



7º CONGRESO FORESTAL ESPAÑOL

**Gestión del monte: servicios
ambientales y bioeconomía**

26 - 30 junio 2017 | Plasencia
Cáceres, Extremadura

7CFE01-074

Edita: Sociedad Española de Ciencias Forestales
Plasencia. Cáceres, Extremadura. 26-30 junio 2017
ISBN 978-84-941695-2-6

© Sociedad Española de Ciencias Forestales

Carbohidratos no estructurales en *Castanea sativa* Mill en respuesta a la sequía severa y el encharcamiento a corto plazo.

CAMISÓN. A.^{1,2}, DORADO F.J.¹, MORENO G.^{1,2}, MARTÍN M.A.^{1,2}, SOLLA A.^{1,2*}

¹Ingeniería Forestal y del Medio Natural. Universidad de Extremadura. Avenida Virgen del Puerto 2, 10600 - Plasencia, España. *asolla@unex.es

² Institute of Dehesa Research (INDEHESA), Universidad de Extremadura, Spain

Resumen

Los carbohidratos no estructurales son de importancia fundamental para las plantas leñosas para satisfacer las demandas de carbono y energía y superar periodos de estrés biótico y/o abiótico. Las actuales circunstancias de cambio climático están suponiendo un aumento del estrés hídrico en las plantas leñosas que está llevando a un aumento en las tasas de mortalidad y decaimiento forestal. En la cuenca mediterránea, *Castanea sativa* está sufriendo empeoramiento del estado fitosanitario de sus masas inducido por el estrés hídrico en conjunción con agentes fitopatógenos como *Phytophthora cinnamomi*, pero no existe conocimiento acerca de si este incremento de mortalidad se debe al agotamiento de las reservas de carbono y energía como consecuencia del estrés hídrico o a una mortalidad inducida por fallo hidráulico. Nuestros datos indican que *Castanea sativa* es capaz de movilizar sus reservas de almidón en tallos y raíces en respuesta al estrés hídrico a corto plazo y transformarlas en azúcares simples de asimilación directa, sin que ello implique una disminución en la cantidad de hidratos de carbono no estructurales totales, por lo cual es poco probable que, a corto plazo, el estrés hídrico pueda causar mortalidad debido al agotamiento de las reservas de carbono de las plantas. Ante el estrés hídrico a corto plazo, la mortalidad en plántulas de *Castanea sativa* probablemente esté más relacionada con el fallo hidráulico que con el agotamiento de las reservas de energía y carbono. El encharcamiento a corto plazo, si bien supone un estrés para las plantas, no supone un agotamiento de las reservas de almidón de las plantas, aunque también estuvo ligado a un incremento en la concentración de azúcares solubles en los órganos. Por ello, *Castanea sativa* parece ser una especie dotada de mecanismos adecuados para resistir al estrés hídrico, al menos a corto plazo.

Palabras clave

Cambio climático, déficit de carbono, decaimiento forestal, estrés hídrico, fallo hidráulico.

1. Introducción

La importancia del carbono para las plantas leñosas es fundamental. Para mantener el equilibrio entre la competición por recursos externos y la tolerancia a los distintos estreses bióticos y abióticos que pueden actuar sobre ellos, los árboles necesitan invertir grandes cantidades de carbono en tejidos lignificados de sostén, defensa y almacenamiento (Dietze 2014). Por otra parte, el mantenimiento de estas demandas metabólicas y estructurales requiere que las plantas posean complejas estrategias evolutivas para coordinar el suministro de carbono a partir de una cantidad limitada de carbohidratos no estructurales. Los carbohidratos no estructurales son típicamente definidos como las reservas de las plantas (Dietze 2014), y principalmente incluyen los azúcares solubles de bajo peso molecular y el almidón, aunque se sabe que otros compuestos tales como oligosacáridos, polisacáridos, aminoácidos o lípidos actúan como una fuente de carbono y energía, si bien con una importancia cuantitativamente menor (Hoch et al 2003). Sus funciones son múltiples dentro de las plantas leñosas, incluyendo funciones metabólicas tales como la respiración de mantenimiento y de crecimiento, y otras funciones no puramente metabólicas como la osmoregulación, la crioprotección, o la defensa frente a organismos fitopatógenos (Kozlowsky 1992; de Liz 2016, Marshall, 1985). Comúnmente, se asume que los azúcares solubles constituyen las reservas de uso inmediato para las demandas de carbono y energía de las plantas, mientras que el almidón constituye la reserva a medio-largo plazo (Dietze, 2014).

