



9CFE-1745

Actas del Noveno Congreso Forestal Español
Edita: **Sociedad Española de Ciencias Forestales. 2025.**
ISBN: 978-84-941695-7-1

Organiza





Mejora de alcornoques y encinas ante estrés térmico, estrés hídrico y estrés combinado

HERNANDEZ-SERRANO, A. (1), DE LA MATA POMBO, R. (1), DORADO REYES, F.J. (1), ALCAIDE ROMERO, F. (1), BERTOMEU GARCIA, M. (1), ROSSO, L. (2), SANTIAGO BELTRAN, R. (3), ABBAS, Y. (4), ALBALAT VICENTE, J.J. (5), RAMIREZ VERA, A. (6), BERMEJO BELLO, E. (6), LARRAZABAL PAREJA-OBREGON, R. (6), CUENCA VALERA, B. (7), LUQUERO RAMOS, L. (8), DEL POZO BARRON, J.L. (9) y SOLLA HACH, A. (1)

(1) Ingeniería Forestal y del Medio Natural, Instituto de Investigación de la Dehesa (INDEHESA), Universidad de Extremadura.

(2) Dipartimento di Scienze Agrarie, Forestali e Alimentari, Università di Torino, Italia.

(3) CICYTEX, Finca la Orden.

(4) Polyvalent Team on Research and Development, Polydisciplinary Faculty, Sultan Moulay Slimane University, Morocco.

(5) Junta de Extremadura, Vivero de Rueda Chica.

(6) GPEX, Gestión Pública de Extremadura S.A..

(7) TRAGSA, Vivero de Maceda.

(8) TRAGSA, Subdirección de Innovación y Desarrollo de Servicios.

(9) Confederación Hidrográfica del Guadiana O.A..

Resumen

El cambio climático está incrementando la frecuencia de eventos extremos como sequías y olas de calor, amenazando los ecosistemas mediterráneos. Este estudio aborda la tolerancia de las especies dominantes de las dehesas, *Quercus suber* y *Quercus ilex*, frente a estas condiciones, algo fundamental para su conservación y el desarrollo de programas de mejora genética forestal. Aunque existe evidencia de variación adaptativa intraespecífica en ambas especies, faltan estudios que comparen su resiliencia al estrés abiótico combinado en condiciones controladas, especialmente considerando poblaciones de diferentes regiones con potencial para ser usadas como material de reproducción ante climas extremos. Aquí comparamos la tolerancia al estrés hídrico, térmico y su combinación de poblaciones de encina y alcornoque de Extremadura, Marruecos y Cataluña, para identificar genotipos adaptados a condiciones abióticas extremas que contribuyan a los programas de mejora genética en curso para las dehesas extremeñas. Se realizó un experimento en invernadero con plántulas de estas poblaciones que se sometieron a cuatro tratamientos (control, estrés hídrico, térmico y combinado). Se evaluó la supervivencia, marchitamiento, crecimiento, área foliar específica (SLA) y contenido hídrico relativo (RWC) como indicadores de tolerancia. La tolerancia varió significativamente según la especie, región y tratamiento. *Q. ilex* mostró mayor tolerancia al estrés hídrico que *Q. suber*, mientras que el crecimiento de ambas especies se redujo drásticamente bajo el estrés combinado. Las poblaciones de Extremadura destacaron en *Q. suber* por su mayor tolerancia, mientras que en



Q. ilex fueron las de Cataluña. Las poblaciones de Marruecos mostraron siempre una tolerancia intermedia. La encina presentó hojas más esclerófilas (menor SLA) y mayor RWC bajo estrés hídrico que el alcornoque. En conjunto, se mostraron patrones geográficos intraespecíficos distintos entre alcornoques y encinas en caracteres de tolerancia, anatomía foliar y crecimiento, sugiriendo procesos evolutivos divergentes. Los resultados enfatizan la importancia de integrar estrategias de selección de procedencias que combinen tolerancia a múltiples factores de estrés en programas de mejora genética forestal. Esto contribuirá a la sostenibilidad de las dehesas bajo escenarios de cambio climático, priorizando el uso de genotipos mejor adaptados a las condiciones futuras.

Palabras clave

Quercus suber, *Quercus ilex*, tolerancia al cambio climático, variación intraespecífica, programas de mejora genética.

1. Introducción

El cambio climático ha incrementado la frecuencia y magnitud de eventos extremos, como sequías y olas de calor más frecuentes e intensas, alterando significativamente los ecosistemas forestales en todo el mundo (ANDEREGG et al., 2013). Los hábitats mediterráneos se encuentran entre los más vulnerables a las consecuencias del incremento de las temperaturas y la aridez (PETIT et al., 2005; LIONELLO & SCARASCIA, 2020). Su preservación dependerá, en gran medida, de la capacidad de los árboles para adaptarse a las variaciones en la precipitación y la temperatura (ALBERTO et al., 2013). Durante la última década, la mortalidad forestal provocada por el aumento de las temperaturas y la intensificación de las sequías ha mostrado un rápido incremento a nivel global (NIU et al., 2014). Entre las especies arbóreas más representativas de la región Mediterránea, el alcornoque (*Quercus suber*) y la encina (*Quercus ilex*) son las especies dominantes de las dehesas y desempeñan un papel crucial en la economía local a través de productos como el corcho, la bellota y los servicios ecosistémicos que ofrecen. Sin embargo, estas especies están expuestas a condiciones climáticas cada vez más extremas, lo que amenaza su supervivencia y distribución futura (GEA-IZQUIERDO et al., 2021). Concretamente, en Extremadura, el cambio climático representa una seria amenaza para la conservación de las dehesas.

La variación intraespecífica en el alcornoque y la encina, ha revelado patrones significativos de adaptación local a diferentes condiciones ambientales. En *Q. ilex*, las poblaciones de zonas secas han presentado mayor resistencia a la sequía (SÁNCHEZ-VILAS & RETUERTO, 2007; MARTIN-STPAUL et al., 2012), y se han observado diferencias en la morfología de las hojas y la capacidad de fotosíntesis entre poblaciones, lo que sugiere una adaptación a las condiciones de sequía y temperatura locales (PEGUERO-PINA et al., 2014; ANDIVIA et al., 2012). En *Q. suber*, la variación genética entre poblaciones se ha asociado con diferencias significativas en caracteres funcionales, como el crecimiento, la tolerancia a la sequía y la fenología. Los estudios de procedencias han demostrado que las poblaciones presentan adaptación local en función de factores climáticos como la temperatura y la disponibilidad hídrica (RAMÍREZ-VALIENTE et al., 2009; SAMPAIO et al., 2016). Las poblaciones de alcornoque de áreas más cálidas y secas



tienden a tener un mejor comportamiento bajo condiciones de sequía, lo que sugiere una selección divergente en respuesta a las diferencias climáticas (RAMÍREZ-VALIENTE et al., 2010; SAMPAIO et al., 2019). Esta adaptación se refleja también en diferencias fenológicas, de tal manera que las poblaciones del oeste muestran una brotación más tardía que las del este, asociándose esto con gradientes climáticos (SAMPAIO et al., 2016).

La existencia de una relevante variación geográfica intraespecífica de tipo adaptativo en ambas especies, y la amenaza que el cambio climático representa para la conservación de las dehesas en Extremadura, justifican la necesidad de evaluar material vegetal de poblaciones de alcornoque y encina procedentes de otras regiones que puedan presentar una mayor resiliencia al aumento del estrés abiótico. Evaluar la tolerancia de diferentes poblaciones de estas especies al estrés abiótico es fundamental para los programas de mejora genética que pretenden la selección de genotipos más tolerantes.

