

Diversidad funcional de rasgos radiculares y grado de micorrización de especies leñosas mediterráneas a lo largo de un gradiente de disponibilidad de recursos edáficos

NAVARRO-FERNÁNDEZ, C.M.¹, DE LA RIVA, E.G.², VERA, J.R.¹, TOSTO, A.², OLMO, M.², PÉREZ-RAMOS, I.M.¹, VILLAR, R.² y MARAÑÓN, T.¹

¹ Instituto de Recursos Naturales y Agrobiología de Sevilla, CSIC, 41012, Sevilla (España)

² Área de Ecología, Facultad de Ciencias, Universidad de Córdoba, 14071 Córdoba (España)

Resumen

La diversidad de rasgos funcionales favorece la coexistencia de especies en la comunidad y confiere resiliencia al sistema forestal. Las plantas han desarrollado diferentes estrategias de adaptación a la escasez de agua y nutrientes en el suelo, que se reflejan en los rasgos funcionales de sus raíces y en el grado de asociación con hongos formadores de micorrizas. En el presente trabajo se estudian las diferencias en los rasgos funcionales del sistema radical: contenido en materia seca (RDMC), longitud específica radical (SRL), área específica radical (SRA), densidad radical (TMDR) y diámetro medio (AD) en las raíces finas de 100 plantas pertenecientes a 23 especies leñosas, utilizando el software "Winrhizo". Para las mismas plantas se evaluó el grado de micorrización de hongos ecto-, ectendo- y endomicorrícicos. Las plantas se muestrearon en tres parcelas de Sierra Morena (Córdoba), siguiendo un gradiente topográfico. Se midió la cobertura de cada especie en cada una de las parcelas para calcular la media ponderada (CWM) de cada rasgo a nivel de comunidad. Los resultados de este estudio muestran la diversidad de estrategias funcionales (asociadas al sistema radical) a nivel de especie y a nivel de comunidad en relación a la disponibilidad de recursos en el suelo.

Palabras clave

Bosque mediterráneo, Ecología funcional, micorrizas, raíces, sistema radical. 1.

1. Introducción

La capacidad de una planta para crecer y reproducirse bajo determinadas condiciones está relacionada con la posesión de determinados rasgos funcionales (morfológicos y/o fisiológicos), que reflejan una adaptación a las condiciones del medio (LAVOREL et al., 1997). La disponibilidad de recursos (fundamentalmente luz, agua y nutrientes) es uno de los principales factores que dirige la selección de estrategias funcionales (PÉREZ-RAMOS et al., 2012). Existen dos tipos fundamentales de estrategias funcionales en las plantas: adquisición y conservación de los recursos (GRIME et al., 1997). El interés por el estudio de los rasgos funcionales ha aumentado en los últimos años, tanto para comprender las adaptaciones de las plantas al medio, como para entender y predecir la estructura de la comunidad y el funcionamiento del ecosistema (GARNIER et al., 2004; WRIGHT et al., 2005). Existe una gran variedad de estudios sobre la implicación de rasgos de la parte aérea en las estrategias funcionales de las especies (GARNIER et al., 2004; DOMÍNGUEZ, et al., 2012), pero los rasgos funcionales de la parte subterránea han sido mucho menos explorados in situ, a pesar de su conocida implicación en la adquisición de nutrientes y agua (MARKESTEIJN & POORTER, 2009; HERNÁNDEZ et al., 2010). A pesar de que estudios recientes han extrapolado el paradigma entre adquisición y conservación de recursos a la parte subterránea

de la planta (FRESCHET et al. 2010; PÉREZ-RAMOS et al. 2012), su correspondencia con la parte aérea a veces revela resultados inconsistentes (WITHINGTON et al. 2006; LIU et al. 2010).

Por otro lado, los organismos que viven en el suelo, en especial los hongos formadores de micorrizas, juegan un papel fundamental en la adquisición de recursos interaccionando directa o indirectamente con las plantas y determinando la composición de la comunidad vegetal. La micorriza es una simbiosis mutualista hongo-raíz, presente en casi todos los ecosistemas terrestres (SMITH & READ, 2008). El establecimiento de la micorriza no sólo resulta ventajoso para la planta y el hongo, sino que también afecta al ecosistema en su conjunto: facilitan la captación de nutrientes (como P, N, Ca y K) y agua por parte de la planta, producen fitohormonas que favorecen el enraizamiento, protegen a la planta del impacto negativo de los estreses ambientales y patógenos, además de mejorar la estructura y calidad del suelo (RILLIG & MUMMEY, 2006; LEHTO & ZWIAZEK, 2011, NAVARRO-FERNÁNDEZ et al., 2011). Particularmente, las micorrizas se postulan como uno de los factores más influyentes en el mantenimiento de la diversidad, estabilidad y productividad de la cubierta vegetal (VAN DER HEIJDEN et al., 2006). Las micorrizas pueden clasificarse en tres grandes grupos: 1) ectomicorrizas (ECM), asociadas a muchos árboles y arbustos de interés forestal; 2) ectendomicorrizas (ECTENDO), que aparecen en algunos géneros específicos como *Arbutus*, *Monotropa* y *Pinus*; y 3) endomicorrizas, que pueden subdividirse a su vez en: orquidoides (presentes en orquídeas), ericoides (en especies como *Erica*, *Rhododendron*, *Calluna*, etc.) y arbusculares (HMA), que son las más extendidas al estar presentes en más del 80% de las especies vegetales (SMITH & READ, 2008). En determinados casos, existen plantas que tienen la capacidad de formar tanto ectomicorrizas como endomicorrizas. Recientemente se ha observado que cambios en la disponibilidad hídrica pueden provocar grandes variaciones en el estado micorrícico de las plantas. Las raíces de ciertas especies, como es el caso de algunos *Quercus*, *Alnus*, *Salix*, o *Populus* pueden pasar de estar predominantemente colonizadas por ECM durante periodos húmedos a estar predominantemente colonizadas por HMA durante periodos de sequía severa (QUEREJETA et al., 2009).

