



UNIVERSIDAD DE JAÉN
Centro de Estudios de Postgrado

Trabajo Fin de Máster

APROXIMACIÓN EXPERIMENTAL DE SIMULACIÓN DE CAMBIO CLIMÁTICO

Alumno/a: Cañadilla Tendero, María Fe

**Tutores: Manzaneda Ávila, Antonio José
Rey Zamora, Pedro**

Dpto: Biología animal, Biología vegetal y Ecología

Octubre, 2019

Resumen

En este trabajo se ha investigado cómo afecta el incremento de dióxido de carbono y de temperatura que se espera en la cuenca Mediterránea dentro de 50 años, a causa del Cambio Climático, a las especies de plantas del complejo *Brachypodium distachyon* un modelo de especies para cereales de clima templado. Se han comparado rasgos de intercambio gaseoso (fotosíntesis, la conductancia estomática y la transpiración) medidos en condiciones de riego y de sequía con un instrumento IRGA. Además, se ha estimado la eficiencia (intrínseca e instantánea) en el uso de agua de las plantas. Se ha estudiado también la respuesta a la atmósfera futura en rasgos funcionales como el área foliar específica, el contenido relativo de agua de la planta y el tiempo de floración en ambas situaciones de disponibilidad hídrica.

Nuestros resultados indican que la cantidad de agua disponible para la planta es más determinante para su desarrollo y su fisiología que las concentraciones de CO₂ y temperatura. Aunque, en condiciones futuras se producirá un aumento de la fotosíntesis y el uso eficiente del agua, la producción de semillas descenderá y algunos genotipos podrían extinguirse en el futuro a causa de las condiciones predichas por el Cambio Climático.

Palabras clave:

Cambio Climático, *Brachypodium*, analizador de intercambio gaseoso (IRGA), área foliar específica (SLA), contenido relativo de agua (RWC).

Abstract

This research investigates how the increase in CO₂ and temperature, expected in the Mediterranean basin in the next 50 years, and the drought that is linked to Climate Change affects the *Brachypodium distachyon* species complex, a cereal species model to mild climate. Compared traits of gas exchange (photosynthesis, stomatal conductance and transpiration) were measured in wide and restricted water conditions with IRGA, and also the water use efficiency (instantaneous and intrinsic) has been estimated. Furthermore, it has been studies in this research the response to the future atmosphere in different functional characteristics such as the specific leaf area, the relative water content of the plant and the flowering time in both water conditions.

Our results show that the available amount of water for the plant is more decisive to its growth and physiology than the CO₂ concentrations and temperature. Moreover, photosynthesis and water use efficiency will increase with the predicted increase in temperature and CO₂ of the climate change, the quality of production will decrease and some genotypes and species could become extinct due to future conditions.

Key Words:

Climate change, *Brachypodium*, gas Exchange analyzer (IRGA), specific leaf area (SLA) and relative water content (RWC).

Índice

Introducción.....	7
El complejo <i>Brachypodium distachyon</i> como modelo para estudiar efectos del cambio global en cereales de clima templado.	15
Objetivos e Hipótesis del trabajo.	18
Hipótesis de trabajo	18
Material y métodos	19
Medidas de intercambio gaseoso	25
Medidas de los rasgos funcionales	26
Tratamiento de datos	27
Resultados	29
Intercambio gaseoso.....	29
Rasgos funcionales	37
Discusión.....	43
Efectos del Cambio Climático sobre rasgos que intervienen en el intercambio gaseoso...44	
Efectos del Cambio Climático sobre rasgos funcionales	46
Influencia de la poliploidía en la respuesta al Cambio Climático	48
Diferencias observadas en los cultivos sometidos a condiciones de Cambio Climático49	
Conclusiones.....	51
Referencias	53
Fuentes de financiación.....	57
Breve resumen de las asignaturas de máster realizadas.....	59
<i>Curriculum vitae</i> de Cañadilla Tendero, M ^a Fe	61

Introducción

El término Cambio Climático, según la Convención Marco de las Naciones Unidas sobre el Cambio Climático (CMNUCC), viene definido como “un cambio de clima atribuido directa o indirectamente a la actividad humana que altera la composición de la atmósfera mundial y que se suma a la variabilidad natural del clima observada durante períodos de tiempo comparables” (Madrid, et al., 2015). El calentamiento global y el exceso de emisiones de gases de efecto invernadero hacen que actualmente se empiece a utilizar el término crisis climática global (Pierrehumbert, 2019). La influencia humana es clara en el Cambio Climático, pues las emisiones antropogénicas de gases de efecto invernadero continúan incrementándose desde principios del siglo XIX, causando impactos generalizados en los sistemas humanos y naturales (Steffen et al., 2011; IPCC, 2014).

Desde la revolución industrial nuestra forma de vida cambió radicalmente, basándose en la quema de combustibles fósiles y procesos industriales, que constituyen el 78% del aumento total de las emisiones entre 1970 y 2010, y que junto al crecimiento continuo económico y demográfico hace que los niveles de CO_2 atmosférico sigan un crecimiento exponencial (Figura 1). Así, desde la Revolución Industrial, las concentraciones de CO_2 atmosférico han aumentado de 280ppm hasta 410 ppm (Dusenge et al., 2018).

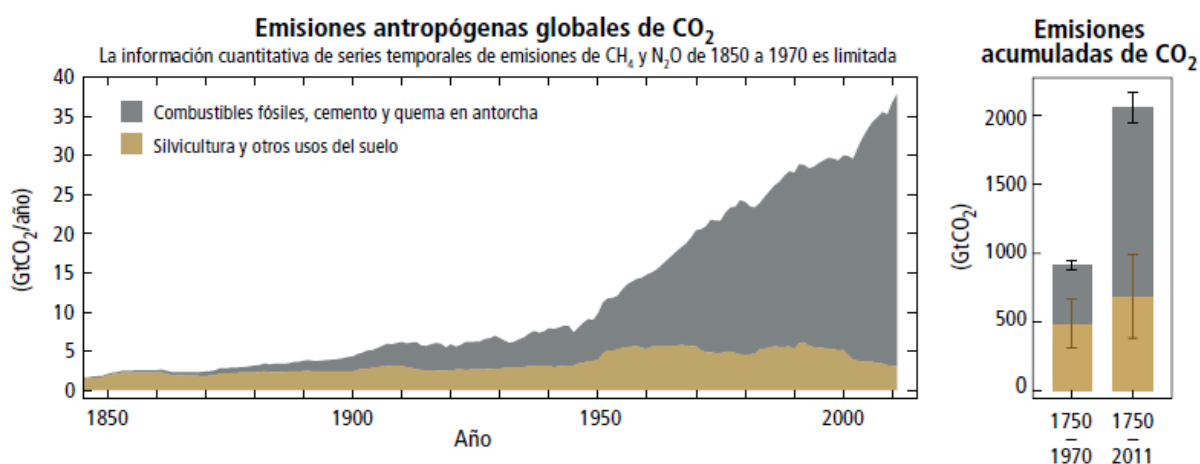


Figura 1: Aumento de las emisiones desde la Revolución Industrial. Tomada del IPCC 2014.

La causa dominante de los cambios que hemos podido apreciar en el calentamiento global se debe a las emisiones de gases de efecto invernadero, así como a otros factores antrópicos. Estos gases tienen la capacidad de absorber la radiación térmica que es reflejada por la superficie de terrestre y la vuelve a proyectar sobre ésta, de manera que provocan el calentamiento global (Jackson, et al., 2016). La emisión continua de estos gases causará un mayor calentamiento y cambios duraderos en todos los componentes del sistema climático,

lo que hará que aumente la probabilidad de impactos generalizados, irreversibles y graves para las personas y los ecosistemas (IPCC, 2014).

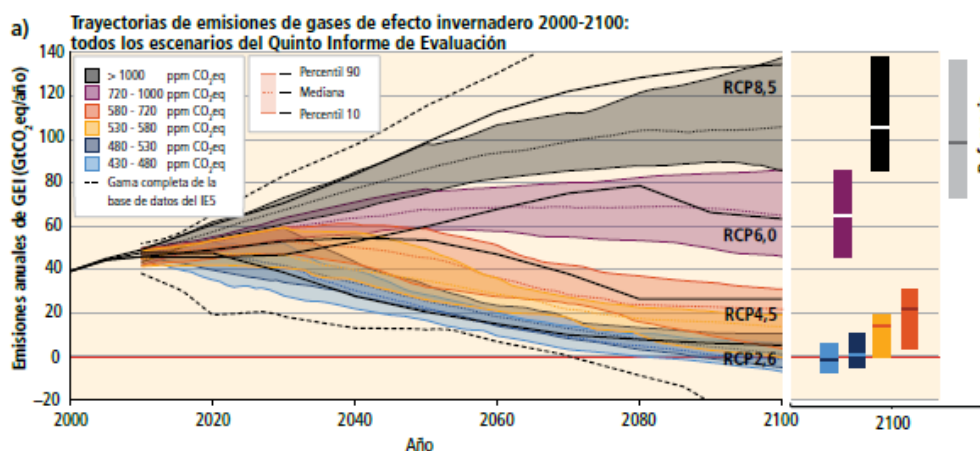


Figura 2: Trayectoria de emisiones de CO₂ en el futuro. Tomada del IPCC, 2014.

Por otro lado, en todos los escenarios de emisiones evaluados (RCP¹, Representative concentration pathway), las proyecciones señalan que la temperatura en superficie continuará aumentando a lo largo del siglo XXI, siendo muy probable que las olas de calor ocurran con mayor frecuencia, sean de mayor duración y se produzcan episodios de precipitaciones extremas más intensas y con mayor frecuencia en muchas regiones. Así, desde 1950 tanto la atmósfera como los océanos se ha calentado, los niveles de nieve y hielo han disminuido, y el nivel medio global del mar se ha elevado (IPCC², 2014).

Scenario	Radiative forcing, W/m ²	CO ₂ -equivalent, ppm	Mean global temperature increase, °C
RCP 2.6	2.6	421	1
RCP 4.5	4.5	538	1.9
RCP 6.0	6.0	670	2.4
RCP 8.5	8.5	936	4.1

Tabla 1: Proyecciones para 2100 del Cambio Climático y condiciones que se darán. (Tomada IPCC 2014).

Cada uno de los tres últimos decenios ha sido sucesivamente más cálido en la superficie de la Tierra que cualquier decenio anterior desde 1850. Es probable que el período 1983-2012 haya sido el período de 30 años más cálido de los últimos 1400 (IPCC, 2014).

¹ Son los diferentes escenarios evaluados por el IPCC y son RCP 2.6, RCP 4.5, RCP 6.2 y RCP 8.5; etiquetados por los rasgos de forzamiento radiactivo que se esperan en cada uno de los escenarios en 2100.

² IPCC es el grupo intergubernamental de expertos sobre el Cambio Climático.

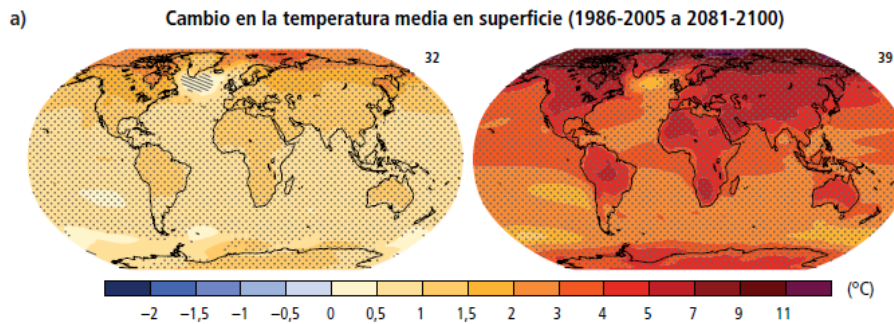


Figura 3: Comparativa de la temperatura media en la superficie terrestre en RCP 2.6 y RCP 8.5. Tomada del IPCC 2014.

Aunque el futuro sea incierto, y en cierta medida dependa de las acciones que se están tomando y que se deberán tomar para evitar y parar el Cambio Climático, el clima dependerá de las emisiones ya producidas, así como las futuras y la variabilidad climática natural. El cambio en la temperatura media global en superficie para el período del 2016 al 2035, en relación con el período 1986-2005, es similar para los cuatro escenarios de RCP y es probable

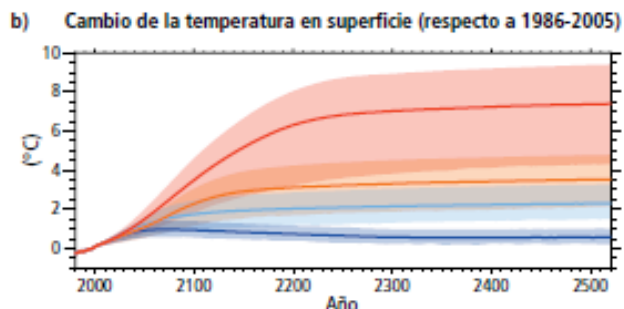


Figura 4: Trayectoria de la temperatura media en el futuro. Tomada Del IPCC, 2014

que vaya a estar en el rango de 0,3 °C a 0,7 °C (IPCC, 2014). Pero a mediados del siglo XXI, la magnitud del Cambio Climático proyectado variará considerablemente según el escenario de emisiones y medidas que se están produciendo y que se produzcan en un futuro.

En relación con los datos de 1850 a 1900, las proyecciones apuntan a que es probable que, para el final del siglo XXI, la temperatura global en la superficie terrestre haya aumentado más de 1,5°C en casi todos los escenarios estudiados (RCP4.5, RCP6.0 y RCP8.5), posiblemente incluso el aumento sea superior a 2°C. Pero otro de los cambios significativos que se esperan con el Cambio Climático es que la Tierra sea más árida y lleve a una progresiva desertización, que al igual que la temperatura, no se producirá de manera equitativa en todo el planeta, sino que será progresivo y afectará primero a las zonas áridas, semiáridas y templadas (Jacob and Winner, 2009; IPCC, 2014). Este aumento de 2°C no es homogéneo a lo largo de todo el planeta, sino que unas zonas serán más vulnerables que otras al aumento de temperatura predicho por los modelos. En particular, los modelos predicen que la cuenca Mediterránea es especialmente vulnerable al Cambio Climático, pudiendo incrementar entre 2 o más de 4°C su temperatura media en un periodo de 50 años (Figura 3). A esto se le añade que es una zona principalmente costera, por lo que le afectaría también la subida de las temperaturas de los mares y océanos, la acidificación de las aguas, el aumento del nivel del mar y otros eventos climáticos extremos (Beniston et al., 2007).

Además se le une que la región tiene ya muchas zonas secas y semiárida, y por tanto, éstas podrían ser de las primeras en ser afectadas por la desertificación.

Con el Cambio Climático también se ha visto un aumento en las épocas de sequía, que no solo se limitan al tiempo, sino a las temperaturas que se alcanza y al espacio que llegan a afectar (IPCC, 2014). En estos últimos años se ha declarado y definido el término día cero, en el que en ciertas regiones dejan de tener agua con la que abastecerse, dando lugar a restricciones severas en su uso (WRI, 2018). Algunas zonas de España, como la cuenca del Segura, ya utiliza más del 100% de sus recursos hídricos, a pesar de ello gracias a la concienciación de la gente y la desalación no se ha llegado a declarar día cero en zonas del Mediterráneo; aunque en algunas ciudades se ha llegado a regular las horas de agua, como ocurrió en Sevilla en 1995, donde hubo restricciones de más de 10 horas (del Moral, et. al., 2003).

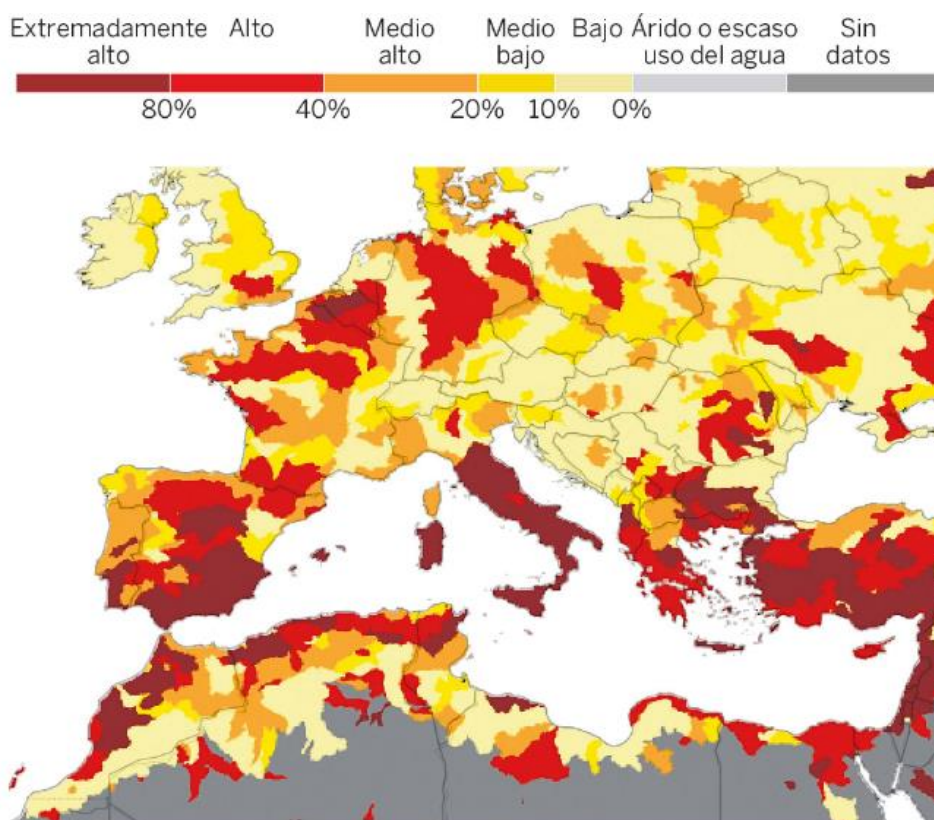


Figura 5: Riesgo de sequías actual en las regiones mediterráneas (World Resources Institute).