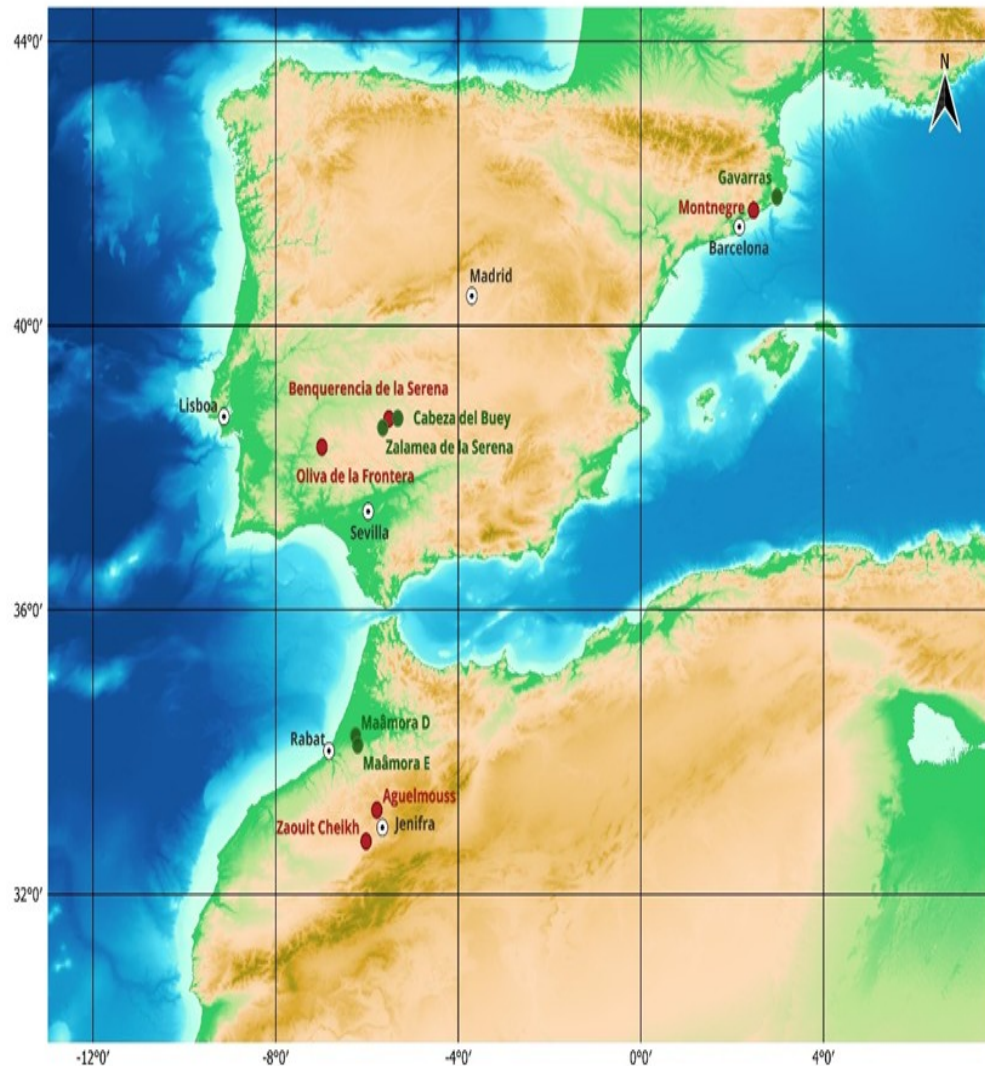
2. Objetivos

Este estudio tiene como propósito comparar la tolerancia frente a la sequía y al calor de poblaciones de alcornoque y encina de Extremadura frente a otras poblaciones de las mismas especies procedentes de otras regiones. Así, se pretende identificar regiones y poblaciones más tolerantes al estrés hídrico y térmico que se adapten a la región extremeña y que puedan servir como fuente de materiales forestales de reproducción. En las siguientes etapas del trabajo se procurará identificar genotipos específicos para ser incorporados al programa de mejora genética forestal para estas especies actualmente en marcha en Extremadura.

3. Metodología

Para evaluar la variación geográfica en la tolerancia del alcornoque y la encina al estrés abiótico desencadenado por el cambio climático, se realizó un experimento en condiciones controladas de invernadero en el que se sometieron diferentes poblaciones de ambas especies a tres tratamientos de estrés: hídrico, térmico y estrés combinado.

En otoño de 2023, se recolectaron bellotas de 12-15 árboles madre distantes (para un total de 144 familias de medios hermanos) en cada una de cinco poblaciones de *Q. suber* y cinco de *Q. ilex* (dos de Extremadura, dos de Marruecos y una de Cataluña) (Figura 1). Las poblaciones de alcornoque fueron las de Cabeza del Buey (Badajoz; 38,69286° N, -5,32324° O) y Zalamea la Serena (Badajoz; 38,56202° N, -5,65255° O) en Extremadura, las de Maamora cantón D (Rabat-Salé-Kenitra; 34,22659° N, -6,24671° O) y Maamora cantón E (Rabat-Salé-Kenitra; 34,09390° N, -6,20328° O) en Marruecos, y la de las Gavarres (Gerona; 41,80922° N ; 2,983218° E) en Cataluña. Las poblaciones de encina fueron las de Benquerencia de la Serena (Badajoz; 38,68589° N, -5,52134° O) y Oliva de la Frontera (Badajoz; 38,28957° N, -6,98701° O) en Extremadura, las de Aguelmouss (Beni Melal-Jenifra; 33,18035° N, -5,782763° O) y Zaouit Cheikh (Beni Melal-Jenifra; 32,74056° N, -6,01786° O) en Marruecos, y la del Montnegre (Barcelona; 41,62107° N, 2,47013° E) en Cataluña.



*Figura 1. Localización de las cinco poblaciones estudiadas de *Q. suber* (círculos verdes) y de las cinco de *Q. ilex* (círculos rojos). Las poblaciones de ambas especies se distribuyen en un gradiente latitudinal y se pueden agrupar en tres regiones distintas: Extremadura (dos poblaciones por especie), Marruecos (dos poblaciones por especie) y Cataluña (una población por especie).*

El diseño experimental se basó en bloques completos al azar con un total de 32 bloques a partir de 96 bandejas forestales de 48 alveolos cada una. El volumen del alveolo fue de 300 cm³. Cada tres bandejas conformaron un bloque y se incluyó una planta de cada familia en cada bloque. Las bellotas se sembraron en dos siembras secuenciales, una primera realizada en diciembre de 2023, y una segunda en febrero de 2024. Cada siembra incluyó la mitad del material a testar (16 bloques por siembra). Se sembraron un total de 4.608 bellotas que produjeron 2.543 plántulas sanas al inicio de los tratamientos. Durante los meses de mayo, junio y julio de 2024 se aplicaron los tratamientos de estrés para la evaluación de la tolerancia en ambas especies. Cada tratamiento se aplicó en ocho bloques, cuatro de cada siembra, y fueron los siguientes: control (Ctrl), estrés hídrico (Eh), estrés térmico (Et) y estrés hídrico combinado con térmico (Eh+Et). En el tratamiento Ctrl,



las plantas no se sometieron a ningún tipo de estrés, así que estuvieron en condiciones óptimas de crecimiento en el invernadero con temperatura moderada y riego dos o tres veces por semana a capacidad de campo según las necesidades. En el tratamiento Eh las plantas fueron sometidas a déficit hídrico, interrumpiendo el riego durante un periodo de 18 días. Durante este tiempo, las plantas permanecieron en condiciones de temperatura moderada sin exceder los 35 °C. En el tratamiento Et, para imitar los efectos de una ola de calor, se aplicó una temperatura de 50°C durante seis horas diarias (de 11h a 17h) durante cinco días consecutivos en un horno de metacrilato. Con el fin de simular el efecto diurno que se produce durante las olas de calor, el horno se encendió a las 11h, logrando así un incremento gradual de la temperatura hasta alcanzar los 50 °C entre las 13h y las 14h. En el tratamiento Eh+Et, las plantas fueron sometidas a déficit hídrico combinado con un choque térmico posterior simulando de nuevo una ola de calor del mismo modo que en el tratamiento Et. Debido a las altas temperaturas alcanzadas en el horno y a la elevada evapotranspiración asociada, el estrés hídrico previo fue menos intenso que en el tratamiento Eh, interrumpiendo el riego durante 11 días antes de introducirlas en el horno. Las condiciones de temperatura durante la restricción hídrica en este tratamiento fueron las mismas que en el tratamiento Eh.