Existen estudios que demuestran la relación entre la formación de micorrizas y la estructura y morfología de la raíz (CRUZ et al., 2008). Por este motivo, resulta muy interesante profundizar en el estudio de las relaciones entre las estrategias funcionales del sistema radicular de las plantas y su grado de micorrización, teniendo en cuenta la disponibilidad de recursos del medio. En general sería esperable encontrar un menor grado de dependencia de hongos micorrícicos en aquellas especies o grupos de especies que posean sistemas radicales con caracteres relacionados con una estrategia más adquisitiva de recursos; es decir con altos valores de área específica radical (SRA) y longitud específica radical (SRL) y bajos valores de contenido en materia seca (RDMC) y densidad radical (TMDR). Aunque hay que matizar que no siempre valores de colonización bajos implican una baja dependencia micorrícica (SMITH & READ, 2008).

Las micorrizas actúan a modo de sistema radical complementario, ayudando a la planta a adquirir nutrientes minerales, especialmente P y N, así como recursos hídricos (BAREA et al., 2011). Por tanto, la medida de parámetros foliares como las señales isotópicas C13 y N15, así como la concentración de P pueden ser de gran utilidad para entender la relación funcional entre raíz y planta completa. El contenido en el isótopo C13 es una medida

integral de la eficiencia del uso de agua (DAWSON et al., 2002). La abundancia natural del isótopo N15 en la planta puede verse influenciada por la colonización micorrícica, la variación temporal y espacial de la disponibilidad de N, y los cambios en la demanda de N por la planta. En el caso concreto de las plantas micorrizadas, se produce un empobrecimiento de N15 en los tejidos (HOBBIE & HÓGBERG, 2012; DAWSON et al., 2002). Por último, el P en hoja está relacionado con la capacidad fotosintética y puede variar según la disponibilidad de P y N en el suelo, de forma que aumenta en plantas micorrizadas frente a las no micorrizadas, sobre todo en condiciones limitantes de P (SMITH & READ, 2008).

Las micorrizas generan un micelio externo que comunica entre sí las plantas, creando una red de relaciones complejas que influye en la diversidad y composición de las comunidades vegetales (VAN DER HEIJDEN, 2006; BAREA et al. 2011). Por este motivo, es interesante conocer la variabilidad de los rasgos radiculares y el grado de micorrización a nivel de comunidad (GARNIER et al., 2004).

2. Objetivos

El objetivo general del estudio consiste en explorar la variedad de estrategias funcionales del sistema radicular y su grado de asociación con hongos formadores de micorrizas en comunidades leñosas de bosque mediterráneo a lo largo de un amplio gradiente de disponibilidad de recursos en el suelo. Los objetivos específicos son: i) comprobar si existe un patrón espacial de los rasgos funcionales radiculares, el grado de micorrización, las señales isotópicas de C13 y N15, y la concentración de P en hoja a lo largo de un gradiente ambiental, tanto a nivel de especie como de comunidad; y ii) investigar la relación entre la simbiosis micorrícica de las plantas de estudio y la variación de sus rasgos radiculares.

3. Metodología

El estudio fue llevado a cabo en Sierra Morena, en la pendiente Sur del monte "El Molinillo" de la sierra de Córdoba, en la primavera de 2012. El área está caracterizada por un clima tipo mediterráneo con una temperatura media anual de 17,6°C y precipitación media de 536 mm (datos AEMET para 1971-2000). Se seleccionaron tres parcelas siguiendo un gradiente topográfico con diferentes condiciones de disponibilidad de nutrientes y agua. Se denominaron "zona alta" (A) "zona media" (M) y "zona baja" (B), estando la zona baja localizada cerca de un curso de agua (río Guadiato). Se tomaron cuatro muestras de suelo por parcela, midiendo profundidad, reserva hídrica (g/cm³), textura, pHagua (1:2,5), materia orgánica (MO), N Kjeldahl y nutrientes asimilables (P Olsen, K, Ca, y Mg) según la metodología descrita en DOMÍNGUEZ et al. (2012).

Se registró la composición de especies leñosas y se midió su cobertura relativa en cada zona. Se dispusieron cuatro transectos de 20 metros y se seleccionó el conjunto de especies que representaban el 90 % del total de cobertura para cada parcela. Para cada especie, se seleccionaron cuatro individuos adultos sanos. Se extrajeron muestras radiculares de cada uno mediante excavación y seguimiento de raíces unidas a la base del tronco. Se guardaban en bolsas con papel húmedo y se almacenaron a 4°C hasta que fueran procesadas. Se separó la fracción fina (< 2 mm) de cada sistema radicular en fresco para medir una selección de rasgos funcionales (HUMMEL et al. 2007). Se escanearon con escáner Epson V700 Photo y las imágenes se analizaron con el software Winrhizo 2009 (Regent Instruments Inc., Quebec,

Canadá). Los rasgos funcionales radiculares elegidos fueron: contenido en materia seca (cociente entre peso seco y peso saturado, RDMC, mg g⁻¹), densidad de raíz (TMDR, g cm⁻³), longitud específica radicular (SRL, m g⁻¹), área específica radicular (SRA, m² g⁻¹) y diámetro medio (AD, mm).

