

Aranda, I.; Ramírez Valiente, J. A.; Rodríguez Calcerrada, J.
Características funcionales que influyen en la respuesta a la sequía de las especies del género *Quercus*:
variación inter- e intra-específica
Ecosistemas, vol. 23, núm. 2, mayo-agosto, 2014, pp. 27-36
Asociación Española de Ecología Terrestre
Alicante, España

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=54031601005>



Ecosistemas,
ISSN (Versión impresa): 1132-6344
revistaecosistemas@aeet.org
Asociación Española de Ecología Terrestre
España

Características funcionales que influyen en la respuesta a la sequía de las especies del género *Quercus*: variación inter- e intra-específica

I. Aranda^{1,*}, J.A. Ramírez-Valiente², J. Rodríguez-Calcerrada³

(1) INIA-CIFOR, Departamento de Ecología y Genética Forestal, Carretera de la Coruña Km7.5, 28040 Madrid, España.

(2) University of Minnesota, Department of Ecology, Evolution and Behavior, Saint Paul, Minnesota 55108, Estados Unidos.

(3) Grupo de Investigación en Genética y Fisiología Forestal, E.T.S.I. Montes, Universidad Politécnica de Madrid. Ciudad Universitaria S/N. 28040 Madrid, España.

* Autor de correspondencia: I. Aranda [aranda@inia.es]

> Recibido el 16 de diciembre de 2013, aceptado el 4 de junio de 2014.

Aranda, I., Ramírez-Valiente, J.A., Rodríguez-Calcerrada, J. 2014. Características funcionales que influyen en la respuesta a la sequía de las especies del género *Quercus*: variación inter- e intra-específica. *Ecosistemas* 23(2):27-36. Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-2.05

El género *Quercus* sp. tiene una amplia distribución geográfica a lo largo de todo el Hemisferio Norte, y está presente desde zonas templado-frías de Europa o Norte-América, hasta zonas tropicales de América del Sur. En términos de macro-evolución son muchas las especies de este género que han desarrollado mecanismos de resistencia al estrés hídrico en combinación con caracteres funcionales y morfológicos que evitan la deshidratación de los tejidos aéreos, y que en último término hacen de este grupo de especies organismos muy efectivos en ambientes caracterizados por una fuerte restricción hídrica esporádica o estacional. La falta de agua, sobre todo en fases como la regeneración, interactúa con la disponibilidad lumínica, y de cuyo resultado se establece una compleja modulación de la expresión de los rasgos funcionales. Además, y desde un punto de vista micro-evolutivo, es elemento característico de muchas especies de *Quercus* un alto grado de variación genética intraespecífica en la respuesta a sequía. Esta diversidad en la respuesta se establece bajo distintos órdenes jerárquicos de variación genética, y desde diferencias poblacionales hasta líneas maternas o individuos dentro de una misma población. Así, muchas especies albergan unos niveles relativamente altos de variabilidad intraespecífica en respuesta a la falta de agua.

En este trabajo se revisan diferentes mecanismos de tolerancia y evitación de la sequía que explican el éxito de numerosas especies del género *Quercus* en ambientes con importantes limitaciones hídricas. El análisis se hace extensible a los estudios de la variación intra-específica, para finalizar con una breve visión de algunos posibles patrones de respuesta esperables en un futuro caracterizado por ambientes hídricamente más estresantes en amplias zonas del mundo, y en particular en el área mediterránea.

Palabras clave: estrés hídrico; encinas; cambio climático; robles; variación intra-específica

Aranda, I., Ramírez-Valiente, J.A., Rodríguez-Calcerrada, J. 2014. Functional features in the response to drought by *Quercus* species; inter- and intra-specific variation. *Ecosistemas* 23(2):27-36. Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-2.05

The genus *Quercus* has a wide geographic distribution throughout the Northern hemisphere. Oak species spread from cold-temperate zones in Europe or North-America to sub-tropical areas in South-America. In a macro-evolutionary frame, numerous species within the genus have mechanisms to resist water stress together with functional and morphological traits to avoid dehydration of aerial tissues. In the last, these traits bring about oak species to be successful organisms in environments with high seasonal or sporadic water limitations. On the other hand, water scarcity is interacting with other resources such as light availability during forest regeneration. This inter-play between availability of resources results in a complex tuning in the expression of functional traits. In addition, and from a micro-evolutionary point of view, it is common that many *Quercus* species have a high level of intraspecific genetic variation in response to drought. This variation operates at different hierarchical levels, ranging from populations to maternal lines or clones.

Different mechanisms of tolerance and avoidance of drought are revised in this work aimed at explaining the success of *Quercus* in environments prone to water stress. The overview also covers studies of intraspecific variability in traits responding to water stress. Finally, we discuss some putative functional responses of *Quercus* that may occur in the future in the Mediterranean area, and for which more stressful conditions are expected.

Key words: water stress; holm oak; climate change; oak; intra-specific variability

Mecanismos de respuesta al estrés hídrico en *Quercus*

Los mecanismos de respuesta al estrés hídrico en las especies del género *Quercus* implican el desarrollo de adaptaciones morfológicas y fisiológicas que permiten evitar la sequía, o minimizar su impacto a través de la puesta en marcha de mecanismos de tolerancia al estrés hídrico. Por otra parte, y si bien dentro del género

se observa una gran variabilidad de respuestas y sensibilidades a la falta de agua, no menos importante desde el punto de vista de la microevolución es la variabilidad intra-específica. Ambos aspectos son el objeto del presente trabajo. En una visión general, desde el mecanismo funcional a la diversidad genética, se analizan algunos elementos que ayudan a entender el gran éxito que este género, en su mayoría de especies arbóreas, ha tenido y tiene en la actualidad en muchos ecosistemas del mundo.

Adaptaciones morfológicas y fisiológicas que permiten evitar la sequía

Las especies caducifolias y perennifolias del género *Quercus* (robles y encinas respectivamente), tienen mecanismos que permiten minimizar el impacto de la sequía en el estado hídrico de la planta. En adelante, se usa el término roble para referirse de manera genérica a especies de robles y encinas. A estos mecanismos se les conoce como *de evitación* de la sequía, y a las plantas que los poseen, como *evitadoras* (Levitt 1972). La gran profundidad y extensión del sistema radical, su elevada proporción respecto a la parte aérea, las gruesas hojas, o la rapidez del cierre de los estomas cuando el suelo o el aire se secan son mecanismos que poseen en mayor o menor medida los robles, y que les permite mantener frente a condiciones de sequía manteniendo un estado hídrico relativamente alto.

Las raíces profundas de los robles llegan a zonas con elevada humedad o incluso a la capa freática, y aseguran un aporte de agua que evita que los tejidos del árbol se sequen a medida que el suelo pierde agua durante periodos de escasez de lluvias (e.g. David et al. 2007; Mahall et al. 2009; Cano et al. 2013). Además, estas raíces pueden promover en algunos casos la movilización de agua desde horizontes más profundos hacia las zonas más superficiales del suelo mediante el proceso conocido en inglés como "*hydraulic lifting*" (Ishikawa y Bledsoe 2000; Kurz-Besson et al. 2006; Querejeta et al. 2007), o su re-movilización entre zonas con diferente grado de humectación dentro de un mismo horizonte edáfico (Nadezhkina et al. 2010; David et al. 2013). Por otro lado, los robles tienen una proporción de biomasa subterránea respecto a la aérea que oscila entre 1:1 y 5:1 en ambientes mediterráneos (Jackson et al. 1996; Cañellas y SanMiguel 2000), y en torno a 1:3 en robledales templados (Mokany et al. 2006).

La elevada inversión en raíces de los robles asegura un buen abastecimiento de agua a las hojas durante el verano, más aún en la situación de numerosos montes bajos resultado de la capacidad de rebrote de muchas especies de *Quercus*, y que se han visto históricamente sometidos a claras con eliminación de la parte aérea de manera recurrente, en algunos casos durante siglos. En estas condiciones el rebrote muestra un mejor estatus hídrico durante los primeros años tras la actuación (Kruger y Reich 1993; Castell et al. 1994; Breda et al. 1995), si bien y con el progresivo envejecimiento del arbolado éste puede empezar a mostrar problemas de suficiencia hidráulica de manera especial en años excepcionalmente secos (Corcuera et al. 2004; 2006).

Cuando la demanda evaporativa de la atmósfera es alta, y la disponibilidad de agua en el suelo baja, la columna de agua que discurre por el xilema puede llegar a interrumpirse; algo que inevitablemente ocurre incluso en especies con elevada biomasa radical y capacidad de absorción de agua. En estas situaciones, los vasos conductores cavitan y se embolizan, y el transporte de agua a las hojas se ve limitado (Tyree y Zimmermann 2002). Ante situaciones de gran estrés hídrico se observa un cierre estomático en las hojas parcial o incluso total. Esto ayuda a reducir la tensión de la columna de agua en el xilema y evitar la cavitación de los vasos. En los robles, a semejanza de otras angiospermas, la sensibilidad del sistema hidráulico a la cavitación está relacionada con el control de las pérdidas de agua a través de los estomas según la densidad, tamaño y rapidez con que cierran en condiciones de sequía (Aasamaa et al. 2001). Sin embargo existen muchos ejemplos en robles en donde se observa un marcado cierre estomático en respuesta a la desecación del aire y el suelo (Fotelli et al. 2000). En términos generales, la regulación estomática de los robles se ajusta al de especies típicamente anisohídricas. Estas son capaces de mantener tasas de transpiración relativamente altas pese a una disminución del estatus hídrico general de la planta en términos de potencial hídrico (Tardieu y Simonneau 1998). Ello les diferencia de otras especies forestales con un patrón isohídrico, y cuya limitación de las pérdidas de agua está directamente dirigida al mantenimiento del estatus hídrico de la planta por encima de unos determinados niveles, tal es el caso de los pinos (Kolb y Stone 2000; Poyatos et al.

