

González-Rodríguez, Á.M. (2022). A los pies del volcán Teide. Ecofisiología de la flora de alta montaña. En Afonso-Carrillo, J. (Ed.), *Mujeres de la Ciencia*, pp. 89-116. XVII Semana Científica Telesforo Bravo. Instituto de Estudios Hispánicos de Canarias. Puerto de la Cruz. 200 pp. ISBN 978-84-09-44138-9

3. A los pies del volcán Teide. Ecofisiología de la flora de alta montaña

Águeda M. González-Rodríguez

*Departamento de Botánica, Ecología y Fisiología Vegetal.
Universidad de La Laguna*

Mas allá de la majestuosidad del Teide y del paisaje único a los pies del volcán, las especies vegetales que rodean el Teide aportan un colorido único y unos aromas que atraen al visitante desde todas las partes del Planeta. Sin embargo, estas especies tienen que ser capaces de sobrevivir en un ambiente severo donde las condiciones ambientales y edáficas no favorecen el desarrollo de muchas especies. La activación de diversos mecanismos de respuesta hace posible que las especies de alta montaña sobrevivan en este ambiente tan hostil. Alta radiación solar y amplitud térmica son los principales factores ambientales que limitan el desarrollo de las especies en la alta montaña, sin embargo, en Canarias, se suma otro factor limitante adicional, la sequía, la cual está siendo en la actualidad la principal fuerza conductora del paisaje.

Estudiar la respuesta de las especies endémicas del retamar de cumbre a estos factores limitantes es de vital importancia de cara a conocer los cambios de vegetación que tendrán lugar en un futuro cercano. La ecofisiología es una ciencia integradora que intenta explicar la distribución y abundancia de las especies vegetales por medio del conocimiento de su fisiología. El uso de diferentes técnicas experimentales permite evaluar la respuesta de las especies de alta montaña canaria in situ. Los estudios ecofisiológicos reflejan cómo estas especies son capaces de responder a los principales factores ambientales que modulan el

paisaje de montaña: la alta radiación, las bajas temperaturas y la sequía. Diferentes estrategias son activadas de manera diferente en las especies de alta montaña canaria. Su conocimiento permitirá dilucidar y aventurar el futuro a corto/largo plazo de estas especies en el contexto del cambio climático y en el cambio del paisaje actual.

Introducción

El Teide

El majestuoso Teide se eleva hasta 3715 m de altitud sobre el nivel del mar en el centro de la isla de Tenerife, siendo una de las estructuras volcánicas más altas y de mayor volumen del planeta. Además de unas características geomorfológicas únicas y singulares, a los pies del Teide se encuentra un paisaje de alta montaña único, de una belleza extraordinaria, formado por una gran riqueza de especies y un alto número de endemismos que añade un valor adicional al entorno. Todas estas características singulares y su necesidad de conservación promovieron la declaración de este espacio como Parque Nacional en 1954 (Figs 1 y 2).

La belleza del lugar atrae a más de 14 millones de turistas al año atraídos no sólo por el paisaje volcánico sino por un paisaje único lleno de color y de aromas sobre todo en la época primaveral. Mas de 168 especies de plantas vasculares, de las cuales 58 son endémicas de las islas Canarias, de ellas 33 están presentes solo en Tenerife y 12 únicamente en el Parque Nacional del Teide ([www. parquesnacionalesdecanarias.com](http://www.parquesnacionalesdecanarias.com)). El paisaje está dominado por una leguminosa, la retama del Teide [*Spartocytisus supranubius* (Lf.) Christ ex G. Kunkel] (Fig. 3), dando nombre a la comunidad «el retamar de cumbre». Acompañando a la retama se encuentran otras especies como: el tajinaste rojo (*Echium wildpretii* Pearson ex Hook. f.), el alhelí del Teide [*Erysimum scoparium* (Brouss. ex Willd.) Wettst.], el rosalillo de cumbre (*Pterocephalus lasiospermus* Link ex Buch), el codeso de cumbre (*Adenocarpus viscosus* (Willd.) Webb & Berthel.), la hierba pajonera [*Descurainia bourgeauana* (E. Fourn.) O. E. Schulz] y la fistulera (*Scrophularia glabrata* Aiton), todas ellas especies endémicas de Canarias (Figs 4-9).

Las condiciones climáticas que definen la alta montaña no son las mismas a lo largo del Planeta, existiendo una gran variabilidad según la latitud en donde nos encontremos. En general, las características comunes en todos ellos, claramente relacionada con la altitud, son:

- (1) Un descenso en la presión atmosférica a medida que se aumenta en altitud, lo que produce una disminución de la presión parcial de gases (CO₂ y H₂O) a medida que ascendemos,



Fig. 1. El paisaje de alta montaña que se encuentra a los pies del Teide es único. Además de una belleza extraordinaria acoge una gran riqueza de especies con un alto número de endemismos.



Fig. 2. El paisaje del Parque Nacional del Teide está dominado por una leguminosa, la retama del Teide, que da nombre a la comunidad «el retamar de cumbre», en el que intervienen otras muchas especies acompañantes.

- (2) un aumento de la velocidad del viento,
- (3) un aumento de la radiación solar y de la radiación ultravioleta, y
- (4) una disminución de la temperatura a medida que subimos en altitud.

En la mayoría de los ecosistemas de alta montaña continentales de las zonas templadas y mediterráneas, la precipitación aumenta a medida que se aumenta en altitud (Poyatos *et al.* 2005). Esto no ocurre en Tenerife donde las lluvias disminuyen por encima de los 2000 m. Este fenómeno inusual se debe a la existencia de una capa de nubes, sobre los 1200 m de altitud, causada por la inversión en temperatura y humedad provocada por los vientos alisios, lo que resulta en un ecosistema de montaña extremadamente árido.