El Cambio Climático también llevará asociado un aumento de las sequías y de las olas de calor, por lo que es muy probable que una de las cuestiones que decidiremos en el futuro será la denegación de agua para nuestros cultivos (IPCC, 2014). Por ello es importante estudiar cómo puede afectar la sequía a nuestros cultivos y la tolerancia de estos a la desecación.

El estrés hídrico se produce cuando la demanda de agua potable es más alta que la cantidad disponible (UNAM, 2017). Es probable que las sequías aumenten a finales de este siglo, especialmente en latitudes próximas a los trópicos, como es el caso de la cuenca del Mediterráneo (IPCC, 2014). La interacción entre el aumento de la temperatura, el aumento de las cargas de sedimentos, nutrientes y contaminantes debido a las fuertes lluvias producirá una mayor concentración de contaminantes durante las sequías; por consiguiente, la interrupción del funcionamiento de las instalaciones de tratamiento durante las crecidas reducirá la calidad del agua bruta, generará riesgos para la calidad del agua potable (IPCC, 2014), y se verá reducido su uso no solo en nuestro consumo sino también en el riego.

Una de las razones por las que no debemos generalizar las consecuencias del Cambio Climático es porque al igual que no todas las zonas van a verse igual de afectadas, no todos los organismos reaccionan de la misma forma. Las plantas son reguladores del clima global y regional, haciéndose imprescindible conocer cómo van a responder a las condiciones climáticas futuras (Dusenge, et al., 2019). Actualmente se estima que los ecosistemas terrestres absorben anualmente el 30% del CO₂ antropogénico emitido cada año, mitigando los efectos del Cambio Climático (Melillo, et al., 2016). Además de eso, las plantas constituyen la principal fuente de alimentación de la humanidad desde hace más de 10.000 años, pues no solo el ser humano se nutre de ellas, sino que desempeñan un papel fundamental dentro de la dieta del ganado, producto importante dentro de nuestras costumbres alimenticias.

Debido a su naturaleza sésil, las plantas no pueden desplazarse de manera activa a otras zonas más favorables para su desarrollo, necesitan tener una capacidad adaptativa elevada y responder, bien mediante plasticidad o por selección natural (Dusenge, et al., 2019). Una forma de entender dichas adaptaciones es conocer cómo puede el Cambio Climático afectar a las plantas y a los cultivos mediante el conocimiento de su fisiología. Los factores atmosféricos que más influyen en la productividad de las plantas son: la temperatura, la concentración de CO₂, la radiación solar y el agua. Uno de los procesos fundamentales de las plantas es la fotosíntesis, por lo que saber el modo en el que reaccionarán al Cambio Climático ayudaría a entender cómo pueden adaptarse a él.

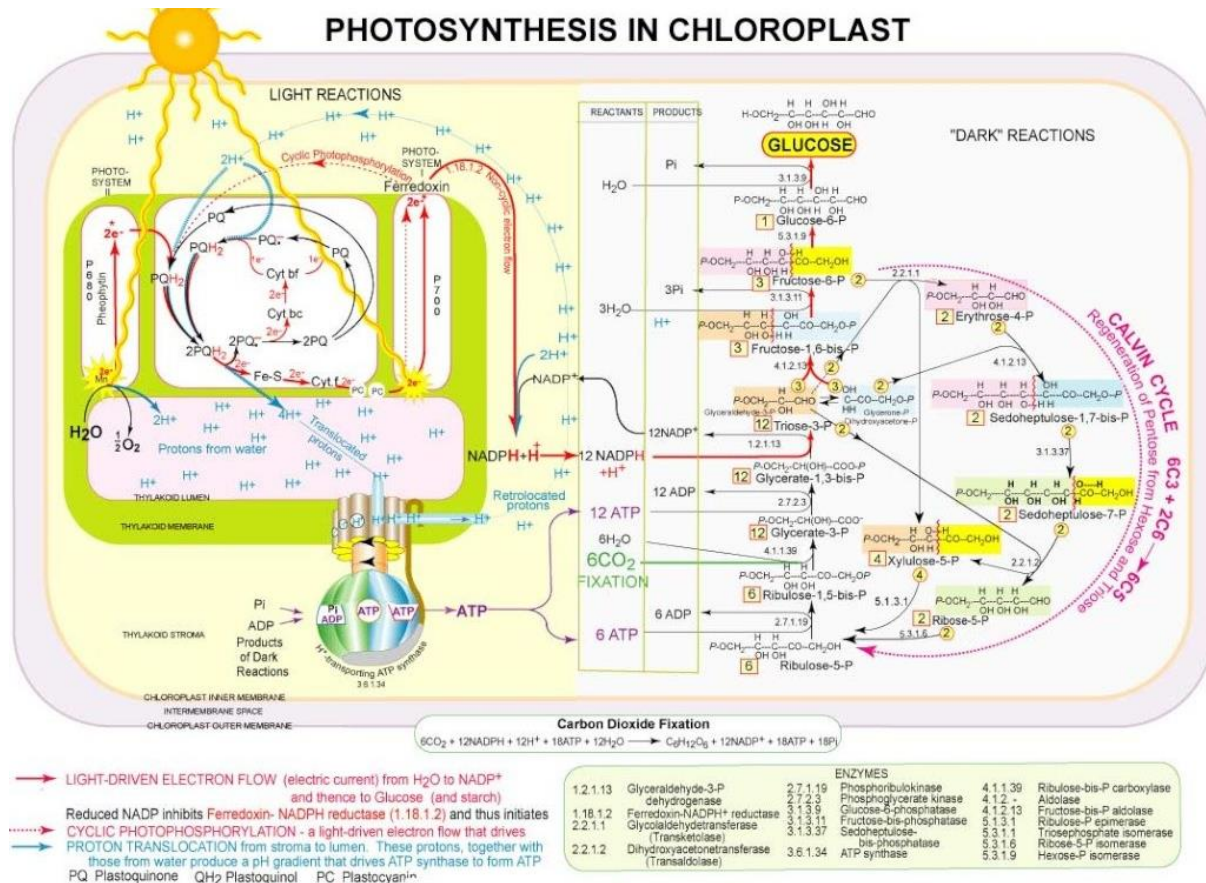


Figura 6: Esquema general de la Fotosíntesis. Diseñada por Donald Nicholson y Peter Rich en 2002.

La fotosíntesis es el proceso por el cual las plantas convierten materia inorgánica en orgánica mediante el consumo CO₂ y la liberación de O₂. A pesar de que hay fijado un esquema general para la fotosíntesis (Figura 6), no todas las plantas la realizan de la misma manera, pudiendo diferenciarse tres grupos principales de plantas: C₃, C₄ y CAM; cuyas diferencias principales se pueden observar en la Tabla 2. La importancia en el estudio de las plantas C₃ no solo reside en que constituyen más del 85% de los vegetales, sino que posiblemente sea el grupo más afectado por el calentamiento global y el Cambio Climático. Importantes especies de cultivos son C₃, por ejemplo, los cereales (el trigo, la avena, el centeno o la cebada) que son la base fundamental de nuestra dieta.

	C3	C4	CAM
Carboxylation enzyme	Rubisco	PEPC	Both
Anatomy	Pod of the bundle not present or without chloroplasts	Pod of the bundle with chloroplasts (Kranz)	Succulent cell or tissue
Metabolism	Fixation of CO ₂	Transfer CO ₂	Storage of CO ₂
Photosynthetic rate	Medium	High	Low
Photorespiration	yes	No detectable	No detectable
Stomatic opening	Daylight	Daylight	Night
Immediately incorporation of CO ₂	Yes	No, spatial separation	No, temporary separation
Water use efficiency	Low	Medium	High
Optimum temperatura	15-25°C	30-47°C	>35°C
Distribution	Widely	Hot zone and meadows	Xeric y epiphyte
Percentage of plants	89%	<1%	10%

Tabla 2: Diferencias entre las plantas C3, C4 y CAM (Azcón-Bieto et al., 2000).

El hecho de que las C4 y las CAM no incorporen directamente el CO₂ al ciclo de Calvin limita su capacidad de absorber el incremento de CO₂ de las condiciones futuras, y sus adaptaciones a climas más cálidos y áridos hace que las consecuencias del Cambio Climático en este tipo de plantas sea menor que en las plantas C3. Mientras que las C3 muestran un gran incremento de fotosíntesis en condiciones de aumento de CO₂, las C4 y CAM tienen un incremento mucho más reducido. Las plantas C3 también presentan un aumento en la producción de área foliar y muy probablemente sean las que más daño reciban durante su desarrollo por contaminantes del aire y la producción de especies reactivas de oxígeno, debido a la reducción de la apertura estomática y el aumento de CO₂ (Azcón-Bieto y Talón, 2000). En algunos experimentos, bajo condiciones controladas, se ha observado un incremento de su biomasa y de su rendimiento, aunque los porcentajes cambian de cultivos C3 y C4. Sin embargo, la calidad de los cultivos puede verse reducida (Fischer, et al., 2002).

El aumento de la temperatura provocará que las plantas con fotosíntesis C3 pierdan más agua por transpiración que las C4 y CAM, cuya separación espacial y temporal evita pérdidas durante la apertura estomática. La temperatura óptima para realizar este tipo de fotosíntesis oscila entre 15 y 25° C, la subida de temperatura causará que las enzimas que intervienen en la fotosíntesis se desnaturalicen o al menos pierdan eficiencia y eficacia. Además, se produce un adelantamiento de la floración en algunas especies y la inhibición de la vernalización, en casos concretos, necesaria para florecer y fructificar.

Frente a datos y conceptos tan claros como un aumento general, también hay controversia con el uso eficiente de agua, pues la reducción de la transpiración y una mayor temperatura en la hoja puede producir el envejecimiento acelerado de los tejidos (Fischer, et al., 2002). Por ello, la elección de un buen organismo modelo con el que estudiar el Cambio

Climático y sus consecuencias es tan importante, ya que nos permitiría extrapolar los resultados a un mayor número de especies y tener más claro los puntos de controversia en los que los estudios de plantas particulares divergen.

Uno de los problemas asociados a los cultivos es la falta de diversidad genética, puesto que a lo largo de la domesticación de las plantas hemos seleccionado los caracteres que más nos han aportado, por lo que probablemente hemos reducido la capacidad de respuesta de los cultivos al Cambio Climático. Al reducir su variación genética a lo largo de los años, evitamos en parte su adaptación a los cambios futuros y en especial al Cambio Climático, dejando a nuestras fuentes de alimentación únicamente la posibilidad de migrar hacia zonas más óptimas, que en el caso del hemisferio norte, y concretamente en el Mediterráneo, serían cotas más altas donde las temperaturas sufrirán un cambio más paulatino (Vautard, et al., 2014). En los estudios sobre las consecuencias globales de los rendimientos de los cultivos, así como su producción y los escenarios socioeconómicos asociados al Cambio Climático, se ve de manera general un descenso en el rendimiento a nivel regional y mundial. Ello conllevará un aumento del precio de mercado y una mayor desigualdad social, especialmente en las regiones más pobres (Parry, et al., 2004; Reeves, et al., 2014). En otros estudios la producción de biomasa en cereales aumenta con las condiciones hasta 2030, pero a partir de esa fecha comienza a descender la productividad, viéndose un resultado asimétrico dependiendo de las regiones de estudio (Reeves, 2014).

En resumen, el aumento del CO₂ y temperatura predice un aumento de la fotosíntesis y el crecimiento de la planta en especies C3, siempre y cuando el agua no sea un factor limitante. Una de las posibles consecuencias del Cambio Climático es la desertificación y la aridez, por lo que en algunas zonas se estima que se verán consecuencias de estrés hídrico, y por tanto es un dato que deberemos tener en cuenta.

El complejo *Brachypodium distachyon* como modelo para estudiar efectos del cambio global en cereales de clima templado.

El complejo *Brachypodium distachyon* es un conjunto de especies pertenecientes a la familia Poaceae que se caracterizan por ser plantas C3 monocotiledóneas y que se extienden por todo el Mediterráneo. Fue propuesto como organismo modelo en 2001 (Draper, 2001) debido a su pequeño tamaño, su tiempo de generación corto, su genoma pequeño y secuenciado (99.6%), su capacidad de autopolinización y la facilidad de crecimiento en condiciones de cámara de cultivo. Además de esto, su posición filogenética lo convierte en un organismo modelo ideal para ciertos pastos. Todo ello ha llevado al uso de esta planta como organismo modelo, con un boom en publicaciones científicas similar y comparable al que tuvo *Arabidopsis* (Caicedo, 2011).

Parameter	Arabidopsis	Barley	Brachypodium	Foxtail Millet	<i>M. sinensis</i>	Maize	Rice	<i>S. viridis</i>	Sorghum	Switchgrass	Wheat
Height (cm)	15–20	50–120	15–20	120–200	150–300	120–300	100	10–250	50–250	200–300	50–100
Density ^a (plants m ⁻²)	2,000	80–120	1,000	50	3–4	4	36	1,000	50	6	50
Growth requirements ^b (controlled conditions)	Simple	Intermediate	Simple	Intermediate	Demanding	Demanding	Demanding	Simple	Demanding	Demanding	Intermediate
Efficiently crossed?	Yes	Yes	Yes	No	Yes	Yes	Yes	No	Yes	Yes	Yes
Reproduction	Selfing	Selfing	Selfing	Selfing	Outcrossing	Outcrossing/ self-compatible	Selfing	Selfing	Selfing	Outcrossing	Selfing
Typical generation time (weeks)	8–12	10–20	8–12	11–13	12	8–15	12–24	6–8	13–18	26	10–20
Seeds per plant	>1,000	150–200	100–1,000	>10,000	>1,000	200–1,000	>1,000	>5,000	>1,000	>1,000	50–150
Transformation	Extremely easy	Efficient, but labor intensive	Highly efficient	Reported, but not efficient	Inefficient	Efficient, but labor intensive	Highly efficient	Efficient ^c	Inefficient	Efficient, but slow	Inefficient
Genome size (Mb)	119 ^d	5,500	272 ^d	515	5,000	2,300 ^{d,f}	382 ^d	515	700 ^{d,e}	2,400	16,000
Assembled genome sequence	Finished genome sequence	Draft genome sequencing in progress	High-quality draft (finishing under way)	Draft genome	No	Draft genome ^f	Finished genome sequence	Draft genome sequencing in progress	Draft genome ^d	Sequencing in progress	Sequencing in progress
T-DNA resources	Extensive	None	10,000 lines available, 40,000 more planned	None	None	Transposon mutants are available	Extensive ^g	None	None	None	None
Cell wall type	Type 1	Type 2	Type 2	Type 2	Type 2	Type 2	Type 2	Type 2	Type 2	Type 2	Type 2
Photosynthesis	C ₃	C ₃	C ₃	C ₄	C ₄	C ₄	C ₃	C ₄	C ₄	C ₄	C ₃

Tabla 3: Comparación de los organismos modelos usados en fisiología vegetal. Tomado de Scholthof, et al.(2018).

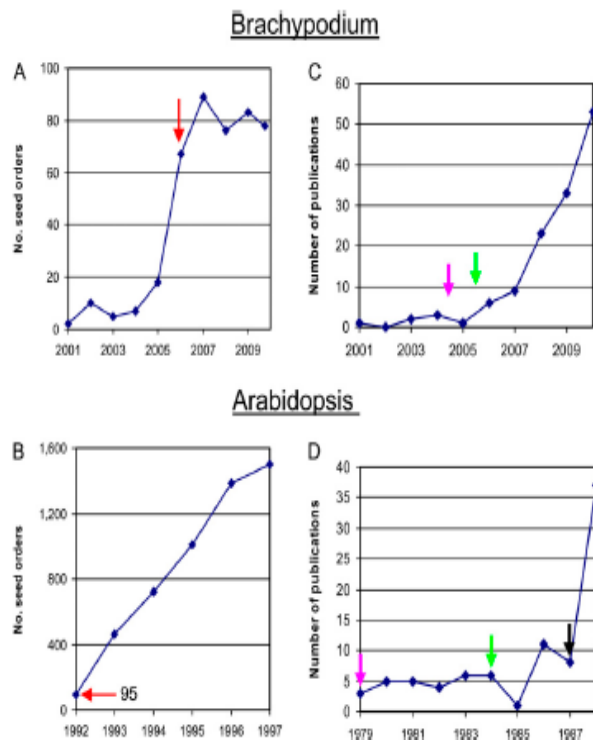


Figura 7: comparativa del número de semillas y publicaciones que han tenido *Arabidopsis* y *Brachypodium*. Tomada de Scholthof, et al. (2018).