2008; Forner et al. 2014), u otras angiospermas (Aranda et al. 2000; Bréda et al. 2006). La estrategia anisohídrica de los *Quercus* está presente desde especies de bosques templados (Cano et al. 2013), hasta especies típicamente mediterráneas (Chirino et al. 2011).

Junto a la regulación estomática, la posesión de hojas esclerófilas con una relación superficie/peso baja (área foliar específica ó "*SLA – specific leaf area*"), y una gruesa cutícula, son otras adaptaciones que permiten a algunos robles reducir la pérdida de agua y vivir en sitios secos o incluso semidesérticos (Larcher 1960; Levitt 1972). La presencia de hojas con SLA bajos en muchas especies de *Quercus* sp, y siempre en relación con otras especies arbóreas del mismo hábito foliar con las que coexisten, es frecuente incluso en bosques templados (Abrams y Kubiske 1990; Aranda et al. 2004).

Adaptaciones morfológicas y fisiológicas que permiten tolerar la sequía

Los mecanismos expuestos en la sección anterior raramente consiguen evitar cierto grado de desecación en los tejidos de los robles, que por ello, presentan otros mecanismos para resistir los periodos secos. Incluso el cierre estomático que reduce las pérdidas de agua de las hojas (Mediavilla y Escudero 2004), supone en sí mismo un compromiso frente a la fijación de carbono al disminuir la disponibilidad de CO₂ en los cloroplastos (Cano et al. 2013). Es por ello, que en muchos casos las especies de *Quercus* han desarrollado mecanismos enfocados a tolerar cierto grado de estrés hídrico, como sistemas hidráulicos resistentes frente a la cavitación, o una alta capacidad de osmoregulación en hojas.

La tolerancia a la sequía de una planta depende en parte de que ésta siga conduciendo agua en condiciones de baja disponibilidad en el suelo y la atmósfera, es decir bajo una alta demanda evaporativa; si bien esto tiene como contrapartida que el elemento conductor de agua- deba soportar tensiones elevadas. En último término esto requiere de una alta coordinación entre la demanda y aporte de agua a los órganos aéreos (Maherali et al. 2006), y de una resistencia alta a la cavitación del sistema hidráulico; marcada ésta entre otros parámetros por el Ψ_{50} . Esta variable, define el nivel de tensión en el xilema que da lugar a una pérdida en la capacidad de transporte de agua por embolia de los vasos de un 50 % respecto a la capacidad máxima (Choat et al. 2012). Es un parámetro universalmente empleado para definir la sensibilidad del sistema hidráulico frente a los fenómenos de cavitación, y por tanto la tolerancia de la planta a la sequía (Pinto et al. 2012; Choat et al. 2012). En el caso de las especies del género *Quercus* se observa una gran variabilidad en la susceptibilidad del sistema hidráulico frente a la cavitación (e.g. figura 3.10b en Villagrosa et al. 2012). En términos generales las especies leñosas mediterráneas, y algunos robles esclerófilos como *Q. ilex* o *Q. coccifera* en particular, presentan valores de Ψ_{50} bajos en comparación con otros robles como *Q. robur* y *Q. petraea* (Tyree y Cochard 1996; Uri et al. 2013). Por ello los robles en general como grupo se pueden considerar relativamente resistentes a los fenómenos de cavitación dentro de las angiospermas (Fig. 1), aunque hay que introducir matizaciones a esta generalización. En el caso específico de los ambientes mediterráneos, las especies de *Quercus* no muestran sistemas hidráulicos especialmente resistentes en comparación con otras especies con las que coexisten (Jacobsen et al. 2007), y pueden mostrar una mayor vulnerabilidad a la formación de embolismos por estrés hídrico (Ψ_{50} más alto). Tal es el caso, por ejemplo, de *Cistus albidus*, *Juniperus oxycedrus* o *Phyllirea angustifolia* cuando se comparan con *Q. ilex* (Martínez-Vilalta et al. 2002).

Debe considerarse que las características hidráulicas del sistema de conducción de agua en *Quercus* están moduladas por otros procesos más allá de las propiedades intrínsecas del xilema como su resistencia a la cavitación, la densidad de la madera o la conductividad específica. El desarrollo de una gran plasticidad en términos alométricos, aspecto que se concreta en el ajuste de la relación entre la superficie foliar y la albura funcional del segmento de tallo que sustenta las hojas, permite mantener un alto grado de homeostasis en situaciones de sequía entre la demanda y el aporte

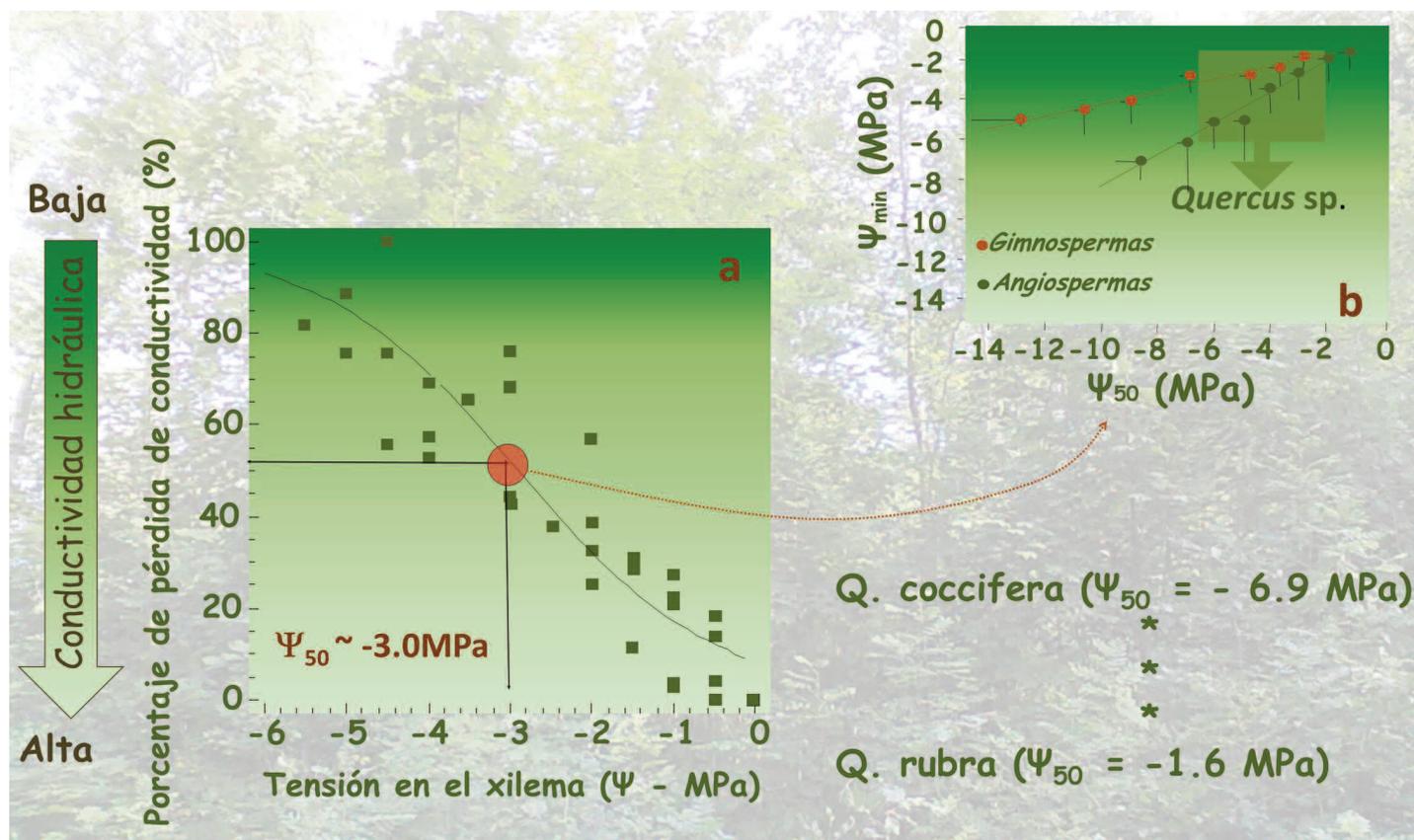


Figura 1. La funcionalidad del sistema hidráulico ante tensiones crecientes en el xilema está caracterizada por una típica función sigmoide, en la que el Ψ_{50} establece el potencial hídrico bajo el cual se pierde un 50 % de la máxima capacidad de conducción hídrica (a). Dicho parámetro es usado para definir el grado de resistencia a la cavitación según el potencial hídrico mínimo para amplios rangos ecológicos de especies leñosas (b) –dibujado a partir de Choat et al. (2012) y Gil-Pelegrín et al. (2005). De manera particular las especies de *Quercus* muestran una amplia variación en Ψ_{50} , y algunas de ellas como *Q. coccifera* pueden llegar a valores muy bajos (tomado de Vilagrosa et al. 2003)

Figure 1. Functionality of the hydraulic system under increasing xylem tensions is depicted by a sigmoid-shaped function. Ψ_{50} represents the water potential bringing about a 50 % lost from maximum water conductivity (a). This parameter is used to establish the degree of cavitation resistance, according to minimum water potential, within wide ecological ranges in woody species (b). Re-drawn from Choat et al. (2012) and Gil-Pelegrín et al. (2005). *Quercus* species show a wide variation in Ψ_{50} , and some species such as *Q. coccifera* can attain very low values of Ψ_{50} (from Vilagrosa et al. 2003)

hídrico a los órganos aéreos mediante una optimización de la conductividad hidráulica foliar específica, sin necesariamente modificar otras propiedades del sistema hidráulico como la propia conductividad específica (Bhaskar et al. 2007; Pinto et al. 2012). Esta capacidad de regular plásticamente los patrones de inversión de biomasa es extrapolable a distintas especies del género (Cavender-Bares y Holbrook 2001; Mediavilla y Escudero 2010), y podría constituirse en un elemento regulador de las relaciones hídricas en *Quercus* tan importante o más que las propias características intrínsecas del sistema hidráulico en términos de eficiencia en la conducción o resistencia frente a la cavitación (Martínez-Vilalta et al. 2002; Bhaskar et al. 2007; Limousin et al. 2010a).