Según datos recogidos en el observatorio de Izaña (<https://izana.aemet.es/>) localizado a 2371 m de altitud, la temperatura media anual es de 10,2°C, con temperaturas medias máximas de 30°C en los meses de julio y agosto, y mínimas de 1°C los meses de enero y febrero. A partir de los registros climáticos recogidos en esta estación desde 1920 la temperatura mínima absoluta más extrema registrada en el Parque Nacional ha sido -9,8°C en febrero de 1971, mientras que la temperatura máxima absoluta ha sido 30,4°C en julio de 1995. Las oscilaciones térmicas día/noche son muy marcadas con diferencias entre las temperaturas mínimas y las máximas medias que pueden alcanzar los 10°C.

La insolación es extremadamente alta con 3473 horas de sol al año, siendo los meses de verano los de mayor insolación, con 382 horas de sol al mes. La radiación UV es la más alta de España, siendo los meses de junio a agosto los de mayor radiación.

En cuanto a la precipitación, el valor medio es de 392 mm, pero existen fuertes oscilaciones interanuales, con años tremendamente secos en donde solo se han registrado 50 mm/año como sucedió en 2012, y años muy húmedos con precipitaciones por encima de 960 mm como ocurrió en 1979.

Por todo ello, a la hora de clasificar las condiciones climáticas del Parque Nacional del Teide, nos encontramos con diferentes clasificaciones, que en muchos casos podrían parecer contradictorias. Así podemos clasificarlo como clima *continental* debido a las diferencias de temperaturas entre el verano y el invierno, y entre el día y la noche, a pesar de ser una isla, *templado* como resultado de una temperatura media anual suave, en contraste con otras áreas de alta montaña, *mediterráneo* debido a que las lluvias están concentradas en invierno y el verano es seco, o *desértico* debido a la gran oscilación térmica a lo largo del año.

Todas estas características climáticas particulares hacen del ecosistema de alta montaña en el Parque Nacional del Teide, un laboratorio único en el mundo y el conocimiento del funcionamiento de las especies que allí habitan se convierta en un punto de investigación de enorme interés.



Fig. 3. La retama del Teide (*Spartocytisus supranubius*) en plena floración que ocurre habitualmente entre finales de primavera y principios de verano.



Fig. 4. Espectacular aspecto del tajinaste rojo (*Echium wildpretii*) durante su floración primaveral.

La ecofisiología vegetal una ciencia integradora

La **ecofisiología vegetal** es una ciencia experimental cuyo objetivo principal es estudiar las adaptaciones fisiológicas de los organismos al hábitat. Muchos autores prefieren denominarla **Ecología fisiológica** e incluso algunos, prefieren llamarla **Fisiología ambiental**, lo que está claro, sea cual sea su denominación, es que esta disciplina intenta explicar la distribución y abundancia de las especies vegetales en su medio natural por medio del conocimiento de su fisiología. Se escapa así de la **Ecología Vegetal** en sentido estricto, ya que ésta se centra en el estudio de las relaciones e interacciones de las especies vegetales dentro de una comunidad y de cómo estas especies interactúan en un rango característico de ambientes. Por otro lado, se aleja también de la **Fisiología Vegetal** en la que se estudia la respuesta a factores ambientales del individuo aislado, en un tubo de ensayo o bajo condiciones controladas. La ecofisiología une ambas disciplinas, intentando explicar cuáles son los mecanismos fisiológicos que están detrás de las observaciones ecológicas que vemos en la naturaleza (Reigosa *et al.*, 2003).

Cuando se comparan los óptimos ecológicos de una especie, es decir los óptimos ambientales en base a su distribución real, con los óptimos fisiológicos -aquellos calculados en experiencias controladas de laboratorio- estos no coinciden. Esto significa que las especies que observamos en un lugar están soportando unas condiciones ambientales que limitan el potencial máximo que podría alcanzar esa especie en condiciones óptimas. Aparece entonces un concepto inherente al medio natural, el concepto de **estrés** en plantas. Al igual que en los seres humanos, el estrés provoca una alteración en el funcionamiento del organismo por lo que deben activarse mecanismos de defensa que permitan al organismo sobrepasar esta limitación y sobrevivir.

Sea cual sea el lugar donde se desarrollen, las plantas están sujetas a una gran variedad de factores naturales que limitan su crecimiento y desarrollo. Así podemos diferenciar entre factores bióticos -causados por otros organismos-, o factores abióticos -causados por cambios físicos o químicos. Entre los factores abióticos cabe destacar la radiación, la temperatura, la disponibilidad de agua y el viento. Así, la supervivencia de las plantas en condiciones naturales pasa por la activación de mecanismos que *eviten* la aparición del estrés o que *toleren* la presencia del estrés. La activación de estos mecanismos de respuesta no es específica para cada tipo de estrés, esto sería altamente costoso para la planta, por lo que la planta desarrolla una resistencia al estrés múltiple, ya que en la naturaleza se enfrentan normalmente a varios factores estresantes actuando a la vez. Por ejemplo, las especies que habitan en lugares con alta radiación normalmente están mejor adaptadas a las altas temperaturas, o las especies que son resistentes a la congelación (temperaturas por debajo de cero grados) normalmente son



Fig. 5. El alhelí del Teide (*Erysimum scoparium*) durante su época de floración en primavera.



Fig. 6. El rosalillo de cumbre (*Pterocephalus lasiospermus*) en floración a principios de verano, algo más tardía que las demás especies del matorral de cumbre.

resistentes a la sequía, ya que durante las heladas el agua en el suelo está congelada por lo que no está disponible para la planta y esto es semejante a una sequía por falta de agua en el suelo.

Estudios de factores estresantes múltiples son escasos debido a la complejidad del diseño experimental para llevar a cabo estos trabajos. Sin embargo, se convierten actualmente en una línea prioritaria ya que es la respuesta a estos estreses combinados lo que finalmente decidirá la supervivencia o no de esa especie en su hábitat natural.