Los carbohidratos no estructurales se hallan compartimentados en distintos órganos, principalmente en ramas, tallos y raíces gruesas, siendo estos últimos vitales para la regeneración vegetativa de especies rebrotadoras tras perturbaciones (Salomon, et al 2016), como es el caso de *Castanea sativa*. Estos hidratos de carbono no estructurales son básicamente sintetizados en los órganos fotosintéticos y entonces transportados mediante flujo de masas a los distintos compartimentos de la planta en forma de azúcares solubles vía floema. (Marshall, 1985; Dietze, 2014), donde pueden ser transformados a otras formas químicas más complejas como el almidón. La acumulación en estos compartimentos depende en último término del balance entre el suministro de carbono y su consumo, de manera que cuando el balance es positivo, los carbohidratos no estructurales se acumulan en los compartimentos. Sin embargo cuando el balance se hace negativo porque la biosíntesis de azúcares es menor que la demanda de carbono, las plantas movilizan y consumen sus reservas, causando el agotamiento de los hidratos de carbono acumulados en los compartimentos donde se almacena (Oleksyn et al, 2000; Sala et al, 2012; Dietze, 2014; Pérez-de-Liz, 2016; Salomón et al, 2016), aunque aún no existe consenso acerca de si dicho proceso de acumulación o consumo es meramente pasivo (*sensu* Chapin et al, 1990) o bien es un proceso activo o cuasi activo, como ha sido sugerido por ejemplo por Sala et al (2012).

La concentración de carbohidratos no estructurales en los compartimentos así como el tamaño de estos está generalmente condicionado por la existencia o no de limitaciones fisiológicas y/o ambientales que suponen un estrés para los árboles (Oleksyn et al 2000) tales como la sequía o el ataque de organismos patógenos (Mcdowell, 2008; Mcdowell, 2011; Oliva, 2014; Brunne et al, 2015). En este sentido, las reservas de carbohidratos no estructurales suponen un buffer que permite a los árboles la evitación del estrés que implica la carencia de recursos energéticos y de carbono cuando, temporalmente, la demanda de aquellos supera su biosíntesis (Marshall, 1985; Dietze, 2014; Maguire et al, 2015), permitiéndoles superar periodos de sequía así como una mayor resistencia frente al ataque de agentes fitopatógenos (Kozlowsky, 1992; Oliva et al, 2014; Maguire et al, 2015). Dentro del actual contexto de cambio climático, caracterizado por un incremento de la temperatura media de entre 3-4 grados (IPCC 2013), la disminución de las precipitaciones, y un incremento en la frecuencia e intensidad de las sequías, los ecosistemas forestales de muchas regiones del mundo están sufriendo un incremento alarmante en las tasas de mortalidad, así como decaimiento y reducción en la productividad forestal, ligados al aumento del estrés hídrico en los árboles (Mcdowell, 2008; Mcdowell, 2011) y en muchos casos a la interacción con organismos patógenos.