Antes de aplicar los tratamientos se recogieron dos hojas totalmente desarrolladas de cada planta viva de la primera siembra y una hoja de cada planta de la segunda. Se escanearon las hojas en fresco para posteriormente medir su área proyectada con el software *ImageJ*, y se pesaron una vez secas en gel de sílice durante 30 días. Se estimó el área foliar específica (SLA) como el ratio entre el área foliar proyectada (mm^2) y el peso seco (mg). Previamente a la aplicación de los tratamientos, se midió la altura (cm) de todas las plantas con una regla, desde el cuello de la raíz hasta la punta de la yema apical. Al final del crecimiento vegetativo y tras la aplicación de los tratamientos (octubre) se midió la altura viva (cm) de todas las plantas supervivientes como la distancia desde el cuello de la raíz hasta el punto más alto en el cual la planta estaba viva. En base a la altura previa a los tratamientos y la altura al final del periodo vegetativo se calculó el crecimiento (cm) durante la aplicación de los tratamientos. También se evaluó la supervivencia de cada planta al final de la estación de crecimiento, una vez que los tratamientos aplicados surtieron su efecto. Aquellas plantas que rebrotaron se consideraron como vivas. Como otra aproximación de la tolerancia de las plantas al estrés, se evaluó visualmente el grado de marchitamiento en base a la proporción del follaje de cada planta que estaba seco (%). En los tratamientos Et y Eh+Et se evaluó el marchitamiento al tercer día desde que las plantas entraron en el horno. En el tratamiento Eh se evaluó el marchitamiento 22 días después de restringir el riego. No se midió el marchitamiento en el tratamiento control.

Con el fin de monitorizar el efecto del estrés hídrico en la fisiología de la planta, únicamente en los tratamientos Ctrl y Eh se midió el contenido hídrico relativo en las hojas (RWC). Para evitar una defoliación excesiva de plántulas tan jóvenes, en lugar de recoger hojas enteras se obtuvieron discos de hoja de 4,5 mm de diámetro con un perforador de hojas de papel. Se muestrearon discos en tres hojas diferentes de cada planta que estuvieran totalmente desarrolladas, de la parte media de la planta, a uno de los lados de la nervadura principal de la hoja. Los tres

discos se pesaron para obtener el peso fresco (FM). Posteriormente se sumergieron en agua destilada durante 24 h para rehidratarlos y se pesaron para obtener el peso saturado (TM). Posteriormente se secaron en estufa a 60 °C durante siete días y se pesaron una vez secos para obtener el peso seco (DM). El RWC (%) se calculó como: $[(FM-DM) / (TM-DM)] \times 100$ (SADE et al., 2015).

4. Resultados

En cuanto a la tolerancia de las plántulas de *Q. suber* y *Q. ilex* a los estreses aplicados, el modelo mixto mostró diferencias significativas del tratamiento y de la región en la supervivencia, y de la especie y la región en el marchitamiento (Tabla 1). Así, mientras que no hubo diferencias entre especies para la supervivencia ($86,0 \pm 2,6$ % y $90,9 \pm 1,9$ % en alcornoque y encina, respectivamente), sí las hubo para el marchitamiento, mostrando el alcornoque mayores niveles de marchitamiento que la encina ($45,9 \pm 5,3$ % y $28,3 \pm 4,3$ % en alcornoque y encina, respectivamente). El tratamiento de estrés térmico generó escasa mortalidad, con niveles de supervivencia cercanos al 100% al igual que el tratamiento control (Figura 2). Contrariamente, los tratamientos de estrés hídrico y de estrés combinado mostraron tasas de supervivencia inferiores, del $53,2 \pm 7,3$ y $58,9 \pm 7,0$ %, respectivamente, sin diferencias entre ambos (Figura 2). El efecto significativo de la región reveló que la población de *Q. ilex* de Cataluña fue la que más sobrevivió y menor marchitamiento mostró (Figura 3), mientras que la población de *Q. suber* catalana fue la que menor supervivencia y mayor marchitamiento sufrió frente al estrés. De manera opuesta, las poblaciones de alcornoque de Extremadura fueron las de mayor supervivencia y menor marchitamiento (Figura 3), mientras que las de encina de esta región mostraron la menor supervivencia y el mayor marchitamiento. Las poblaciones de Marruecos tanto de encina como de alcornoque, mostraron una supervivencia y un marchitamiento intermedios entre las otras dos regiones ensayadas (Figura 3). Aunque no hubo diferencias en la supervivencia entre especies en tres de los tratamientos, sí las hubo bajo el tratamiento de estrés hídrico, mostrando *Q. ilex* una mayor tolerancia que *Q. suber* a la sequía (Figura 4).

*Tabla 1. Resultados de los efectos fijos del modelo mixto para las variables no normales: supervivencia (%), marchitamiento (%) y contenido hídrico relativo en la hoja (%). Se muestran los grados de libertad del numerador (GLnum), los grados de libertad del denominador (GLden) y el F-ratio asociado al nivel de significación (ns: no significativo; * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$).*

Supervivencia (%)					
Siembra	1;	41,8	0,01	0,925	ns
Tratamiento	3;	40,37		<0,001	***
Especie	1;	2,03	0,154		ns
Región(especie)	4;	12,54		<0,001	***
Población(región(especie))	4;	1,51	0,201		ns

Especie × siembra	1;	8,21		0,004 **
Tratamiento × especie	3;	2,25	0,081	ns
No convergió				
Marchitamiento (%)				
Siembra	1;	2,63	0,122	ns
Tratamiento	2;	1,20	0,325	ns
Especie	1;	41,77		<0,001 ***
Región(especie)	4;	10,29		<0,001 ***
Población(región(especie))	4;	0,80	0,530	ns
Especie × siembra	1;	11,61		<0,001 ***
Tratamiento × especie	2;	6,79		<0,001 ***
8;	8,47			<0,001 ***
Contenido hídrico relativo (%)				
Siembra	1;	0,97	0,358	ns
Tratamiento	1;	7,06		<0,033 *
Especie	1;	9,86		0,002 **
Región(especie)	4;	2,32	0,060	ns
Población(región(especie))	4;	1,07	0,374	ns
Especie × siembra	1;	2,76	0,097	ns
Tratamiento × especie	1;	2,51	0,113	ns
4;	2,00	0,094	ns	