Aparte de las propiedades del sistema hidráulico, otro elemento a considerar en relación con la tolerancia a la sequía es la capacidad para mantener la turgencia y estructura celular en situaciones de déficit hídrico; elemento común a muchas especies presentes en ambientes altamente estresantes desde el punto de vista de la disponibilidad hídrica, y en particular a muchas especies de *Quercus*. La acumulación activa de moléculas de bajo peso molecular, que permiten mantener la turgencia celular bajo potenciales hídricos bajos (ajuste osmótico), es un mecanismo por el cual las plantas pueden retrasar el marchitamiento de los tejidos en condiciones de sequía (Abrams 1990; Abrams y Kubiske 1994; Battlett et al. 2012 para una revisión reciente). Es un mecanismo explotado por un gran número de *Quercus* (Abrams 1990), y un elemento característico en especies típicamente Mediterráneas como el caso de *Q. ilex*, *Q. coccifera*, *Q. wislizenii*, *Q. douglasii* (Callaway y Mahall 1996; Momen et al. 1992; Salleo y Lo Gullo 1990), observable también en aquellas de carácter más sub-mediterráneo como *Q. pyrenaica*, *Q. pubescens* o *Q. faginea* (Hinc-

kley et al. 1983; Corcuera et al. 2002; Aranda et al. 2004), e incluso en las que son más propias de bosques templados como *Q. petraea*, *Q. robur*, *Q. alba*, *Q. prinus*, *Q. rubra* (Parker et al. 1982; Bahari et al. 1985; Gebre et al. 1998; Aranda et al. 2000). El ajuste osmótico se concreta a nivel molecular en la acumulación de diversos compuestos con actividad osmótica como azúcares: glucosa, fructosa y sacarosa (Epron y Dreyer 1996; Gebre y Tschaplinski 2002). Este incremento también es observable para otros metabolitos como alcoholes azucarados (polialcoholes y ciclitolos: glicerol, manitol, quercitol, etc.), amino-ácidos (e.g. prolina) o compuestos amónicos cuaternarios como la glicina-betaina (Oufir et al. 2009). Algunos incluso como el quercitol, toman su nombre precisamente por ser un metabolito cuya concentración aumenta de manera significativa en diferentes especies de *Quercus* sometidas a estrés hídrico o bajas temperaturas (Passarinho et al. 2006; Spieß et al. 2012). El mantenimiento de la fotosíntesis y la acumulación de carbohidratos en condiciones de sequía son importantes para su uso en el mantenimiento de los procesos metabólicos de la planta a través de la respiración, y como soporte del crecimiento. No obstante, estudios en *Q. ilex* y *Q. pubescens* sugieren que los azúcares solubles no limitan la respiración de los tejidos en condiciones de estrés hídrico, sino más bien, que la respiración disminuye por la regulación general a la baja de muchos procesos metabólicos de la planta e incluso el propio crecimiento, quedando disponibles más azúcares como posibles osmolitos (Rodríguez-Calcerrada et al. 2011a). Esta redirección en cuanto al papel metabólico de los azúcares es constatable en situaciones de estrés hídrico moderado, y un elemento importante en la tolerancia al estrés en diferentes especies de *Quercus* (Epron y Dreyer 1996; Gebre y Tschaplinski 2002).

Por último, cabe mencionar otro tipo de mecanismos que permiten minimizar el daño oxidativo en las células cuando la fotosíntesis y la transpiración se ven mermadas por la sequía. En estos casos, las hojas captan más energía lumínica de la que pueden utilizar en la asimilación del CO₂, y ese exceso de energía puede llegar a provocar daños irreparables en la maquinaria fotosintética. Para evitarlo, se ponen en marcha mecanismos de disipación de la energía alternativos a la propia canalización de la misma hacia la fijación de carbono. Ejemplo de ello es la disipación de la energía en forma de calor, acoplada al ciclo de las xantofilas, y con una variable modulación en el tiempo que es observable en lapsos temporales que varían de segundos, como ha sido recientemente estudiado en *Q. coccifera* (Peguero-Pina et al. 2013), hasta modificaciones diarias o estacionales (e.g. *Q. suber* en García-Plazaola et al. 1997). El ciclo de las xantofilas junto al incremento de diferentes carotenos, son elementos clave en el proceso de la atenuación de la fotoinhibición que acompaña al estrés hídrico en muchas ocasiones. En este sentido, las especies del género *Quercus* se muestran relativamente eficaces en la minimización de los daños provocados cuando se ve impedida y minimizada la canalización de la luz capturada hacia la fijación de carbono (García-Plazaola et al. 2002). Además de la variación en diferentes pigmentos, debe considerarse el papel de otros compuestos antioxidantes (e.g. compuestos orgánicos volátiles –VOC en inglés–), y cuya síntesis es también común a muchas especies de roble. Éstos juegan un papel importante como atenuantes de los efectos del estrés hídrico sobre la fotoquímica foliar al igual que carotenos y xantofilas, aunque la especie química predominante difiera entre taxones (terpenos, isopreno, etc., Staudt et al. 2004; Blanch et al. 2007). Finalmente, la maquinaria bioquímica antioxidante se completa con la capacidad para acumular otros compuestos como aminoácidos, péptidos y ácidos orgánicos con una capacidad complementaria a la de los anteriores compuestos en la reducción de los efectos de la acumulación de ROS (“reactive oxygenic species”) fruto del estrés oxidativo que se desencadena bajo condiciones de sequía. Así, compuestos como el ácido ascórbico o el glutatión, juegan también un papel importante en *Quercus* con aumentos significativos de su concentración en hoja bajo situaciones de estrés hídrico (Hansen et al. 2003; Wolkerstorfer et al. 2011; Nogués et al. 2014).

Interacciones de la sequía con otros factores ecológicos

Otros factores bióticos y abióticos, más allá de la propia disponibilidad de agua en el suelo o la atmósfera, también modulan la capacidad de las plantas para hacer frente a la sequía. Los herbívoros, los organismos patógenos, el frío o el calor, y la sombra intensa son factores que afectan la capacidad para extraer agua del suelo y conducirla hasta las hojas, el balance de carbono de la planta, y su capacidad para tolerar la desecación de los tejidos o reparar estructuras celulares dañadas por la falta de agua. Es decir, la capacidad para hacer frente a la sequía es muy variable entre individuos que están sometidos a distintas presiones bióticas o abióticas.

La herbivoría es un factor que regula la respuesta a la sequía, aunque no de una manera evidente, y en ocasiones con respuestas ambivalentes. La defoliación por fitófagos o ungulados de una planta, genera un aumento de la proporción de biomasa de raíces respecto a la superficie transpirante; en el caso de robles, sobre todo de la raíz pivotante y de las raíces gruesas (Drexhage y Colin 2003). La reducción de superficie foliar y el aumento de la proporción de raíces puede no traducirse necesariamente de manera inmediata en una reducción de la fijación de carbono. Dicha reducción se ve compensada por el incremento de la tasa de fotosíntesis en las hojas restantes, debido en parte al aumento del aporte de agua y nutrientes a esas hojas. Aunque por otra parte, también se ha observado como el desarrollo de raíces finas puede verse comprometido por la defoliación y reducir a medio y largo plazo la capacidad para absorber agua y sobrevivir en condiciones de sequía, como sucede en *Q. robur* y *Q. petraea* (Gieger y Thomas 2002). En este sentido, la resultante sobre la respuesta de las plántulas de *Quercus* sp. a la interacción entre herbivoría y sequía,

depende en gran medida del grado de defoliación e intensidad y duración de los periodos secos.

La tolerancia a la sequía de diferentes especies de *Quercus* se complementa con una gran plasticidad fenotípica en lo relativo a la luz (Valladares et al. 2002; Quero et al. 2006), lo que aumenta en último término el dinamismo y potencial de adaptación a muy diferentes nichos. Entre los factores abióticos, la disponibilidad de luz ejerce una marcada influencia en la capacidad para sobrellevar la sequía. Existe un creciente número de evidencias de que un ambiente de crecimiento moderadamente sombreado es el más favorable para los robles a edades tempranas (Gómez-Aparicio et al. 2008; Rodríguez-Calcerrada et al. 2010; Prévosto et al. 2011; Pérez-Ramos et al. 2013), en buena parte debido al mayor contenido de agua en el suelo y la mayor capacidad fisiológica para hacer frente a la sequía con respecto a zonas de bosque muy umbrías o claros muy iluminados. En ambientes en los que se produzca la concurrencia de limitaciones importantes de luz y agua, se pueden establecer compromisos funcionales difíciles de superar para la planta a largo plazo. Por ejemplo, Rodríguez-Calcerrada et al. (2010) observaron que plántulas de *Q. pyrenaica* plantadas en claros de pinar, tenían mejor estado hídrico y perdían la marchitez a potenciales hídricos más bajos que aquellas plantadas en el sotobosque de pinares muy densos. Todo ello resultado, entre otros factores, de la dificultad de poner en marcha algunos mecanismos de respuesta a la sequía como el previamente mencionado ajuste osmótico (Fig. 2).

No obstante, la particular interacción de la disponibilidad de luz y agua sobre el ensamblaje de rasgos funcionales podría acarrear que, ante un incremento general de la aridez, la regeneración de los brinzales de algunos robles se desplazase a ambientes más nemorales de los actuales (Pérez-Ramos et al. 2013).