Hoy en día existe un enorme volumen de bibliografía tratando de dilucidar los mecanismos fisiológicos subyacentes a los procesos de mortalidad y decaimiento forestal inducidos por el estrés hídrico (ver por ejemplo Mcdowell, 2008; Mcdowell, 2011; Sevenato et al, 2014; Anderegga et al, 2012), lo cual es de importancia capital si queremos realizar predicciones fiables acerca del papel de los ecosistemas forestales como sumideros de carbono en el futuro y estimar su resistencia y resiliencia a la sequía. Para realizar estas predicciones es necesario contar con modelos matemáticos que predizcan la mortalidad forestal y que explícitamente tengan en cuenta dichos mecanismos subyacentes (ver por ejemplo Hendrik & Maxime, 2017). A pesar del gran esfuerzo investigador en curso, aún no existe total consenso para la explicación mecanística de estos procesos (Mcdowell, 2008; Sevenato et al, 2014), si bien se han realizado grandes avances en este ámbito. Básicamente, se trabaja con tres hipótesis. La primera de ella es la del agotamiento de las reservas de carbohidratos no estructurales como consecuencia de un desequilibrio prolongado entre las entradas y salidas de carbono en la planta; la segunda se refiere al fallo hidráulico, por el cual se produce la cavitación o embolismo del sistema vascular, de manera que los árboles son incapaces de asegurar un suministro adecuado de agua para sus órganos. La última es una combinación de las anteriores, conocida como agotamiento de carbohidratos no estructurales mediado por fallo hidráulico, según la cual el agotamiento de los carbohidratos no estructurales se produce, no solo por un desequilibrio local entre entradas y salidas, sino también por limitaciones a la translocación de aquellos desde otros reservorios dentro de la planta donde pudieran ser excedentarios, ya que los árboles poseen la

capacidad de translocar activamente los carbohidratos no estructurales para enfrentarse a condiciones ambientales desfavorables (Sala et al 2012).

En teoría las especies isohídricas, que mantienen potenciales hídricos constantes mediante un estricto control estomático de la transpiración, son sensibles a la mortalidad por agotamiento de los carbohidratos no estructurales, pues se basan en conservar el agua a costa de sacrificar la producción fotosintética al disminuir el intercambio foliar de gases (Sade et al 2012). Contrariamente, las plantas anisohídricas muestran un comportamiento menos conservador por el cual mantienen elevadas tasas de intercambio de gases y fotosíntesis incluso ante disminuciones severas del potencial hídrico del suelo, por lo que su sistema vascular soporta tensiones hídricas mucho mayores y por tanto teóricamente son más susceptibles a sufrir mortalidad por fractura hidráulica. *Castanea sativa* es una especie isohídrica de gran relevancia económica y ambiental en la cuenca mediterránea que, pese a su relativa tolerancia a la sequía, actualmente está sufriendo un empeoramiento de las condiciones fitosanitarias de sus masas ligado al incremento del estrés hídrico en interacción con la presencia de organismos fitopatógenos. Pese al considerable incremento en sus tasas de mortalidad, hasta donde nosotros sabemos, no existen estudios hasta el momento evaluando el impacto que el estrés hídrico supone sobre las reservas de carbohidratos no estructurales en esta especie, ni sobre cómo la sequía y el encharcamiento afectan a la compartimentación de los carbohidratos no estructurales y su conversión entre azúcares solubles y almidón. Aquí planteamos las hipótesis de que, en base a la relativa resistencia a la sequía observada en esta especie y a su adaptación a las condiciones climáticas relativamente áridas del clima mediterráneo, el estrés hídrico a corto plazo no supone un impacto demasiado elevado sobre las reservas de carbohidratos no estructurales de la especie, y que el encharcamiento, teniendo en cuenta las apetencias de esta especie por los suelos bien drenados, supone un daño considerable para estos árboles en términos de agotamiento de sus reservas de carbohidratos no estructurales. En este trabajo, se muestran los primeros datos en referencia a estas cuestiones mediante un bioensayo en invernadero aplicado sobre plántulas de *Castanea sativa*.

2. Objetivos

Los principales objetivos de este trabajo son i) evaluar el impacto de la sequía y el encharcamiento a corto plazo sobre la concentración de carbohidratos no estructurales en los principales órganos de reserva: tallos y raíces; ii) evaluar la contribución relativa de azúcares solubles y almidón a los carbohidratos no estructurales totales en dichos órganos, y iii) estudiar la dinámica de conversión entre azúcares solubles y almidón en respuesta al estrés hídrico y el encharcamiento en dichos órganos.

