Science Reviews* 23:771-801.
- Miller, J.M., Williams, R.J., Farquhar, G.D. 2001. Carbon isotope discrimination by a sequence of *Eucalyptus* species along a subcontinental rainfall gradient in Australia. *Functional Ecology* 15:222-232.
- Peñuelas, J., Lloret, F., Montoya, R. 2001. Severe drought effects on Mediterranean woody flora in Spain. *Forest Science* 47:214-218.
- Solomon, S., Qin, D., Manning, M., Chen, Z. Marquis, M. Averyt, K.B., Tignor, M. Miller, H.L. 2007. *Contribution of working group I to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change, 2007*. Cambridge University Press. Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- Warren, C.R., McGrath, J.F., Adams, M.A. 2001. Water availability and carbon isotope discrimination in conifers. *Oecologia* 127:476-486.
- Warren, C.R., Adams, M.A. 2006. Internal conductance does not scale with photosynthetic capacity: implications for carbon isotope discrimination and the economics of water and nitrogen use in photosynthesis. *Plant Cell and Environment* 29:192-201.