En cada muestra de raíces se estimó además el porcentaje de micorrización. Para estudiar la colonización por hongos formadores de micorriza arbuscular (HMA) y ectomicorriza (ECTENDO) se hizo una digestión de las raíces con KOH (10%) y una tinción posterior con azul tripán (0,05% en ácido láctico) siguiendo el método modificado de PHILIPS & HAYMAN (1970). La cuantificación se hizo a través del método descrito por TROUVELOT et al. (1986). El porcentaje de colonización por hongos ectomicorrízicos (ECM) se hizo en raíces no teñidas usando el método de conteo por intersección en cuadrícula (BRUNDRETT et al., 1996). Los valores de los rasgos funcionales radiculares y el porcentaje de micorrización de los cuatro individuos (replicados) se promediaron por especie. Adicionalmente, se hizo una estimación a nivel de comunidad (GARNIER et al., 2004), siguiendo dos métodos. Por un lado, se calculó la media de la comunidad usando los datos de todas las especies (media sin ponderar) y por otro se calculó una media ponderada en función de la contribución relativa de las diferentes especies a la comunidad según su cobertura (CWM, del inglés community weighted means).

Para el análisis isotópico de C13 y N15 en hoja, se utilizó un Analizador Elemental Flash HT Plus acoplado mediante la interface Conflo IV a un espectrómetro de masas de flujo continuo Delta-V advantage (Thermo Fisher Scientific, Bremen, Alemania). El P en hoja se determinó tras una digestión ácida por ICP-OES.

Las diferencias en los parámetros del suelo entre las parcelas se testaron por medio de un ANOVA y el contraste de Tukey ($p < 0,05$). Las tendencias multivariantes en los rasgos radiculares de las especies, así como las relaciones entre rasgos morfológicos radiculares, grado de micorrización, y rasgos en hojas (isótopos de C y N, y concentración de P), se investigaron mediante un análisis de componentes principales (ACP). Todos los análisis se llevaron a cabo utilizando el programa estadístico SPSS 15.0 (SPSS Inc., Chicago, USA).

4.Resultado

Las propiedades físico-químicas en los suelos de las tres parcelas seleccionadas se muestran en la Tabla 1. Las parcelas de la zona alta y media del gradiente topográfico se caracterizaron por tener una textura franca, pH neutro, bajo P y considerable materia orgánica. En contraste, la parcela de la zona baja del gradiente tiene una textura franco-arenosa, un pH ligeramente básico, una mayor profundidad y reserva hídrica, y un mayor contenido en P y Ca.

Además de las variaciones encontradas en los parámetros edáficos, las tres zonas estaban bien diferenciadas por su composición florística (Tabla 2). Se seleccionaron un total de 23 especies leñosas, con sólo dos especies presentes en más de una parcela: la coscoja (Qc) en las zonas alta y media, y la adelfa (No) en las zonas media y baja. En la zona alta predominaba la coscoja (Qc) y el romero (Ro). Todas las especies, menos el madroño (Au), mostraron HMA, siendo la genista (Gh) la que tuvo el porcentaje mayor (55,4%). Tres de las especies tenían ECM, además de HMA, destacando el caso de la coscoja (Qc): 23,3% de

HMA y 57,9% de ECM. Por último, el madroño (Au) fue la única especie que mostró ectendomicorrizas.

Tabla 1. Parámetros físico-químicos en el suelo de cada una de las tres parcelas seleccionadas a lo largo de un gradiente topográfico (A: zona alta; M: zona media y B: zona baja). Para cada parámetro, los valores que comparten la misma letra, no son significativamente diferentes ($p < 0,05$)

Parámetro	A	M	B
Profundidad (cm)	46,5 ^b	59,0 ^{ab}	83,3 ^a
Reserva hídrica (g/cm)	0,16 ^b	0,21 ^{ab}	0,27 ^a
Textura	Franca	Franca	Franca-Arenosa
pH agua (1:2,5)	6,6 ^b	6,9 ^b	7,8 ^a
MO (%)	4,8 ²¹	4,6 ²¹	3,7 ^a
N (%)	0,18 ^a	0,19 ^a	0,16 ^a
P asimilable (mg/Kg)	1,3 ^a	3,1 ^a	12,0 ²¹
K asimilable (mg/Kg)	228,5 ^a	186,0 ^a	144,8 ^a
Ca asimilable (mg/Kg)	3022,5 ^b	3840,0 ^b	5272,5 ^a
Mg asimilable (mg/Kg)	519,3 ^a	626,0 ^a	290,3 ^b

En la zona media dominaba el agracejo (Phl) con casi un 50% de cobertura. Todas las especies tenían HMA y tres de ellas también ECM. La colonización por HMA y ECM de la coscoja (Qc) fue menor que en la zona alta. La adelfa (No) tuvo mayor micorrización tipo HMA que en la zona baja. También destacó el bajo porcentaje de colonización (9,3%) encontrado en el rusco (Ra) en comparación con las demás especies de su comunidad.

La vegetación de la zona baja estaba constituida por especies típicas de ribera, destacando el fresno (Fra) y el aliso (Ag) con más del 60% de la cobertura total. Todas las especies tenían HMA y dos de ellas tenían además ECM. El olmo (Um) alcanzó valores de 24,6% para HMA y de 55,3% para ECM, en contraste con las demás especies de la comunidad cuyo porcentaje de micorrización fue inferior al 21%.