3. Metodología

3.1 Material

Durante enero de 2015 se recogieron castañas procedentes de Hervás (Cáceres), las cuales fueron sembradas en alveolos forestales de 330 cm³ conteniendo una mezcla de turba y arena en proporción 3:1. Las plántulas obtenidas crecieron durante el primer año en el exterior bajo condiciones hídricas óptimas y, en diciembre de 2015, fueron trasplantadas a macetas de 1,5 l conteniendo una mezcla de turba y arena en proporción 3:1. Todas las plantas se mantuvieron por igual en condiciones hídricas adecuadas (% humedad del suelo entre 20-30%) hasta el inicio del ensayo en el invernadero del Centro Universitario de Plasencia (40°02'06"N, 6°04'59"O; 374 m.s.n.m., Cáceres).

3.2 Tratamientos y diseño experimental

Coincidiendo aproximadamente con el inicio del período de crecimiento vegetativo en la zona mediterránea, el 1 de junio de 2016 las plantas fueron divididas aleatoriamente en tres grupos y se aplicaron los siguientes tratamientos: 1) control, 2) estrés hídrico y 3) encharcamiento. La aplicación efectiva de estos tratamientos se constató mediante la medición diaria de la humedad del sustrato con una sonda TDR (Field Scout™ TDR Soil Moisture Meter, Spectrum Technologies, Inc) de manera que la humedad relativa del suelo se mantuviese en todo momento comprendida entre un 20-30 % para el tratamiento control, fuese menor del 10 % para el estrés hídrico y en el caso del tratamiento de encharcamiento el sustrato se mantuvo siempre en condiciones de saturación manteniendo las macetas sumergidas en contenedores con el agua alcanzando el cuello de la raíz, exceptuando dos días por semana en los que las macetas fueron extraídas del contenedor para permitir la respiración radicular. Las plantas fueron dispuestas en el invernadero del Centro Universitario de Plasencia en 5 bloques siguiendo un diseño unifactorial en bloques aleatorizados.

3.3 Toma de datos

El día 1 de Junio, justo antes de imponer los tratamientos, y 20 días después de su aplicación, se procedió a medir en 5 plantas por tratamiento (una por bloque) la altura de la planta y diámetro del cuello de la raíz al amanecer con un calibre digital; también se midió la cantidad de clorofila presente en las hojas mediante un medidor de fluorescencia de clorofila (SPAD 502 Plus Chlorophyll Meter, Spectrum Technologies, Inc.), para lo cual se promedió, para cada planta, el índice SPAD de 3 hojas de la parte superior del tallo. También, se cuantificó la tasa de fotosíntesis neta (A) e intercambio de gases (gs) en cada planta a las 9:00 horas de la mañana mediante un analizador IRGA (Li-6400, Li-Cor INC., Lincoln, NE, USA). Posteriormente, se midió el estatus hídrico de hojas y tallos a mediodía, para lo cual se determinó el contenido relativo de agua (CRA) de dichos órganos mediante la siguiente fórmula: $CRA = \frac{PF - PS}{PH - PS}$. Esto es, el peso fresco del órgano menos el peso seco tras 24 h de deshidratación a 60°C, dividido por la diferencia entre el peso hidratado del órgano (24 h a 4 °C para la hidratación) y el peso seco. Esta variable indica la cantidad de agua presente en un órgano en un momento dado en relación a la máxima cantidad de agua que potencialmente podría albergar. Su cálculo se basó, para cada planta, en promediar el CRA de 3 hojas de la parte superior del tallo en el caso de las hojas, y en el promedio del CRA de dos segmentos del tallo, en el caso de este órgano.

Finalmente, las plantas fueron muestreadas destructivamente para la determinación del contenido de carbohidratos no estructurales (azúcares solubles y almidón) en los principales órganos de reserva, tallos y raíces siguiendo protocolos modificados de Haissig & Dickson (1979) y Hansen & Møller (1975), mientras que en las hojas tan solo fueron analizados los azúcares solubles. Para ello, las plantas fueron colectadas a las 15:00 horas y posteriormente fueron diseccionadas en los tres órganos. Antes de 30 min tras su colecta, se aplicó un tratamiento de microondas de 800 W durante 80 s destinado a desactivar las enzimas y evitar la respiración celular. Los azúcares solubles fueron extraídos mediante una mezcla de metanol, cloroformo y agua (12:5:2 en volumen) a partir de tejido seco (48 h, 65 °C) y molido, conservándose el residuo para la cuantificación del almidón en tallos y raíces. El análisis químico de los azúcares solubles se basó en el método colorimétrico de la antrona-sulfúrico, leyéndose la absorbancia de las muestras en un espectrofotómetro (Helios Beta, Spectronic Unicam, England) a 625 nm antes de 30 min tras la reacción con antrona-sulfúrico. Respecto al almidón, el residuo fue gelificado y digerido enzimáticamente mediante amiloglucosidasa (10115 Sigma), cuantificándose la glucosa liberada colorimétricamente mediante la reacción con una mezcla de peroxidasa glucosa oxidasa y dihidrocloruro de o-dianisidina, midiéndose la absorbancia de las muestras a 450 nm antes de 30 min después de la reacción. Para detalles adicionales sobre el protocolo, consultar Oleksyn et al. (2000).