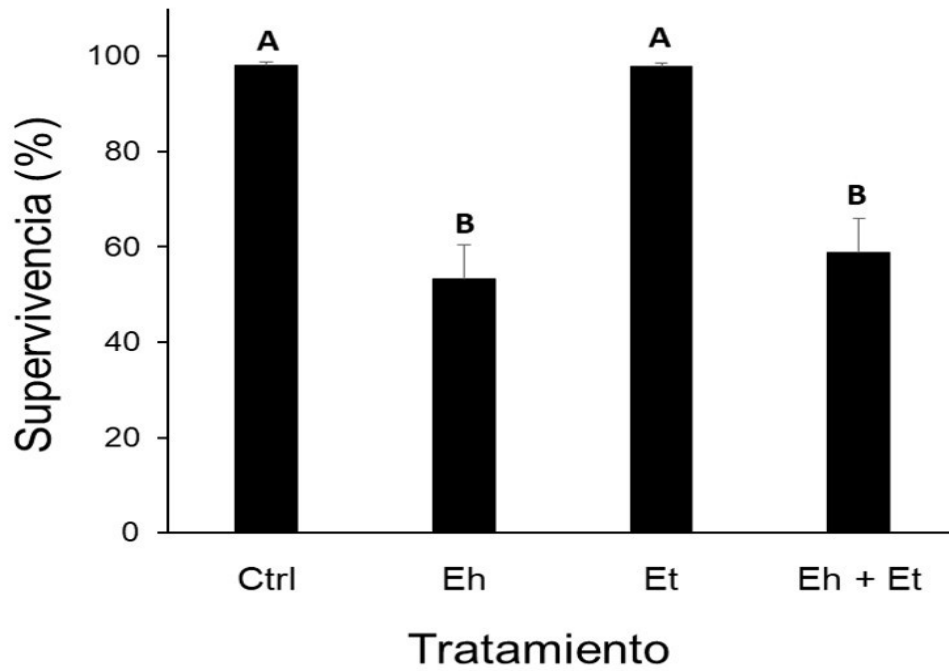


Figura 2. Efecto de los tratamientos de estrés (Ctrl: control; Eh: estrés hídrico; Et: estrés térmico; Eh+Et: estrés hídrico y térmico combinado) en la tasa de supervivencia de las plántulas de *Q. ilex* y *Q. suber*. Las barras son las LSMeans $\pm$ errores estándar. Diferentes letras indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

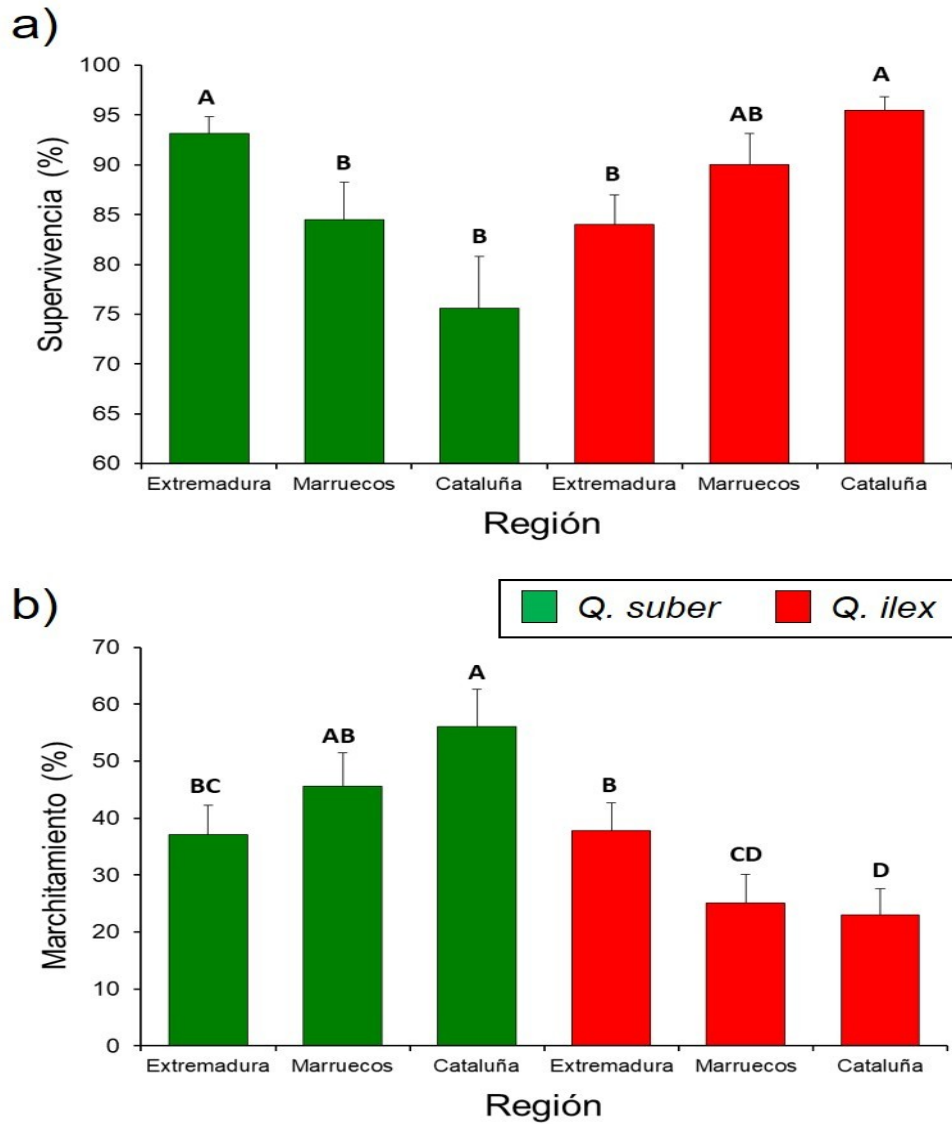


Figura 3. Diferencias entre regiones de *Q. suber* y *Q. ilex* en la tasa de supervivencia (a) y en el grado de marchitamiento (b) de las plántulas después de la aplicación de los tratamientos de estrés. Las barras son las LSMeans $\pm$ errores estándar. Diferentes letras indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