El complejo *Brachypodium distachyon* está formado por tres especies: *B.stacei*, *B.distachyon* y *B.hybridum*. Las dos primeras son especies diploides, es decir, contienen un número par de cromosomas, o lo que es lo mismo, tienen dos series de cromosomas. *B.stacei* es $2n=10$, mientras que *B.distachyon* es $2n=20$. De estas dos especies deriva la tercera por hibridación y poliploidía, *B.hybridum*, una especie alotetraploide con $2n=30$ (Catalán et al., 2012).

Las tres especies están ampliamente distribuidas en la cuenca mediterránea (Figura 8), en una extensa gama de condiciones bióticas y abióticas, por lo que es perfecto para el estudio del Cambio Climático en esa zona. *B.distachyon* y *B.hybridum* son más comunes y, genéticamente hablando, más recientes. Mientras tanto, *B.stacei* es menos frecuente, excepto en islas del Mediterráneo, seguramente por el factor de aislamiento (López-Álvarez et al., 2012).

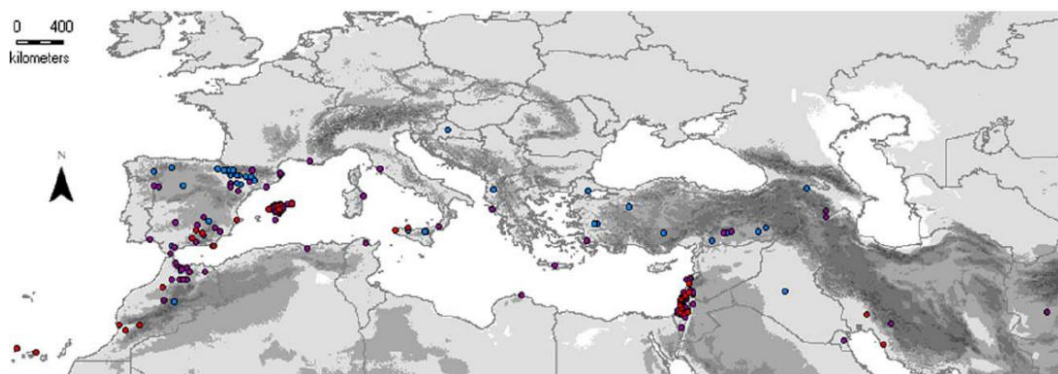


Figura 8: Distribución natural de *Brachypodium* en el Mediterráneo (López-Álvarez, 2012).

Cada una de estas especies crece en diferentes nichos ecológicos. *B.stacei* y *B.hybridum* viven en sitios más cálidos y áridos, mientras que *B.distachyon* habita lugares más frescos y húmedos (Manzaneda et al., 2012). En relación al estrés hídrico, *B.distachyon* está fisiológicamente diferenciada de *B.stacei* y *B.hybridum*, que comparten una respuesta al estrés por sequía similar. En cualquier caso, *B.hybridum* puede mantener la fotosíntesis en condiciones de estrés hídrico, lo que permite una mayor adaptación a la aridez (Manzaneda et al., 2015, Martínez et al., 2018).

A pesar de estos avances, aún se desconoce la respuesta que estas especies pueden tener al Cambio Climático, en concreto, al aumento de CO₂ y temperatura. Dicho escenario podría ser trascendente para el cultivo de cereales C3 en zonas templadas (trigo, cebada, avena, etc.). Sin embargo, podemos prever que los genotipos de *B.hybridum* se adaptarán mejor al Cambio Climático y sus consecuencias, pues su naturaleza poliploide presenta una mayor tolerancia al estrés hídrico, siendo mucho más eficaz el uso de agua. De igual modo, el intercambio gaseoso aumentará y su período de floración será más corto debido a que la mayoría de sus líneas no presentan vernalización (Manzaneda et al., 2015).

Objetivos e Hipótesis del trabajo.

- El objetivo principal es investigar la respuesta al Cambio Climático, en fisiología del intercambio gaseoso y en rasgos funcionales, de las especies que conforman el complejo *Brachypodium distachyon*. En particular, queremos conocer las consecuencias del aumento de temperatura, CO₂ y estrés hídrico en el intercambio gaseoso y en la eficiencia del uso del agua de las plantas. Un objetivo secundario es determinar las posibles diferencias de la respuesta fisiológica entre poblaciones dentro de especies.

Hipótesis de trabajo

- En condiciones de CO₂ futuras (788 ppm) y T^a elevada (+4°C) se predice un aumento de la fotosíntesis, un adelantamiento de la floración de las plantas, así como una inhibición de la floración en las plantas que necesitan vernalización (período de frío).
- En estas condiciones de Cambio Climático, disminuye la supervivencia en particular en condiciones de estrés hídrico. Aunque se predice una mayor supervivencia relativa y una mayor capacidad de adaptación a nivel fisiológico de los genotipos pertenecientes a la especies *B.hybridum* y *B.stacei* que están adaptadas a zonas más áridas.

Material y métodos

El complejo *Brachypodium distachyon* es un conjunto de especies anuales y cespitosas perteneciente al grupo de las gramíneas, con una altura entre 15 y 20 cm, hojas lanceolada, posadas y alternas (Catalán et al., 2012). Son plantas de crecimiento rápido, lo cual nos ha permitido realizar el experimento en la misma cámara de cultivo, pero en dos atmósferas diferentes.

Este complejo está compuesto por tres especies:

- *B.stacei* (*B.sta*): crece en zonas secas y semiáridas, se localiza principalmente en islas de la cuenca mediterránea.
- *B.distachyon* (*B.dis*): vive en hábitats húmedos, zonas más altas o próximas a la costa.
- *B.hybridum* (*B.hyb*): se puede considerar una especie intermedia ya que, a pesar de habitar en zonas áridas y semiáridas, se puede adaptar a zonas húmedas.

En la Figura 9 se representa la procedencia de los diferentes genotipos utilizados en cada una de las especies (ver también Tabla 4).

GENOTIPO	SP	LATITUD	LONGITUD	POBLACIÓN
abr 4	BD	42.2579574	0.7213113	AREN
abr 5	BD	42.5692515	-0.549372	JACA
abr 6	BD	42.5697418	-2.1923085	LOS ARCOS
abr 7	BD	41.537836	-4.0593894	OTERO
abr 113	BS	38.7077507	-9.1365919	LISBOA
abr 114	BS	38.7063909	1.4335266	FORMENTERA
Adi 10	BD	37.7640008	38.2764355	ADIYAMAN
Adi 2	BD	37.7640008	38.2764355	ADIYAMAN
Alsur 1	BS	37.098183	-2.1239548	SORBAS
Alsur 2	BS	37.098183	-2.1239548	SORBAS
Alsur 4	BS	37.098183	-2.1239548	SORBAS
Altab 1	BS	37.0498879	-2.3913774	TABERNAS
Altab 12	BS	37.0498879	-2.3913774	TABERNAS
Altab 15	BS	37.0498879	-2.3913774	TABERNAS
Altab 3	BS	37.0498879	-2.3913774	TABERNAS
Arn 1	BD	42.2579574	0.7213113	AREN
B.stacei 5 4x	BS	38.7321489	0.2310518	CABO DE NAO
B.stacei 5 S3	BS	38.7321489	0.2310518	CABO DE NAO
Bd 1-1	BD	39.213652	27.6358474	SOMA
Bd 21	BD	36.3851423	44.1938421	SALAHUDDIN
Bd 21-3	BD	36.3851423	44.1938421	SALAHUDDIN
Bd 2-3	BD	33.0955793	44.1749775	IRAQ
Bd 30	BD	37.0737362	-3.6010019	DILAR
bd 31	BD			SINTETICO

Bd 3-1	BD			SINTETICO
BdTR 11I	BD	39.7381639	28.0401972	TURKIA
BdTR 12C	BD	39.7481806	34.6503194	TURKIA
BdTR 1I	BD	37.8413007	27.8328374	AYDIN
BdTR 2B	BD	40.0820972	31.3311358	TURKIA
BdTR 2G	BD	38.9597594	34.9249653	TURKIA
BdTR 3C	BD	36.7830333	32.962975	TURKIA
BdTR 5I	BD	38.9597594	34.9249653	TURKIA
BdTR 7A	BD	39.8205571	34.8094917	YOZGAT
BdTR 9K	BD	38.9597594	34.9249653	TURKIA
Bhyd 118-5	BH	36.78234	-2.24198	CABO DE GATA
Bhyd 118-8	BH	36.78234	-2.24198	CABO DE GATA
Bhyd 130-1	BH			SINTETICO
Bhyd 26	BH	38.3868998	-3.3802235	LA CIMBARRA
Cgat 4	BS	36.78234	-2.24198	CABO DE GATA
Cgat 6	BS	36.78234	-2.24198	CABO DE GATA
Copre 12	BH	37.8945899	-4.7866874	CÓRDOBA
Copre 13	BH	37.8945899	-4.7866874	CÓRDOBA
Copre 20	BH	37.8945899	-4.7866874	CÓRDOBA
Copre 4	BH	37.8945899	-4.7866874	CÓRDOBA
Copre 8	BH	37.8945899	-4.7866874	CÓRDOBA
Copre 9	BH	37.8945899	-4.7866874	CÓRDOBA
Faro 1	BH	37.0537571	-7.9319366	FARO
Faro 2	BH	37.0537571	-7.9319366	FARO
Faro 3	BH	37.0537571	-7.9319366	FARO
Faro 5	BH	37.0537571	-7.9319366	FARO
Faro 6	BH	37.0537571	-7.9319366	FARO
Faro 7	BH	37.0537571	-7.9319366	FARO
Gaz 8-1	BD	37.0611756	37.3793085	GAZIANTEP
Jcim 16	BH	38.3868998	-3.3802235	LA CIMBARRA
Jcim 16	BH	38.3868998	-3.3802235	LA CIMBARRA
Jcim 18	BH	38.3868998	-3.3802235	LA CIMBARRA
Jcim 19	BH	38.3868998	-3.3802235	LA CIMBARRA
Jcim 20	BH	38.3868998	-3.3802235	LA CIMBARRA
Jcim 7	BH	38.3868998	-3.3802235	LA CIMBARRA
Jcim 9	BH	38.3868998	-3.3802235	LA CIMBARRA
Jhin 11	BH	37.7155422	-2.9987543	HINOJARES
Jhin 16	BH	37.7155422	-2.9987543	HINOJARES
Jhin 18	BH	37.7155422	-2.9987543	HINOJARES
Jhin 19	BH	37.7155422	-2.9987543	HINOJARES
Jhin 8	BH	37.7155422	-2.9987543	HINOJARES
Jhin 9	BH	37.7155422	-2.9987543	HINOJARES
Jodar 10	BH	37.8406832	-3.3548686	JODAR
Jodar 19	BH	37.8406832	-3.3548686	JODAR

Jodar 3	BH	37.8406832	-3.3548686	JODAR
Jodar 6	BH	37.8406832	-3.3548686	JODAR
Jodar 7	BH	37.8406832	-3.3548686	JODAR
Jodar 8	BH	37.8406832	-3.3548686	JODAR
Koz 1	BD	38.10503	38.631683	KOZLUK
Larva 1	BH	37.7599694	-3.2019071	LARVA
Larva 1	BH	37.7599694	-3.2019071	LARVA
Larva 15	BH	37.7599694	-3.2019071	LARVA
Larva 18	BH	37.7599694	-3.2019071	LARVA
Larva 20	BH	37.7599694	-3.2019071	LARVA
Larva 3	BH	37.7599694	-3.2019071	LARVA
Larva 8	BH	37.7599694	-3.2019071	LARVA
Luc 1	BD	42.5824015	0.2852348	ERMITA SANTA LUCIA
Mon 1	BH	39.7957731	-5.8752585	MONFRAGUE
Mon 10	BH	39.7957731	-5.8752585	MONFRAGUE
Mon 13	BH	39.7957731	-5.8752585	MONFRAGUE
Mon 14	BH	39.7957731	-5.8752585	MONFRAGUE
Mon 2	BH	39.7957731	-5.8752585	MONFRAGUE
Mon 3	BD	41.6758836	-0.2485703	CASTEJO DE MONEGROS
Mone 2	BH	41.6758836	-0.2485703	CASTEJO DE MONEGROS
Mone 3	BH	41.6758836	-0.2485703	CASTEJO DE MONEGROS
Mone 4	BH	41.6758836	-0.2485703	CASTEJO DE MONEGROS
Mone 5	BH	41.6758836	-0.2485703	CASTEJO DE MONEGROS
Mone 6	BH	41.6758836	-0.2485703	CASTEJO DE MONEGROS
Mur 1	BD	42.3524741	0.2836808	CASTILLO DE MUR
Ros 10	BH	42.4851364	-3.8077505	ROS
Ros 7	BH	42.4851364	-3.8077505	ROS
Ros 9	BH	42.4851364	-3.8077505	ROS
Rui 1	BH	38.9775916	-2.8834555	RUIDERA
Rui 10	BH	38.9775916	-2.8834555	RUIDERA
Rui 11	BH	38.9775916	-2.8834555	RUIDERA
Rui 9	BH	38.9775916	-2.8834555	RUIDERA
S811C	BD	41.6237833	0.2775849	ZAIDIN
Uni 2	BD	42.141499	-0.4068599	ZAIDIN

Tabla 4: Listado de genotipos utilizados durante el experimento y localización de la población inicial.



Figura 9: Distribución original de los genotipos utilizados.

Este trabajo parte de un diseño experimental en SPLIT-PLOT (diseño en parcelas divididas), que nos permite manejar tratamientos de forma simultánea y aleatorizar factores, como el estrés hídrico en condiciones de temperatura y CO₂ conjuntas. Este tipo de diseño es particularmente eficiente en condiciones de replicación limitada de la situación experimental (Maceina, et al., 1994). Resaltar, que en el presente estudio, el objetivo es estudiar los efectos del Cambio Climático sobre la respuesta de las plantas. Por esta razón, no se discrimina entre los efectos separados de temperatura y CO₂ de manera independiente. Además, se esgrimen razones logísticas, ya que sólo se puede realizar un tratamiento de CO₂ y temperatura a la vez en la misma cámara de cultivo. Las condiciones experimentales utilizadas se ven reflejadas en la Tabla 5, las cuales corresponden a las condiciones atmosféricas actuales y las que tendremos en la atmósfera en la situación de Cambio Climático descrito con anterioridad, según el rango bajo predicho para el período de 2071 al 2100 por el IPCC (IPCC 2014).

Parametres	Current Atmosphere	Future Atmosphere
CO ₂	410 ppm	789 ppm
Day T ^a	21 °C	25 °C
Night T ^a	18 °C	22 °C
Day T ^a cold	5 °C	9 °C
Humidity	50%	50%
Photoperiod	8/16 hours	8/16 hours

Tabla 5: Condiciones experimentales durante el estudio y los tratamientos.

Mediante este diseño podemos estudiar cómo reaccionarán los diferentes individuos a las dos atmósferas y cómo les afectará el estrés hídrico. En la primera fase del experimento se cultivaron seis réplicas en cada uno de los genotipos (Tabla 4) para las dos condiciones atmosféricas. Cada población experimental se inició a partir de semillas, suministradas por el

Banco de Semillas de la Universidad de Zaragoza y el del Departamento de Ecología de la Universidad de Jaén. Estas comenzaron a germinar en placas de Petri, durante un período mínimo 8 días. Durante todo este tiempo se colocaron en cámaras, donde estuvieron expuestas a unas condiciones térmicas y lumínicas específicas. Los dos primeros días se mantuvieron tanto a una baja temperatura, como a una oscuridad completa, con el fin de sincronizar la germinación. Posteriormente, solo cambiamos la temperatura de la atmósfera, ajustándola a los parámetros previstos (Tabla 5) durante tres días más: con el fin de propiciar el desarrollo de las raíces. Y por último, fijamos las circunstancias atmosféricas (Tabla 5) durante un período de 3 a 7 días para el desarrollo de la plántula. Tras este tratamiento se procedió a la siembra en macetas, donde se crecieron.

Los individuos se trasplantaron y germinaron en las cámaras de cultivo del SCAI de la Universidad de Jaén, con el fin de tener las condiciones atmosféricas estables y deseadas. Las macetas contenían una mezcla de sustrato (60%), perlita (25%), arena (15%), y fertilizante a partir de la solución de Hoagland. Tras la siembra se agruparon en bandejas de 48 macetas de 5x5 cm. Se etiquetaron con el genotipo al que pertenecían, el tratamiento asignado (agua o sequía) y el número de réplica que era. El mantenimiento de los individuos en condiciones normales de agua fue un riego 2-3 días por semana. Mientras que en las plantas sometidas a estrés hídrico, tras un mes de tratamiento ordinario, se eliminó el riego. En ambos casos, cuando las plantas alcanzaron un desarrollo de los individuos superior a 7 cm, se empezó a tomar las medidas instantáneas de intercambio gaseoso. El material para SLA y RWC se tomó cuando las plantas tuvieron un desarrollo suficiente que permitiera tener material mínimo para el análisis, pero en el caso de las plantas sometidas a sequía con desarrollo pequeño se usó el mismo material para ambos parámetros. El tiempo de floración es un rasgo funcional que fue revisado a lo largo de todo el período experimental.