Como se ha mencionado, la ecofisiología es una ciencia experimental, cuyo objetivo es explicar mediante evidencias cuantitativas los que subyace tras las observaciones cualitativas detectadas en la naturaleza, intentado dar respuesta al porqué de esas observaciones. Así, el ecofisiólogo necesita de técnicas experimentales que le permitan cuantificar esos procesos funcionales. Técnicas altamente cualificadas y de gran precisión pero que además, deben cumplir dos condiciones. Deben ser *portátiles*, ya que las mediciones deben realizarse en el medio natural (no en un laboratorio o invernadero) y deben ser, en la medida de lo posible, *no destructivas*, ya que en muchas ocasiones se ha de trabajar con especies en peligro de extinción o bajo amenaza, con lo que su conservación tiene carácter prioritario. En la actualidad, existe un gran número de técnicas muy diversas que el ecofisiólogo puede aplicar en campo, dependiendo de la pregunta que se quiera contestar. A lo largo del texto se irán explicando alguna de ellas.

Ecofisiología y cambio climático en alta montaña

En la actualidad, los estudios ecofisiológicos en ecosistemas de alta montaña han adquirido gran importancia en el contexto del cambio climático. Se espera que ligeros cambios en las condiciones ambientales en estos ecosistemas tendrán una enorme importancia a nivel ecológico, estando incluidos entre los ecosistemas más vulnerables al cambio climático.

Entre los componentes ambientales asociados a este cambio climático se encuentra un aumento de temperaturas y cambios en los patrones de precipitación en las diferentes partes del planeta. Para Canarias, por su latitud, se espera un descenso de las precipitaciones que podría llegar hasta un 10-20% a final de siglo (IPCC 2013). En Tenerife, ya se ha producido una reducción del 9% con respecto al siglo pasado y esto se ha agudizado por encima de los 2000 m de altitud. Según registros de las estaciones meteorológicas de Izaña, las sequías son cada vez más recurrentes en la cumbre (Martín & Pérez, 2019).

En cuanto a la temperatura, el calentamiento en las zonas de cumbre se estima será superior al resto de la isla, con un incremento de $1,4 \pm 0,7$ décimas de grado por década. Las últimas décadas en el Parque Nacional del Teide



Fig. 7. Detalle de un arbusto densamente ramificado y en plena floración primaveral de codeso de cumbre (*Adenocarpus viscosus*).



Fig. 8. La hierba pajonera (*Descurainia bourgeauana*) florece densamente también durante la primavera.

han sido las más calientes desde que hay registros (Martín-Esquivel *et al.*, 2021).

La disminución de la precipitación y el aumento de la temperatura serán los principales factores ambientales que modulen el paisaje en la alta montaña en un futuro a corto plazo. Las especies ahora presentes tendrán que ajustar su funcionamiento a estos cambios ambientales de cara a sobrevivir y crecer en el nuevo escenario climático.

A continuación, se muestran los principales resultados obtenidos por el grupo de investigación de Ecofisiología Vegetal de la Universidad de La Laguna, en las principales especies que componen el retamar de cumbre.

Respuesta a la alta radiación

La luz es la fuente de energía para la vida en la Tierra y algunos organismos, a lo largo de la evolución, han sido capaces de utilizar esa energía del sol para convertirla en energía útil para su desarrollo y crecimiento. Este proceso de conversión de energía recibe el nombre de fotosíntesis (síntesis de materia a partir de la luz) y los organismos capaces de realizarlo, organismos fotosintéticos. Dentro de ellos se encuentran tanto árboles, como herbáceas, musgos, algas, entre otros.

Lo primero que deben hacer estos organismos es captar la luz y por eso, todos ellos, poseen unos pigmentos verdes, las clorofilas, que hacen posible la absorción de esa energía. Sin embargo, las plantas son paneles solares altamente eficientes y además de las clorofilas poseen otros pigmentos, los carotenoides, que les permiten ser aún más eficientes en la captación de la radiación más energética dentro de la luz visible. Su color varía desde amarillo pálido, pasando por anaranjado, hasta rojo oscuro, aunque rara vez se hacen visible en las hojas enmascarado por el color verde de las clorofilas. La presencia de estos carotenoides en las plantas es crucial, de hecho, no existe ningún organismo fotosintético que no posea carotenoides. Esto es así porque los carotenoides tienen dos funciones en la naturaleza, que *a priori* podrían resultar contradictorias. Por un lado, son capaces de absorber más eficientemente radiación altamente energética ayudando a las clorofilas, lo cual es extremadamente útil y necesario en lugares con poca luz, pero, por otro lado, los carotenoides son capaces de absorber el exceso de luz que llega a la planta para evitar que le haga daño.

Y esto es así, porque a pesar de lo altamente eficiente del proceso fotosintético las plantas no son capaces de utilizar/convertir toda la energía que les llega del sol y al ser organismos fijos al suelo no pueden evitar ese exceso de radiación que finalmente resulta perjudicial para su desarrollo. Y aquí entran en juego los carotenoides, protegiéndolas de ese exceso de luz. Por eso no existe ningún organismo fotosintético en la Tierra que no tengan carotenoides.



Fig. 9. Aspecto de la fistulera (*Scrophularia glabrata*) poco antes de la floración.

En ambientes de alta radiación, la cantidad de energía que no puede utilizar la planta es aún mayor, de manera que los carotenoides por si solos no pueden hacer frente a este estrés, la situación empeora y la planta tiene que buscar otras estrategias para solucionar este problema. Existen diferentes estrategias que las plantas pueden activar para hacer frente a este estrés, y normalmente no se activa una única estrategia sino varias a la vez. La primera barrera para protegerse del exceso de radiación es la barrera morfológica: cambios a nivel de hoja para evitar que llegue tanta luz a las clorofilas (hojas más pequeñas, densidad de pelos, presencia de ceras, depósito de sales). Estudios en las principales especies del retamar de cumbre han reflejado que una de las primeras barreras en las especies de alta montaña es la presencia de pelos en sus hojas, lo que aumenta la reflexión de la luz y por tanto reduce la luz que llega a las clorofilas evitando que se dañen (Fig. 10). En el caso de la retama, las hojas son muy pequeñas y solo están presentes durante un mes, luego se caen y es el tallo el que adquiere esa función (Fig. 11).