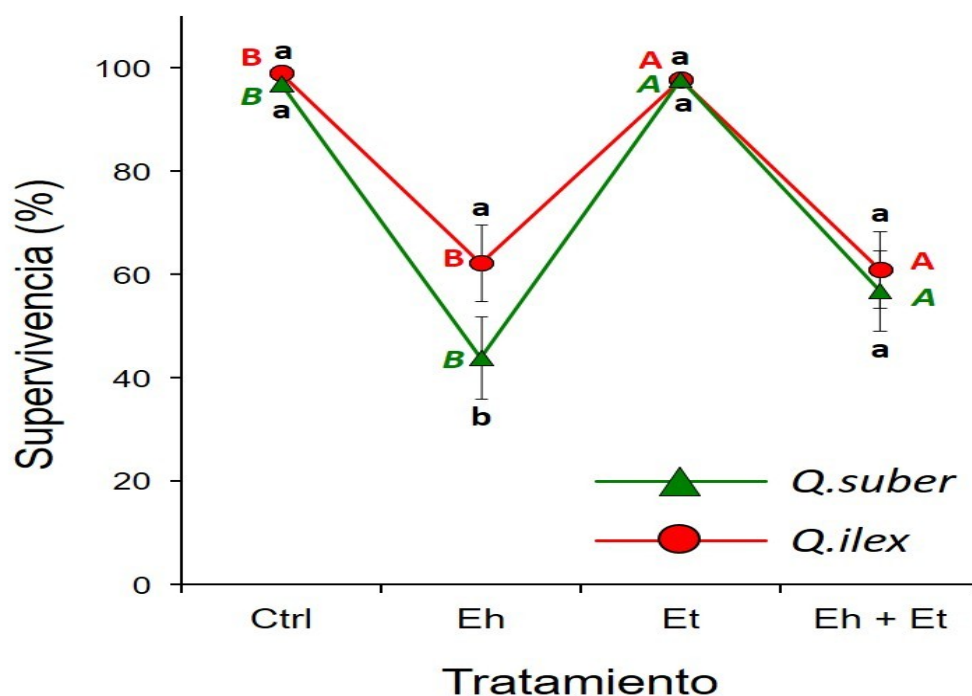


Figura 4. Diferencias entre *Q. suber* y *Q. ilex* para cada uno de los tratamientos de estrés (Ctrl: control; Eh: estrés hídrico; Et: estrés térmico; Eh+Et: estrés hídrico y térmico combinado) en la tasa de supervivencia 22 días después de la aplicación de los tratamientos. Las triángulos y círculos son las LSMeans $\pm$ errores estándar. Diferentes letras minúsculas en negro indican diferencias significativas ($p < 0,05$) entre especies dentro de cada tratamiento. Diferentes letras mayúsculas en verde y cursiva indican diferencias significativas ($p < 0,05$) entre tratamientos para *Q. suber*. Diferentes letras mayúsculas en rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$) entre escenarios para *Q. ilex*.

El modelo mixto mostró diferencias significativas entre especies y regiones para la altura antes de iniciar los tratamientos, y también para el crecimiento de las plántulas durante la aplicación de los mismos (Tabla 2). Además, en el caso del crecimiento durante los tratamientos, hubo un efecto significativo del tratamiento de estrés. *Q. suber* mostró una altura mayor que *Q. ilex* al inicio de los tratamientos (Figura 5), siendo la población de alcornoque de Cataluña la que más creció antes de aplicar los tratamientos y las de Extremadura las que menos. Lo contrario sucedió para la encina, mientras que las poblaciones con mayor altura inicial fueron las extremeñas, la de menor altura fue la de Cataluña (Figura 5). Al igual que en el caso de la supervivencia y el marchitamiento, las poblaciones de Marruecos tanto de *Q. suber* como de *Q. ilex* tuvieron una altura inicial intermedia. El crecimiento de las plántulas durante la aplicación de los tratamientos se vio reducido con respecto al tratamiento control (Figura 6), y esta reducción fue especialmente intensa en el tratamiento de estrés combinado, mientras que bajo los estreses individuales la reducción del crecimiento fue menor.

Tabla 2. Resultados de los efectos fijos del modelo mixto para las variables normales: altura inicial (cm), crecimiento durante el ensayo (cm) y área foliar específica (mm^2/mg). Se muestran los grados de libertad del numerador (GLnum), los grados de

*libertad del denominador (GLden) y el F-ratio asociado al nivel de significación (ns: no significativo; * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$).*

Altura inicial (cm)				
Siembra	1;	81,27		<0,001 ***
Tratamiento	3;	0,15	0,925	ns
Especie	1;	182,57		<0,001 ***
Región(especie)	4;	24,21		<0,001 ***
Población(región(especie))	4;	2,11	0,083	ns
Especie × siembra	1;	9,69		0,002 **
Tratamiento × especie	3;	1,04	0,374	ns
12;	1,41	0,153	ns	
Crecimiento (cm)				
Siembra	1;	33,99		<0,001 ***
Tratamiento	3;	13,33		<0,001 ***
Especie	1;	48,45		<0,001 ***
Región(especie)	4;	11,49		<0,001 ***
Población(región(especie))	4;	0,22	0,924	ns
Especie × siembra	1;	6,47		<0,011 *
Tratamiento × especie	2;	1739,0	2,55	0,054 ns
12;	1,54	0,102	ns	
Área foliar específica (mm ²) / (mg)				
Siembra	1;	21,42		<0,001 ***
Tratamiento	3;	2,04	0,127	ns
Especie	1;	599,14		<0,001 ***
Región(especie)	4;	139,62		<0,001 ***
Población(región(especie))	4;	1,60	0,177	ns

Especie × siembra	1;	2,75	0,098	ns
Tratamiento × especie	3;	1,22	0,301	ns
12;	1,69	0,063	ns	

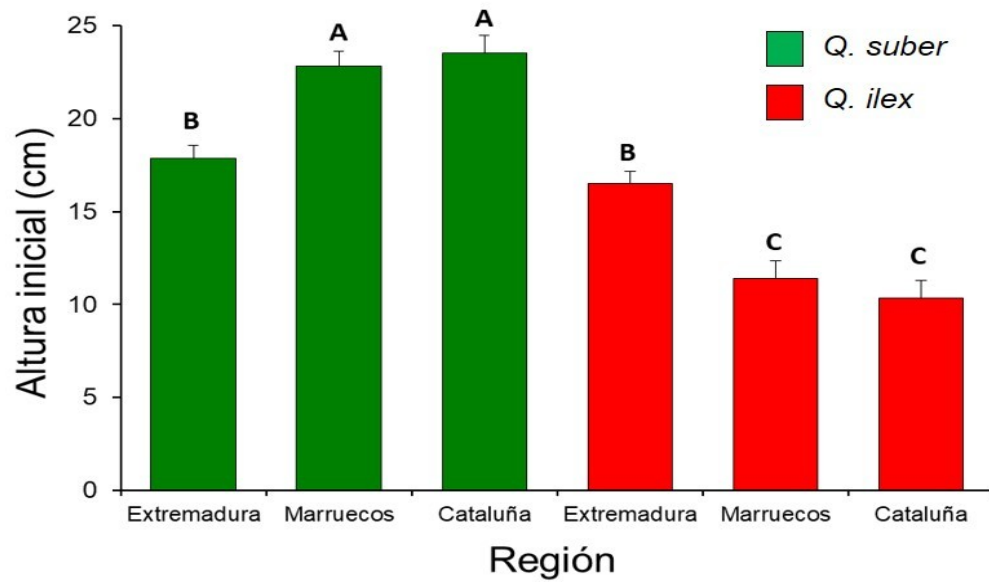


Figura 5. Diferencias entre regiones de *Q. suber* y *Q. ilex* en la altura inicial de las plántulas antes de aplicar los tratamientos de estrés (cm). Las barras son las LSMeans ± errores estándar. Diferentes letras indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