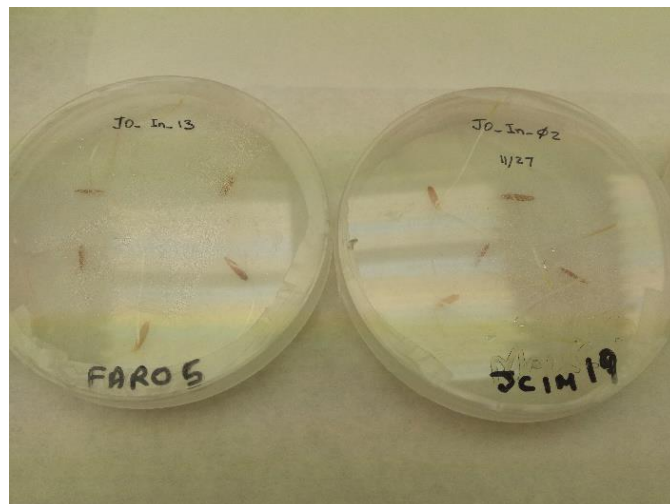


Figura 10: Semillas de *Brachypodium* germinadas.

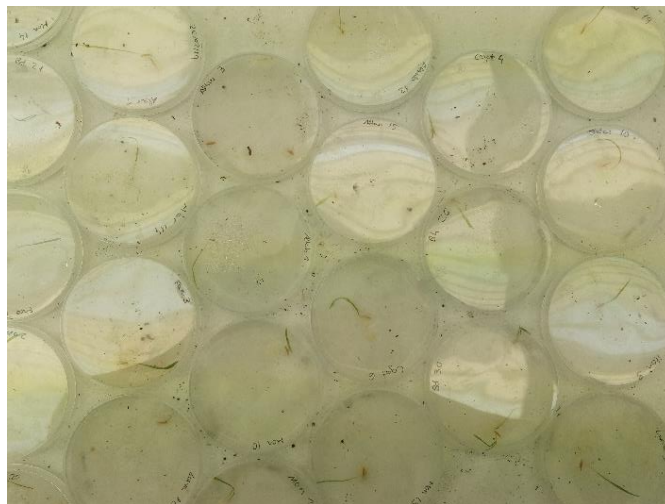


Figura 11: Plántulas previas a la siembra.



Figura 12: Plántulas tras una semana de la siembra.

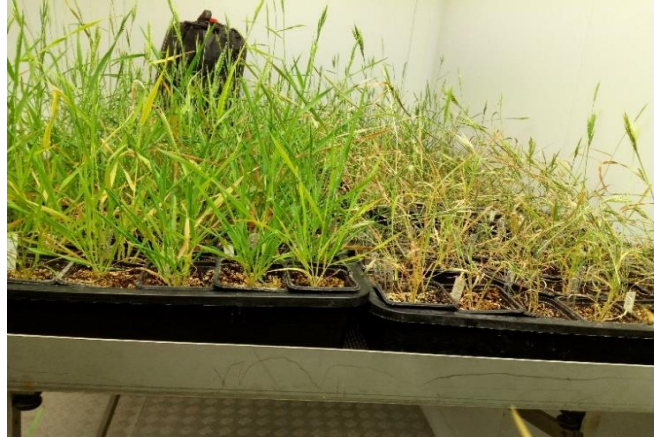


Figura 13: Comparativa del estrés hídrico.

Medidas de intercambio gaseoso

Las medidas de intercambio gaseosos se tomaron con un analizador fotosintético, denominado IRGA, con el que se puede determinar las concentraciones de CO₂ mediante infrarrojos con mediciones instantáneas. En este caso, se utilizó un IRGA portátil (modelo LI-6400; LI-COR Biosciences Inc., Lincoln, NE, EE. UU.) y un foco colocado a unos 60 cm de la



Figura 14: Imagen del analizador fotosintético utilizado.

cámara IRGA, que permitió mantener un nivel de luz constante durante todas las mediciones y tener una cantidad de iluminación de unos 600 $\mu\text{mol/mol}$ de PAR interno. Esto hace que la radiación luminosa no sea limitante, permitiendo obtener valores adecuados de fotosíntesis y otros parámetros como los valores de conductancia estomática, suficientemente altos como para ser percibidos por el sensor.

Cada genotipo se replicó tres veces, tres medidas en tres momentos diferentes, por tratamiento y atmósfera. Las medidas se tomaron una vez que las plantas tenían 20 días de vida y un desarrollo de la hoja que nos permitiera obtener una medida viable, para lo que se necesitaba poder introducir aproximadamente 1 cm² de la hoja en la cámara IRGA. En el caso del tratamiento de estrés hídrico, se verificaba la humedad de la planta día tras día una vez

que se inicia el tratamiento de sequía, hasta que el porcentaje de humedad del suelo disminuyó hasta el 50% (sequía moderada). Esta estimación se realizó siguiendo una metodología volumétrica, es decir, se tomaron 10 macetas aleatoriamente, se pesaron al 100% de humedad y por regla de tres se pesaron y calcularon diariamente la humedad del sustrato hasta llegar al 50%, momento en el que se inició a medir con IRGA en caso de sequía.

El aparato IRGA se programó para que tomara medidas durante cuatro minutos en intervalos de cinco segundos, cogiendo un área foliar de 1 cm². Los dos primeros minutos de medidas se eliminan para asegurar condiciones estables dentro de la cámara del analizador, ya que al meter la hoja la cámara encierra aire del exterior, lo que hace que las primeras medidas sean inestables y no representen los valores reales; por lo tanto, no pueden ser usadas para realizar ni las medias de cada individuo, ni la del genotipo. Como hemos mencionado anteriormente, tras tomar las medidas correspondientes a los dos primeros minutos del analizador, IRGA devuelve un archivo Excel con las medidas ya registradas. De esta forma, en esa tabla de datos quedarían las columnas correspondientes a la fotosíntesis, conductancia estomática y transpiración, que son los datos con los que se trabajó.

Se obtuvieron las medias para cada genotipo y se calcularon la eficiencia en el uso del agua (WUE) instantánea y WUE intrínseca, que se obtiene a partir del ratio entre fotosíntesis y transpiración y fotosíntesis y conductancia estomática, respectivamente (Medrano et al., 2015).

Medidas de los rasgos funcionales

Los rasgos funcionales que se han estudiado han sido:

- El contenido relativo de agua (RWC), considerado actualmente como un indicador de tolerancia a la desecación en ciertos cultivos (Carter, 1989). Se calcula utilizando la siguiente fórmula:

$$RWC = (\text{Peso fresco} - \text{peso seco}) / \text{Peso fresco}$$

- El área foliar específica (SLA), variable que se suele usar en análisis de crecimiento, pues se correlaciona positivamente con la tasa de crecimiento relativo:

$$SLA = \text{Área de la hoja} / \text{peso seco de la hoja}$$

- El tiempo de floración (FWR), período que necesita una planta para llegar a su fase reproductiva o adulta desde la siembra.

Tras la toma de datos de IRGA, las plantas tenían un desarrollo que permitiera sustraer 9 hojas, comenzamos a recolectar el material para los cálculos de RWC y SLA. Se prepararon cinco sobres por planta, debidamente etiquetados con genotipo, replica, tratamiento y, en el

caso de SLA, el código de la hoja. Tras esto, se procedió a la recogida de material: tres hojas para el SLA y seis para RWC. Estas fueron depositadas en los sobres, con la fecha de recolección de las muestras. Las seis hojas de RWC se pesaron con una balanza de precisión en el menor tiempo posible desde su recolección, para obtener el peso fresco de las hojas, se llevaron a la estufa en su sobre correspondiente. Pasados un mínimo de 4 días, se volvieron a pesar para obtener su peso seco.



Figura 3: Imagen del medidor de área utilizado.

Con el propósito de conseguir las medidas de SLA, se midió el área foliar de cada hoja con un medidor de área portátil (modelo LI-3000C Biosciences Inc., Lincoln, NE, EE. UU.) y se pasaron a la estufa durante un período mínimo de cuatro días, al igual que en el caso anterior. Después de este tiempo, se pesó cada una de las hojas en una balanza de precisión para obtener el peso seco de las mismas.

Para el tiempo de floración, se registró el valor del número de días desde que las plantas se plantaron en maceta, hasta que empezaron a florecer. Este dato se obtuvo mediante la observación regular de los individuos a lo largo de la duración del experimento, desde el primer indicio de floración de la primera planta. Todos estos datos se ordenaron en una tabla Excel. A continuación, se adjuntaron a la base de datos del experimento para su procesamiento y posterior análisis estadístico.

Tratamiento de datos

Todos los datos obtenidos durante el experimento se almacenaron en una tabla de Excel para poder trabajar con ellos mediante programas estadísticos como R, o sistemas de información geográfica (GIS) para poder realizar los mapas. En este caso, hemos realizado el mapa de la distribución de los genotipos con las coordenadas de las poblaciones originales, que fueron aportadas tanto por la Universidad de Zaragoza como por la Universidad de Jaén. Utilizamos como herramienta principal el programa de información geográfica QGIS versión 3.6.1.

A continuación, nos servimos principalmente de R como programa estadístico, habilitando ciertos paquetes, como son ggplot2 y ggpubr, para realizar histogramas y diagramas de cajas que hacen mucho más visuales las diferencias entre las condiciones de Cambio Climático o los organismos sometidos a estrés hídrico. En cambio, utilizamos Plyr

para obtener los estadísticos principales (medidas de tendencia central y de dispersión); y los paquetes Matrix, lme4, lmerTest y emmeans para la realización de GLMMs (modelo lineal mixto generalizado) y MANOVAs. Además se ha utilizado JMP v. 10 para los análisis de descomposición de la varianza. Los factores considerados en ambos análisis fueron: Atmósfera, con dos niveles de variación (actual y futura); tratamiento hídrico (bien regadas vs. sequía moderada); especies, con tres niveles de variación; población; y genotipo dentro de población como efecto aleatorio. Se analizaron también la influencia de las interacciones entre esos factores. Las variables se transformaron usando una función logarítmica para cumplir con los requisitos de normalidad y estocasticidad.

Resultados

Intercambio gaseoso

Los resultados del análisis de MANOVA muestran la influencia de diferentes factores sobre múltiples variables. Así, primeramente, se realizó un estudio MANOVA con todas las variables de intercambio gaseoso, es decir, fotosíntesis, conductancia estomática, transpiración y eficacia en el uso del agua instantánea e intrínseca de manera combinada. Todos los factores tuvieron una influencia sobre el intercambio gaseoso (Tabla 6). Sin embargo, se detectó un efecto significativo de la triple interacción, indicando que el intercambio gaseoso depende de la atmósfera, pero su magnitud va a ir en función del tratamiento y de la especie. Analizando la λ de Wilks, valores pequeños indican porcentaje bajo de varianza sin explicar, se observa que fueron los efectos de atmósfera y tratamiento los que menor valor de λ de Wilks y mayor significación presentaron (Tabla 6).

	Df	Wilks	Approx F	num Df	den Df	Pr(>F)
Atmosphere (ATM)	1	0.124	972.95	5	691	<2.2E-16
Treatment(TRT)	1	0.28	354.59	5	691	<2.2E-16
Species(SP)	2	0.939	4.42	10	1382	3.87E-06
Population (POP)	30	0.627	2.26	150	3422.1	1.47E-15
Genotype(GEN)	69	0.348	2.36	345	3453.3	<2.2E-16
ATM x TRT	1	0.529	122.94	5	691	<2.2E-16
ATM x SP	2	0.94	4.33	10	1382	5.53E-06
TRT x SP	2	0.958	3.03	10	1382	8.26E-04
ATMxTRTxSP	2	0.961	2.75	10	1382	2.34E-03

Tabla 6: Resultados del análisis MANOVA de variables de intercambio gaseoso.

Los análisis univariantes (GLMMs) indican que la fotosíntesis estuvo afectada significativamente por la atmósfera, el tratamiento, la interacción entre la atmósfera y el tratamiento, y el tratamiento por especie (Tabla 8). En general, el aumento de CO₂ y temperatura da lugar a incrementos significativos en la tasa fotosintética (Figura 16). Aunque esto dependió del tratamiento, el aumento fue mucho menor en condiciones de sequía (Fig. 16). También tener en cuenta la influencia que ejerce la especie, ya que dicho aumento fue máximo en *B.sta* y *B.dís* en condiciones de no restricción de agua (Fig. 16). El análisis de descomposición de la varianza señaló que, en términos relativos, el tratamiento hídrico fue el factor que más varianza explicó (65.39 %), seguido de la atmósfera como factor simple (21.4%). El resto de factores justificó menos del 5 % de la varianza en fotosíntesis (Tabla 7).

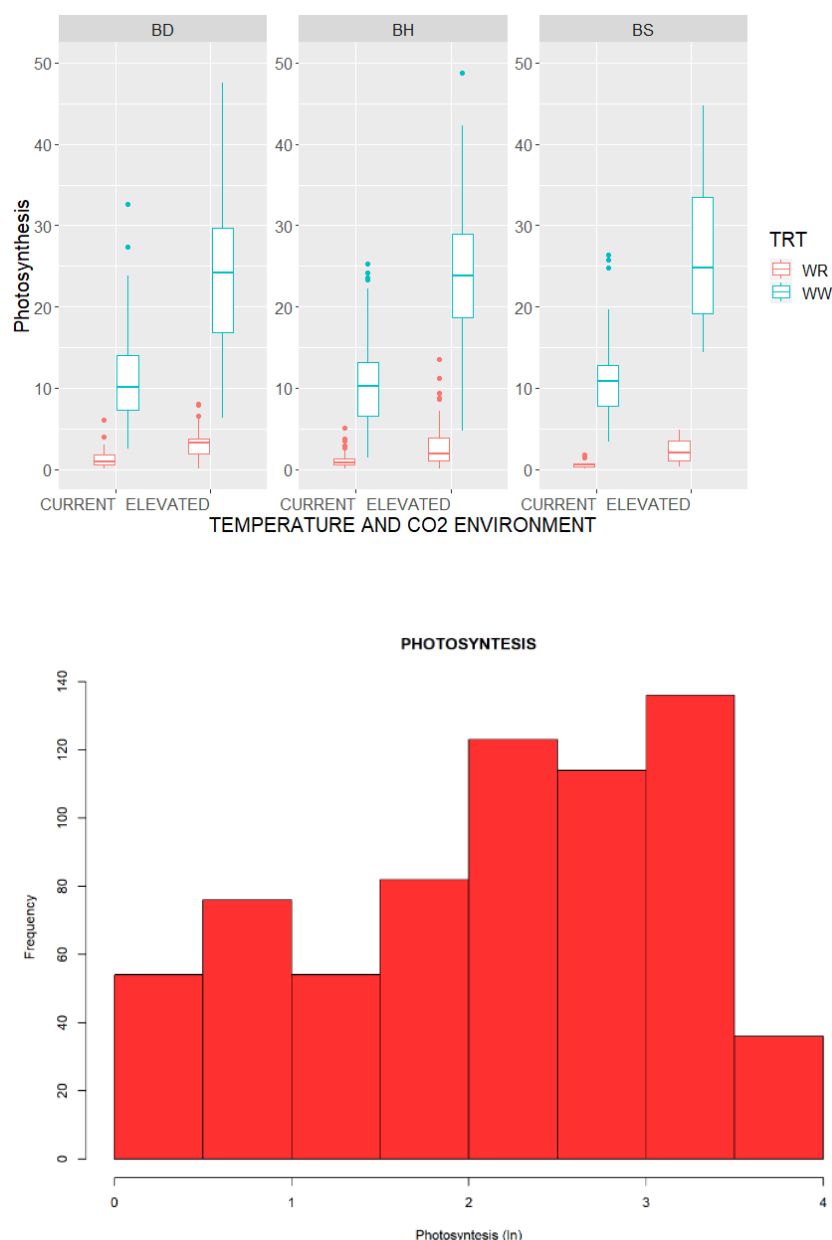


Figura 16: Arriba Boxplot de la variable fotosíntesis y abajo histograma de Fotosíntesis.

Similarmente, la transpiración estuvo afectada significativamente por la atmósfera y el tratamiento, y la interacción tratamiento x especie (Tabla 8), indicando que el grado de transpiración dependió del nivel del tratamiento y que este fue variable entre especies. Así, para todas las especies, las plantas en condiciones de no restricción hídrica mostraron una mayor transpiración (Figura 17). Se observa una disminución leve, pero significativa, de la transpiración en condiciones de atmósfera futuras (Figura 17). Finalmente, el efecto del tratamiento hídrico fue dependiente de la especie, siendo máximo en *B.sta* (Fig. 17). Con el análisis de descomposición de la varianza podemos ver como en términos relativos el factor que explica más de la mitad de la varianza (55.89%) es el tratamiento, seguido del genotipo (12.55%; Tabla 7).