La luz en exceso, junto con las altas temperaturas, pueden ser elementos coadyuvantes con la sequía en una exacerbación de los fenómenos de fotoinhibición (Rodríguez-Calcerrada et al. 2007). No obstante se observa como la fotoquímica foliar en *Quercus* es en general relativamente estable, tanto en especies templadas (Epron et al. 2002), como mediterráneas (Mahall et al. 2009; Grant et al. 2010; Nogués et al. 2014). Todo ello podría explicar la tradicional clasificación de muchas especies del género *Quercus* como especies de media-sombra, si bien, con el paso del tiempo, se constituyen en dominadoras del dosel forestal en muchas formaciones boscosas precisamente por su capacidad para afrontar situaciones de multi-estrés tan frecuentes en las copas de los árboles a medida que las hojas se tienen que desarrollar en ambientes más iluminados (Niinemets 2010; Kitao et al. 2012; Cano et al. 2013).

Variación intra-específica

La importante diversidad de especies en el género *Quercus* es tal vez consecuencia de la propia diversidad genética intra-específica, y que ha permitido la evolución de poblaciones con adaptaciones a unas particulares condiciones locales, hasta incluso generar problemas taxonómicos en cuanto a la adscripción a una determinada especie. Este aspecto concurre con otros procesos evolutivos como una alta capacidad de hibridación entre individuos pertenecientes incluso a linajes diferentes, o la propia convergencia evolutiva en rasgos morfo-funcionales en regiones de alta diversidad específica (Cavender-Bares et al. 2004). Todas estas características apuntan a que realmente nos encontramos ante un género que posiblemente esté en pleno proceso de diversificación y especiación hoy en día; todo ello pese a tenernos que remontar al Terciario para encontrar sus orígenes (Manos y Stanford 2001; Zhou 1992).

En el caso concreto de la respuesta a la sequía, la plasticidad fenotípica es el elemento predominante que modula la expresión de diferentes rasgos morfo-funcionales ante ambientes o años con fuerte contraste en la disponibilidad hídrica (Gratani et al. 2003; Baquedano et al. 2008; Gimeno et al. 2009; Gouveia y Freitas 2009).

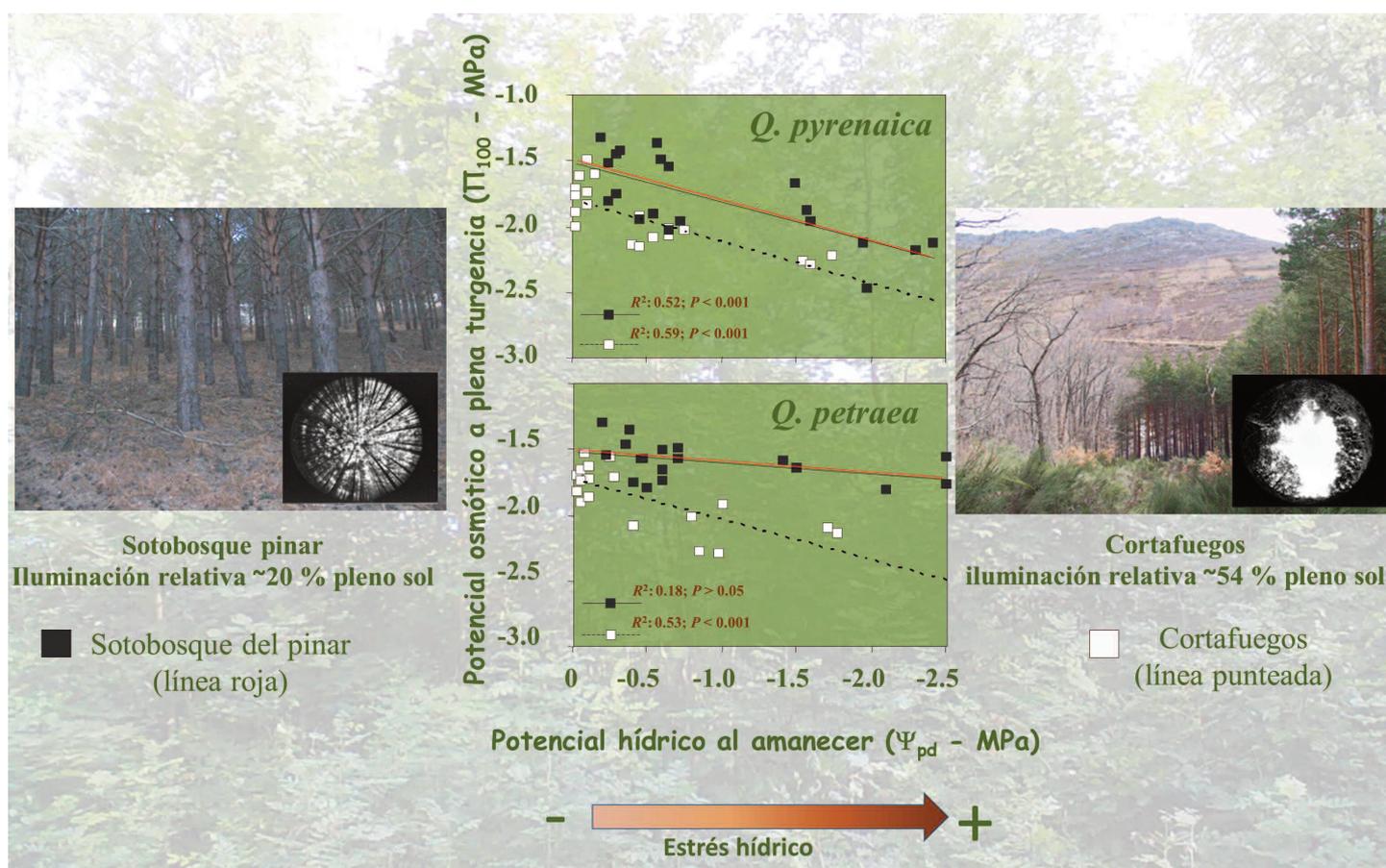


Figura 2. La baja disponibilidad de luz da lugar a que algunas plantas no puedan desarrollar plenamente su capacidad para poner en marcha mecanismos de tolerancia a la sequía como el ajuste osmótico. En este ejemplo, tal limitación es dependiente de la especie, siendo mucho menor la capacidad de osmoregulación en hojas de plántulas de *Q. petraea* creciendo en el sotobosque de un pinar (trazo rojo, gráfico inferior), que en aquellas de *Q. pyrenaica* (trazo negro, gráfico superior) pese a los crecientes niveles de estrés hídrico evaluado a partir de la medida del potencial hídrico al amanecer.

Figure 2. Low light availability causes that some plants are not able to fully develop its capacity to tolerate drought via osmotic adjustment. In this example the limitation to osmotic adjustment was dependent on the species; osmoregulation in leaves of *Q. petraea* in the shady understory of a pinewood was much lower (red trend from lower graph) than in *Q. pyrenaica* (black trend from top graph) despite increasing levels of water stress assessed from predawn water potential.

Pese a lo cual, no es despreciable la influencia del propio genotipo, entendido en un sentido amplio, en su contribución a la expresión de un determinado fenotipo. Así el control genético sobre caracteres ecofisiológicos en respuesta al estrés hídrico, se manifiesta a distintos niveles: individuos, diferentes líneas maternas y poblaciones. La importancia de este control genético viene apoyada por la definición de QTLs (*Quantitative Trait Loci*) para algunos rasgos funcionales como la eficiencia intrínseca en el uso del agua (e.g. Brendel et al. 2008), y la observación de varianza genética aditiva que da lugar a que la heredabilidad (h^2) de ciertos caracteres alcance valores moderados (rango de variación de h^2 entre 0.2 y 0.5). Esto pone de manifiesto su sensibilidad a la acción de la selección natural o artificial sobre diferentes rasgos funcionales y morfológicos, y que puede devenir en la aparición de fenómenos de adaptación local (Arntz y Delph 2001). Aunque debe remarcarse que las diferencias genéticas observadas dependen del carácter considerado. Así por ejemplo Matzner et al. (2001) no encontraron diferencias entre poblaciones en la sensibilidad del sistema hidráulico frente a la cavitación en *Q. wislizenii*, lo que apuntaría a un alto conservadurismo entre poblaciones para este carácter, y a la plasticidad fenotípica como principal elemento condicionante de su variación en respuesta a la sequía. Sin embargo, esto contrasta con otros estudios enfocados al análisis de caracteres como el área foliar específica (SLA), eficiencia en el uso del agua u otros caracteres funcionales (e.g. tasa fotosintética o conductancia estomática al vapor de agua), y en los cuales se ha observado una significativa variación a nivel individual entre clones de *Q. robur* (Roussel et al. 2009), entre líneas maternas de *Q. suber* (Ramírez-Valiente et al. 2011), o entre poblaciones de *Q. robur*, *Q. pe-*

traea y *Q. pubescens* (Arend et al. 2011) y *Q. ilex* (Bonito et al. 2011).

El estudio de la variación intra-específica en rasgos morfo-funcionales en *Quercus* es extremadamente complejo. Son organismos muy longevos, que por otra parte dilatan hasta décadas el paso de la fase juvenil a la adulta. Esto da lugar a que la propia importancia de algunos rasgos ecofisiológicos relacionados con la respuesta a la sequía, se vea modificada con la edad de los individuos (Fig. 3). Así en un estudio con *Q. petraea* y *Q. pyrenaica*, pese a observarse diferencias entre familias en la discriminación isotópica del carbono ($\Delta^{13}C$) en hojas (interpretada como elemento integral de la eficiencia intrínseca en el uso del agua), fue el conocido efecto del tamaño de la bellota el que en mayor medida determinó la supervivencia de los individuos durante el primer año (Ramírez-Valiente et al. 2009a; Rodríguez-Calcerrada et al. 2011b). Esto contrasta con la influencia que la $\Delta^{13}C$ tuvo en el crecimiento en diferentes años para poblaciones de *Q. suber* en individuos juveniles de nueve años de edad establecidos en campo, y que habían superado el efecto inicial del tamaño de la bellota (Ramírez-Valiente et al. 2010).