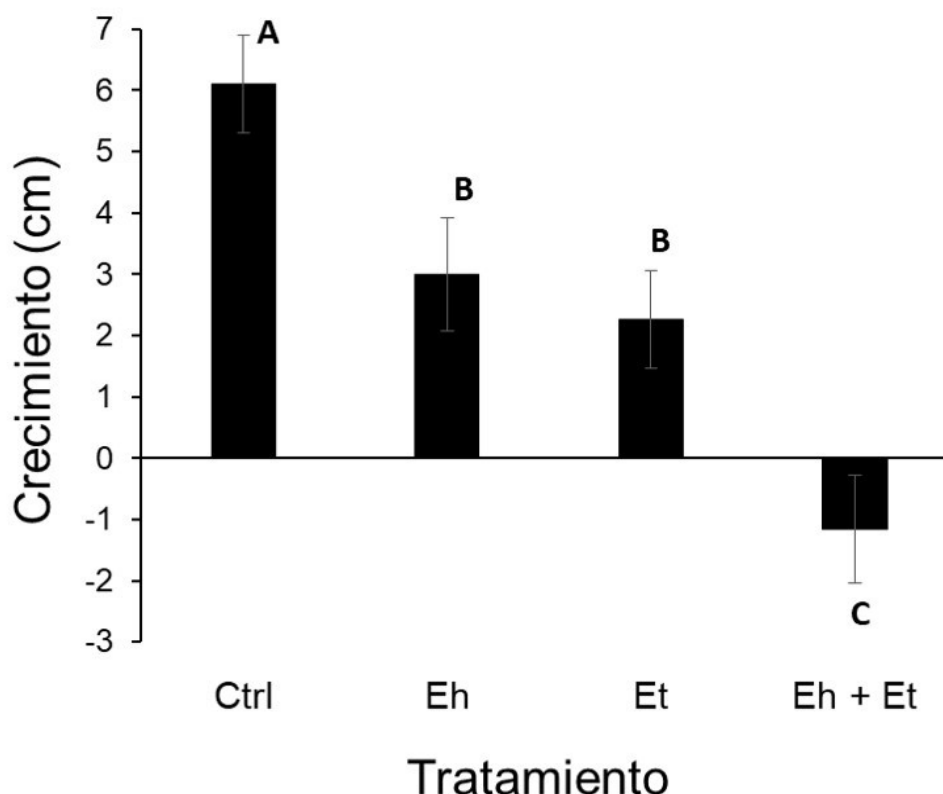


Figura 6. Efecto de los tratamientos de estrés (Ctrl: control; Eh: estrés hídrico; Et: estrés térmico; Eh+Et: estrés hídrico y térmico combinado) en el crecimiento (diferencia entre la altura antes y después de los tratamientos) de las plántulas de *Q. suber* y *Q. ilex*. Las barras son las LSMeans $\pm$ errores estándar. Diferentes letras indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

En cuanto a los caracteres medidos en las hojas, el área foliar específica (SLA) mostró diferencias significativas entre especies y regiones en el modelo mixto, mientras que para el contenido hídrico relativo (RWC) hubo diferencias entre especies y tratamientos (Tablas 1 y 2). El SLA fue mayor en *Q. suber* que en *Q. ilex*, siendo $12,5 \pm 0,1$ y $9,5 \pm 0,1$ (mm^2/mg) respectivamente. La región de *Q. suber* que mostró mayor SLA fue Cataluña, y la de menor fue Extremadura (Figura 7a), mientras que las poblaciones de Marruecos mostraron un SLA intermedio. El mismo patrón ocurrió para *Q. ilex*. El RWC fue significativamente mayor en el tratamiento control que en el de estrés hídrico, con valores de $64,1 \pm 3,2$ y $53,6 \pm 2,5$ % respectivamente. Además, la encina mostró mayor RWC que el alcornoque, con valores de $61,9 \pm 2,3$ y $55,6 \pm 2,2$ % respectivamente. Por otro lado, la población de encina de Cataluña mostró el mayor RWC mientras que la de Extremadura fue la de menor RWC (Figura 7b). El patrón contrario ocurrió en el alcornoque, mientras que las poblaciones extremeñas mostraron los mayores valores de RWC, la de Cataluña mostró el menor RWC (Figura 7b).

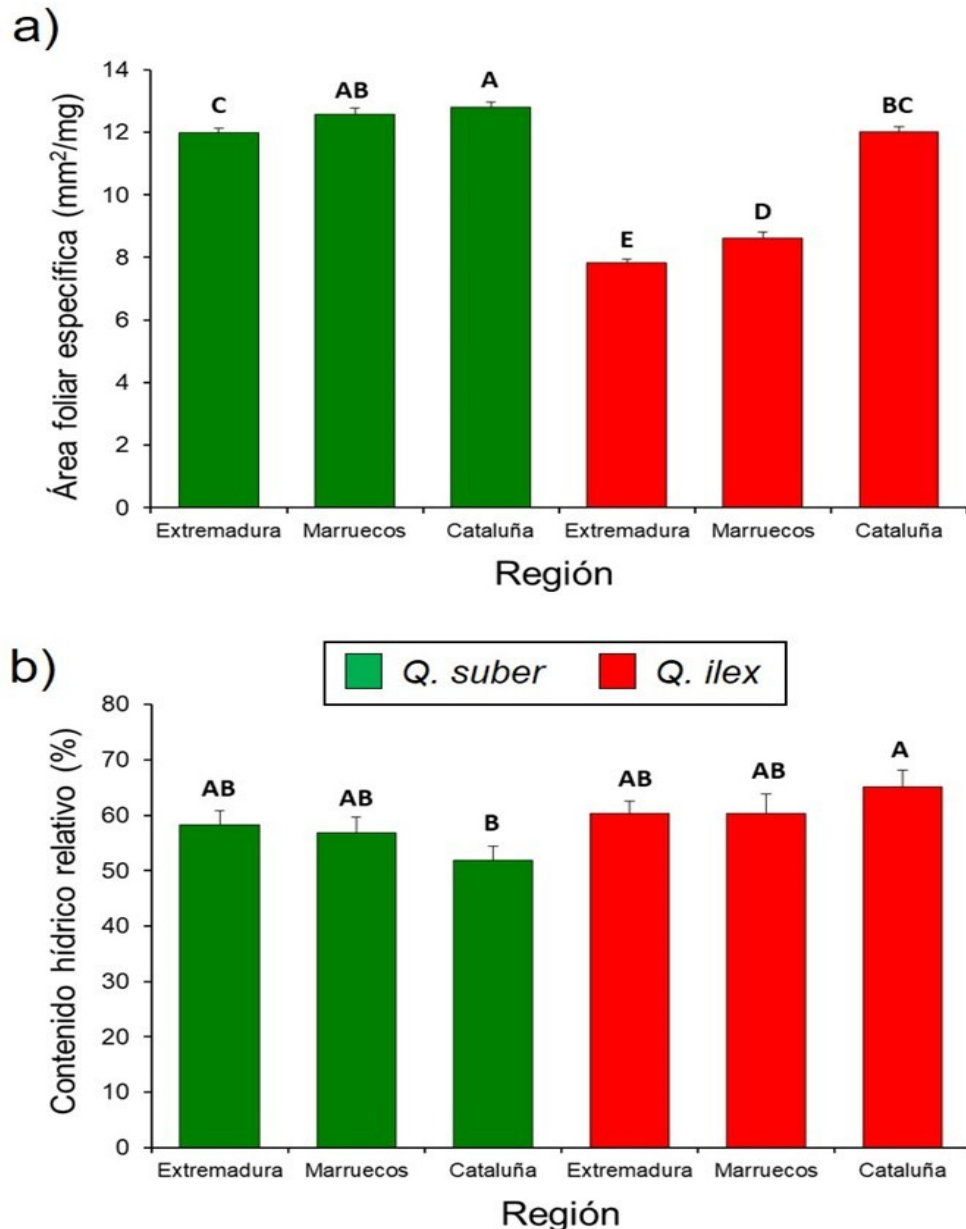


Figura 7. Diferencias entre regiones de *Q. suber* y *Q. ilex* en el área foliar específica (mm²/mg) (a) y en el contenido hídrico relativo (%) (b) de las hojas de las plántulas. Las barras son las LSMeans $\pm$ errores estándar. Diferentes letras indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

5. Discusión

Los resultados obtenidos en este estudio contribuyen al entendimiento de las diferentes respuestas de *Q. suber* y *Q. ilex* frente a la sequía y el estrés térmico, dos factores de estrés que se verán intensificados debido al cambio climático (ANDEREGG et al., 2013). Además, los resultados también reflejaron cómo las diferencias geográficas intraespecíficas determinaron la tolerancia del alcornoque y la encina a condiciones de estrés abiótico (RAMÍREZ-VALIENTE et al., 2021).