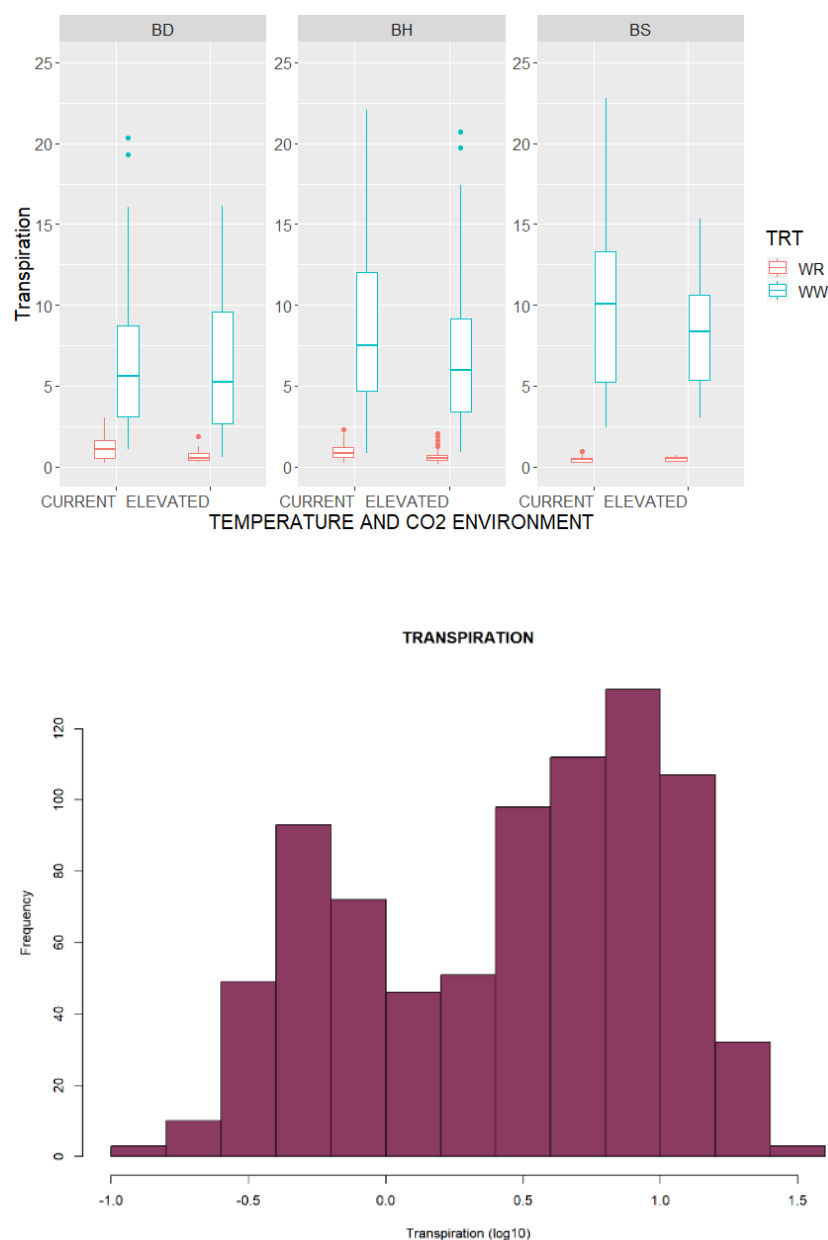


Figura 17: Arriba Boxplot de la variable transpiración; abajo histograma de transpiración.

La conductancia estuvo significativamente afectada por la atmósfera y el tratamiento hídrico, aunque en ambos casos su efecto dependió de la especie en particular (Tabla 8). En general, la conductividad estomática aumentó en condiciones futuras, aunque la magnitud dependió de las condiciones hídricas y de la especie. Siendo *B.sta* la especie que mayor conductividad estomática alcanza, especialmente en condiciones futuras (Figura 18). En términos relativos, la conductividad fue de nuevo explicada en gran medida por el tratamiento (32,96 % de la varianza explicada), seguido de la interacción tratamiento x atmósfera (25.29%) y por último la atmósfera (13.24%; Tabla 7).

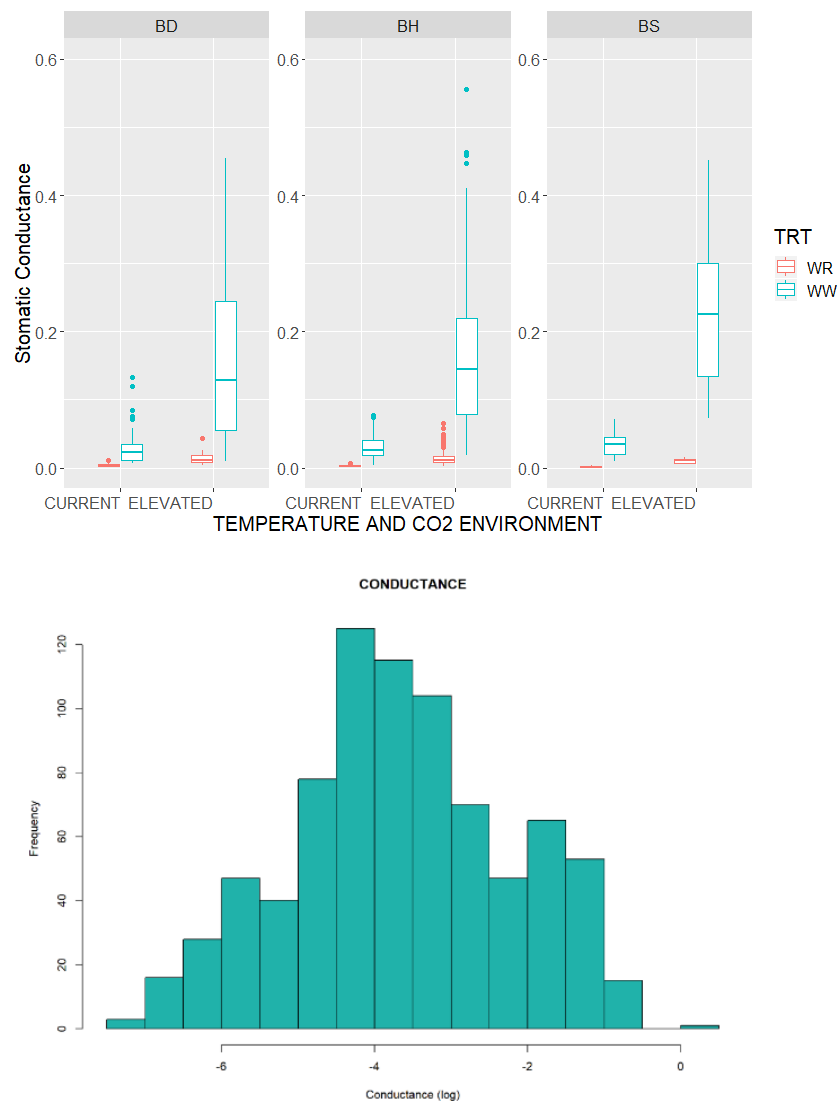


Figura 18: Arriba boxplot de conductividad estomática; abajo histograma de conductividad.

	Phot	Trans	CE	WUEi	WUEin
Genotype	1.26	12.55	4.72	3.76	4.36
Pop	0	0	0	0.43	0
Sp	0	0	0	0.38	0
Atm	21.4	0.81	13.24	55.73	36.34
Trt	65.39	55.89	32.96	0	0.85
Sp x Atm	0	0.26	0	0	0
Sp x Trt	0.51	2.17	0.49	0	2.1
Atm x Trt	3.66	0.47	25.29	0.82	0
Sp x Atm x Trt	0.31	0.17	2.26	38.16	1.43

Tabla 7: Análisis de descomposición de la varianza de los factores de intercambio gaseoso.

		Photosynthesis	Transpirate	Conductance	WUE i	WUE int
ATM	G.I	1	1	1	1	1
	F	221,46	18,499	707,083	234,393	88,662
	P	2,00E-16	1,93E-05	2,00E-16	2,00E-16	2,00E-16
TRT	G.I	1	1	1	1	1
	F	1842,925	1649,769	1721,084	9,165	1,934
	P	2,00E-16	2,00E-16	2,00E-16	3,00E-03	0,165
SP	G.I	2	2	2	2	2
	F	2,94	0,470	1,225	0,606	0,277
	P	0,059	0,627	0,301	0,548	0,758
POP	G.I	30	30	30	30	30
	F	1,244	0,775	0,885	0,802	0,798
	P	0,232	0,775	0,636	0,745	0,751
ATM:TRT	G.I	1	1	1	1	1
	F	6,218	0,819	2,306	3,981	7,236
	P	0,013	0,366	0,129	0,046	0,007
ATM:SP	G.I	2	2	2	2	2
	F	0,754	1,563	3,543	0,173	1,566
	P	0,470	0,210	0,0294	0,842	0,209
TRT:SP	G.I	2	2	2	2	2
	F	5,085	17,019	18,301	1,543	2,171
	P	0,006	6,02E-08	1,77E-08	0,214	0,115
ATM: TRT: SP	G.I	2	2	2	2	2
	F	2,141	1,417	0,4	3,859	3,954
	P	0,118	0,243	0,67	0,022	0,0196

Tabla 8. Resultados de los Modelos lineales mixtos generalizados sobre cada las variables de intercambio gaseoso.

En el caso del uso eficiente del agua instantáneo (WUEi) fue afectado significativamente por la atmósfera y por el tratamiento, así como la interacción entre ambos factores (Tabla 8). El valor medio de WUEi no varía dependiendo de la especie. Podemos observar como en condiciones de atmósfera futura aumenta; sin embargo en condiciones de estrés hídrico las plantas aumentan la variación de respuesta, incrementando el uso eficiente en la especie *B.sta*, y en condiciones elevadas de CO₂ y temperatura en el caso de *B.dis*, pero manteniéndose constante en *B.hyb* (Figura 19). Por el análisis de la descomposición de la varianza, sabemos que la atmósfera es el factor que más explica la varianza (55.73), siendo este el único factor con más de un 5% de varianza (Tabla 7).

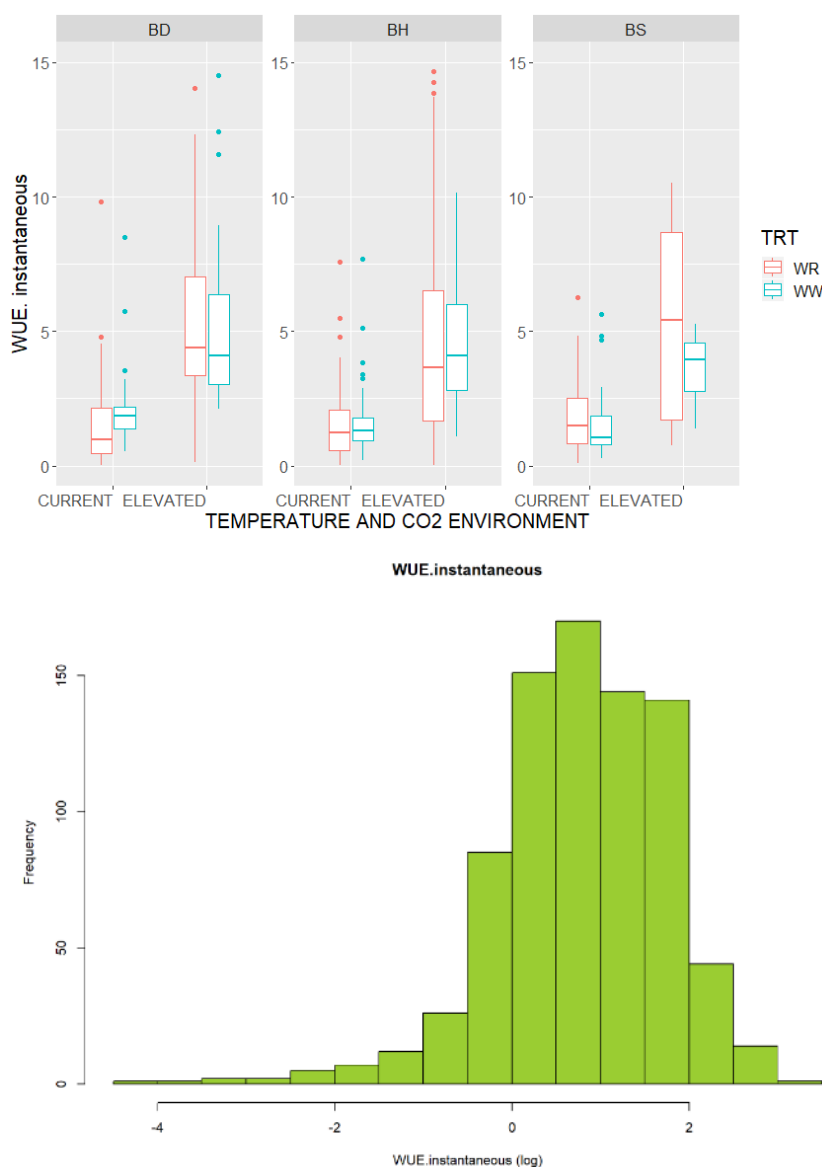


Figura 19: Arriba boxplot de WUEi; abajo histograma de WUEi.

Por último, el uso eficiente intrínseco del agua es afectado significativamente por la atmósfera como factor simple y por la interacción de atmósfera x tratamiento y atmósfera tratamiento x especie (Tabla 8). Se prevé una disminución del WUE_{in} en condiciones de Cambio Climático. En términos relativos, WUE_{in} observamos como la atmósfera es el único factor que explica la varianza con un valor superior al 5% (36.34%; Tabla 7).

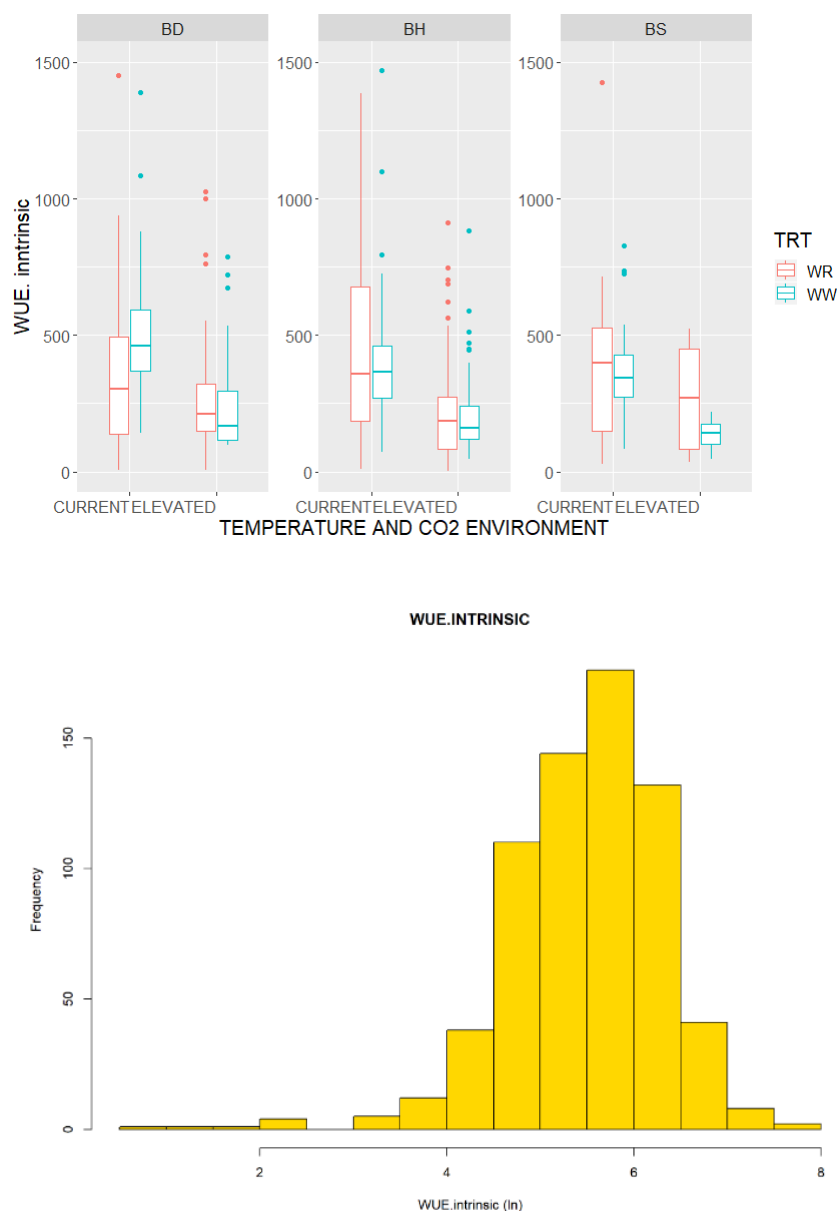


Figura 20: Arriba boxplot de WUE_{in}; abajo histograma de WUE_{in}.

Rasgos funcionales

En la siguiente figura observamos un análisis MANOVA de los rasgos funcionales de manera combinada. Estos rasgos son área foliar específica, contenido relativo de agua y tiempo de floración. Todos los factores influyeron en los rasgos funcionales de manera significativa (Tabla 9). También se detectó dicha significancia en la triple interacción, lo que indica que la forma en que los rasgos funcionales dependen de la atmósfera y el estrés hídrico varía entre las especies. Por otro lado, la λ de Wilks indica que los valores de población y tratamiento son los que mayor significación presentan (Tabla 9).