La tendencia principal (43,01% de varianza, Figura 1) del análisis de componentes principales dispuso en el extremo negativo a las raíces con más superficie (SRA) y longitud (SRL) por unidad de biomasa que corresponden a las especies de ribera, mientras que en el extremo opuesto estaban las raíces más densas (>TMDR) con mayor contenido en materia seca (RDMC), correspondientes a especies como el labiérnago (Pha) de la zona alta y la cornicabra (Pt) de la zona media. Además, las raíces con alto SRA y SRL estaban asociadas con un alto contenido en N15 y P en la hoja, mientras que las raíces más densas (TMDR) presentaban mayor contenido en materia seca (RDMC) y valores superiores de C13 en hoja.

Las especies que presentaron mayor colonización por HMA estaban asociadas a raíces con mayores valores de TMDR y RDMC. La adelfa (No) mostró variaciones en sus parámetros radiculares y grado de micorrización según la zona en la que estaba presente. Sin embargo, la coscoja (Qc) no mostró diferencias entre-zonas en sus rasgos radiculares, pero sí en su porcentaje de micorrización. No se observó una tendencia clara en la relación entre micorrización por ECM y los rasgos radiculares. Las raíces con micorrización tipo ectendo- (solo una especie) mostraron valores intermedios en los rasgos radiculares. El rusco (Ra) presentó valores de diámetro medio de raíz (AD) elevados y una baja micorrización.

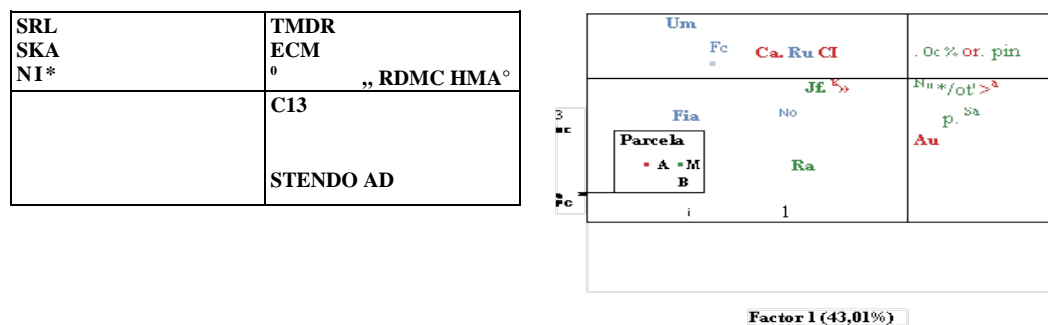
La distribución de rasgos radiculares y de porcentajes de micorrización a lo largo del gradiente topográfico siguió un patrón similar en los análisis llevados a cabo tanto a nivel de

especie como a nivel de comunidad (Tabla 3). La comunidad de la zona baja se caracterizó por tener SRL y SRA altos, y valores bajos de TMDR y RDMC, en comparación con las otras dos zonas. Las estimaciones de SRL, SRA y AD a nivel de comunidad no dependieron del método de cálculo usado (promedio de los valores de cada especie o bien promedio ponderado según la cobertura de cada una, CWM). Sin embargo, con las medias ponderadas de RDMC y TMDR se potenciaron las diferencias entre las zonas.

Tabla 2. Listado de las especies arbóreas y arbustivas seleccionadas para los muestreos en las tres parcelas de estudio, distribuidas a lo largo de un gradiente topográfico (A: zona alta; M: zona media y B: zona baja). Se indica la cobertura de cada especie dentro de cada parcela y su porcentaje medio de colonización por hongos endo- (HMA), ecto- (ECM) y ectendomicorrícicos (ECTENDO)

Parcela	Especie	Cód.	Cobertura (%)	HMA (%)	ECM (%)	ECTENDO (%)
A	<i>Arbutus unedo</i>	Au	5,6	0,0	0,0	45,1
	<i>Cistus albidus</i>	Ca	3,0	36,2	25,4	0,0
	<i>Cistus ladanifer</i>	Cl	11,2	24,0	47,4	0,0
	<i>Genista hirsuta</i>	Gh	14,1	55,4	0,0	0,0
	<i>Phillyrea angustifolia</i>	Pha	4,9	37,7	0,0	0,0
	<i>Quercus coccifera</i>	Qc	25,0	23,3	57,9	0,0
	<i>Rosmarinus officinalis</i>	Ro	33,1	31,8	0,0	0,0
	<i>Teucrium fruticans</i>	Tf	3,1	35,5	0,0	0,0
M	<i>Jasminum fruticans</i>	Jf	7,8	20,0	0,0	0,0
	<i>Myrtus communis</i>	Mc	3,0	33,6	8,0	0,0
	<i>Nerium oleander</i>	No	5,8	44,3	0,0	0,0
	<i>Phillyrea latifolia</i>	Phl	49,8	38,3	0,0	0,0
	<i>Pistacia lentiscus</i>	Pl	3,3	28,9	0,0	0,0
	<i>Pistacia terebinthus</i>	Pt	2,8	42,2	0,0	0,0
	<i>Quercus coccifera</i>	Qc	8,1	14,3	31,5	0,0
	<i>Quercus faginea</i>	Qf	2,9	22,2	30,3	0,0
	<i>Ruscus aculeatus</i>	Ra	5,0	9,3	0,0	0,0
	<i>Smilax aspera</i>	Sa	2,9	29,6	0,0	0,0
	<i>Viburnum tinus</i>	Vt	8,6	37,2	0,0	0,0
B	<i>Alnus glutinosa</i>	Ag	29,9	11,7	0,4	0,0
	<i>Ficus carica</i>	Fc	11,1	1,7	0,0	0,0
	<i>Fraxinus angustifolia</i>	Fra	33,6	6,7	0,0	0,0
	<i>Nerium oleander</i>	No	7,9	20,4	0,0	0,0
	<i>Rubus ulmifolius</i>	Ru	9,6	11,6	0,0	0,0
	<i>Ulmus minor</i>	Um	7,8	24,6	55,3	0,0