Exceptuando las hojas, el contenido total de carbohidratos no estructurales de los órganos se expresó como la suma de las concentraciones de azúcares solubles y almidones. Los datos fueron promediados a nivel de tratamiento para cada momento temporal de muestreo y tratamiento para n= 5 plantas.

3.4 Análisis estadístico

Los datos fueron analizados mediante análisis de la varianza (ANOVA) aplicado al diseño en bloques aleatorizados, tras comprobar los supuestos de normalidad y homocedasticidad. En el caso de incumplimiento de los supuestos de normalidad y homocedasticidad, los datos fueron transformados apropiadamente. Cuando el test ANOVA arrojó diferencias significativas (p valor $< 0,05$), los contrastes post hoc se basaron en el test de Tukey. Todos los análisis estadísticos se basaron en el software estadístico R.

4. Resultados

Fotosíntesis e intercambio de gases.

Al comienzo del experimento, y antes de la aplicación de los tratamientos, las plantas de cada grupo presentaron tasas fotosintéticas (A) medias similares (tabla 1). Si bien las mayores tasas fotosintéticas se presentaron en el tratamiento control, no se encontraron diferencias significativas entre tratamientos (ANOVA, $p > 0,05$). El intercambio de gases (gs) de las hojas varió entre un mínimo para el tratamiento de sequía y un máximo en el tratamiento control, no encontrándose diferencias significativas entre tratamientos en cuanto al intercambio de gases de las hojas.

Veinte días tras la aplicación de los tratamientos, las plantas control mostraron una A media mayor ($p < 0,05$) que la de las plantas sometidas a estrés hídrico y encharcamiento constante, en las que se observó una reducción importante y similar de A ($p > 0,05$, tabla 1). Análogamente, gs de las hojas se mantuvo en valores elevados en el tratamiento control con una media mayor ($p < 0,05$), mientras que el estrés hídrico y el encharcamiento supusieron por igual una reducción gs, no encontrándose diferencias significativas entre las plantas sometidas a sequía y las encharcadas (tabla 1).

Tabla 1. Fotosíntesis neta (A), intercambio de gases (gs), contenido de clorofila (SPAD) y contenido relativo de agua (CRA) en tallos y hojas para los tres tratamientos y dos momentos temporales de muestreo. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

Tratamiento	Tiempo (días)	A ($\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$) n=5	gs ($\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$) n=5	SPAD n=5	CRA tallo (%) n=5	CRA hoja (%) n=5
Control	0	11,24 \pm 4,85a	0,216 \pm 0,151a	33,85 \pm 7,21a	88,53 \pm 3,55 a	85,60 \pm 1,80 a
Estrés hídrico		7,26 \pm 1,91a	0,124 \pm 0,049a	30,65 \pm 4,49a	90,08 \pm 1,48 a	87,21 \pm 1,78 a
Encharcamiento		8,70 \pm 0,89a	0,136 \pm 0,034a	31,54 \pm 7,60a	90,08 \pm 2,10 a	89,93 \pm 0,95 a
Control	20	7,29 \pm 3,48a	0,108 \pm 0,045a	30,57 \pm 6,22a	89,17 \pm 1,89 a	81,36 \pm 1,13 a
Estrés hídrico		0,77 \pm 0,56b	0,002 \pm 0,004b	29,19 \pm 5,78ab	66,77 \pm 10,14 b	51,79 \pm 19,75 b
Encharcamiento		1,27 \pm 1,01b	0,006 \pm 0,013b	20,41 \pm 3,07b	85,71 \pm 2,97 a	85,31 \pm 4,41 a

Contenido de clorofila.