	Df	Wilks	Approx F	num Df	den Df	Pr(>F)
ATM	1	0.502	47.72	2	517	<2.2E-16
TRT	1	0.259	390	2	517	<2.2E-16
SP	2	0.329	27.97	4	1034	<2.2E-16
POP	30	0.246	5.76	60	1034	<2.2E-16
GENOTIPO	69	0.289	2.72	136	1034	<2.2E-16
ATM x TRT	1	0.927	1.85	2	517	5.147e-8
ATM x SP	2	0.892	9.74	4	1034	2.657e-10
TRT x SP	2	0.975	4.89	4	1034	0.04987
ATM x TRT x SP	2	0.983	0.34	4	1034	0.04138

Tabla 9: MANOVA de rasgos funcionales.

Los análisis univariantes (GLMMs) muestran como el área foliar específica está influenciada de manera significativa por la atmósfera, el tratamiento y la población como variables simples. También podemos ver como la especie es significativa en sus interacciones con atmósfera y tratamiento (Tabla 11). En general, en condiciones futuras de CO₂ y temperatura, las plantas tienen una mayor área foliar, aunque esto depende del tratamiento, ya que en condiciones de estrés hídrico es mucho menor, y también varía según la especie (en condiciones de riego óptimo, *B.sta* es la especie con mayor incremento y *B.dis* la que menos; Figura 21). En el análisis de descomposición de la varianza vemos como en términos relativos, el tratamiento es el factor que más varianza explica (30.39%), seguido de la atmósfera (20.73%) y la interacción de atmósfera con especie (7.64% de la varianza; Tabla10).

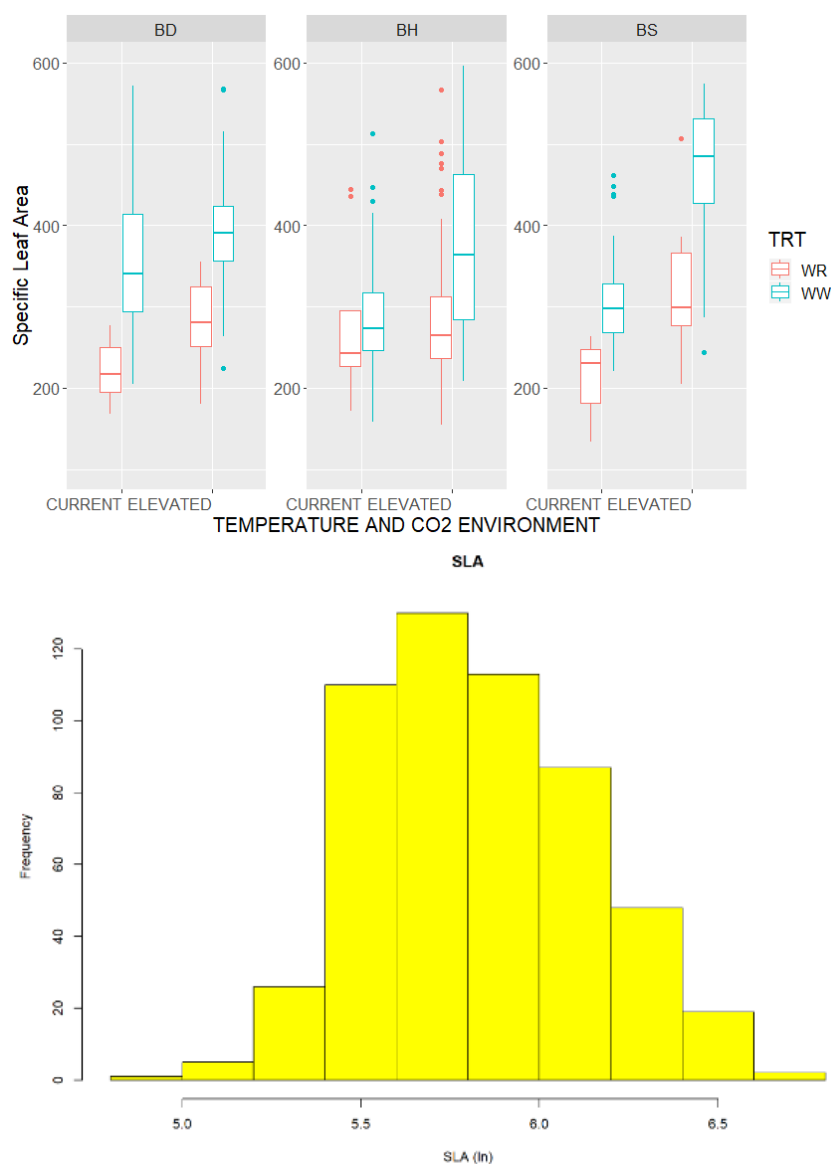


Figura 21: Arriba boxplot de SLA; abajo histograma de SLA.

La atmósfera, el tratamiento y la interacción de tratamiento x especie y la triple interacción (atmósfera, tratamiento y especie) afectan significativamente a RWC (Tabla 11). Ello indica que el RWC depende principalmente del tratamiento, y este es variable según la especie y las condiciones atmosféricas. Para todas las especies se observa un incremento del RWC en condiciones de CO₂ y temperatura elevado, así como RWC próximos a 0 en condiciones de sequía (Figura 22). También se observa como *B.sta* es la que tiene un mayor RWC, seguida de *B.hyb* y por último por *B.dis*, que es la que tiene valores de RWC más bajos (Figura 22). En términos relativos podemos ver como el tratamiento explica casi las tercera parte de la varianza (74.6%), mientras que el resto de factores explican menos del 5% de la varianza (Tabla 10).

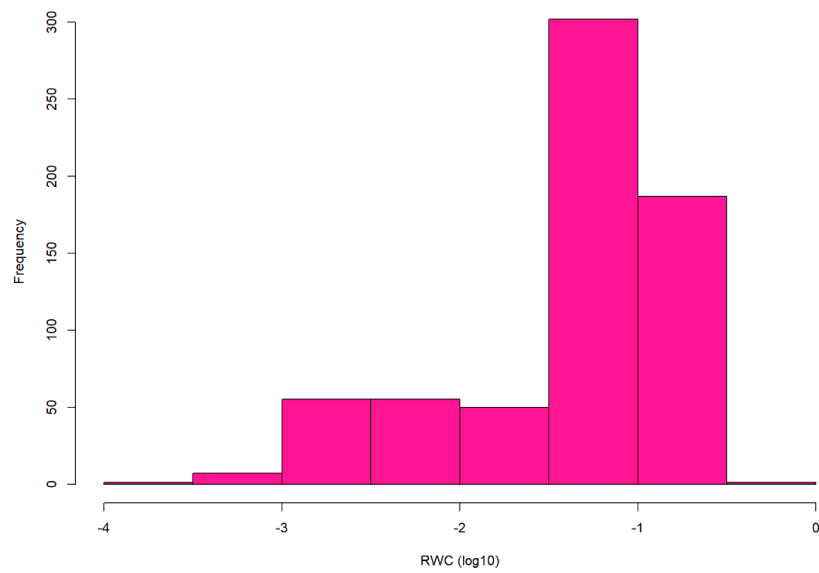
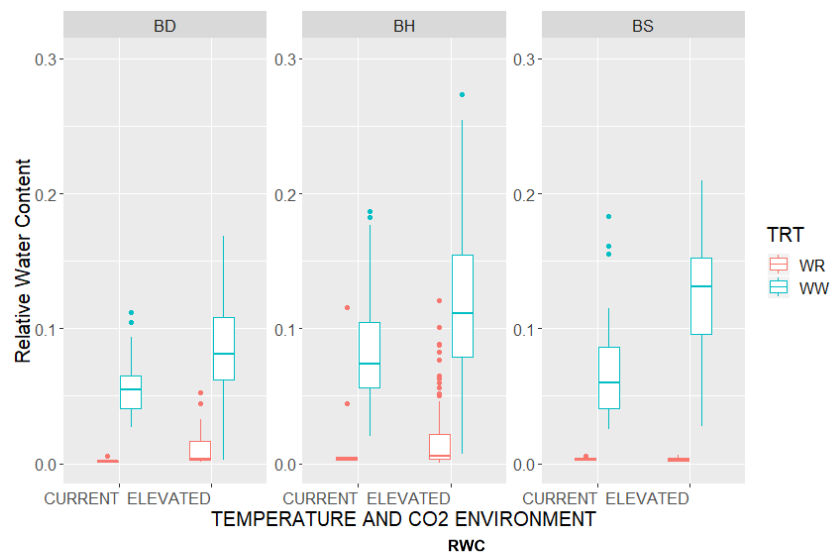


Figura 22: Arriba boxplot de RWC; abajo histograma de RWC.

	SLA	RWC	FWT
Genotipe	4,5	4,36	21,47
Pop	4,98	1,71	21,66
Sp	0	0	37,71
Rep	0	0,01	0
Atm	20,73	2,22	0
Trt	30,39	74,6	1
Sp*Atm	7,64	0,21	0,1
Sp*Trt	2,5	2,43	1,36
Atm*Trt	0,47	1,41	0
Sp*Atm*Trt	1,3	0	1,8

Tabla 10: Análisis de la Varianza de los factores de rasgos funcionales.

		SLA	RWC	FWT
Cond	G.I	1	1	1
	F	69,117	21,98	2,381
	P	6,10E-16	3,41E-06	1,23E-01
Trt	G.I	1	1	1
	F	113,692	869,473	3,167
	P	2,00E-16	2,00E-16	7,58E-02
Sp	G.I	2	2	2
	F	0,357	1,401	1,729
	P	0,701	0,251	0,184
Pop	G.I	30	30	30
	F	2,3005	1,062	4,334
	P	0,00288	0,406	2,20E-07
Cond:Trt	G.I	1	1	1
	F	0,022	0,383	4,094
	P	0,88	0,536	0,0436
Cond:Sp	G.I	2	2	2
	F	3,969	2,286	4,788
	P	0,019	0,103	0,009
Trt: Sp	G.I	2	2	2
	F	5,297	3,941	10,344
	P	0,005	0,0199	3,97E-05
Cond: Trt: Sp	G.I	2	2	2
	F	1,344	5,284	4,802
	P	0,262	0,005	0,029

Tabla11: Resultados de los Modelos lineales mixtos generalizados sobre cada las variables de rasgos funcionales.

El tiempo de floración estuvo afectado significativamente por todos los factores, excepto la especie, es decir por atmósfera, tratamiento y población, así como las interacciones dobles de atmósfera x tratamiento, atmósfera x especie y tratamiento x especie y por la triple interacción, que es la más importante (Tabla 11). Podemos decir que cada especie tiene un tiempo de floración diferente, siendo el de *B.sta* el más corto, *B.hyb* el que mayor amplitud tiene y *B.dis* el más tardío, floreciendo todos sus genotipos tras un período de frío (vernalización); el tiempo de floración se adelanta en condiciones de estrés hídrico, esto se puede apreciar en las especies de *B.hyb* y *B.dis* (Figura 23). En términos relativos, la varianza del tiempo de floración fue explicada principalmente por la especie (37.71), seguido de la población y el genotipo (21.66% y 21.47%; Tabla 10).

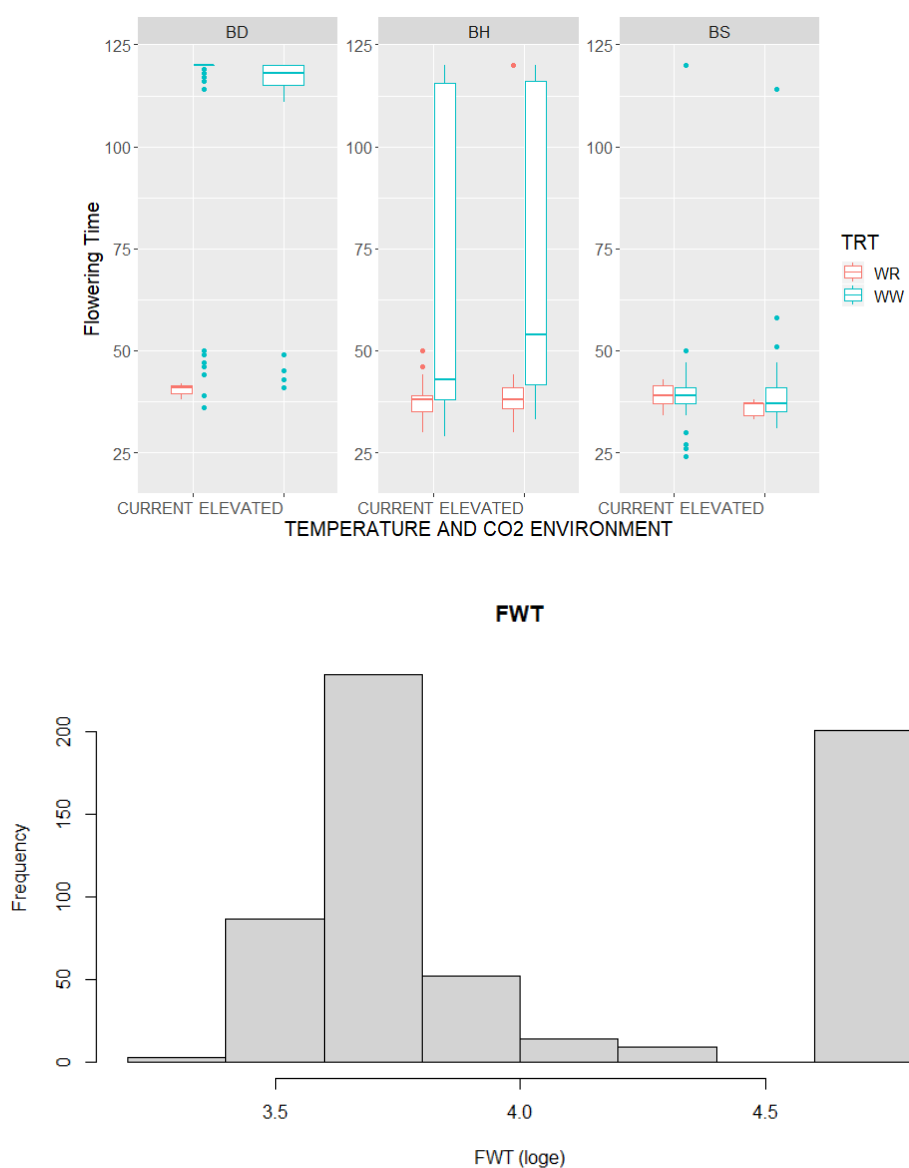


Figura 23: Arriba boxplot de FWT; abajo histograma de FWT

En resumen, se observa como la mayoría de las variables estudiadas (fotosíntesis, transpiración y conductancia, contenido relativo de agua y área foliar específica) son afectadas principalmente por el tratamiento, mientras que el uso eficiente del agua se ve principalmente afectado por las condiciones atmosféricas y el tiempo de floración se ve afectado por la variabilidad genética.

Discusión

El clima es el principal determinante de la productividad agrícola. La preocupación por los posibles efectos del Cambio Climático a largo plazo en la agricultura ha motivado un importante cuerpo de investigación en la últimas décadas (Adams, 1998). Sin embargo, la mayor parte de la discusión sobre el Cambio Climático se ha centrado en medidas de mitigación como el protocolo de Kyoto. No se ha prestado tanta atención a las adaptaciones al Cambio Climático (Fischer, 2002), por lo que sigue siendo un tema con multitud de interrogantes y dudas acerca de cómo afectara a la fisiología y adaptaciones que puedan tener las plantas al Cambio Climático.

En este estudio se ha investigado la respuesta de las plantas, en especial los cultivos de cereal del Mediterráneo, ante la subida de temperatura, concentraciones de CO₂ y el estrés hídrico que se predice que habrá en la Tierra en 2075. Todo ello a través del estudio de rasgos ecofisiológicos como el intercambio gaseoso y rasgos funcionales. A su vez este estudio también sirve para ver las diferentes adaptaciones que se podrían producir en el complejo de especies *Brachypodium distachyon*. Se ha comprobado como en condiciones de CO₂ y temperatura elevadas aumenta la fotosíntesis y acelera el tiempo de floración, al igual que debido a la subida de temperatura muchas de las plantas no llegaron a florecer (especialmente la especie *B.distachyon*), lo que implicaría el agotamiento del banco de semillas de esos genotipos y la extinción a medio plazo.

Como hemos podido ver a lo largo de todos los resultados, la cantidad de agua disponible para la planta es más determinante para su desarrollo y su fisiología que la concentración de CO₂ y temperatura actuales y futuras. Aunque la atmósfera también ha sido determinante para gran parte de las variables estudiadas, especialmente para el uso eficiente del agua donde ha sido la variable que más explica su varianza. El análisis de descomposición de la varianza muestra como en la fotosíntesis el tratamiento seguido de la atmósfera son los rasgos que mejor explican la varianza. Similarmente en el caso de la conductividad estomática vemos como el tratamiento, la interacción de este con la atmósfera y la atmósfera de manera simple son las variables que más explican la varianza. La varianza de la transpiración es explicada en gran medida por el tratamiento, y el uso eficiente del agua por la atmósfera. En el caso de los rasgos funcionales el tratamiento explica el contenido relativo en agua y el área foliar específica, mientras que la varianza del tiempo de floración depende de la variabilidad genética, especialmente de la especie a la que pertenecen el o los individuos.

Efectos del Cambio Climático sobre rasgos que intervienen en el intercambio gaseoso.