En cuanto a la colonización por HMA, se observó una mayor micorrización en las zonas alta y media comparada con la baja. Esta tendencia era consistente a nivel de comunidad tanto con las media ponderadas (CWM) como sin ponderar (Tabla 3). La comunidad de la zona alta tuvo un porcentaje de ECM mayor que las otras dos zonas, y esta diferencia estaba reforzada con los valores ponderados por la abundancia.



Factor 1 (43,01%)

Figura 1. Análisis de componentes principales (ACP) que relaciona los rasgos funcionales radiculares (SRL, SRA, TMDR, RDMC, AD), con porcentajes de micorrización (HMA, ECM y ECTENDO) y determinados parámetros medidos en hoja (C13, N15 y P). En la figura de la izquierda se muestran las variables y en la derecha las especies de árboles y matorrales (ver códigos en Tabla 2)

Los valores de C13 fueron más negativos en la zona baja, en comparación con las otras dos zonas. Las medidas de N15 fueron negativas en la zona alta, cercanas a cero en la zona media, y positivas en la zona baja. Se observó una concentración mayor de P en hoja en la zona baja en comparación con las otras dos zonas. Las tendencias entre-zonas en los rasgos foliares a nivel de comunidad fueron similares independientemente del cálculo, con o sin ponderar por la cobertura relativa.

5. Discusión

Tabla 3. Valores a nivel de comunidad de los rasgos funcionales radiculares, porcentaje de micorrización y los parámetros medidos en hoja en las tres zonas estudiadas. Se muestran las medias (sin ponderar) y las medias ponderadas por la cobertura relativa de cada especie

		Media de la comunidad sin ponderar			Media ponderada por la cobertura relativa		
		Alta	Media	Baja	Alta	Media	Baja
Rasgos radiculares	SRL (m g⁻¹)	12,9	9,4	20,6	13,6	9,6	21,9
	SRA (m² kg⁻¹)	16,5	14,3	24,6	17,1	13,9	27,0
	RDMC (mg g⁻¹)	356,3	355,0	241,2	348,4	369,2	227,6
	TMDR (g cm⁻³)	0,60	0,61	0,45	0,59	0,65	0,40
	AD (mm)	0,44	0,54	0,42	0,44	0,50	0,44
Porcentaje de micorrización	HMA	30,5	29,08	12,8	30,9	32,6	10,6
	ECM	16,3	6,35	9,3	20,6	3,7	4,5
	ECTENDO	5,6	0,0	0,0	2,5	0,0	0,0
Parámetros medidos en hoja	δC¹³ (‰)	-27,6	-28,3	-30,1	-27,1	-28,1	-29,9
	δN¹⁵ (‰)	-2,2	-0,2	7,1	-2,2	-0,4	6,5
	P (%)	0,12	0,11	0,17	0,11	0,10	0,17

Los parámetros físico-químicos del suelo mostraron que las parcelas seleccionadas seguían un gradiente amplio de disponibilidad de recursos y agua. Las zonas alta y media tuvieron mayor semejanza entre ellas que con la zona baja donde la disponibilidad de agua y nutrientes (sobre todo P) fue bastante mayor. Las tres zonas son florísticamente muy diferentes, siendo la zona baja una comunidad típica de ribera. En los ecosistemas terrestres existe una relación estrecha entre la comunidad de plantas y la de organismos que viven en el

suelo. En particular, la comunidad de hongos formadores de micorrizas tiene vital importancia (SMITH & READ, 2008), al estar íntimamente relacionadas la abundancia y diversidad de hongos micorrícicos y la estructura de la comunidad vegetal (VAN DER HEIJDEN et al., 2006; BAREA et al., 2011). Numerosos factores bióticos y abióticos regulan esta interacción, influyendo en la distribución de ambas comunidades tanto espacial como temporalmente (LEHTO & ZWIAZEK, 2011; NAVARRO-FERNÁNDEZ et al., 2011). Casi todas las especies leñosas de la zona de estudio estaban asociadas a endomicorrizas arbusculares, mientras que en un grupo de especies de árboles y arbustos se observaron también ectomicorrizas. Solo el madroño (Au) mostró ectendomicorrizas, que algunos autores han separado como "tipo arbutoide" (SMITH & READ, 2008). Las comunidades de las zonas alta y media estuvieron dominadas por especies leñosas asociadas con hongos HMA y valores moderados-altos de micorrización, en comparación con la zona baja. La formación de micorrizas es una estrategia de adaptación que beneficia a la planta al potenciar la adquisición de agua y nutrientes, por tanto es de esperar que la micorrización sea mayor en los ambientes más estresantes (BAREA et al., 2011). Diversos estudios sugieren que los HMA pueden soportar potenciales hídricos más negativos en el suelo que las ECM, a la vez que suponen un menor coste de C para la planta (GEHRING et al., 2006).