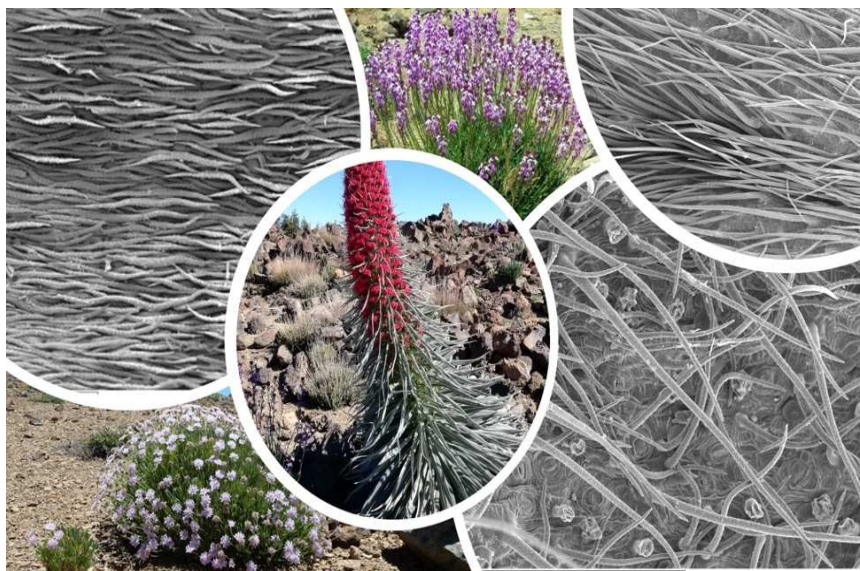


Fig. 10. Densidad de pelos en la superficie de las hojas de tres especies representativas del retamar del Teide: rosalillo (*Pteroccephalus lasiospermus*), tajinaste (*Echium wildpretii*) y alhelí (*Erysimum scoparium*). La alta densidad de pelos presentes en las hojas de estas especies aporta una barrera para evitar la llegada del exceso de radiación presente en la alta montaña canaria al interior de la hoja. Imágenes tomadas con microscopio electrónico de barrido.

La bibliografía documenta que, en general, las plantas son capaces de absorber un 84% de la luz incidente, se habla de un valor de absorptividad del 0,84. En las especies de la alta montaña canaria este valor es inferior en



Fig. 11. Las pequeñas hojas presentes en la retama del Teide (*Spartocytisus supranubius*), sólo durante los meses de primavera, disminuyen la captación de radiación en esta especie. Sus tallos verdes adquieren esa función de absorción de radiación todo el año y su disposición vertical minimiza la incidencia de la luz solar.

muchas especies (Fig. 12), lo que refleja el papel tan importante de los pelos en algunas de estas especies. Así, la retama, la fistulera y el codeso no activan esta respuesta para hacer frente al exceso de radiación, mientras que el tajinaste, el alhelí y el rosalillo lo usan para disipar el exceso de radiación (Perera-Castro *et al.*, 2017). El rosalillo además manifiesta cambios morfológicos a nivel de planta entera. Así, un estudio en el que se comparaba la respuesta del rosalillo y el alhelí en dos ambientes luminosos diferentes - un lugar abierto o bajo el dosel del pinar-, mostró que las plantas de rosalillo situadas en el pinar eran más altas y tenían hojas más grandes y delgadas, mientras que plantas y hojas de alhelí no mostraron ningún cambio (González-Rodríguez *et al.*, 2020).

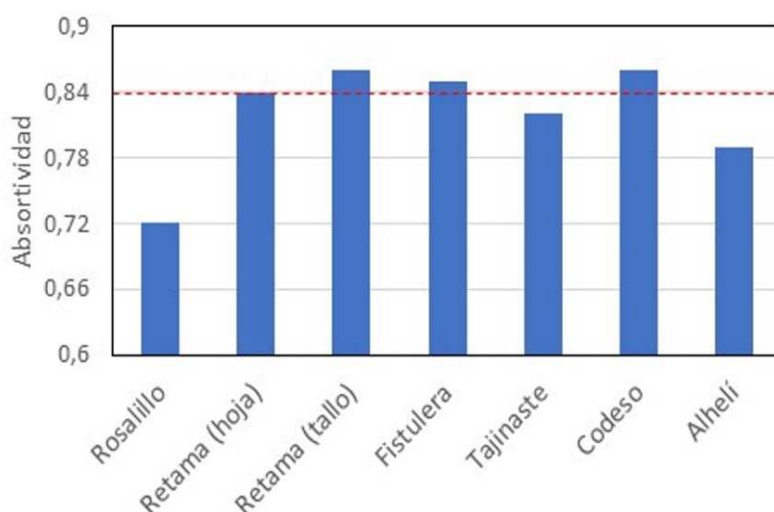


Fig. 12. Valores de absorptividad en las hojas de seis especies representativas del retamar del Teide: rosalillo, retama, fistulera, tajinaste, codeso y alhelí. La línea roja discontinua marca el valor de referencia de absorptividad. Véase como el rosalillo, el tajinaste y el alhelí tienen valores por debajo del 0,84, lo que indica que estas especies presentan estructuras en sus hojas que disminuyen la absorción de la luz (Datos tomados de Perera-Castro *et al.*, 2017).

