

Un tast de canvi global
(Cèlia Marrasé i Josep Enric Llebot, ed.)

Treballs de la SCB. Vol. 54 (2003) 65-84

PASSEIG ECOFISIOLÒGIC PER L'ESPAI I PEL TEMPS: L'ESTUDI DE LES ALTERACIONS PRODUÏDES PELS CANVIS CLIMÀTICS I ATMOSFÈRICS EN L'ESTRUCTURA I EL FUNCIONAMENT DE LES PLANTES I DELS ECOSISTEMES TERRESTRES

JOSEP PEÑUELAS,¹ IOLANDA FILELLA,¹ MARC ESTIARTE,¹ JOAN LLUSIÀ,¹ ROMÀ OGAYA,¹
ANGELA RIBAS,¹ LAURA LLORENS,¹ MARTA MANGIRON,¹ SERGI MUNNÉ-BOSCH,¹ PAULA BRUNA,¹
PATRICIA PRIETO,¹ DOLORES ASENSIO,¹ JORDI SARDANS,¹ LYDIA SERRANO,¹ GRAÇA OLIVEIRA,²
EVA CASTELLS,² FERRAN RODÀ,² FRANCISCO LLORET² I JAUME TERRADAS²

¹ *Unitat d'Ecofisiologia CSIC-CEAB-CREAF.*

² *CREAF (Centre de Recerca Ecològica i Aplicacions Forestals). Universitat Autònoma de Barcelona.*

Adreça per a la correspondència: Josep Peñuelas. Unitat d'Ecofisiologia CSIC-CEAB-CREAF. Edifici C. Universitat Autònoma de Barcelona. 08193 Bellaterra, Barcelona.

RESUM

En l'estudi de l'impacte del canvi global sobre les plantes i els ecosistemes és necessari estudiar com els gens, les plantes senceres, les espècies i les comunitats interaccionen amb l'ambient, tot duent a terme estudis ecofisiològics a diferents escales espacials i temporals, des de la molècula fins a l'ecosistema, i des de segons fins a segles. Presentem aquí alguns exemples de l'aplicació de l'ecofisiologia a les diferents escales espacials i temporals implicades en l'agenda del canvi global. Explorem alguns resultats recents que revelen la possibilitat d'estimar mitjançant teledetecció els processos fotosintètics a escala de fulla, coberta i ecosistema mitjançant l'índex de reflectància fotoquímica (PRI), un índex basat en un principi en canvis moleculars dels pigments del cicle de les xantofil·les, que pot acabar ajudant a estimar el balanç local, regional i global del carboni en el context del canvi climàtic. Pel que fa a l'aplicació de l'ecofisiologia a diferents escales temporals d'aquest canvi global, presentem alguns exemples d'estudis paleoecofisiològics (milers d'anys), històrics (segles), observacionals (últims anys i dècades), i simuladors (per a les properes dècades), en els quals abordem les interaccions entre les plantes i els diferents components del canvi global (canvis en la concentració atmosfèrica de CO₂, ozó, òxids de nitrogen, compostos orgànics volàtils, i altres gasos; canvis climàtics; eutrofització de la biosfera, disminució de l'ozó estratosfèric, canvis d'usos del sòl i pèrdua de biodiversitat). Els canvis biològics són sovint espectaculars. Exemples en tenim en l'avançada primavera biològica, els desplaçaments de la vegetació a les muntanyes, la progressiva eutrofització dels ecosistemes o l'augment de

les emissions de compostos orgànics volàtils de les plantes, entre molts d'altres.

SUMMARY

In the study of human and global change impacts on plants and ecosystems, it is necessary to understand how genes, whole plants, species and communities interact with the environment. With this aim, current ecophysiological studies are conducted at different spatial and temporal scales, from molecule to ecosystem, and from seconds to centuries. We present here some examples of the application of ecophysiology at the different spatial and temporal scales involved in the Global Change agenda. We describe some recent results revealing the possibility of remote sensing estimation of photosynthetic processes at leaf, canopy and ecosystem levels by means of the Photochemical Reflectance Index (PRI), an index based in the molecular changes of xanthophylls cycle pigments that can help to estimate local, regional, and global carbon budget. Regarding the application of ecophysiology at different temporal scales of the Global Change, we present some examples of palaeoecophysiological (thousands of years), historical (centuries), observational (last years and decades), and experimental and modelling (next decades) studies, where we approach the interactions between plants and the different components of the Global Change (changes in atmospheric concentration of CO₂, ozone, nitrogen oxides, volatile organic compounds, and other gases; climatic changes; biosphere eutrophication; stratospheric ozone decrease; land use changes; and biodiversity loss). Biological changes are often spectacular. Some examples are biological spring advancements, vegetation shifts in the mountains, ecosystems progressive eutrophication, or increases in the emissions of plants volatile organic compounds, among others.