Hemos estudiado la fotosíntesis, la transpiración, la conductancia estomática y el uso eficiente del agua como variables de intercambio gaseoso. Principalmente lo que determina el intercambio gaseoso es la cantidad de agua disponible. Este factor es más importante que el aumento de CO₂ y Temperatura que se producirá debido al Cambio Climático, aunque esto último también contribuirá a las diferencias que existirán en WUE.

La fotosíntesis es el principal de los procesos metabólicos de la planta, así como uno de los más estudiados. Desde hace más de dos décadas, se espera el aumento de los valores de fotosíntesis en condiciones de Cambio Climático (Azcón-Bieto, et al., 2000). En nuestro estudio, sin embargo, lo que más ha influido en el desarrollo de los individuos, más que la temperatura y el CO₂, es la cantidad de agua disponible, lo que puede esperarse ya que no solo delimita el crecimiento de la planta, sino que además inhibe la apertura estomática con el fin de evitar la pérdida de agua y por ende evita la entrada de CO₂, el cual es el compuesto limitante de la rubisco³ y por tanto de la fotosíntesis (Figura 6). A plena disposición de agua, en condiciones atmosféricas de Cambio Climático, podemos ver un aumento de la fotosíntesis debido principalmente al aumento del CO₂. La temperatura óptima de la fotosíntesis de las C3 es entre 15 y 25°C, por lo que podemos pensar que si sigue aumentando la temperatura habrá un momento en el que estas plantas dejen de realizar la fotosíntesis, o que empiecen a acumular especies reactivas de oxígeno (ROS), produciendo daños irreparables en las plantas. Por otro lado, en condiciones futuras observamos diferencias entre las distintas especies, siendo *B.stacei* la que presenta una mayor tasa fotosintética, lo que guarda relación con que sea la que habita en climas más cálidos, por lo que su óptimo de temperatura es superior a *B.hybridum* y *B.distachyon*, en las que podrían haberse producido daño celulares.

La transpiración es la pérdida de agua de la planta en forma de vapor que se produce principalmente por el estrés hídrico al que está sometida la planta. Si la planta está sometida a estrés hídrico tenderá a conservar el agua disponible el mayor tiempo posible, cerrando los estomas y evitando así la transpiración, por lo que a menor transpiración más tolerante a la sequía será la planta. Las plantas sometidas a condiciones futuras poseen una leve disminución de la transpiración, esta se puede explicar con el aumento de temperatura. Aunque esto no sería del todo preciso, ya que la transpiración está influida por múltiples factores y el aumento del CO₂ también podría en la hacerlo en la disminución de la transpiración (Azcón-Bieto, et al., 2000). Del mismo modo se observa una amplia variabilidad

³ La rubisco o 1,5-bisfosfato carboxilasa/oxigenasa es la enzima que fija el CO₂ al inicio del ciclo de Calvin.

fenotípica respecto a este valor, dando valores muy dispares en individuos del mismo genotipo.

La conductancia estomática está relacionada con la transpiración y la fotosíntesis. Ante el estrés hídrico la planta cierra los estomas y regula su nivel de transpiración, controlando la apertura de sus estomas con el fin de mantener el potencial de agua de los tejidos y la integridad del xilema (Medrano et al., 2002). Se ha comprobado como en condiciones de estrés hídrico las plantas cierran los estomas impidiendo la transpiración y haciendo un uso más eficiente de este recurso en condiciones de sequía. Además en condiciones de atmósfera con temperatura y CO₂ elevados los estomas aumentan su apertura pudiendo dar entrada a una mayor cantidad de CO₂, con lo que se explica el aumento de fotosíntesis. También se ve un aumento de la conductancia en *B.sta* con respecto a las otras dos especies, esto se debe a que esta especie está más adaptada a hábitat cálidos, por lo que no se ve tan afectado por el aumento de la temperatura.

El uso eficiente del agua es un parámetro relacionado con la producción, manteniendo una relación lineal, es decir, si aumenta el WUE con frecuencia la producción se incrementará (Azcón-Bieto, et al., 2000). Aunque el WUE instantáneo mejora en condiciones de Cambio Climático, basándonos en los valores intrínsecos, y trasladando los resultados a lo que ocurriría con los cereales, se observa que en condiciones futuras descenderá la producción agrícola de los mismos durante toda su vida (Figura 20). Con todo ello podemos determinar que la vida útil de los cultivos descenderá, muy probablemente por la acumulación de ROS, ya mencionados anteriormente. Los resultados sugieren que pesar de aumentar la fotosíntesis, a lo cual contribuye a un aumento de WUE instantáneo, la calidad y la duración de los cultivos menguará en condiciones de Cambio Climático. Esto ya se ha visto en otros estudios (Parry, et al., 2004; Olesen et al., 2002).

Scenario	HadCM3—2080s							HadCM2—2080s	
	A1FI	A2a	A2b	A2c	B1a	B2a	B2b	S550	S750
CO ₂ (ppm)	810	709	709	709	527	561	561	498	577
World	-5	0	0	-1	-3	-1	-2	-1	1
Developed	3	8	6	7	3	6	5	5	7
Developing	-7	-2	-2	-3	-4	-3	-5	-2	-1
Difference (%)									
Developed-developing	10.4	9.8	8.4	10.2	7.0	8.7	9.3	6.6	7.7

Tabla 12: Escenarios futuros donde se estudió la producción de cereal. Tomada de Parry, et al. (2004).

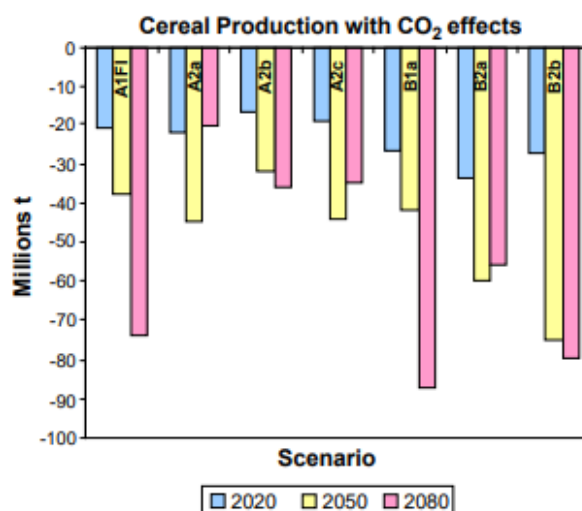


Figura 24: Cambios globales de la producción de cereal. Tomado de Parry, 2004.

En el intercambio gaseoso hemos corroborado como el agua influye más que cualquier otro factor sobre los resultados en este complejo de especies, y junto a la atmósfera han sido los que explican su varianza. Por un lado, hemos visto un aumento generalizado de la fotosíntesis, la conductividad estomática y WUE instantánea, y un descenso de la transpiración y WUE intrínseca en condiciones de atmosfera futura cuando el agua no es un factor limitante. Así, tomando como punto de referencia esta información, podemos afirmar que la calidad de la producción vegetal descenderá. Por otro lado, se observa como *B.stacei*, a pesar de habitar en climas cálidos, es más sensible a las sequías y a las altas temperaturas, pues su pérdida de agua en condiciones futuras es superior a las otras especies. También se espera que *B.hybridum* sea la más capacitada en esta hipotética situación, pues presenta respuestas intermedias al resto de especies del complejo, lo que podría significar que responderá y se adaptará mejor al Cambio Climático.

Efectos del Cambio Climático sobre rasgos funcionales

En el caso de los rasgos funcionales las diferencias no solo se deben al tratamiento o la atmósfera, sino que la variación genética tiene una gran importancia.

Para el área foliar específica (SLA) el tratamiento hídrico es lo que más varianza explica, debido a que cuando reduces el suministro de agua, la planta gestiona los recursos que tiene para soportar principalmente la época de escasez o dejar descendencia. En este caso observamos como en un momento de escasez de agua la planta no desarrolla tanto su superficie foliar, lo que ocurre en todos los casos estudiados. También vemos como un aumento de la temperatura y el CO₂ provoca un aumento en el área foliar específica, lo que está relacionado con la tasa de crecimiento relativo. Por tanto, suponemos que las plantas

crecerán más rápidamente en condiciones de Cambio Climático. Esto puede deberse a que tienen que desarrollarse antes de producir una cantidad de especies reactivas de oxígeno tal que causen daños irreversibles en los tejidos. De esta manera, se observa como *B.sta* tiene una tasa mayor que *B.hyb* y *B.dis*, siendo *B.dis* la que menos incremento presenta respecto a las condiciones actuales mientras que *B.hyb* tiene un incremento intermedio entre sus especies parentales.

El contenido relativo de agua se está usando actualmente como indicador de la tolerancia a la desecación de las plantas, esto es, la capacidad de los individuos para recuperarse tras una etapa de escasez de agua (Carter, et al., 1989). Como es de esperar, el tratamiento es lo que más explica la varianza, aunque también se ven diferencias con la atmósfera en la que se miden y entre especies. Los individuos sometidos a tratamientos de sequía tendrán menos capacidad de recuperación, ya que dicha situación ha provocado un gran daño en sus tejidos; tendrán menos probabilidades de recuperarse que el individuo no sometido a estrés hídrico. En condiciones de Cambio Climático se observa un incremento de la tolerancia a la desecación, esto puede deberse a que el aumento de temperatura hace que los individuos preparen sus tejidos a una mayor pérdida de agua y por consiguiente a una posterior recuperación. Además de esto, se observa que las diferentes especies tendrán distintas respuestas a la desecación, siendo *B.sta* y *B.hyb* las que más toleren la desecación y *B. dis* la que menos la tolere. Biológicamente *B.sta* y *B.hyb* están mejor preparadas y más aclimatadas a zonas con una mayor temperatura y a climas más secos que *B.dis*.

La varianza del tiempo de floración se explica por la variación genética. Observamos como dependiendo de la especie varía el tiempo de floración siendo *B.dis* la más tardía, ya que necesita un período de vernalización. Por lo que, en el caso de Cambio Climático, hay algunos genotipos que no llegarán a florecer y, por tanto, podría producirse la extinción de la especie. *B.hyb* tiene ciertos genotipos que también necesitan frío para florecer, lo que podría dar lugar a la desaparición de estas poblaciones y genotipos en condiciones futuras, pero no implicaría la extinción de la especie. Por último, *B.sta* es la primera en florecer y la única que no necesita vernalización en ninguno de los genotipos estudiados, por lo que florecerían todos los individuos y el banco de semillas seguiría igual en condiciones futuras. Por otro lado, se observa un adelantamiento del tiempo de floración en condiciones de sequía y un retraso del mismo en condiciones de atmósfera futura. En condiciones de estrés hídrico las plantas intentan dejar descendencia antes de quedarse sin recursos, por consiguiente ante las condiciones de estrés hídrico las plantas adelantan su floración. Según algunos estudios dependiendo de las plantas el tiempo de floración podrá adelantarse o atrasarse, siendo más común un menor tiempo de floración y estos, comparando datos actuales con respecto a los de 1990 (Fitter et al., 2002).

Influencia de la poliploidía en la respuesta al Cambio Climático

B.hyb es la única especie poliploide de las utilizadas en el experimento, mientras que sus parentales son diploides. En todos los valores utilizados *B.hyb* ha mostrado respuestas intermedias a las dos especies parentales, con lo que cabe esperar que sus reacciones al Cambio Climático sean mejores que las de sus parentales. A continuación, analizaremos parámetro a parámetro los beneficios de esta especie con respecto a sus parentales.

En el caso de intercambio gaseoso observamos que en condiciones de atmósfera con elevada temperatura y concentración de CO₂ la fotosíntesis no aumenta tanto como la de sus progenitores, por lo que se ve menos afectada por estas condiciones; en el caso de la fotosíntesis con el estrés hídrico muestra valores intermedios a los de sus antecesores. En la transpiración se observa como mantiene un nivel intermedio más próximo al de *B.dis* que al de *B.sta*, con el fin de evitar la mayor pérdida de agua posible en condiciones de atmósfera futura. Respecto a la conductancia, también posee valores intermedios más próximos a los de *B.dis*, por lo que podemos afirmar que evita una mayor pérdida de agua cerrando los estomas pero desempeñándose mejor que *B.sta* sin que su fotosíntesis se vea influenciada. Esto ayuda a tener unos valores intermedios del uso eficiente del agua con respecto a los valores de sus padres.

Con los rasgos funcionales la variabilidad de resultados es mayor que en intercambio gaseoso, siendo en este tipo de características donde podemos observar con más claridad que será una de las especies menos influenciadas en condiciones de Cambio Climático. En el caso del área foliar específica, la especie poliploide es la que presenta un menor incremento, e incluso en los casos de sequía no se aprecian diferencias en la atmósfera con concentración de CO₂ y temperatura elevada y la atmósfera con condiciones actuales, por lo que podemos decir que no le afecta de manera significativa a esta especie. Para RWC mantiene valores intermedios a sus parentales, haciendo que sea tolerante a la desecación, aunque en menor medida que *B.sta*, la cual habita en zonas secas. Por último, el tiempo de floración tiene un espectro mucho más amplio, lo que ayudaría a florecer y dejar descendencia en una amplia gama de condiciones. En este caso *B.dis* se extinguiría con el aumento de las temperaturas, ya que es incapaz de florecer sin un período de vernalización. En cambio la rápida floración de *B.sta* podría ser negativa en caso de lluvias torrenciales o tormentas, que provocarían la desaparición del polen e impedirían la formación de semillas, viéndose comprometida la descendencia en estos casos.

Por todo ello, podemos concluir que *B.hyb* y, en general, los organismos poliploides tiene una ventaja evolutiva frente a las condiciones de Cambio Climático respecto a los

organismos diploides de los que proceden. La causa es que muestran una tasa fotosintética menos afectada por el Cambio Climático, que nos hace pensar que sus fotosistemas sufren menos daños. Además, poseen una mayor eficiencia en el uso del agua.

Diferencias observadas en los cultivos sometidos a condiciones de Cambio Climático

Durante el experimento con condiciones de CO₂ y temperatura elevados hemos observado que diferentes genotipos, pertenecientes a las especies de *B.sta* y *B.hyb*, mostraban pérdida de clorofila en ciertos fragmentos de las hojas y enrollamiento de las hojas entre sí (Figura 25). En el caso de las condiciones futuras observábamos más plantas tumbadas, con poca fuerza en los tallos y más endebles que en el experimento de condiciones actuales. El enrollamiento de las hojas podría deberse a una adaptación de la planta para dar consistencia al tallo y conseguir más altura tanto para hacer la fotosíntesis, como para favorecer el proceso reproductivo elevando las espigas.

La pérdida de clorofila no afecta a la fotosíntesis, pues a pesar de ella las plantas sometidas a condiciones de Cambio Climático tienen una mayor tasa fotosintética. Otras plantas como *Chlorophytum comosum* tienen un blanqueamiento en las hojas producido por un exceso de luz. En nuestro caso podría ser que el CO₂ actuara como regulador de la actividad de los cloroplastos (Haupt et al., 1982), y abriría un nuevo campo de investigación como posibles efectos en las plantas.



Figura 25: Cambios observados en plantas en condiciones de Cambio Climático.

Para terminar, consideramos conveniente destacar dos aspectos. Por una parte, que mientras que en el experimento en condiciones actuales todas las plantas sobrevivieron y, salvo las de sequía, estas produjeron espigas; por otra, en condiciones futuras hubo algunos genotipos pertenecientes a *B.hyb* y *B.dis* que murieron, e incluso muchos de ellos no llegaron a producir semillas, especialmente los de *B.dis*.

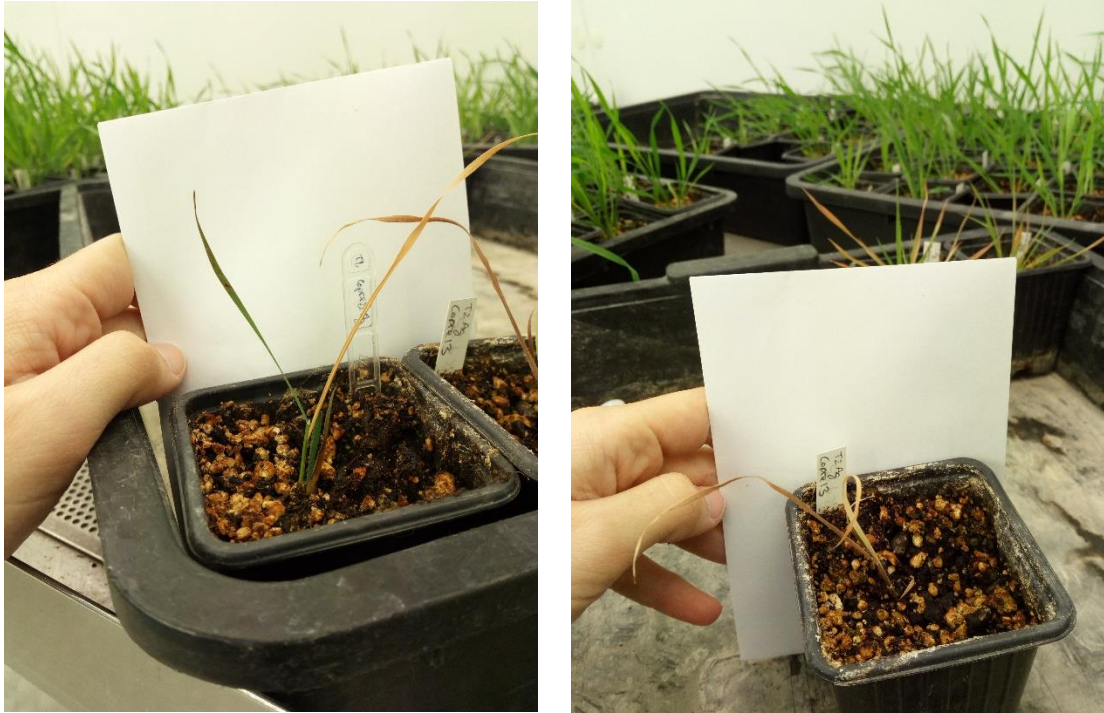


Figura 4: Algunos de los individuos fallecidos en condiciones de Cambio Climático.