Los robles ante la perspectiva de un ambiente más seco en el futuro

La sequía es uno de los factores causantes del deterioro de los bosques de roble de muchas regiones del mundo (Johnson et al. 2002; Shifley et al. 2006). La capacidad fisiológica para hacer frente a la sequía, que como hemos visto pasa por evitar y/o tolerar

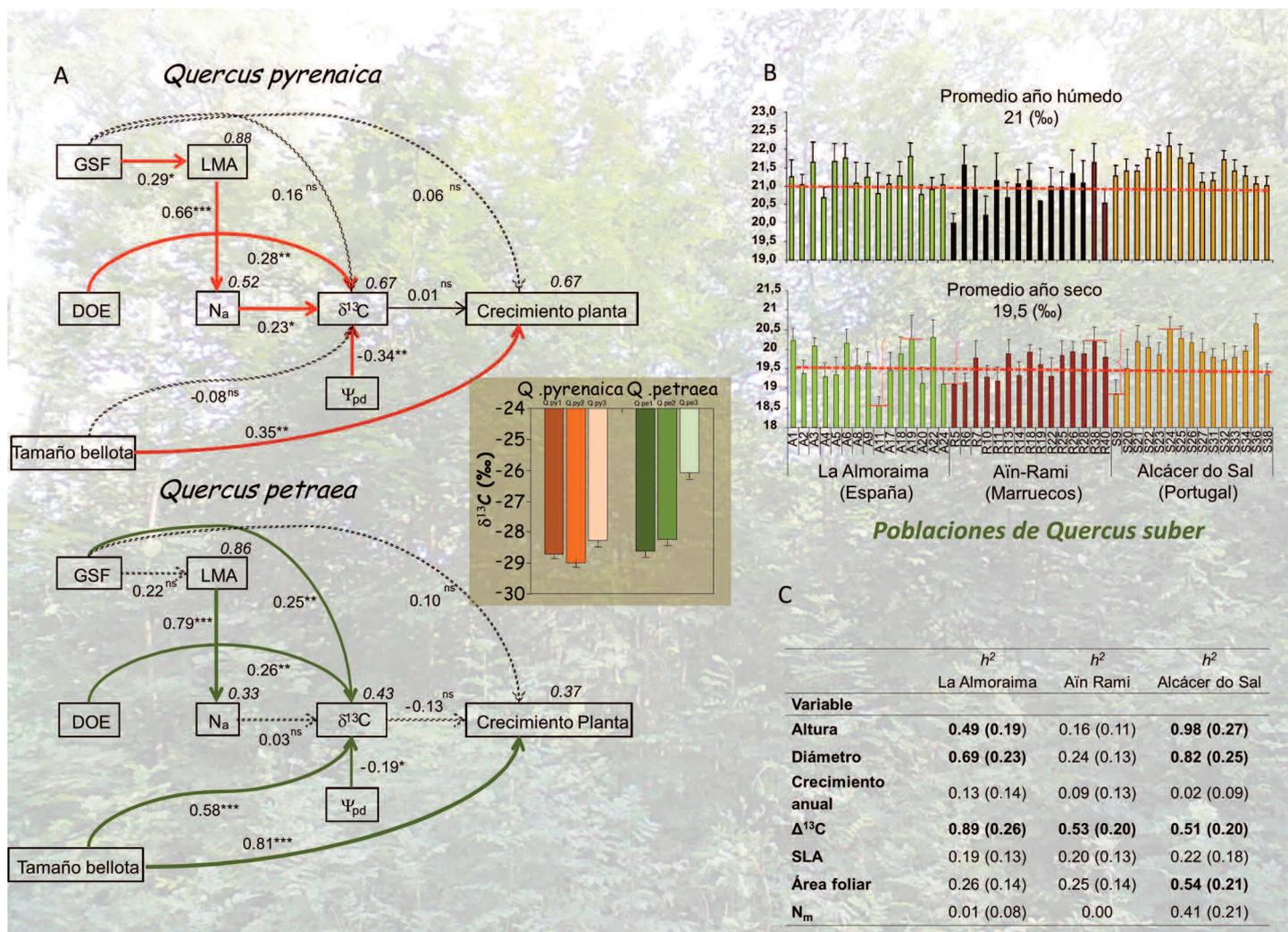


Figura 3. (A) La composición isotópica del carbono ($\delta^{13}\text{C}$), variable que puede ser interpretada como integradora de la eficiencia en el uso del agua, muestra una gran variabilidad intra-específica –barras de diferente color indicativas del comportamiento en cada especie de distintas familias de polinización abierta-. No obstante el impacto de $\delta^{13}\text{C}$ sobre caracteres directamente relacionados con el éxito biológico (“fitness”) depende de la fase ontogénica. En el primer año de crecimiento en campo, y pese a variar significativamente con la especie y línea materna, es el tamaño de la bellota el que determina en mayor medida el crecimiento de los brinzales en dos robles, tal y como recoge el “path analysis” que señala la relación entre distintas variables y el crecimiento final durante el primer año (rediseñado a partir de Rodríguez-Calcerrada et al. 2011b); (B) En el caso del alcornoque la variabilidad intra-poblacional de la especie es importante (cada barra indica el valor medio de diferentes familias de polinización abierta dentro de tres poblaciones –España, Marruecos, Portugal-), con un rango de variación entre familias de la discriminación isotópica ($\Delta^{13}\text{C}$) de alrededor de 1.5 ‰ –barras horizontales rojas dentro de una misma población-, y análogo al del valor promedio para todas las poblaciones cuando se analiza el patrón de respuesta entre un año seco y un año húmedo. (C) Esta gran variación da lugar a valores significativos en la heredabilidad en sentido estricto (h^2 ; valor promedio \pm e.s.) para diferentes caracteres de crecimiento y funcionales (área foliar específica – SLA; contenido en nitrógeno por unidad de peso seco de hoja – N_m). Nota aclaratoria: $\delta^{13}\text{C}$ y $\Delta^{13}\text{C}$ mantienen una misma relación con la eficiencia en el uso del agua, si bien en el caso de $\Delta^{13}\text{C}$ se asumió en su cálculo un $\delta^{13}\text{C}$ de -8 ‰ en el aire (ver Ramírez-Valiente et al. 2009b para más detalles). Global site factor - GSF (% de luz incidente en la planta); masa foliar por unidad de área – LMA; potencial hídrico al amanecer - Ψ_{pd} ; Día de emergencia en campo - DOE; crecimiento de la planta; contenido en nitrógeno por unidad de área – N_a .

Figure 3. (A) Carbon isotopic composition ($\delta^{13}\text{C}$) can be considered as surrogate of water use efficiency, and shows a high intra-specific variability –bars of different colour depict value of leaf $\delta^{13}\text{C}$ for three open-pollinated maternal lines in two oak species-. The importance of $\delta^{13}\text{C}$ in plant fitness depends on age; during the first year of growth in the field acorn size was the most influencing variable on plant growth. This was despite important differences in $\delta^{13}\text{C}$ between species and families within species were observed. A path analysis summarized the influence of all variables considered in the original study (re-drawn from Rodríguez-Calcerrada et al. 2011b). In cork oak the intra-specific variability in different phenotypic traits is remarkable (each bar indicates the average value for different open-pollinated maternal lines in three populations from: Spain, Morocco and Portugal). The range of variation among maternal lines for $\Delta^{13}\text{C}$ was around 1.5 ‰ –red horizontal bars on each population-, and similar to the phenotypic plasticity between a dry and wet year for the overall pool of maternal lines. The narrow heritability was significant (h^2 ; average value \pm e.s.) for different growth and functional traits (specific leaf area – SLA; leaf nitrogen content on a dry weight basis – N_m). Note: $\delta^{13}\text{C}$ and $\Delta^{13}\text{C}$ maintain the same relationship with water use efficiency, though for calculus of $\Delta^{13}\text{C}$ it was considered a constant value of air $\delta^{13}\text{C}$ = -8 ‰ (see Ramírez-Valiente et al. 2009b for more details). Global site factor - GSF (% of light above plant); leaf mass per area – LMA; predawn water potential - Ψ_{pd} ; Day of seedling emergence - DOE; crecimiento planta – plant growth; leaf nitrogen content per unit area – N_a .

el estrés hídrico en los tejidos, determinará la vitalidad de los robledales en el futuro. Dicha capacidad es relativamente flexible, y depende del ambiente de crecimiento y la competencia entre los individuos de una o varias especies. Por ello, podemos contribuir activamente a la adaptación de los bosques a la amenaza de un futuro más seco modificando la estructura del bosque con prácticas selvícolas que optimicen el estado fisiológico de las plantas, o a través de programas de mejora encaminados a seleccionar genotipos o procedencias más aptas para su repoblación en aquellos casos en los que el deterioro pudiera alcanzar la pérdida de adaptabilidad a nivel local.