De forma previa a la aplicación de los tratamientos todas las plantas presentaron contenidos muy parecidos en clorofila en las hojas, que variaron en promedio entre 30,65 y 33,85 ($p > 0,05$, tabla 1). A los 20 días se encontraron diferencias significativas entre tratamientos, observándose una reducción importante en el contenido de clorofila asociado al encharcamiento prolongado en relación al control, mientras que el estrés hídrico no supuso una degradación de la clorofila de la hoja en relación al control ($p > 0,05$, tabla 1).

Estado hídrico de las plantas.

El contenido relativo medio de agua de las hojas fue similar en los tres tratamientos al comienzo del experimento, oscilando entre el 85 y el 89 %, mientras que el contenido relativo de agua del tallo se situó, en promedio, alrededor del 90 % en los 3 casos (tabla 1, $p > 0,05$). Tras 20 días, las plantas sometidas a estrés hídrico mostraron un peor estado hídrico que el control tanto en hojas como en tallos, con un promedio de 51,7 % y 66,7 % ($p < 0,05$, tabla 1) respectivamente. Sin embargo, el tratamiento de encharcamiento no afectó sustancialmente al estado hídrico de dichos órganos en relación al control (tabla 1).

Concentración de azúcares solubles, almidón y carbohidratos no estructurales totales en órganos

Al comienzo del experimento los 3 tratamientos mostraron concentraciones medias de azúcares solubles similares en las hojas de entre 5,46 y 6,53 %. Tras 20 días, las plantas sometidas a estrés hídrico mostraron en promedio la mayor concentración de azúcares solubles en hojas, seguidas por las plantas anegadas, mientras que el control mostró las menores concentraciones (tabla 2).

Tabla 2. Concentración media \pm desviación estándar (en % sobre el peso seco del órgano) de azúcares solubles, almidón, y carbohidratos no estructurales totales para cada tratamiento y momento temporal de muestreo. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$) entre tratamientos. AS= azúcares solubles; AL= almidón; CNE = carbohidratos no estructurales totales.

Tratamiento	Tiempo (días)	AS hoja (%)	AS tallo (%)	AL tallo (%)	CNE tallo (%)	AS raíz (%)	AL raíz (%)	CNE raíz (%)
Control	0	6,53 \pm 0,85 a	2,97 \pm 0,16 a	4,77 \pm 1,96 a	8,86 \pm 1,57 a	5,02 \pm 1,18 a	11,94 \pm 2,04 a	16,96 \pm 2,11 a
Estrés hídrico		5,46 \pm 0,86 a	2,84 \pm 1,00 a	4,58 \pm 2,80 a	7,43 \pm 3,43 a	6,66 \pm 1,29 a	7,24 \pm 4, 60 a	13,90 \pm 5,20 ab
Encharcamiento		5,89 \pm 0,63 a	3,42 \pm 0,46 a	3,50 \pm 2,17 a	7,13 \pm 2,24 a	6,64 \pm 1,43 a	4,03 \pm 0, 90 b	10,68 \pm 1,41 b
Control	20	6,97 \pm 0,77 a	1,88 \pm 0,43 a	4,79 \pm 1,98 a	6,67 \pm 1,95 a	5,44 \pm 1,98 a	9,56 \pm 3, 65 a	15,00 \pm 4,86 a
Estrés hídrico		10,90 \pm 1,35 b	7,64 \pm 1,12 b	0,71 \pm 0,64 b	8,35 \pm 1,02 ab	13,37 \pm 1,95 b	2,04 \pm 2, 54 b	15,42 \pm 1,07 b
Encharcamiento		9,58 \pm 2,95 ab	5,81 \pm 1,14 b	3,67 \pm 2,32 a	9,49 \pm 1,50 b	8,60 \pm 1,55 a	6,60 \pm 4, 15 ab	15,21 \pm 4,45 ab