Conclusiones

La incertidumbre sobre cómo afectará el Cambio Climático recae especialmente en dos aspectos: la inexactitud de las proyecciones y la imposibilidad de saber cómo reaccionarán los individuos (i.e., respuesta fisiológica principalmente en el caso de las plantas). En el caso de los cultivos de cereal y en especial de *Brachypodium* hay una clara tendencia al aumento de la fotosíntesis y un uso más eficiente del agua, lo que podría suponer que aumente la producción. Pero, debido a las condiciones en las que se encuentra, será de peor calidad. Se necesitarán más cultivos para alimentar al mismo número de seres humanos o ganado que la cantidad que se necesita actualmente.

En la misma línea, los cultivos se desarrollarán más rápidamente, estarán más adaptados a la desecación y posiblemente florecerán antes debido al aumento de las temperaturas y las sequías. También se observarán variaciones fenotípicas, como pueden ser la pérdida de clorofila en las hojas o el enrollamiento de estas. Concretamente en el caso del complejo de especies *Brachypodium distachyon* el CC podría llevar a la desaparición de *B. distachyon* por ser incapaz de florecer sin un proceso previo de vernalización, y al desarrollo de *B. stacei* y *B. hybridum*.

Referencias

Adams, R. M., Hurd, B. H., Lenhart, S., & Leary, N. (1998). Effects of global climate change on agriculture: an interpretative review. *Climate research*, 11(1), 19-30.

Azcón-Bieto, J., & Talón, M. (2000). *Fundamentos de fisiología vegetal* (No. 581.1). McGraw-Hill Interamericana.

Beniston M, Stephenson DB, Christensen OB, Ferro CAT, Frei C, Goyette S, Halsnaes K, Holt T, Jylhä K, Koffi B, et al. 2007. Future extreme events in European climate: an exploration of regional climate model projections. *Climatic change* 81: 71–95.

Caicedo, A. L., Brkljacic, J., Grotewold, E., Scholl, R., & Mocker, T. *Brachypodium as a Model for the Grasses: Today and the Future*.

Carter, G. A., Paliwal, K., Pathre, U., Green, T. H., Mitchell, R. J., & Gjerstad, D. H. (1989). Effect of competition and leaf age on visible and infrared reflectance in pine foliage. *Plant, Cell & Environment*, 12(3), 309-315.

Catalán P, Müller J, Hasterok R, Jenkins G, Mur LAJ, Langdon T, Betekhtin A, Siwinska D, Pimentel M, López-Alvarez D. 2012. Evolution and taxonomic split of the model grass *Brachypodium distachyon*. *Annals of botany* 109: 385–405.

Cheng, Lei, et al. "Impacts of elevated CO₂, climate change and their interactions on water budgets in four different catchments in Australia." *Journal of hydrology* 519 (2014): 1350-1361.

Change, I. C. (2014). Mitigation of climate change. Contribution of Working Group III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, 1454.

Creutzig, F., Agoston, P., Minx, J. C., Canadell, J. G., Andrew, R. M., Le Quéré, C., ... & Dhakal, S. (2016). Urban infrastructure choices structure climate solutions. *Nature Climate Change*, 6(12), 1054.

del Moral, L., van der Werff, P., Bakker, K., & Handmer, J. (2003). Global trends and water policy in Spain. *Water International*, 28(3), 358-366.

del Moral Ituarte, L. (2010). Uso, gestión y valores patrimoniales del agua. In *Territorio, paisaje y sostenibilidad: un mundo cambiante* (pp. 179-192). Ediciones del Serbal.

Dusenge, M. E., Duarte, A. G., & Way, D. A. (2019). Plant carbon metabolism and climate change: elevated CO₂ and temperature impacts on photosynthesis, photorespiration and respiration. *New Phytologist*, 221(1), 32-49.

Fischer, G., Shah, M. M., & Van Velthuisen, H. T. (2002). Climate change and agricultural vulnerability.

Fitter, A. H., & Fitter, R. S. R. (2002). Rapid changes in flowering time in British plants. *Science*, 296(5573), 1689-1691.

Füssel, H. M., & Klein, R. J. (2006). Climate change vulnerability assessments: an evolution of conceptual thinking. *Climatic change*, 75(3), 301-329.

Haupt, W. (1982). Light-mediated movement of chloroplasts. *Annual Review of Plant Physiology*, 33(1), 205-233.

Jackson, R. B., Canadell, J. G., Le Quéré, C., Andrew, R. M., Korsbakken, J. I., Peters, G. P., & Nakicenovic, N. (2015). Reaching peak emissions. *Nature Climate Change*, 6(1), 7. Jacob, Daniela, et al. "EURO-CORDEX: new high-resolution climate change projections for European impact research." *Regional environmental change* 14.2 (2014): 563-578.

Jacob, D. J., & Winner, D. A. (2009). Effect of climate change on air quality. *Atmospheric environment*, 43(1), 51-63.

Kovenock, M., & Swann, A. L. (2018). Leaf trait acclimation amplifies simulated climate warming in response to elevated carbon dioxide. *Global Biogeochemical Cycles*, 32(10), 1437-1448.

López-Alvarez, D., López-Herranz, M. L., Betekhtin, A., & Catalán, P. (2012). A DNA barcoding method to discriminate between the model plant *Brachypodium distachyon* and its close relatives *B. stacei* and *B. hybridum* (Poaceae). *PLoS one*, 7(12), e51058.

Maceina, M. J., Bettoli, P. W., & DeVries, D. R. (1994). Use of a split-plot analysis of variance design for repeated-measures Fisheries data. *Fisheries*, 19(3), 14-20.

Madrid, A., Esteire, L., & Madrid, J. (2015). Manual técnico del Cambio Climático y las Energías Renovables.

Manzaneda AJ, Rey PJ, Anderson JT, Raskin E, Weiss-Lehman C, Mitchell-Olds T. 2015. Natural variation, differentiation, and genetic trade-offs of ecophysiological traits in response to water limitation in *Brachypodium distachyon* and its descendent allotetraploid *B. hybridum* (Poaceae). *Evolution; international journal of organic evolution* 69: 2689–2704.

Manzaneda AJ, Rey PJ, Bastida JM, Weiss-Lehman C, Raskin E, Mitchell-Olds T. 2012. Environmental aridity is associated with cytotype segregation and polyploidy occurrence in *Brachypodium distachyon* (Poaceae). *The New phytologist* 193: 797–805.

Martínez LM, Fernández-Ocaña A, Rey PJ, Salido T, Amil-Ruiz F, Manzaneda AJ. 2018. Variation in functional responses to water stress and differentiation between natural allopolyploid populations in the *Brachypodium distachyon* species complex. *Annals of botany* 121: 1369–1382.

Medrano, H., Tomás, M., Martorell, S., Flexas, J., Hernández, E., Rosselló, J., & Bota, J. (2015). From leaf to whole-plant water use efficiency (WUE) in complex canopies: limitations of leaf WUE as a selection target. *The Crop Journal*, 3(3), 220-228.

Melillo, J. M., Lu, X., Kicklighter, D. W., Reilly, J. M., Cai, Y., & Sokolov, A. P. (2016). Protected areas' role in climate-change mitigation. *Ambio*, 45(2), 133-145.

Melis, A., & Zeiger, E. (1982). Chlorophyll a fluorescence transients in mesophyll and guard cells: modulation of guard cell photophosphorylation by CO₂. *Plant Physiology*, 69(3), 642-647.

Nikolakis, W. J., & Nelson, H. W. (2018). Forest resources. In *Companion to Environmental Studies* (Vol. 511, No. 516, pp. 511-516). ROUTLEDGE in association with GSE Research.

Olesen, J. E., & Bindi, M. (2002). Consequences of climate change for European agricultural productivity, land use and policy. *European journal of agronomy*, 16(4), 239-262.

Parry, M. L., Rosenzweig, C., Iglesias, A., Livermore, M., & Fischer, G. (2004). Effects of climate change on global food production under SRES emissions and socio-economic scenarios. *Global environmental change*, 14(1), 53-67.

Pierrehumbert, R. (2019). There is no Plan B for dealing with the climate crisis. *Bulletin of the Atomic Scientists*, 1-7.

Reeves, Matthew C., et al. "Estimating climate change effects on net primary production of rangelands in the United States." *Climatic Change* 126.3-4 (2014): 429-442.

Rosenzweig, C., & Parry, M. L. (1994). Potential impact of climate change on world food supply. *Nature*, 367(6459), 133.

Scholthof, K. B. G., Irigoyen, S., Catalan, P., & Mandadi, K. K. (2018). *Brachypodium*: a monocot grass model genus for plant biology. *The Plant Cell*, 30(8), 1673-1694.

Steffen W, Grinevald J, Crutzen P, McNeill J. 2011. The Anthropocene: conceptual and historical perspectives. *Philosophical transactions. Series A, Mathematical, physical, and engineering sciences* 369: 842–867.

Vautard, Robert, et al. "The European climate under a 2 °C global warming." *Environmental Research Letters* 9.3 (2014): 034006.

Fuentes de financiación

No podía finalizar este trabajo sin agradecer a las fuentes de financiación que han hecho posible realizar esta investigación:

- Grupo Paidi
- RNM-3r4
- Junta de Andalucía
- Universidad de Jaén

Breve resumen de las asignaturas de máster realizadas

Métodos avanzados de análisis de datos: en esta asignatura hemos visto y realizado actividades de análisis e interpretación estadística de los datos, indagando en algunos programas como Rstudio, statistica y conociendo algunos nuevos como RapidMiner.

Técnicas geomáticas aplicada al medio natural: El profesorado nos ha mostrado de manera práctica como se realizan los mapas, tanto de manera tradicional como por satélites. Hemos aprendido fuentes donde poder obtener mapas para la realización de estudios de diferente índole así como trabajar con ellos en sistemas de información geográfica como el ArcGIS.

Recursos hídricos y ecosistemas acuáticos: hemos aprendido acerca de cómo realizar un balance hídrico, características de aguas así como la vida que puede albergar está según sus características, técnicas para su análisis, la problemática de estos sistemas, planes de restauración y observado la lentitud del gobierno para tomar medidas en este tipo de ecosistemas.

Conservación y restauración de sistemas terrestres: nos han enseñado como realizar un proyecto de restauración y que componentes son los que tenemos que modificar, así como estudiar cómo realizar un proyecto de investigación para conocer que encontrábamos en el terreno o la potencialidad de este. Por otro lado hemos analizado y observado varios taludes y aprendido a como estabilizarlos mediante componentes físicos y bióticos.

Caracterización de los componentes físicos del hábitats: en esta asignatura hemos aprendido técnicas para la identificación de los componentes físicos de los materiales y su aplicación en campo, la mayoría de las técnicas no las había visto antes por lo que, en mi caso , está asignatura ha sido una fuente de conocimientos nuevos.

Caracterización de elementos bióticos del hábitat: hemos repasado como realizar muestreos y como clasificar la vegetación. Por otro lado nos hemos familiarizado con programas de simulaciones de poblaciones en el que también podemos dar los datos reales para hacer estimas

Explotación sostenible del suelo y agroecosistemas: saber identificar un agrosistema y los síntomas que tienen de sobreexplotación y formas de mejora sostenible de agrosistemas, analizar los suelos que permiten identificar el mejor tipo de cultivo en ese suelo e identificar las necesidades o problemas que deberíamos solventar.

Modelización de la distribución potencial de especies y hábitats: hemos aprendido cómo funciona la dinámica de especies y como usando programas como RStudio y sistemas de gestión geográfica para ver la distribución potencial que ciertas especies podrían llegar a tener y ver si se ajusta con la que tienen actualmente. También hemos aprendido los diferentes tipos de modelos de distribución que podemos realizar con estos programas y comprendido que ningún modelo es fiable, pues apesar de tener en cuenta diferentes variables ninguno es perfecto y mide todas ellas o cómo afecta a cada especie en particular.

Invasiones biológicas: está asignatura nos ha permitido identificar las características de las especies invasoras, así como saber realizar fichas técnicas de ellas y conocer medidas específicas de algunas de las más problemáticas que se encuentran en nuestro país.

Enfermedades de la fauna silvestre: creo que el trabajo de plan epidemiológicos ha sido de los más interesantes de esta formación, no solo por el tema en sí, sino por seguir el formato con el que se realizan de manera oficial según la organización mundial de la salud y el propio gobierno, además de conocer un poco más acerca de la legislación correspondiente Y de como diagnosticar cierto tipo de epidemiologías.

Técnicas de conservación de flora amenazada: conocer las especies vegetales que hay en los diferentes ecosistemas, especialmente las que tenga alguna categoría de amenaza, así como evaluar si pertenecen o no a dichas categorías. También hemos visto diferentes formas de gestión de dichas plantas.

Técnicas de conservación de fauna amenazada: conocer las amenazas reales y potenciales que pueden afectar a los diferentes grupos de animales, así las amenazas específicas de las especies, saber cómo eliminar o solventar las consecuencias de las amenazas, con el fin de conservar o aumentar el número de individuos de la especie de interés.

En general, en la mayoría de asignaturas se ha realizado algún trabajo de búsqueda de información bibliográfica mediante artículos científicos que nos han llevado a la elaboración de trabajos de investigación basados en artículos en ingles a menudo integrarlo con legislación, normativa o regulación también se han aplicado conocimientos asimilados en las asignaturas, así como conocimientos integrados con otras para la elaboración de memorias más completas a nivel de conocimientos.

M^a Fe Cañadilla Tendero

Biologist

685037480

mari-fe@hotmail.es

With car

Availability to travel and change residence

Native Spanish

B2 English

Experience

Forestry specialist
Geacam firefighting campaign years 2018 and 2019

Practices
University of Jaén. ICARO program in Ecology area
Research on the effects of climate change on cereal culture.

Hunting resources research institute in Ciudad Real
Realization of inventories, placement of photo-trapping cameras and review photos, installation of collarum, fox tracking through radio transmission, handling of live animals, search for animal trails and search for vivariums and burrows

Medical center in Villa del Río
Collection of blood, urine, cytology and other patient samples, analysis and manipulation of samples and insertion of data into the database.

Research scholarships
Alumna colaborador en el departamento de genética de la Universidad de Córdoba desde el 2014 al 2016
Longevity test, comet test, cytotoxicology, genotoxicology and toxicology tests; fragmentation of DNA y PCR, maintenance of model organisms (D. melanogaster and HL60 cells), experimentation with these organisms in toxicology and help in the development of new study techniques.

Collaborating student in the department of botany, ecology and vegetal physiology, ecology area of the University of Córdoba from 2013 to 2015, and continue 2016 with the Final Project.
Installation of pit-fall trap, collection of samples in the field, cleaning of samples, classification of arthropods and cleaning of these, transferring data to the database.

Disseminator and monitor
Science walk through scientific culture in Córdoba (2015 y 2016).
Ornithological days in Posadas (2016).
Town hall Madrides (2011 y 2012).

Volunteering with
Asociación ornitológica Cigüeña negra (2013).
SEO Córdoba (2016).
Green office to Madrides (2010-2014, 2019)

Agricultural worker

Life guard

Studies

- Master in analysis, restoration and conservation of the habitat physical and biotic components (2019). TFM: Experimental approximation of climate change.
- Biology degree. Córdoba University (2012-2016). TFG: Fomices Biodiversity in Puerto Lápice.
- Specialist in Biotechnology applied to agri-food and health. (295h.)
- Genotoxicología y antigenotoxicología de los alimentos. (175h.)
- Sewage management. (20h.)
- Introducción a la huella de carbono. (15h.)
- Environmental management systems. (240h.)
- GIS initiation. (75h.)
- SIG advanced, applied to territory planning. (45h.)
- Training course of geographic information system about free software. (48h.)
- Reptile medicine (14h.)
- Certificate in Free time activities for children. (350h.)
- Certificate in lifeguarding and first aid. (150h.)

Informatics knowledge

Aptitudes

Worker

Punctual

Dynamic

Multifaceted

Creative

Responsible

Honest

Friendly

Outgoing

Positive

Skills in conflict resolution
Self-taught ability
Teamwork capacity

Publication

Merinas-Amo, T., Lague-Bravo, L., De Prado-Amián, A., Luján-Amoraga, L., Cañadilla-Tendero, M., Frigosa-Reale, D., ... & Arduña, A. (2015). Toxicity, cytotoxicity and Mespan induction studies of elder, apple and 3-(2-hydroxyphenyl) propionic acid. *Toxicology Letters*, 2(238), 584.