Si la luz atraviesa esta primera barrera morfológica, entonces otras adaptaciones fisiológicas tienen que activarse en la planta, entre ellas, un cambio en las proporciones de clorofilas y carotenoides para defenderse del exceso de radiación. En general, la principal respuesta en la planta es una disminución en la concentración de clorofilas (no es necesario ser tan eficientes en captar luz) y un aumento de carotenoides (necesario para disipar el exceso de radiación). Un estudio llevado a cabo a lo largo del año con

algunas especies del retamar mostró que no todas las especies modulan sus pigmentos a lo largo del año. La retama, el alhelí y la fistulera no presentaron cambios en los pigmentos en respuesta a los cambios ambientales de las estaciones, mientras que el rosalillo y el codeso disminuyeron la concentración de clorofilas y aumentaron la concentración de carotenoides durante el invierno. Esto se correlacionó con otro parámetro fisiológico analizado -la eficiencia fotoquímica-, mostrando que el alhelí y la retama mantienen un buen estado a lo largo del año, mientras que el rosalillo, la fistulera y el codeso sufren daño solo durante el invierno, mientras que la hierba pajonera sufre daños fotoquímicos desde el verano perdiendo sus hojas (Fig. 13). Así, estas especies, según su estrategia de fotoprotección, se pueden agrupar en tres grupos (González-Rodríguez *et al.*, 2020):

- (1) especies que responden a las altas temperaturas y la sequía del verano, perdiendo sus hojas como la hierba pajonera,
- (2) especies que sufren daño cuando se combinan la alta radiación y la sequía con las bajas temperaturas del invierno (el rosalillo, la fistulera y el codeso), y
- (3) especies que presentan un comportamiento constante a lo largo del año, lo que refleja una mejor adaptación fotoquímica a todos los estreses ambientales que se desarrollan en el hábitat de alta montaña canario (retama y alhelí).

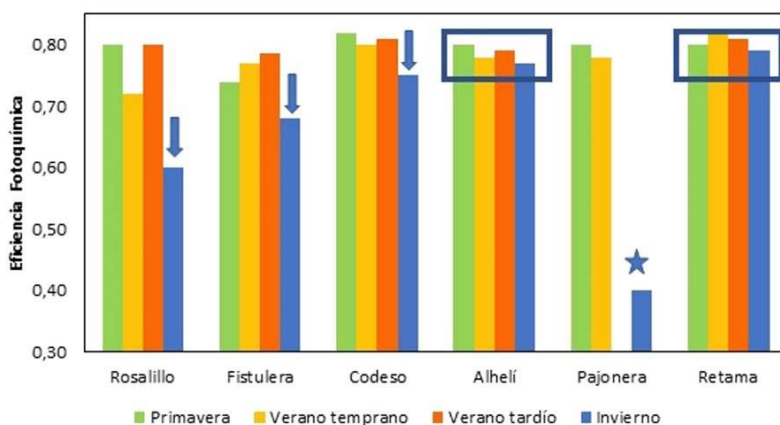


Fig. 13. Variación en la eficiencia fotoquímica de seis especies representativas del retamar de cumbre a lo largo del año. Se observan diferentes estrategias de protección frente al exceso de radiación. Los rectángulos indican especies que no cambian y mantienen su alta eficiencia a lo largo del año (alhelí y retama). Las flechas indican especies que disminuyen su eficiencia y son dañadas en invierno (rosalillo, fistulera y codeso). El asterisco indica una especie que pierde sus hojas en verano como estrategia para evitar daño (hierba pajonera) (Datos tomados de González-Rodríguez *et al.*, 2020).

Limites térmicos

Como ya se ha comentado, las temperaturas extremas son uno de los principales factores ambientales que limitan la distribución de las especies en alta montaña. Las heladas constituyen uno de los estreses más importantes a los que se tienen que enfrentar estas especies, y el efecto en la planta va a depender no solo de la intensidad y duración, sino también del momento en el que ocurran. Por otro lado, las altas temperaturas son otro factor que puede limitar el crecimiento de la planta, aunque en los ecosistemas de alta montaña las temperaturas máximas no suelen ser muy altas, está confirmado que el cambio climático está provocando un aumento de temperatura que a corto/largo plazo tendrá una repercusión en el funcionamiento de la planta. Además, en Canarias, debido a la proximidad con el continente africano, se añaden las olas de calor, que cada vez son más recurrentes, ocurriendo a veces en estaciones no esperables como el invierno.

Las plantas pueden presentar diferentes patrones de respuesta a las temperaturas extremas. Existen especies cuyo límite de resistencia a las altas y bajas temperaturas se mantiene constante a lo largo de todo el año, pero existen otras especies cuya resistencia sigue un ciclo anual que está coordinado con los procesos de desarrollo y con la temperatura del aire. Esto supone que para estas especies eventos de congelación u olas de calor en épocas inusuales serán altamente perjudiciales ¿Cómo se comportan las especies de alta montaña canaria?

Hasta el momento solo se ha abordado el estudio en dos especies representativas del retamar de cumbre -el alhelí y el rosalillo-. Ambos estudios se han realizado a lo largo del año con la finalidad de conocer si la resistencia a las altas y bajas temperaturas presenta una estacionalidad en estas especies, y determinar la sensibilidad a eventos térmicos anómalos, fuera de la estación usual. La técnica que se ha utilizado en este estudio es la imagen de la fluorescencia de la clorofila. De manera general, se basa en el hecho de que cuando la clorofila no absorbe toda la energía del sol, esta se reemite en forma de fluorescencia (reemisión de luz). Es decir, si existe algún problema en el funcionamiento de la planta por algún tipo de estrés, la planta no es tan eficaz en absorber la luz por las clorofilas, y por tanto, hay una mayor cantidad de energía no utilizada que se reemite (mayor fluorescencia). Esta fluorescencia se relativiza en base a una escala de color, de manera que si la planta se está desarrollando bien y es capaz de absorber toda la radiación, la emisión de fluorescencia es baja, presentando colores azules-violetas en la escala de color. A medida que las plantas sufren estrés la emisión de fluorescencia aumenta y se observan colores verde-anaranjados-rojos. A continuación, se muestran, como ejemplo, los cambios de fluorescencia debido al estrés por altas temperaturas en el alhelí (Fig. 14), donde se

distinguen cambios de color a diferentes temperaturas y en diferentes momentos del año.