La colonización de hongos tipo ECM se encuentra en un 38% de las especies de la zona alta, un 27% de las especies de la zona media y en un 33% de especies de la zona baja. A nivel de comunidad, los valores de micorrización ponderados por la abundancia (CWM) son mucho mayores en la zona alta. Principalmente debido a la dominancia la coscoja (Qc), la jara pringosa (Cl) y en menor medida la jara blanca (Ca) que tuvieron porcentajes altos de colonización tipo ECM. En general los hongos ECM tienen capacidad de movilizar N y P proveniente de la materia orgánica (HOBBIE & HÓGBER, 2012); por tanto podrían contribuir a que las plantas de la zona alta, pobre en nutrientes y con una cantidad moderada de materia orgánica, adquieran nutrientes de una fuente extra. Especies de los géneros *Quercus*, *Cistus*, *Ulmus* y *Alnus* presentaron ambos tipos de colonización (HMA y ECM). La capacidad que tienen algunas especies vegetales para establecer simbiosis con los dos tipos de micorrizas puede significar una estrategia adaptativa en climas mediterráneos, con precipitaciones erráticas e impredecibles que suponen a su vez una alta variabilidad temporal en la disponibilidad hídrica y de nutrientes (QUEREJETA et al., 2009).

El paradigma sobre economía de recursos (adquisición vs. conservación) descrito a nivel de hoja se ha estudiado también para la parte subterránea de la planta (HUMMEL et al., 2007; MARKESTEIJN & POORTER 2009; PÉREZ-RAMOS et al., 2012). En el presente trabajo se ha observado que las raíces con más superficie (SRA) y longitud (SRL) por unidad de biomasa pertenecían a especies dominantes en la zona baja (estrategia adquisitiva), mientras que las raíces con más contenido en materia seca (RDMC) y mayor densidad (TMDR) (estrategia de conservación) eran más frecuentes en las comunidades de las zonas alta y media (más pobres en agua y nutrientes). Por tanto, nuestros resultados corroboran la asunción de que el compromiso entre adquisición y conservación de recursos puede ser aplicable también al sistema radicular, al menos en las comunidades de especies leñosas mediterráneas consideradas en este estudio.

La formación de micorrizas tiene multitud de efectos sobre la morfología y fisiología de las plantas (CRUZ et al., 2008). En el presente estudio se ha demostrado que las raíces con

mayor colonización por HMA corresponden a raíces con un mayor TMDR y RDMC, y a plantas con una mayor eficiencia relativa en el uso del agua (C13). Son raíces más compactas ya que la red de micelio micorrícico asume el papel de adquisición de nutrientes y agua, y en consecuencia la planta no necesita invertir tanto en aumentar su superficie de absorción. Además, las endomicorrizas arbusculares están involucradas en la adquisición de agua en condiciones de estrés hídrico por su papel en la regulación de acuaporinas, que son proteínas transmembrana capaces de transportar moléculas de agua (BAREA et al., 2011). Cabe destacar la baja micorrización encontrada en el rusco (Ra), que podría estar relacionada con el mayor diámetro de la raíz y su posible función de almacenamiento de agua y carbono (SACK et al. 2003). En lo referente a la micorrización con ECM (solo en 8 de 25 casos) y con ECTENDO (solo 1 caso) no se han encontrado relaciones claras con los rasgos radiculares.

La abundancia natural del N15 en las hojas refleja el efecto neto de una variedad de procesos implicados en la absorción de N como la absorción directa del suelo por las raíces, las asociaciones con micorrizas y los simbioses fijadores de N2 (DAWSON et al., 2002). La absorción directa por las raíces depende de la proporción de isótopos que haya en el suelo. En la asociación micorrícica, el hongo discrimina al N15 en la transferencia de N a la planta. Esto provoca un empobrecimiento de N15 en los tejidos vegetales (valores negativos de SN15). En los simbioses fijadores de N2, la enzima nitrogenasa (responsable de la fijación de N2) no hace ninguna discriminación isotópica, y el N fijado refleja la igualdad en la composición isotópica del N atmosférico (valores de SN15 próximos a 0) (HOBBIE & HÓGBERG, 2012). En este estudio de plantas leñosas mediterráneas, todas las especies de la zona alta mostraron un SN15 negativo, que concuerda con los valores destacables de micorrización encontrados; la excepción fue la genista (Gh) con un valor de SN15 próximo a 0, probablemente debido a la simbiosis que forma con rizobios fijadores de N2 (DAWSON et al., 2002). En la zona baja todas las especies tuvieron valores positivos de SN15 menos el aliso (Ag), con valores cercanos a 0, debido a la simbiosis que forma con fijadores de N2 del género Frankia (DAWSON et al., 2002). Los valores altos de SN15 en las especies de bosque de ribera podrían reflejar una independencia micorrícica en la absorción de N y una mayor absorción por las raíces, caracterizadas por poseer una mayor superficie y longitud por unidad de biomasa (alto SRA y SRL). Por último, en la zona media se aprecia una mezcla de especies con valores positivos y negativos de SN15 que reflejan diferentes estrategias de absorción de N. En el caso de la adelfa (No), se observaron valores de SN15 de 0,64 en la zona media y de 14,89 en la zona baja. Aunque esta especie tiene una buena micorrización (siendo mayor en la zona media) los valores de SN15 son bastante altos, lo que sugieren una baja implicación de las micorrizas en la absorción de N. Las diferencias intra-específicas entre zonas en el valor de SN15 podrían deberse a cierta plasticidad en los rasgos radiculares según la disponibilidad de recursos del medio. En el caso de la coscoja (Qc), el valor de SN15 en la zona alta fue -2,35 y en la zona media fue 0,04. Además, los valores de micorrización fueron mayores en la zona alta que en la media, con lo que estos resultados podrían sugerir que las micorrizas tienen un papel importante en la absorción de N, según las características del medio.