En la última década, ha habido numerosos trabajos que han empleado dispositivos experimentales de exclusión de lluvia en el campo con el objetivo de investigar la manera en que los procesos fisiológicos de las plantas podrían aclimatarse a la sequía a largo plazo. En ambientes mediterráneos, merecen destacarse los sistemas de reducción de precipitación permanentes establecidos cerca de Tarragona (España) y Montpellier (Francia), que han proporcionado abundante información sobre *Q. ilex*. En general, el aumento experimental de la sequía no parece tener un efecto notorio en la fisiología. No se han detectado variaciones significativas en la conductividad hidráulica de los tallos (Limousin et al 2010a), la eficiencia fotoquímica potencial (Ogaya et al. 2011) y la respiración foliar (Rodríguez-Calcerrada et al. 2011c), u otros parámetros relacionados con la asimilación de carbono de las hojas (Limousin et al. 2010b) en plantas sometidas a una exclusión de lluvia con respecto a plantas sometidas a un régimen de precipitación normal. Varios trabajos han mostrado igualmente que una reducción de la precipitación no tiene un efecto significativo en la eficiencia en el uso del agua, tanto en árboles adultos (Ogaya y Peñuelas 2008) como en plántulas (Pérez-Ramos et al. 2013) de *Q. ilex*. No obstante, pese a estos resultados, también se han observado pequeños cambios en algunas variables fisiológicas y bioquímicas tras una reducción sostenida de la precipitación; que produjo una reducción de la fotosíntesis en primavera, y un aumento de los niveles de antioxidantes, relacionado probablemente con un incremento del estrés oxidativo (Nogués et al. 2014). En resumen, los trabajos que han estudiado la influencia de una reducción sostenida de la precipitación en los procesos fisiológicos de los robles, indican un efecto leve o nulo. Esto podría apuntar a que al menos en algunas especies de *Quercus*, como *Q. ilex* es esperable cierto grado de resiliencia en ambientes más estresantes como los que son esperables en el futuro (Barbeta et al. 2013). Así, la aclimatación de encinares y robledales a un aumento de la intensidad de la sequía a largo plazo podría reflejarse más en aspectos morfológicos y arquitecturales del árbol (Limousin et al 2010a; Martin-StPaul et al. 2013). Se deben investigar, además, las interacciones que pueden llegar a suceder entre la sequía y otros factores bióticos y abióticos que cambiarán en el futuro, como la herbivoría, el papel de las micorrizas, o la luz y la temperatura. Incluso el consabido efecto que niveles variables de CO₂ tienen sobre la fisiología a corto y medio plazo, así como su interacción con la disponibilidad de agua y nutrientes, es un elemento que debería contemplarse en los próximos años en las agendas de investigación; máxime teniendo en cuenta que las políticas actuales no evitarán escenarios con atmósferas muy enriquecidas en CO₂ en comparación con aquellos bajo los que han evolucionado los bosques de encinas y robles en los últimos 15 000 años.

Agradecimientos

El presente trabajo se ha realizado gracias a la financiación de la Junta de Andalucía a través del proyecto de excelencia ANASINQUE-2010 ("Análisis comparativo y síntesis de los patrones de regeneración, decaimiento y distribución de las especies de *Quercus*: capacidad de resiliencia al cambio global"), y del Ministerio de Economía y Competitividad (Proyecto ECOFISEPI- AGL2011-25365). Los autores agradecen las sugerencias y comentarios de los dos revisores que amablemente han contribuido a la mejora de una primera versión de este trabajo.

Referencias

- Aasamaa, K., Söber, A., Rahi, M. 2001. Leaf anatomical characteristics associated with shoot hydraulic conductance, stomatal conductance and stomatal sensitivity to changes of leaf water status in temperate deciduous trees. *Australian Journal of Plant Physiology* 28:765–774
- Abrams, M.D. 1990. Adaptations and responses to drought in *Quercus* species of North America. *Tree Physiology* 7:227-238.
- Abrams, M.D., Kubiske, M.E. 1990. Leaf structural characteristics of 31 hardwood and conifer tree species in central Wisconsin: influence of light regime and shade-tolerance rank. *Forest Ecology Management* 31:245–253.
- Abrams, M.D., Kubiske, M.E. 1994. Synchronous changes in tissue water parameters of mature foliage from well-watered and periodically droughted tree seedlings. *Journal of Experimental Botany* 45:171-177.
- Aranda, I., Gil, L., Pardos, J.A. 2000. Water relations and gas Exchange in *Fagus sylvatica* L. and *Quercus petraea* (Mattuschka) Liebl. in a mixed stand at their southern limit of distribution in Europe. *Trees Structure and Function* 14:344-352.
- 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. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales (actualmente Forest Systems)* 13:339-345.
- Arend, M., Kuster, T., Günthardt-Goerg, M.S., Dobbertin, M. 2011. Provenance-specific growth responses to drought and air warming in three European oak species (*Quercus robur*, *Q. petraea* and *Q. pubescens*). *Tree Physiology* 31:287–297
- Arntz, A.M., Delph, L.F. 2001 Pattern and process: evidence for the evolution of photosynthetic traits in natural populations. *Oecologia* 127:455–467.
- Bahari, Z.A., Pallardy, S.G., Parker, W.C. 1985. Photosynthesis, water relations, and drought adaptation in six woody species of oak-hickory forests in central Missouri. *Forest Science* 31:557-569.
- Baquedano, F.J., Valladares, F., Castillo, F.J. 2008. Phenotypic plasticity blurs ecotypic divergence in the response of *Quercus coccifera* and *Pinus halepensis* to water stress *European Journal of Forest Research* 127:495-506.
- Barbeta, A., Ogaya, R., Peñuelas, J. 2013. Dampening effects of long-term experimental drought on growth and mortality rates of a Holm oak forest. *Global Change Biology* 19:3133–3144.
- Bartlett, M.K., Scoffoni, C., Sack, L. 2012. The determinants of leaf turgor loss point and prediction of drought tolerance of species and biomes: a global meta-analysis. *Ecological Letters* 15: 393–405.
- Bhaskar, R., Valiente-Banuet, A., Ackerly, D.D. 2007. Evolution of hydraulic traits in closely related species pairs from mediterranean and non-mediterranean environments of North America. *New Phytologist* 176:718–726
- Blanch, J.-S., Peñuelas, J., Llusà, J. 2007. Sensitivity of terpene emissions to drought and fertilization in terpene-storing *Pinus halepensis* and non-storing *Quercus ilex*. *Physiologia Plantarum* 131:211–225.
- Bonito, A., Varone, L., Gratani, L. 2011. Relationship between acorn size and seedling morphological and physiological traits of *Quercus ilex* L. from different climates. *Photosynthetica* 49: 75-86.
- Bréda, N., Granier, A., Aussenac, G. 1995. Effects of thinning on soil and treewater relations, transpiration and growth in an oak forest (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.). *Tree Physiology* 15:295–306.
- Bréda, N., Huc, R., Granier, A., Dreyer, E. 2006. Temperate forest tree and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Annales des Sciences Forestières* 63:625–644.
- Brendel, O., Le Thiec, D., Scotti-Saintagne, C., Bodénès, C., Kremer, A., Guehl, J.-M. 2008. Quantitative trait loci controlling water use efficiency and related traits in *Quercus robur* L. *Tree Genetics and Genomes* 4: 263-278.
- Callaway, R.M., Mahall, B.E. 1996. Variation in leaf structure and function in *Quercus douglasii* trees differing in root architecture and drought history. *International Journal Plant Science* 157:129-135.
- Cano, F.J., Sánchez-Gómez, D., Rodríguez-Calcerrada, J., Warren, C.R., Gil, L., Aranda, I. 2013. Effects of drought on mesophyll conductance and photosynthetic limitations at different tree canopy layers. *Plant Cell and Environment* 36:1961–1980.
- Cañellas, I., San Miguel, A. 2000. Biomass of root and shoot systems of *Quercus coccifera* shrublands in Eastern Spain. *Annals of Forest Science* 57:803-810.