La combinación de estrés hídrico y térmico fue perjudicial para la supervivencia



de ambas especies, y especialmente para el crecimiento. Esto pone de manifiesto la importancia de considerar los efectos sinérgicos de múltiples factores de estrés al evaluar la vulnerabilidad de estas especies al cambio climático (ALLEN et al., 2010; CHOAT et al., 2012). En este sentido, la intensa reducción del crecimiento bajo el tratamiento combinado, resalta la necesidad de estrategias de selección de procedencias que minimicen los efectos acumulativos de los estreses abióticos (HAMPE & PETIT, 2005).

Se detectó una mayor tolerancia al estrés en *Q. ilex* en comparación con *Q. suber*, lo que afectó a la supervivencia de las plantas, especialmente bajo restricción hídrica (RAMÍREZ-VALIENTE et al., 2010; DAVID et al., 2007). Además, el alcornoque mostró un mayor crecimiento que la encina antes de comenzar el estrés, mostrando un mayor potencial de crecimiento, quizás debido al efecto en plántulas jóvenes de un mayor tamaño de bellota (RAMÍREZ-VALIENTE et al., 2019).

En cuanto a la anatomía foliar, la encina mostró una menor SLA que el alcornoque, demostrando una hoja más densa y esclerófila, potencialmente adaptada a condiciones más xéricas (NIINEMETS, 2001; BUSSOTTI et al., 2015). Esto se corroboró por el mayor RWC encontrado en las hojas de encina (BARTLETT et al., 2012), demostrando que la mayor esclerofilia fue efectiva para aumentar la resistencia a la desecación de las hojas bajo condiciones de sequía. Este resultado también refuerza la hipótesis de que *Q. suber* es menos eficiente en la regulación hídrica bajo condiciones de restricción hídrica (DAVID et al., 2007).

La influencia de la región dentro de la distribución natural tanto de alcornoque como de encina fue muy significativa, lo que estaría vinculado a adaptaciones locales que mejoran la tolerancia al estrés en cada región (RAMÍREZ-VALIENTE et al., 2011). La estructuración geográfica de la tolerancia siguió un patrón opuesto en ambas especies. Mientras que las poblaciones de *Q. suber* de Extremadura fueron las más tolerantes y las de Cataluña las más susceptibles, en *Q. ilex* ocurrió lo contrario. Este resultado sugiere patrones geográficos adaptativos divergentes entre encinas y alcornoques, a pesar de sus relativas similitudes ecológicas (HAMRICK & GODT, 1996).

Las poblaciones de Cataluña de ambas especies mostraron hojas menos esclerófilas antes de comenzar el estrés (i.e., mayor SLA), mientras que las de Extremadura mostraron hojas más esclerófilas (PEGUERO-PINA et al., 2014; RAMÍREZ-VALIENTE et al., 2010). Sin embargo, la eficacia de la esclerofilia en la resistencia a la desecación nuevamente mostró un patrón divergente a nivel poblacional entre ambas especies. Mientras que en el alcornoque las poblaciones con hojas más esclerófilas mantuvieron un mayor RWC, tal y como se esperaba (BARTLETT et al., 2012), en la encina las poblaciones con hojas más esclerófilas mostraron menor capacidad para retener el agua. Quizás, otros caracteres funcionales en la encina relacionados con la captación y retención de agua en el xilema justifiquen este resultado. Sin embargo, sería necesario evaluar la respuesta plástica de las hojas al estrés para poder sacar conclusiones definitivas, ya que las diferentes poblaciones podrían haber modulado la anatomía foliar de

manera distinta en función del estrés aplicado (VALLADARES et al., 2007). Actualmente, todavía no se dispone de datos de SLA después de la aplicación de los tratamientos, aunque se medirán en 2025.

La relación entre el SLA y el potencial de crecimiento en las condiciones previas al estrés, muestra nuevamente un patrón intraespecífico divergente entre ambas especies. En *Q. ilex*, las poblaciones con hojas más esclerófilas estuvieron asociadas con un mayor crecimiento, mientras que en *Q. suber*, las poblaciones con hojas más esclerófilas mostraron un menor crecimiento. RAMÍREZ-VALIENTE et al. (2011) observó que, en el alcornoque, las hojas más esclerófilas están asociadas con un mayor crecimiento del árbol. Sin embargo, nuestro estudio reveló un patrón opuesto en el alcornoque, mientras que en la encina nuestros resultados fueron consistentes con los suyos.

Poniendo en conjunto lo expuesto arriba, nuestro trabajo muestra patrones geográficos intraespecíficos opuestos para el alcornoque y la encina y en caracteres de tolerancia al estrés abiótico, anatomía foliar y crecimiento, sugiriendo procesos evolutivos divergentes entre ambas especies mediterráneas. Esto invita a establecer estrategias de selección de procedencias y de migración asistida para *Q. suber* y *Q. ilex* de manera individual.

Finalmente, las poblaciones marroquíes de ambas especies mostraron un comportamiento intermedio en todos los caracteres analizados. Aunque este resultado podría parecer contraintuitivo, dado que el clima de Marruecos es generalmente más cálido y seco que el de la Península Ibérica, las poblaciones de *Q. suber* de Marruecos, de donde se recolectaron las bellotas, están influenciadas por un marcado efecto atlántico, con humedad adicional aportada por nieblas. Esto podría explicar su menor tolerancia al estrés en comparación con las poblaciones extremeñas, adaptadas a un clima más extremo. En el caso de las poblaciones marroquíes de *Q. ilex*, éstas se encontraban sometidas a condiciones de estrés muy severas, con bellotas de tamaño particularmente reducido. Estas circunstancias podrían haber afectado a la vitalidad de las plántulas recién germinadas y modificado su respuesta a los tratamientos.

6. Conclusiones

La selección de materiales genéticos adaptados a escenarios climáticos futuros puede contribuir a la resiliencia y sostenibilidad de los sistemas forestales de la cuenca Mediterránea. Este estudio enfatiza la importancia de evaluar la diversidad genética intraespecífica durante la puesta en marcha de un programa de mejora. Las diferencias observadas entre especies y poblaciones subrayan la necesidad de desarrollar estrategias particulares para cada especie, que aprovechen las adaptaciones geográficas para enfrentar los desafíos del cambio climático. En particular, las poblaciones de alcornoque de Extremadura y de encina de Cataluña podrían desempeñar un papel clave en el desarrollo de programas de mejora genética y restauración que busquen maximizar la resiliencia de las dehesas. Además, las poblaciones de Marruecos podrían ser de interés por la estabilidad de su comportamiento a través de distintos estreses abióticos. Estos resultados suponen una primera aproximación para la selección de genotipos tolerantes al



estrés hídrico y térmico y que en el futuro puedan ser utilizados como material de base cualificado y/o controlado.

7. Agradecimientos

Este trabajo ha sido respaldado por Next Generation EU, financiado al 100 % con fondos FEADER a través del expediente 2352999ER003 tramitado por la Consejería de Gestión Forestal y Mundo Rural de la Junta de Extremadura. También agradecemos el apoyo del proyecto COOPTREE -Diversificación y adaptación de los bosques del suroeste de Europa al cambio climático-, cofinanciado por la Unión Europea mediante el programa de cooperación transnacional INTERREG SUDOE. Agradecemos igualmente a Forestal Catalana y al equipo de la Universidad “Sultan Moulay Slimane University” su ayuda en la recogida de parte de la bellota.

8. Bibliografía

ALBERTO, F.J.; AITKEN, S.N.; ALÍA, R.; GONZÁLEZ-MARTÍNEZ, S.C.; HÄNNINEN, H.; KREMER, A.; LEFÈVRE, F.; LENORMAND, T.; YEAMAN, S.; WHETTEN, R.; SAVOLAINEN, O.; 2013. Potential for evolutionary responses to climate change-evidence from tree populations. *Glob Change Biol* 19, 1645-1661.