La gran cantidad de P asimilable encontrada en el suelo de la zona baja explicaría en parte los altos valores observados de P en las hojas de esta comunidad. Además, la elevada disponibilidad de P en el suelo haría menos necesaria la formación de micorrizas (SMITH & READ, 2008), tal como muestran los menores valores de micorrización en las plantas de la zona baja.

6. Conclusiones

Las comunidades leñosas mediterráneas estudiadas muestran una alta variabilidad en sus sistemas radiculares (tanto a nivel de rasgos funcionales como de asociación a micorrizas) de acuerdo con la disponibilidad de recursos del medio. Así, los sitios más húmedos y ricos en nutrientes presentaron especies caracterizadas por poseer raíces con una mayor superficie (SRA) y longitud (SRL) por unidad de biomasa. En el lado opuesto, la menor disponibilidad de recursos estuvo relacionada con un mayor porcentaje de micorrización. Las raíces colonizadas por endomicorrizas arbusculares mostraron un mayor contenido en materia seca (RDMC) y densidad (TMDR), así como una mayor eficiencia en el uso del agua (valores más elevados de 8C13). Es interesante resaltar que los valores de N15 en hoja revelaron diferentes estrategias en la absorción de N y en las relaciones con organismos simbiotes. El contenido foliar de P se relacionó, sobre todo, con los niveles de concentración de P disponible en el suelo. En resumen, la caracterización de los rasgos funcionales radiculares de las plantas junto con el estudio de los hongos formadores de micorrizas en especies forestales, pueden constituir una herramienta útil en el entendimiento del funcionamiento de los ecosistemas, así como en el manejo y restauración de los mismos.

7. Agradecimientos

Agradecer al Laboratorio de Isótopos Estables (LIE) de la Estación Biológica de Doñana (CSIC) por llevar a cabo el análisis isotópico del C y N. Este trabajo ha sido posible gracias al proyecto de investigación coordinado Diverbos (CGL2011-30285-C02-01 y C02-02) financiado por el Ministerio de Economía y Competitividad y fondos europeos FEDER.

8. Bibliografía

BAREA, J.M.; PALENZUELA, J.; CORNEJO, P.; SÁNCHEZ-CASTRO, I., NAVARRO-FERNÁNDEZ, C., LÓPEZ-GARCÍA, A.; ESTRADA, B.; AZCÓN, R.; FERROL, N.; AZCÓN-AGUILAR, C.; 2011. Ecological and functional roles of mycorrhizas in semi-arid ecosystems of Southeast Spain. *J. Arid Environ.* 75, 1292-1301

BRUNDRETT, M.; BOUGHER, N.; DELL, B.; GROVE, T.; MALAJCZUK, N.; 1996. Working with Mycorrhizas in Forestry and Agriculture. ACIAR. 374p. Canberra

CRUZ, C.; CORREIA, P.; RAMOS, A.; CARVALHO, L.; BAGO, A.; MARTINS-LOUCÁO, M.A.; 2008. Arbuscular mycorrhiza in physiological and morphological adaptations of Mediterranean plants. En: VARMA, A. (eds.): *Mycorrhiza: State of the Art, Genetics and Molecular Biology, Eco-Function, Biotechnology, Eco-Physiology, Structure and Systematics.* 733-752. Springer-Verlag. Berlin Heidelberg

DAWSON T.E.; MAMBELI, S.; PLAMBOECK, A.H.; TEMPLER, P.H.; TU, K.P.; 2002. Stable isotopes in plant ecology. *Annu. Rev. Ecol. and Syst.* 33, 507-559

DOMÍNGUEZ, M.T.; APONTE, C.; PÉREZ-RAMOS, I.M.; GARCÍA, L.V.; VILLAR, R.; MARAÑÓN, T.; 2012. Relationships between leaf morphological traits, nutrient concentrations and isotopic signatures for Mediterranean woody plant species and communities. *Plant Soil* 57, 407-424

FRESCHET, G.T.; CORNELISSEN, J.H.C.; VAN LOGTESTIJN, R.S.P.; AERTS, R.; 2010. Substantial nutrient resorption from leaves, stems and roots in a sub-arctic flora: what is the link with other resource economics traits? *New Phytol.* 186, 879-889

GARNIER, E.; CORTEZ, J.; BILLÉS, G.; NAVAS, M.L.; ROUMET, C.; DEBUSSCHE, M.; LAURENT, G.; BLANCHARD, A.; AUBRY, D.; BELLMANN, A.; NEILL, C.; TOUSSAINT, J.P.; 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85(4), 2630-2637

GEHRING, C.A.; MUELLER, R.C.; WHITHAM, T.G.; 2006. Environmental and genetic effects on the formation of ectomycorrhizal and arbuscular mycorrhizal associations in cottonwoods. *Oecologia* 149, 158-164