Respecto al tallo, al inicio del experimento todos los tratamientos mostraron concentraciones similares entre sí tanto de azúcares solubles como de almidón ($p > 0,05$, tabla 2). Sin embargo, a los 20 días la concentración de azúcares solubles fue mayor ($p < 0,05$) en las plantas sometidas a estrés hídrico y encharcamiento en relación al tratamiento control, no observándose diferencias significativas entre los tratamientos de estrés. En relación al almidón en el tallo, a los 20 días las plantas sometidas a estrés hídrico habían agotado sus reservas de almidón, con una concentración media $< 1 \%$ (tabla 2), mientras que las plantas control y las encharcadas mantuvieron contenidos relativamente altos y similares entre sí ($p > 0,05$). Atendiendo a los carbohidratos no estructurales totales en el tallo, no hubo diferencias entre tratamientos al comienzo del experimento, mientras que a los 20 días las plantas control mostraron las menores concentraciones de carbohidratos no estructurales totales en tallo (tabla 2). Análogamente a los azúcares solubles, las mayores concentraciones de carbohidratos no estructurales totales se encontraron asociadas a los tratamientos de estrés, especialmente en el caso de las plantas encharcadas.

Considerando la raíz, se encontraron elevados contenidos de azúcares solubles y almidón al comienzo del experimento en los tres tratamientos (tabla 2), mostrando este órgano las mayores concentraciones de almidón. A los 20 días la concentración de azúcares solubles en las raíces fue máximo para las plantas sometidas a estrés hídrico y mínimo en las control ($p < 0,05$), situándose las plantas encharcadas en un punto intermedio (tabla 2). El estrés hídrico supuso el agotamiento de las reservas de almidón en raíz de las plantas con estrés hídrico ($p < 0,05$ frente al control) mientras que el control mostró los mayores contenidos en almidón los 20 días. Por otra parte, el encharcamiento no supuso en las plantas una disminución significativa de la concentración media de almidón respecto al control. Finalmente, la concentración de carbohidratos no estructurales totales de las raíces fue similar en promedio entre los tres tratamientos (tabla 2) a los 20 días, y aunque el porcentaje de carbohidratos no estructurales totales de las plantas control fue significativamente menor al de las plantas que sufrieron estrés hídrico, aquel no difirió del de las plantas anegadas.

5. Discusión

El estrés hídrico a corto plazo supone para *Castanea sativa* un incremento en la concentración de azúcares solubles a costa del agotamiento de las reservas de almidón en tallos y raíces. Sin embargo, no se observó una disminución de la concentración de carbohidratos no estructurales totales. Esto está indicando la movilización de las reservas de almidón hacia una forma directamente asimilable, probablemente como un medio de asegurar las demandas de carbono y energía ante la imposibilidad de sintetizar nuevos carbohidratos en las hojas, como indican las reducidas tasas fotosintéticas y de intercambio de gases en las hojas.

6. Conclusiones

Castanea sativa parece una especie bien adaptada al estrés hídrico, al menos a corto plazo, para lo cual moviliza sus reservas de almidón alojadas en tallos y raíces, y como consecuencia, la concentración de carbohidratos no estructurales totales no se ve disminuida.

El incremento en la concentración de azúcares solubles en todos los órganos le permite satisfacer las demandas de carbono y energía ante el estrés hídrico a corto plazo, por lo que no parece plausible que el agotamiento de las reservas de carbono sea una causa de mortalidad, ante lo cual la fractura hidráulica parece el mecanismo de mortalidad más plausible ante el estrés hídrico a corto plazo.

El encharcamiento no supuso un deterioro para el estatus de los carbohidratos no estructurales en las plantas.