- Castell, C., Terradas, J., Tenhunen, J.D., 1994. Water relations, gas exchange, and growth of resprouts and mature plant shoots of *Arbutus unedo* L. and *Quercus ilex* L. *Oecologia* 98:201-211.
- Cavender-Bares, J., Holbrook, N.M. 2001. Hydraulic properties and freezing-induced cavitation in sympatric evergreen and deciduous oaks with contrasting habitats. *Plant Cell and Environment* 24:1243–1256.
- Cavender-Bares, J., Kitajima, K., Bazzaz, F.A. 2004. Multiple trait associations in relation to habitat differentiation among 17 Floridian oak species. *Ecological Monographs* 74:635–662
- Chirino, E., Bellot, J., Sánchez, J.R. 2011. Daily sap flow rate as an indicator of drought avoidance mechanisms in five Mediterranean perennial species in semi-arid southeastern Spain. *Trees Structure and Function* 25: 593–606.
- Choat, B., Jansen, S., Brodribb, T.J., Cochard, H., Delzon, S., Bhaskar, R., Bucci, S.J., Field, T.S., Gleason, S.M., Hacke, U.G., Jacobsen, A.L., Lens, F., Maherali, H., Martínez-Vilalta, J., Mayr, S., Mencuccini, M., Mitchell, P.J., Nardini, A., Pittermann, J., Pratt, R.B., Sperry, J.S., Westoby, M., Wright, I.J., Zanne, A.E. 2012. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature* 491:752–755.
- Corcuera, L., Camarero, J.J., Gil-Pelegrín, E. 2002. Functional groups in *Quercus* species derived from the analysis of pressure-volume curves. *Trees-Structure and Function* 16:465-472.
- Corcuera, L., Camarero, J.J., Gil-Pelegrín, E. 2004. Effects of a severe drought on *Quercus ilex* radial growth and xylem anatomy. *Trees Structure and Function* 18:83–92
- Corcuera, L., Camarero, J.J., Sisó, S., Gil-Pelegrín, E. 2006. Radial-growth and wood-anatomical changes in overaged *Quercus pyrenaica* coppice stands: functional responses in a new Mediterranean landscape. *Trees Structure and Function* 20: 91–98
- David, T.S., M.O. Henriques, C. Kurz-Besson, J. Nunes, F. Valente, M. Vaz, J.S. Pereira, R. Siegwolf, M.M. Chaves, L.C. Gazarini, David. J.S. 2007. Water-use strategies in two co-occurring Mediterranean evergreen oaks: surviving the summer drought. *Tree Physiology* 27: 793-803.
- David, T.S., Pinto, C.A., Nadezhkina, N., Kurz-Besson, C., Henriques, M.O., Quilhó, T., Cermak, J., Chaves, M.M., Pereira, J.S., David, J.S. 2013. Root functioning, tree water use and hydraulic redistribution in *Quercus suber* trees: A modeling approach based on root sap flow. *Forest Ecology and Management* 307: 136–146.
- Drexhage, M., Colin, F. 2003. Effects of browsing on shoots and roots of naturally regenerated sessile oak seedlings. *Annals of Forest Science* 60: 173-178.
- Epron, D., Dreyer, E. 1996. Starch and soluble carbohydrates in leaves of water-stressed oak saplings. *Annales des Sciences Forestières*. 53:263–268.
- Epron, D., Dreyer, E., Breda, N. 2002. Photosynthesis of oak trees [*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.] during drought under field conditions: diurnal course of net CO₂ assimilation and photochemical efficiency of photosystem II. *Plant, Cell and Environment* 15:809–820.
- Forner, A., Aranda, I., Granier, A., Valladares, F. (en prensa). Differential impact of the most extreme drought event over the last half century on growth and sap flow in two coexisting Mediterranean trees. *Plant Ecology* DOI 10.1007/s11258-014-0351-x)
- Fotelli, M.N., Radoglou, K.M., Constantinidou, H-I.A. 2000. Water stress responses of seedlings of four Mediterranean oak species. *Tree Physiology* 20: 1065-1075.
- García-Plazaola, J.I., Faria, T., Abadía, J., Abadía, A., Chaves, M.M., Pereira, J.S. 1997. Seasonal changes in xanthophyll composition and photosynthesis of cork oak (*Quercus suber* L.) leaves under mediterranean climate. *Journal of Experimental Botany* 48:1667-1674.
- García-Plazaola, J.I., Hernández, A., Errasti, E., Becerril, J.M. 2002. Occurrence and operation of the lutein epoxide cycle in *Quercus* species. *Functional Plant Biology* 29:1075 – 1080.
- Gebre, M.G., Tschaplinski, T.J. 2002. Solute accumulation of chestnut oak and dogwood leaves in response to throughfall manipulation of an upland oak forest. *Tree Physiology* 22:251–260.
- Gebre, G.M., Tschaplinski, T.J., Shirshac, T.L. 1998. Water relations of several hardwood species in response to throughfall manipulation in an upland oak forest during a wet year. *Tree Physiology* 18:299-305.
- Gieger, T., Thomas, F.M. 2002. Effects of defoliation and drought stress on biomass partitioning and water relations of *Quercus robur* and *Quercus petraea*. *Basic and Applied Ecology* 3: 171-181.
- Gil-Pelegrín, E., I. Aranda, J.J. Peguero-Pina, A. Vilagrosa. 2005. El continuo suelo-planta-atmósfera como un modelo integrador de la ecofisiología forestal. *Investigación Agraria. Sistemas y Recursos Forestales* 14:358-370
- Gimeno, T.E., Pías, B., Lemos-filho, J. P., Valladares, F. 2009. Plasticity and stress tolerance override local adaptation in the responses of Mediterranean Holm oak seedlings to drought and cold. *Tree Physiology* 29:87-98.
- Gómez-Aparicio, L., Pérez-Ramos, I.M., Mendoza, I., Matías, L., Quero, J.L., Castro, J., Zamora, R., Marañón, T. 2008. Oak seedling survival and growth along resource gradients in Mediterranean forests: implications for regeneration in current and future environmental scenarios. *Oikos* 117: 1683-1699
- Gouveia, A.C., Freita, H. 2009. Modulation of leaf attributes and water use efficiency in *Quercus suber* along a rainfall gradient. *Trees Structure and Function* 23:267–275.
- Grant, O.M., Tronina, L., Ramalho, J.C., Kurz Besson, C., Lobo-Do-Vale, R., Santos Pereira, J., Jones, H.G., Chaves, M.M. 2010. The impact of drought on leaf physiology of *Quercus suber* L. trees: comparison of an extreme drought event with chronic rainfall reduction. *Journal Experimental Botany* 61:4361-4371.
- Gratani, L., Meneghini, M., Pesoli, P., Crescente, M.F. 2003. Structural and functional plasticity of *Quercus ilex* seedlings of different provenances in Italy. *Trees, Structure and Function* 17:515–521
- Hansen, U., Schneiderheinze, J., Stadelmann, S., Rank, B. 2003. The α -tocopherol content of leaves of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) variation over the growing season and among the vertical light gradient in the canopy. *Journal of Plant Physiology* 160:91–96.
- Hinckley, T.M., Duhme, F., Hinckley, A.R., Richter, H. 1983. Drought relations of shrub species: assessment of the mechanisms of drought resistance. *Oecologia* 59:344-350.
- Ishikawa, C.M., Bledsoe, C.S. 2000. Seasonal and diurnal patterns of soil water potential in the rhizosphere of blue oaks: evidence for hydraulic lift. *Oecologia* 125:459-465.
- Jackson, R.B., Canadell, J., Ehleringer, J.R., Mooney, H.A., Sala, O.E., Schulze, E.-D. 1996. A global analysis of root distributions for terrestrial biomes. *Oecologia* 108: 389-411.
- Jacobsen, A.L., Pratt, R.B., Ewers, F.W., Davis, S.D. 2007. Cavitation resistance among 26 Chaparral species of southern California. *Ecological Monographs* 77:99–115.
- Johnson, P.S., Shifley, S.R., Rogers, R., 2002. *The Ecology and Silviculture of Oaks*. CABI Publishing, New York, USA.
- Kitao, M., Kitaoka, S., Komatsu, M., Utsugi, H., Tobita, H., Koike, T., Maruyama, Y. 2012. Leaves of Japanese oak (*Quercus mongolica* var. *crispula*) mitigate photoinhibition by adjusting electron transport capacities and thermal energy dissipation along the intra-canopy light gradient. *Physiologia Plantarum* 146:192–204.
- Kruger, E.L., Reich, P.B. 1993. Coppicing alters ecophysiology of *Quercus rubra* saplings in Wisconsin forest openings. *Physiologia Plantarum* 89:741–750.
- Kolb, T.E., Stone, J.E. 2000. Differences in leaf gas exchange and water relations among species and tree sizes in an Arizona pine–oak forest. *Tree Physiology* 20:1-12.
- Kurz-Besson, C., Otiño, D., Lobo-do-Vale, R., Siegwolf, R., Schmidt, M., Herd, A., Nogueira, C., David, T.S., David, J.S., Tenhunen, J., Pereira, J.S., Chaves, M. 2006. Hydraulic lift in cork oak trees in a savannah-type Mediterranean ecosystem and its contribution to the local water balance. *Plant Soil* 282:361–378.
- Larcher, W. 1960. Transpiration and photosynthesis of detached leaves and shoots of *Quercus pubescens* and *Quercus ilex* during desiccation under standard conditions. *Bulletin of the Research Council of Israel* 8D, 213-224.
- Levitt, J. 1972 *Response of Plants to Environmental Stresses*. Academic Press, New York and London.
- Limousin, J.-M., Longepierre, D., Huc, R., Rambal, S., 2010a. Change in hydraulic traits of Mediterranean *Quercus ilex* subjected to long-term throughfall exclusion. *Tree Physiology* 30: 1026-1036.
- Limousin, J.-M., Misson L., Lavoit A.-V., Martin N.K., Rambal S., 2010b. Do photosynthetic limitations of evergreen *Quercus ilex* leaves change with long-term increased drought severity? *Plant Cell and Environment* 33:863-875.
- Mahall, B.E., Tyler, C.M., Cole, E.S., Mata, C. 2009. A comparative study of oak (*Quercus*, Fagaceae) seedling physiology during summer drought in southern California. *American Journal of Botany* 96: 751–761.