GRIME, J.P.; THOMPSON, K.; HUNT, R.; HODGSON, J.G.; CORNELISSEN, J.H.C.; RORISON, I.H.; HENDRY, G.A.F.; ASHENDEN, T.W.; ASKEW, A.P.; BAND, S.R.; BOOTH, R.E.; BOSSARD, C.C.; CAMPBELL, B.D.; COOPER, J.E.L.; DAVISON, A.W.; GUPTA, P.L.; HALL, W.; HAND, D.W.; HANNAH, M.A.; HILLIER, S.H.; HODKINSON, D.J.; JALILI, A.; LIU, Z.; MACKEY, J.M.L.; MATTHEWS, N.; MOWFORTH, M.A.; NEAL, A.M.; READER, R.J.; REILLING, K.; ROSSFRASER, W.; SPENCER, R.E.; SUTTON, F.; TASKER, D.E.; THORPE, P.C.; WHITEHOUSE, J.; 1997. Integrated screening validates primary axes of specialisation in plants. *Oikos* 79, 259-281

HERNÁNDEZ, E.; VILAGROSA, A.; PAUSAS, J.; BELLOT, J.; 2010. Morphological traits and water use strategies in seedlings of Mediterranean coexisting species. *Plant Ecol.* 207, 233-244

HOBBIE, E.A.; HÓGBERG, P.; 2012. Nitrogen isotopes link mycorrhizal fungi and plants to nitrogen dynamics. *New Phytol.* 196: 367-382

HUMMEL, I.; VILE, D.; VIOLLE, C.; DEVAUX, J.; RICCI, B.; BLANCHARD, A.; GARNIER, E.; ROUMET, C.; 2007. Relating root structure and anatomy to whole-plant functioning in 14 herbaceous Mediterranean species. *New Phytol.* 173, 313 -321

LAVOREL, S.; MCINTYRE, S.; LANDSBERG, J.; FORBES, T.D.A.; 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends Ecol. Evol.* 12, 474-478

LEHTO T.; ZWIAZEK J.J.; 2011. Ectomycorrhizas and water relations of trees: a review. *Mycorrhiza* 90, 21-71

LIU, G.; FRESCHET, G.T.; PAN, X.; CORNELISSEN, J.H.C.; LI, Y.; DONG, M.; 2010. Coordinated variation in leaf and root traits across multiple spatial scales in Chinese semi-arid and arid ecosystems. *New Phytol.* 188(2), 543-553

MARKEJSTEIN, L.; POORTER, L.; 2009. Seedling root morphology and biomass allocation of 62 tropical tree species in relation to drought- and shade-tolerance. *J. Ecol.* 97(2), 311-325

NAVARRO-FERNÁNDEZ, C.M.; AROCA, R.; BAREA, J.M.; 2011. Influence of arbuscular mycorrhizal fungi and water regime on the development of endemic *Thymus* species in dolomitic soils. *Appl. Soil Ecol.* 48, 31-37

PÉREZ-RAMOS I.M.; ROUMET, C.; CRUZ, P.; BLANCHARD, A.; AUSTRAN, P.; GARNIER, E.; 2012. Evidence for a 'plant community economics spectrum' driven by nutrient and water limitations in a Mediterranean rangeland of southern France. *J. Ecol.* 100, 1315-1327

PHILLIPS, J.M.; HAYMAN, D.S.; 1970. Improve procedures for clearing and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of the infection. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 55, 158-161

QUEREJETA, J.I.; EGERTON-WARBURTON, L.M.; ALLEN, M.F.; 2009. Topographic position modulates the mycorrhizal response of oak trees to interannual rainfall variability. *Ecology* 90, 649-662

RILLIG, M.C.; MUMMEY, D.L.; 2006. Mycorrhizas and soil structure. *New Phytol.* 171, 41-53

SACK, L.; GRUBB, P.J.; MARAÑÓN, T.; 2003. The functional morphology of juvenile plants tolerant of strong summer drought in shaded forest understories in southern Spain. *Plant Ecol.* 168(1), 139-63.

SMITH, S.E.; READ, D.J.; 2008. *Mycorrhizal Symbiosis*, Edition 3. Academic Press and Elsevier. 800 p. London

TROUVELOT, A.; KOUGH, J.L.; GIANINAZZI-PEARSON, V.; 1986. Estimation of VA mycorrhizal infection levels. Research for methods having a functional significance En: Gianinazzi-Pearson, V.; Gianinazzi, S. (eds.): *Physiological and Genetical Aspects of Mycorrhizae*. 217-221. INRA Press. Paris

VAN DER HEIJDEN, M.G.A.; STRETWOLF-ENGEL, R.; RIEDL, R.; SIEGRIST, S.; NEUDECKER, A.; INEICHEN, K.; BOLLER, T.; WIEMKEN, A.; SANDERS, I.R.; 2006. The mycorrhizal contribution to plant productivity, plant nutrition and soil structure in experimental grassland. *New Phytol.* 172, 739-752

WITHINGTON, J.M.; REICH, P.B.; OLEKSYN, J.; EISSENSTAT, D.M.; 2006. Comparisons of structure and life span in roots and leaves among temperate trees. *Ecol. Monogr.* 76(3), 381-397

WRIGHT, I.J.; REICH, P.B.; CORNELISSEN, J.H.C.; FALSTER, D.S.; GROOM, P.K.; HIKOSAKA, K.; LEE, W.; LUSK, C.H.; NIINEMETS, U.; OLEKSYN, J.; OSADA, N.; POORTER, H.; WARTON, D.I.; WESTOBY, M.; 2005. Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 14, 411-421