ALLEN, C.D.; MACALADY, A.K.; CHENCHOUNI, H.; BACHELET, D.; MCDOWELL, N.; VENNETIER, M.; KITZBERGER, T.; RIGLING, A.; BRESHEARS, D.D.; HOGG E.H.; GONZALEZ, P.; FENSHAM, R.; ZHANG, Z.; CASTRO, J.; DEMIDOVA, N.; LIM, J.H.; ALLARD, G.; RUNNING, S.W.; SEMERCI, A.; COBB, N.; 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *For Ecol Manag* 259(4), 660-684.

ANDIVIA, E.; FERNÁNDEZ, M.; VÁZQUEZ-PIQUÉ, J.; ALEJANO, R.; 2012. Two provenances of *Quercus ilex* ssp. *ballota* (Desf) Samp. nursery seedlings have different response to frost tolerance and autumn fertilization. *Eur J For Res* 131, 1091-1101.

ANDEREGG, W. R.; KANE, J. M.; ANDEREGG, L. D.; 2013. Consequences of widespread tree mortality triggered by drought and temperature stress. *Nat Clim Change* 3(1), 30-36.

BARTLETT, M. K.; SCOFFONI, C.; SACK, L.; 2012. The determinants of leaf turgor loss point and prediction of drought tolerance of species and biomes: A global meta-analysis. *Ecol Lett* 15(5), 393-405.

BUSSOTTI, F.; FERRINI, F.; POLLASTRINI, M.; FINI, A.; 2015. The challenge of Mediterranean sclerophyllous vegetation under climate change: From acclimation to adaptation. *Environ Exp Bot* 111, 2-13.



CHOAT, B.; JANSEN, S.; BRODRIBB, T. J.; COCHARD, H.; DELZON, S.; BHASKAR, R.; BUCCI, S.J.; FEILD, T.S.; GLEASON, S.M.; HACKE U.G.; JACOBSEN, A.L.; LENS, F.; MAHERALI, H.; MARTÍNEZ-VILALTA, J.; MAYR, S.; MENCUCCINI, M.; MITCHELL, P.J.; NARDINI, A.; PITTERMANN, J.; PRATT, R.B.; SPERRY, J.S.; WESTOBY, M.; WRIGHT, I.J.; ZANNE, A.E.; 2012. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature* 491(7426), 752-755.

DAVID, T.S.; HENRIQUES, M.O.; KURZ-BESSON, C.; NUNES, J.; VALENTE, F.; VAZ, M.; PEREIRA, J.S.; SIEGWOLF, R.; CHAVES, M.M.; GAZARINI, L.C.; DAVID, J.S.; 2007. Water-use strategies in two co-occurring Mediterranean evergreen oaks: surviving the summer drought. *Tree Physiol* 27(6), 793-803

GEA-IZQUIERDO, G.; NATALINI, F.; CARDILLO, E.; 2021. Holm oak death is accelerated but not sudden and expresses drought legacies. *Sci Total Environ* 754, 141793.

HAMPE, A.; PETIT, R.J.; 2005. Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecol Lett* 8(5), 461-467.

HAMRICK, J.L.; GODT, M.W.; 1996. Effects of life history traits on genetic diversity in plant species. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biol Sci* 351(1345), 1291-1298.

LIONELLO, P.; SCARASCIA, L.; 2020. The relation of climate extremes with global warming in the Mediterranean region and its north versus south contrast. *Reg Environ Change* 20, 1-16.

MARTIN-STPAUL, N. K.; LIMOUSIN, J. M.; RODRÍGUEZ-CALCERRADA, J.; RUFFAULT, J.; RAMBAL, S.; LETTS, M.G.; MISSON, L.; 2012. Photosynthetic sensitivity to drought varies among populations of *Quercus ilex* along a rainfall gradient. *Funct Plant Biol* 39(1), 25-37.

NIINEMETS, Ü.; 2001. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology* 82(2), 453-469.

NIU, S.; LUO, Y.; LI, D.; CAO, S.; XIA, J.; LI, J.; SMITH, M.D.; 2014. Plant growth and mortality under climatic extremes: an overview. *Environ Exp Bot* 98, 13-19.

PEGUERO-PINA, J.J.; SANCHO-KNAPIK, D.; BARRÓN, E.; CAMARERO, J.J.; VILAGROSA, A.; GIL-PELEGRÍN, E.; 2014. Morphological and physiological divergences within *Quercus ilex* support the existence of different ecotypes depending on climatic dryness. *Ann Bot* 114(2), 301-313.



PETIT, R.J.; HAMPE, A.; CHEDDADI, R.; 2005. Climate changes and tree phylogeography in the Mediterranean. *Taxon* 54, 877-885.

RAMÍREZ-VALIENTE, J.A.; VALLADARES, F.; GIL, L.; ARANDA, I.; 2009. Population differences in juvenile survival under increasing drought are mediated by seed size in cork oak (*Quercus suber* L.). *For Ecol Manag* 257(8), 1676-1683.

RAMÍREZ-VALIENTE, J.A.; SÁNCHEZ-GÓMEZ, D.; VALLADARES, F.; ARANDA, I.; 2010. Phenotypic plasticity and local adaptation in leaf ecophysiological traits of thirteen contrasting cork oak populations under different water availabilities. *Tree Physiol* 30(5), 618-627.

RAMÍREZ-VALIENTE, J.A.; VALLADARES, F.; DELGADO HUERTAS, A.; GRANADOS, S.; ARANDA, I.; 2011. Factors affecting cork oak growth under dry conditions: local adaptation and contrasting additive genetic variance within populations. *Tree Genet Genomes* 7(2), 285-295.

RAMÍREZ-VALIENTE, J.A.; ARANDA, I.; SÁNCHEZ-GÓMEZ, D., RODRÍGUEZ-CALCERRADA, J.; VALLADARES, F.; ROBSON, T.M.; 2019. Increased root investment can explain the higher survival of seedlings of 'mesic' *Quercus suber* than 'xeric' *Quercus ilex* in sandy soils during a summer drought. *Tree Physiol* 39(1), 64-75,

RAMÍREZ-VALIENTE, J.A.; SANTOS DEL BLANCO, L.; ALÍA, R.; ROBLEDO-ARNUNCIO, J.J.; CLIMENT, J.; 2021. Adaptation of Mediterranean forest species to climate: Lessons from common garden experiments. *J Ecol* 110, 1022-1042.

SÁNCHEZ-VILAS, J.; RETUERTO, R.; 2007. *Quercus ilex* shows significant among population variability in functional and growth traits but maintains invariant scaling relations in biomass allocation. *Int J Plant Sci* 168, 973-983.

SAMPAIO, T.; BRANCO, M.; GUICHOUX, E.; PETIT, R.J.; PEREIRA, J.S.; VARELA, M.C.; ALMEIDA, M.H.; 2016. Does the geography of cork oak origin influence budburst and leaf pest damage? *For Ecol Manag* 373, 33-43.

SAMPAIO, T.; GONÇALVES, E.; PATRÍCIO, M.S.; COTA, T.M.; ALMEIDA, M.H.; 2019. Seed origin drives differences in survival and growth traits of cork oak (*Quercus suber* L.) populations. *For Ecol Manag* 448, 267-277.

SADE, N.; GALKIN, E.; MOSHELION, M.; 2015. Measuring Arabidopsis, tomato and barley leaf relative water content (RWC). *Bio-protocol* 5(8), e1451.

VALLADARES, F.; GIANOLI, E.; GÓMEZ, J.M.; 2007. Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytol* 176(4), 749-763.