- Maherali, H., Moura, C.F., Caldeira, M.C., Wilson, C.J., Jackson, R.B. 2006. Functional coordination between leaf gas exchange and vulnerability to xylem cavitation in temperate forest trees. *Plant Cell and Environment* 29:571–583.
- Manos, P.S., Stanford, A.M. 2001. The historical biogeography of Fagaceae: tracking the Tertiary history of temperate and subtropical forests of the northern hemisphere. *Int. J. Plant Sci.* 162 (6 Suppl.): s77–s93.
- Martínez-Vilalta, J., Ester, P., Oliveras, P., Piñol, J. 2002. Xylem hydraulic properties of roots and stems of nine Mediterranean woody species. *Oecologia* 133:19–29.
- Martin-StPaul, N.K., Limousin, J.M., Vogt-Schlib, H., Rodríguez-Calcerrada, J., Rambal, S., Longepierre, D., Misson, L. 2013. The temporal response to drought in a Mediterranean tree: comparing a regional precipitation gradient and a throughfall exclusion experiment. *Global Change Biology* 19:2413–2426.
- Matzner, S.L., Rice, K.J., Richards, J.H. 2001. Intra-specific variation in xylem cavitation in interior live oak (*Quercus wislizenii*). *Journal of Experimental Botany* 52:783–789.
- Mediavilla, S., Escudero, A. 2004. Stomatal responses to drought of mature trees and seedlings of two co-occurring Mediterranean oaks. *Forest Ecology and Management* 187: 281–294.
- Mediavilla, S., Escudero, A. 2010. Differences in biomass allocation patterns between saplings of two co-occurring Mediterranean oaks as reflecting different strategies in the use of light and water. *European Journal of Forest Research* 129: 697–706.
- Mokany, K., Raison, R., Prokushkin, A.S. 2006. Critical analysis of root:shoot ratios in terrestrial biomes. *Global Change Biology* 12:84–96.
- Momen, B., Menke, J.W., Welker, J.M. 1992. Tissue water relations *Quercus wislizenii* seedlings: drought resistance in a California evergreen oak. *Acta Oecologica* 13:127–136.
- Nadezhkina, N., David, T.S., David, J.S., Ferreira, M.I., Dohnal, M., Tesar, M., Gartner, K., Leitgeb, E., Nadezhdin, V., Cermak, J., Jimenez, M.S., Morales, D., 2010. Trees never rest: the multiple facets of hydraulic redistribution. *Ecohydrology* 3, 431–444.
- Niinemets, Ü. 2010. Responses of forest trees to single and multiple environmental stresses from seedlings to mature plants: Past stress history, stress interactions, tolerance and acclimation. *Forest Ecology and Management* 260:1623–1639.
- Nogués, I., Llusà, J., Ogaya, R., Munné-Bosch, S., Sardans, J., Peñuelas, J., Loreto, F. 2014. Physiological and antioxidant responses of *Quercus ilex* to drought in two different seasons. *Plant Biosystems* 148:268–278.
- Ogaya, R., Peñuelas, J. 2008. Changes in leaf $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ for three Mediterranean tree species in relation to soil water availability. *Acta Oecologica* 34:331–338.
- Ogaya, R., Peñuelas, J., Asensio, D., Llusà, J. 2011. Chlorophyll fluorescence responses to temperature and water availability in two co-dominant Mediterranean shrub and tree species in a long-term field experiment simulating climate change. *Environmental and Experimental Botany* 73:89–93.
- Oufir, M., Schulz, N., Vallikhan, P.S.S., Wilhelm, E., Burg, K., Hausman, J.-F., Hoffmann, L., Guignard, C. 2009. Simultaneous measurement of proline and related compounds in oak leaves by high-performance ligand-exchange chromatography and electrospray ionization mass spectrometry for environmental stress studies. *Journal of Chromatography A* 1216:1094–1099.
- Parker, W.C., Pallardy, S.G., Hinckley, T.M., Teskey, R.O. 1982. Seasonal changes in tissue water relations of three woody species of the *Quercus-Carya* forest type. *Ecology* 63: 1259–1267.
- Passarinho, J.A., Lamosa, P., Baeta, J.P., Santos, H., Ricardo, C.P., 2006. Annual changes in the concentration of minerals and organic compounds of *Quercus suber* leaves. *Physiologia Plantarum* 127:100–110.
- Pérez-Ramos, I., Rodríguez-Calcerrada, J., Ourcival, J.-M., Rambal, S. 2013. *Quercus ilex* recruitment in a drier world: a multi-stage demographic approach. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 15: 106–117.
- Peguero-Pina, J.J., Gil-Pelegrín, E., Morales, F. 2013. Three pools of zeaxanthin in *Quercus coccifera* leaves during light transitions with different roles in rapidly reversible photoprotective energy dissipation and photoprotection. *Journal of Experimental Botany* 64:1649–1661.
- Pinto, C.A., David, J.S., Cochard, H., Caldeira, M.C., Henriques, M.O., Quilhó, T., Paço, T.A., Pereira, J.S., David, T.S. 2012. Drought-induced embolism in current-year shoots of two Mediterranean evergreen oaks. *Forest Ecology and Management* 285: 1–10.
- Poyatos, R., Llorens, F., Piñol, J., Rubio, C. 2008. Response of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and pubescent oak (*Quercus pubescens* Willd.) to soil and atmospheric water deficits under Mediterranean mountain climate. *Annals of Forest Science* 65: 368.
- Prévosto, B., Monnier, Y., Ripert, C., Fernández, C. 2011. Can we use shelterwoods in Mediterranean pine forests to promote oak seedling development? *Forest Ecology and Management* 262:1426–1433.
- Quero, J.L., Villar, R., Marañón, T., Zamora, R. 2006. Interactions of drought and shade effects on seedlings of four *Quercus* species: physiological and structural leaf responses. *New Phytologist* 170:819–834.
- Querejeta, J.L., Egerton-Warburton, L.M., Allen, M.F. 2007. Hydraulic lift may buffer rhizosphere hyphae against the negative effects of severe soil drying in a California Oak savannah. *Soil Biology and Biochemistry* 39:409–417.
- Ramírez-Valiente, J.A., Valladares, F., Gil, L., Aranda, I. 2009a. Population differences in juvenile survival under increasing drought are mediated by seed size in cork oak (*Quercus suber* L.). *Forest Ecology and Management* 257: 1676–1683.
- Ramírez-Valiente, J.A., Lorenzo, Z., Soto, A., Valladares, F., Gil, L., Aranda I. 2009b. Elucidating the role of genetic drift and directional natural selection in genetic differentiation of cork oak (*Quercus suber* L.) Molecular Ecology. 18: 3803–3815
- Ramírez-Valiente, J.A., Sánchez-Gómez, D., Valladares, F., Aranda, I. 2010. Phenotypic plasticity and local adaptation in leaf ecophysiological traits of thirteen contrasting cork oak populations under different water availabilities. *Tree Physiology* 30:618–627
- Ramírez-Valiente, J.A., Valladares, F., Delgado, A., Granados, S., Aranda, I. 2011. Factors affecting cork oak growth under dry conditions: local adaptation and contrasting additive genetic variance within populations. *Tree Genetics and Genomes* 5: 285–295.
- Rodríguez-Calcerrada, J., Pardos, J.A., Gil, L., Aranda, I. 2007. Summer field performance of *Quercus petraea* (Matt.) Liebl and *Quercus pyrenaica* Willd seedlings, planted in three sites with contrasting canopy cover. *New Forests* 33: 67–80.
- Rodríguez-Calcerrada, J., Pardos, J.A., Aranda, I. 2010. Contrasting responses facing peak drought in seedlings of two co-occurring oak species. *Forestry* 83: 369–378.
- Rodríguez-Calcerrada, J., Shahin, O., del Rey, M.C., Rambal, S. 2011a. Opposite changes in leaf dark respiration and soluble sugars with drought in two Mediterranean oaks. *Functional Plant Biology* 38:1004–1015.
- Rodríguez-Calcerrada, J., Nanos, N., Aranda, I. 2011b. The relevance of seed size in modulating leaf physiology and early plant performance in two tree species. *Trees Structure and Function* 25: 873–884.
- Rodríguez-Calcerrada, J., Jaeger, C., Limousin, J.M., Ourcival, J.M., Joffre, R., Rambal, S., 2011c. Leaf CO_2 efflux is attenuated by acclimation of respiration to heat and drought in a Mediterranean tree. *Functional Ecology* 25:983–995.
- Roussel, M., Le Thiec, D., Montpied, P., Ningre, N., Guehl, J.-M., Brendel, O. 2009. Diversity of water use efficiency among *Quercus robur* genotypes: contribution of related leaf traits. *Annals Forest Science* 66: 408
- Salleo, S., Lo Gullo, M.A. 1990. Sclerophylly and plant water relations in three Mediterranean *Quercus* species. *Annals of Botany*. 65:259–270.
- Shifley, S.R., Fan, Z., Kabrick, J.M., Jensen, R.G. 2006. Oak mortality risk factors and mortality estimation. *Forest Ecology and Management* 229:16–26.
- Spieß, N., Oufir, M., Matušíková, I., Stierschneider, M., Kopecky, D., Homolk, A., Burg, K., Fluch, S., Hausman, J.-F., Wilhel, E. 2012. Ecophysiological and transcriptomic responses of oak (*Quercus robur*) to long-term drought exposure and rewatering. *Environmental and Experimental Botany* 77:117–126.
- Staudt, M., Mir, C., Joffre, R., Rambal, S., Bonin, A., Landais, D., Lumaret, R. 2004. Isoprenoid emissions of *Quercus* spp. (*Q. suber* and *Q. ilex*) in mixed stands contrasting in interspecific genetic introgression. *New Phytologist* 163:573–584.
- Tardieu, F., Simonneau, 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.
- Tyree, M.T., Cochard, H. 1996. Summer and winter embolism in oak – impact on water relations. *Annales des Sciences Forestières* 53, 173–180.
- Tyree, M.T., Zimmermann, M.H., 2002. Xylem structure and the ascent of sap. In: Tyree, M.T. (Ed.), Springer Series in Wood Science, second ed. Springer-Verlag, Berlin pp 283

- Uri, M., Porté, A.J., Cochard, H., Guengant, Y., Burrell, R., Delzon, S. 2013. Xylem embolism threshold for catastrophic hydraulic failure in angiosperm trees. *Tree Physiology* 33:672-683.
- Valladares, F., Chico, J., 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 Structure and Function* 16:395-403.
- Vilagrosa, A., Bellot, J., Vallejo, V.R., Gil-Pelegrín, E. 2003. Cavitation, stomatal conductance, and leaf dieback in seedlings of two co-occurring Mediterranean shrubs during an intense drought. *Journal of Experimental Botany* 54:2015-2024.
- Vilagrosa, A., Chirino, E., Peguero-Pina, J.J., Barigah, T.S., Cochard, H., Gil-Pelegrín, E. 2012. Xylem cavitation and embolism in plants living in water-limited ecosystems. In: R. Aroca (ed.). *Plant Responses to Drought Stress*. Pp 63-109. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Wolkerstorfer, S.V., Wonisch, A., Stankova, T., Tsvetkova, N., Tausz, M. 2011. Seasonal variations of gas exchange, photosynthetic pigments, and antioxidants in Turkey oak (*Quercus cerris* L.) and Hungarian oak (*Quercus frainetto* Ten.) of different age. *Trees Structure and Function* 25:1043-1052.
- Zhou, Z.K. 1992. Origin, phylogeny and dispersal of *Quercus* from China. *Acta Botanica Yunnanica* 14:227-236.