7. Bibliografía

Anderegg, W.R.L.; Berry, J.A.; Smith, D.D.; Sperry, J.S.; Leander D.L.; Anderegg, L.D.L.; Field, C.B.; 2012 The roles of hydraulic and carbon stress in a widespread climate-induced forest die-off. *Proceeding of the National Academy of Sciences* 109: 233-237

Brunner, I.; Claude, H.; Melissa, A.D.; Matthias, A.; Christoph, S.; 2015. How tree roots respond to drought. *Front Plant Sci* 6: 547

Chapin F.S.; 1990. The ecology and economics of storage in plants. *Annu Rev Ecol Syst* 21: 423-47

Davi, H.; Cailleret, M.; 2017. Assessing drought-driven mortality trees with physiological process-based models. *Agric For Meteorol* 232: 279–290

Dietze, M.C.; Sala, A.; Carbone, A.S.; Czimczik, C.L.; Mantooth, J.A.; Andrew D. Richardson, A.D.; Vargas, R.; 2014. Nonstructural Carbon in Woody Plants. *Annu Rev Plant Biol* 65: 2.1–2.21

Haissig, B.E.; Dickson, R.E.; 1979. Starch measurement in plant tissue using enzymatic hydrolysis. *Physiol Plant* 47:151–157

Hansen, J.; Møller, I.; 1975. Percolation of starch and soluble carbohydrates from plant tissue for quantitative determination with anthrone. *Anal Biochem* 68:87–94

Hoch, G.; Richter, A.; Körner, C.; 2003. Non-structural carbon compounds in temperate forest trees. *Plant Cell Environ* 26:1067–1081

IPCC (2013) *Climate change 2013: the Physical Science Basis*. In: Stocker TF, Qin D, Plattner GK, Tignor MMB, Allen SK, Boschung J, Nauels A, Xia Y, Bex V, Midgley PM (eds) *Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, p 986

Kozlowsky, T.T.; 1992. Carbohydrate Sources and Sinks in Woody Plants. *The Botanical Review* 58: 107-222

Maguire, A.J.; Kobe, R.K.; 2015. Drought and shade deplete nonstructural carbohydrate reserves in seedlings of five temperate tree species. *Ecol Evol* 5(23): 5711–5721

Marshall, J.D.; 1985. Carbohydrate status as a measure of seedling quality. *Proceedings: Evaluating seedling quality: principles, procedures, and predictive abilities of major tests*.

McDowell, N.G.; Pockman W.T.; Allen, C.D.; Breshears, D.D.; Cobb, N.; Kolb, T.; Plaut, J.; Sperry, J.; West, A.; Williams, DG.; Yepez, EA.; 2008. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytol* 178:719–739

McDowell, N.G.; 2011. Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality. *Plant Physiol* 155:1051–1059

Oleksyn, J.; Zytowski, R.; Karolewski, P.; Reich, P.B.; Tjoelker, M.G.; 2000. Genetic and environmental control of seasonal carbohydrate dynamics in trees of diverse *Pinus sylvestris* populations. *Tree Physiology* 20: 837–847

Oliva, J.; Stenlid, J.; Martínez-Vilalta, J.; 2014. The effect of fungal pathogens on the water and carbon economy of trees: implications for drought-induced mortality. *New Phytol* 203: 1028–1035.

Pérez-de-Lis, G.; García-González, I.; Rozas, V.; Olano, J.M.; 2016. Feedbacks between earlywood anatomy and non-structural carbohydrates affect spring phenology and wood production in ring-porous oaks. *Biogeosciences* 13: 5499–5510

Sala, A.; Woodruff, D.R.; Meinzer, F.C.; 2012. Carbon dynamics in trees: feast or famine? *Tree Physiol* 32: 764–775

Sade, N.; Gebremedhin, A.; Moshelion, M.; 2012. Risk-taking plants. Anisohydric behavior as a stress-resistance traits. *Plant Signal Behav* 7: 767–770

Salomón, R.; Rodríguez-Calcerrada, J.; Zafra, E.; Morales-Molino, C.; Rodríguez-García, A.; González-Doncel, I.; Oleksyn, J.; Zytowski, R.; Rosana López, R.; Miranda, J.C.; Gil, L.; María Valbuena-Carabaña, M.; 2016. Unearthing the roots of degradation of *Quercus pyrenaica* coppices: A root-to-shoot imbalance caused by historical management?. *Forest Ecol Manag* 363: 200-211

Sevanto, S.; McDowell, N.G.; Dickman, L.T.; Robert Pangle, R.; William, T.; Pockman, W.T.; How do trees die?. 2014. A test of the hydraulic failure and carbon starvation hypotheses. *Plant, Cell and Environ* 37: 153–161