Haciendo uso de esta técnica para el estudio de los límites térmicos en el rosalillo y el alhelí, se demostró que el alhelí es una especie resistente al frío, pero sensible a la congelación, sufriendo daños por debajo de cero grados. Esta sensibilidad a la congelación cambia con las estaciones. En otoño e invierno los daños letales aparecen alrededor de -9°C , mientras que en primavera la especie es muy sensible a la congelación dañándose a -6°C . Esto indica que una helada en primavera tendrá fuertes consecuencias para la supervivencia de la planta. Curiosamente la respuesta cambia dentro del individuo y se ha visto que en primavera cuando coexisten en la planta hojas jóvenes en desarrollo con hojas adultas, las hojas nuevas presentan una resistencia a la congelación mucho mayor que las hojas adultas, casi 5°C de diferencia (González-Rodríguez *et al.*, 2021). En el rosalillo, el daño irreversible ha sido observado a $-9,9^{\circ}\text{C}$ en invierno y al contrario que el alhelí, esta resistencia se mantuvo en verano (Perera-Castro *et al.*, 2018).

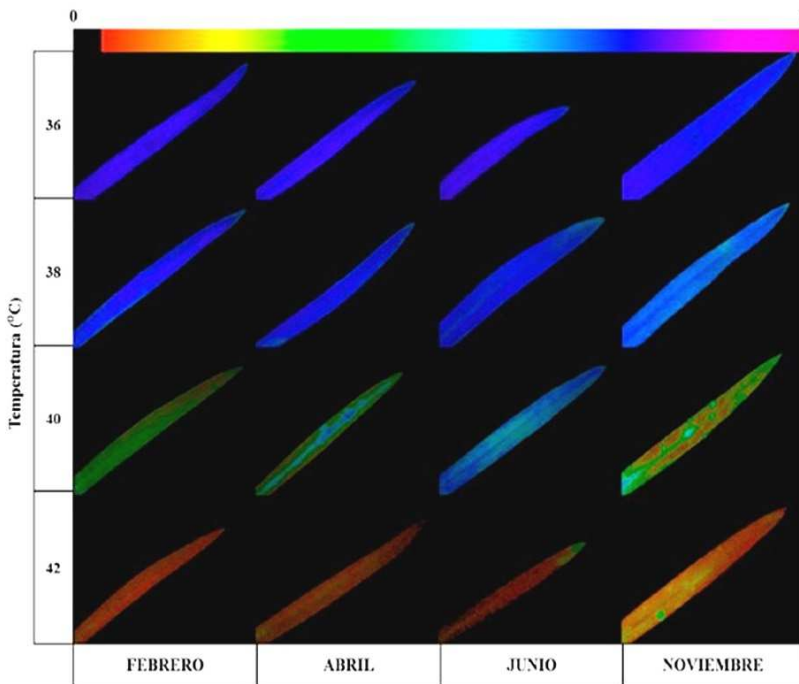


Fig. 14. Efecto de la respuesta a las altas temperaturas en el alhelí del Teide (*Erysimum scoparium*) en diferentes meses a lo largo del año a partir del análisis de imagen de la fluorescencia de la clorofila. Escala de color: violeta-azul, hoja sin daño; naranja-rojo, hoja muy dañada. La imagen refleja daño en esta especie a partir de los 40°C (Imagen tomada de González-Rodríguez *et al.*, 2021).

En cuanto a la respuesta a altas temperaturas, se observaron diferencias entre el alhelí y el rosalillo. El rosalillo mostró mayor resistencia a las altas temperaturas que el alhelí. Así el rosalillo sufre daño a 43,5°C mientras que el alhelí puede ser afectado desde los 40°C. Esta resistencia se mantiene a lo largo del año en el caso del rosalillo, sin embargo, en el alhelí la resistencia a las altas temperaturas disminuye en invierno (González-Rodríguez *et al.*, 2021).

Como resultado del estudio se puede concluir que ambas especies se verán favorecidas con la disminución de las heladas y el aumento de las temperaturas mínimas que se están registrando en el Parque Nacional del Teide en las últimas décadas y, aunque ambas especies son sensibles a las altas temperaturas, el alhelí será más vulnerable que el rosalillo frente al aumento de las temperaturas en el contexto del cambio climático.

Escasez de precipitación

Como ya se ha mencionado, la alta montaña canaria tiene una singularidad con respecto a otros ecosistemas de montaña continentales en zonas templadas del planeta, y es, que la precipitación desciende por encima de los 2000 m de altitud, lo que convierte a la alta montaña canaria en un ecosistema semiárido. Además, debido a su naturaleza volcánica, el suelo, formado principalmente por lava y pumita, es altamente permeable lo que produce un rápido drenaje hacia capas más profundas. Este rápido drenaje hace que la disponibilidad de agua en las capas superficiales del suelo caiga por debajo de su punto de marchitez durante varios meses, principalmente en la época de verano (Brito *et al.*, 2013).

La retama, principal especie estructurante de este ecosistema, es una especie, *a priori* bien adaptada a los ambientes secos. Pero, cómo regula la planta el contenido de agua en su interior. De manera general, el agua abandona la planta a través de unas estructuras denominadas estomas. Los estomas son las aperturas por donde tiene lugar el intercambio de gases en las plantas, es decir es por donde tiene lugar la toma de CO₂ por parte de la planta, pero es también por donde la planta pierde agua. Estos estomas se encuentran principalmente en las hojas, así las hojas muy grandes, en general, pierden una mayor cantidad de agua que las hojas pequeñas. Como primera adaptación, la retama evita perder grandes cantidades de agua presentando hojas muy pequeñas que se mantienen en la planta un corto periodo de tiempo, durante la floración, en los meses de abril y mayo donde la disponibilidad de agua en el suelo es mayor (Fig. 1). Durante todo el año la retama presenta un tallo verde activo con estomas hundidos localizados a lo largo del tallo como estrategia de control de pérdida de agua (Fig. 15). En términos generales, aquellas plantas que poseen estomas prominentes y muy expuestos se encuentran más afectadas por factores ambientales como la

radiación, la temperatura o el viento y así, la pérdida de agua en estas especies aumenta, sin embargo, en la retama al estar los estomas profundamente hundidos en el tallo se genera un microclima alrededor del estoma que retiene la humedad y hace que la demanda evaporativa disminuya (Fig. 15).

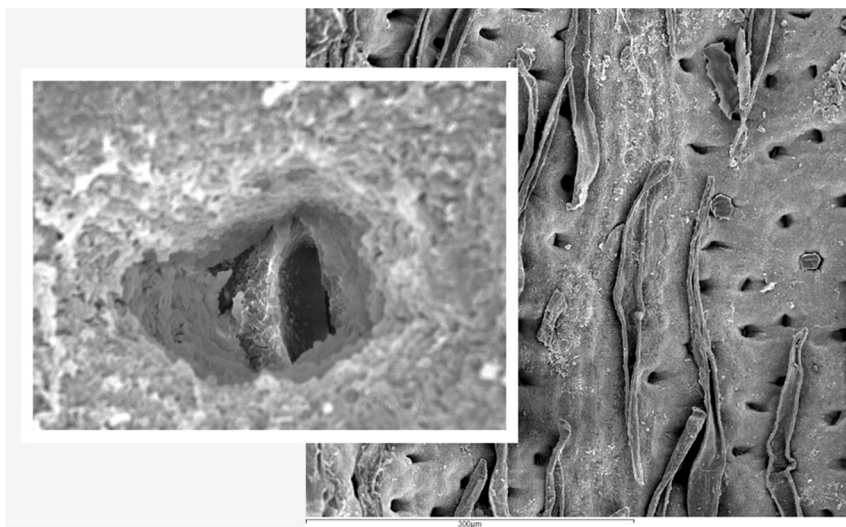


Fig. 15. Vista en detalle y disposición de los estomas a lo largo del tallo de la retama del Teide (*Spartocytisus supranubius*). Nótese el estoma profundamente insertado en el tallo como estrategia adaptativa para evitar perder agua. Imágenes tomadas con microscopio electrónico de barrido.

Por otro lado, se han llevado a cabo estudios para conocer como la retama regula la pérdida de agua a lo largo del año y cuál es su patrón de crecimiento (González-Rodríguez *et al.*, 2017). La pérdida de agua a través de la planta se conoce como transpiración y tiene lugar, como hemos visto anteriormente, a través de los estomas. El agua es la principal fuente limitante del crecimiento en las plantas y cerca del 97% del agua tomada por la planta es perdida a la atmósfera por la transpiración. Así, el control de la pérdida de agua en la planta es vital para su supervivencia, y esto se agudiza aún más, cuando la planta se desarrolla en climas áridos. La adaptación de las plantas en estos ambientes de escasez de agua puede ser de dos tipos:

- (1) especies que son capaces de tolerar el estrés hídrico de la planta, es decir, la deshidratación en sus tejidos, o
- (2) especies que activan mecanismos para evitar el estrés hídrico en su interior, es decir, activan mecanismos para mantener un estado hídrico favorable en los tejidos, a pesar de que exista una escasez de agua disponible en el suelo.

Por otro lado, se han llevado a cabo estudios para conocer como la retama regula la pérdida de agua a lo largo del año y cuál es su patrón de crecimiento (Fig. 16) (González-Rodríguez *et al.*, 2017).



Fig. 16. Estación meteorológica en el Parque Nacional del Teide para el registro continuo de las variables ambientales (arriba); sensores de flujo de savia instalados en retama para la cuantificación de la tasa transpiratoria (en medio); y dendrómetros de banda automáticos para el registro continuo del crecimiento de la retama del Teide (abajo).

En general, la mayoría de las especies activan mecanismos para evitar el estrés hídrico y una de las respuestas inmediatas al déficit hídrico es el cierre de estomas. ¿Qué mecanismo se activa en la retama para hacer frente a la sequía de la alta montaña canaria? El estudio de la tasa transpiratoria a lo largo de dos años (González-Rodríguez *et al.*, 2017) reveló que la retama aumenta sus tasas de transpiración en los meses de verano, cuando la temperatura es alta y existe poca agua en el suelo (Fig. 17). ¿Cómo es esto posible? ¿Por qué no cierra los estomas para evitar perder agua? La respuesta es simple, la retama posee raíces profundas que le permite acceder a zonas

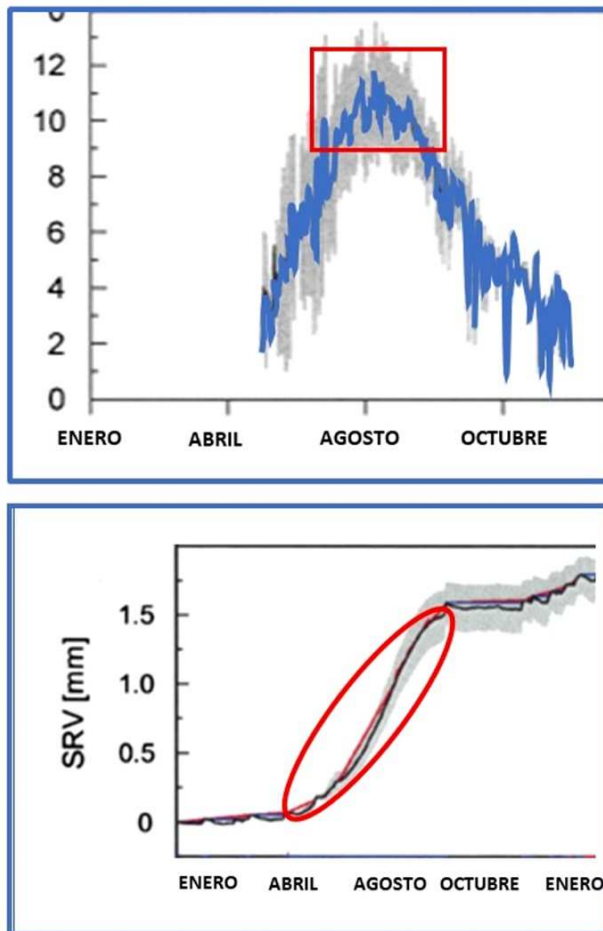


Fig. 17. Variación en la tasa transpiratoria (arriba) y crecimiento (abajo) en la retama del Teide (*Spartocytisus supranubius*) a lo largo del año. La mayor tasa transpiratoria (rectángulo) y de crecimiento activo (círculo) tiene lugar en la época cálida y seca, al contrario que otras especies del retamar que cierran sus estomas para evitar perder agua, así la retama del Teide presenta una estrategia derrochadora de gasto de agua.

más subterráneas del suelo donde la limitación de agua, en un primer momento, no es detectable. Esto hace que la retama no presente una estrategia conservadora en el gasto del agua, sino por el contrario, presenta una estrategia derrochadora. Además, se ha visto que estos momentos de alta transpiración, se corresponden con el momento de crecimiento activo de la retama (Fig. 17), aumentando el grosor del tallo durante la época de mayor demanda evaporativa (primavera-verano).

Pero ¿qué ocurriría si en esas capas subterráneas comenzara a disminuir el agua? Los eventos de mortalidad súbita que se han detectado en el Parque Nacional del Teide son el resultado de esta limitación de agua (Fig. 18). Estudios de dendrología, disciplina que estudia el crecimiento de los anillos en especies leñosas y su relación con el ambiente, han puesto de manifiesto que el crecimiento de la retama está fuertemente controlado por las precipitaciones previas al periodo de crecimiento. A medida que disminuye la precipitación, menor es el crecimiento y existe más predisposición a la mortalidad. Así, la retama reduce o cesa su crecimiento en años con sequías extremas como ocurrió en 2012 donde la precipitación anual fue solo de 50 mm, pero también, en años con sequías moderadas, lo que evidencia que son los eventos de sequía el principal factor determinante de los eventos de mortalidad de retama observados en el Parque (Olano *et al.*, 2017). El futuro de la retama como especie estructurante del paisaje del Parque Nacional del Teide peligra por lo que es necesaria la implantación de políticas urgentes de conservación.



Fig. 18. Vista general del retamar de cumbre en el Parque Nacional del Teide en la actualidad con fuertes eventos de mortalidad de la retama. Detalle de la extracción de testigos de la madera de retama para su estudio dendrológico.

AGRADECIMIENTOS.- Al grupo de Ecofisiología Vegetal de la Universidad de La Laguna por su incansable esfuerzo en conocer la respuesta de las especies canarias en la naturaleza, en especial a M.^a Soledad Jiménez, Domingo Morales, Patricia Brito, Roberto Lorenzo, Gerhard Wieser y Alicia Perera-Castro. Al Parque Nacional del Teide, por el apoyo incondicional que siempre nos ha brindado para el desarrollo de esta investigación. A José Luis Martín-Esquivel por el entusiasmo frente a lo desconocido que siempre nos inspira.

Bibliografía

- BRITO, P., M.S. JIMÉNEZ, D. MORALES & G. WIESER (2013). Assessment of ecosystem CO₂ efflux and its components in a *Pinus canariensis* forest at the treeline. *Trees* 27: 999-1009.
- GONZÁLEZ-RODRÍGUEZ, Á.M., P. BRITO & B. FERNÁNDEZ-MARÍN (2020). Summit evergreen shrubs living at a semi-arid treeline: photoprotection systems activation in an open vs an understory site. *Physiol. Plant.* 169: 228-243. doi.org/10.1111/ppl.13069, doi:10.1111/ppl.13069.
- GONZÁLEZ-RODRÍGUEZ, Á.M., E.M. PÉREZ-MARTÍN, P. BRITO & B. FERNÁNDEZ-MARÍN (2021). Unexpected vulnerability to high temperature in the Mediterranean alpine shrub *Erysimum scoparium* (Brouss. Ex willd.) Wettst. *Plants* 10: 379. https://doi.org/10.3390/plants10020379
- GONZÁLEZ-RODRÍGUEZ, Á.M., P. BRITO, J.R. LORENZO, A. GRUBER, W. OBERHUBER & G. WIESER (2017). Seasonal cycles of sap flow and stem radius variation of *Spartocytisus supranubius* in the alpine zone of Tenerife, Canary Islands. *Alp. Bot.* 127, 97-108. doi:10.1007/s00035-017-0189-7.
- IPCC 2013. Annex I: Atlas of Global and Regional Climate Projections. En: Stocker, T.F, Qin, D., Plattner, G-K, Tignor, M, Allen, S.K., Boschung, J., et al. (eds.), *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, Estados Unidos.
- MARTÍN-ESQUIVEL, J.L. & M. PÉREZ-GONZÁLEZ (2019). *Cambio climático en Canarias. 'Impactos'*. Publicaciones Turquesa. Gobierno de Canarias.
- MARTÍN-ESQUIVEL, J.L., M.V. MARRERO-GÓMEZ & J.M. GONZÁLEZ-MANCEBO (2021). Efectos del cambio climático en la vegetación de la alta montaña de Tenerife. *Ecosistemas* 30 (1). https://doi.org/10.7818/ECOS.2189
- OLANO, J.M., P. BRITO, Á.M. GONZÁLEZ-RODRÍGUEZ, J.L. MARTÍN-ESQUIVEL, M. GARCÍA-HIDALGO & V. ROZAS (2017). Thirsty peaks: Drought events drive keystone shrub decline in an oceanic island mountain. *Biol. Conserv.* 215: 99-106. doi:10.1016/j.biocon.2017.09.008.
- PERERA-CASTRO, A.V., P. BRITO & Á.M. GONZÁLEZ-RODRÍGUEZ (2017). Light response in alpine species: Different patterns of physiological plasticity. *Flora* 234: 165-172. doi:10.1016/j.flora.2017.07.007.
- PERERA-CASTRO, A.V., P. BRITO & Á.M. GONZÁLEZ-RODRÍGUEZ (2018). Changes in thermic limits and acclimation assessment for an alpine plant by chlorophyll fluorescence analysis: Fv/Fm vs. Rfd. *Photosynthetica* 56: 527-536.

REIGOSA, M.J., N. PEDROL & A. SÁNCHEZ (Coordinadores) (2003). *La ecofisiología vegetal, una ciencia de síntesis*. Internacional Thomson Editores. España.