DESENVOLUPAMENT DE L'ECOFISIOLOGIA EN L'ESPAI I EN EL TEMPS

L'ecofisiologia, que tradicionalment s'ha via dedicat a l'estudi de les respostes a l'estrès i a l'adquisició de recursos i, per tant, de l'intercanvi de massa i energia en l'organisme sencer, ha vist ampliades les seves escales espacials i temporals d'estudi com a resultat de la necessitat d'estudiar els efectes del canvi global i de les millores tecnològiques de les seves eines d'estudi en les dues darreres dècades. D'una banda, l'imparable avenç de les tècniques de biologia molecular ha arribat també a aquest camp i ha permès una extraordinària millora en la comprensió filogenètica i genètica dels processos ecofisiològics. I d'altra

banda, les constants millores de les tècniques físiques, micrometeorològiques i de teledetecció han permès fer un extraordinari salt endavant en les escales espacials. L'estudi dels processos ecosistèmics i de la dinàmica de les poblacions ha assolit escales espacials molt més àmplies que no pas l'organisme, de manera que tots aquells estudis d'intercanvi de matèria i energia, d'optimització de recursos i de models de creixement ara es duen a terme en l'ecosistema, en el bioma i en la biosfera sencera, sense oblidar, és clar, el bàsic i tradicional àmbit de l'organisme. Les mateixes raons, l'existència de creixents canvis ambientals locals i globals i la millora de les possibilitats tècniques, han dut l'ecofisiologia a fer salts similars en el temps i a abastar estudis des del passat remot fins al futur immediat,

tot passant pel passat proper o els temps presents. Així doncs, cada vegada trobem més exemples magnífics d'estudis dels canvis temporals (milers d'anys, segles, dècades, anys, mesos, dies, segons...) del funcionament i estructura de plantes i ecosistemes en resposta a les condicions sempre canviant del nostre planeta. Finalment, tot plegat és recollit en models, des de ben senzills fins a extremament complexos i sofisticats, que pretenen entendre i interpretar aquests processos espacials i temporals tot fent ús de les cada vegada també més potents eines informàtiques.

En aquest article us presentem un resum dels resultats dels nostres estudis ecofisiològics dels efectes que tenen els canvis ambientals sobre plantes i ecosistemes terrestres (sobretot canvis globals i climàtics, però també canvis locals) produïts per l'activitat humana, uns canvis que com és ben sabut han estat accentuats pels increments de població i del seu ús de recursos. Entre aquests efectes, i obviant aquí els produïts pels canvis en els usos del sòl i en la biodiversitat, us resumim els dels canvis climàtics, dels canvis atmosfèrics, especialment de CO₂, ozó, òxids de nitrogen i compostos orgànics volàtils, i els de la disminució de la capa d'ozó estratosfèric. L'atenció la centrem en els efectes sobre la producció vegetal, l'estructura i composició de la vegetació, la biogeoquímica, els balanços d'energia i el funcionament dels ecosistemes. I els estudiem movent-nos en les diferents escales espacials i temporals presentades en la figura 1, una figura que resumeix els àmbits en els quals es mouen els nostres treballs ecofisiològics dins aquest marc espacial i temporal ampliat que suara comentàvem.

REFLECTÀNCIA D'ALTA RESOLUCIÓ ESPECTRAL APLICADA A DIFERENTS ESCALES ESPACIALS

L'objectiu del nostre treball aquí és entendre la relació entre les característiques i els processos de les plantes i el seu espectre de reflectància per utilitzar-lo per a estimar biomassa, fenologia i condicions fisiològiques de plantes, cobertes i ecosistemes. Ens basem en el fet que la reflectància de les plantes és governada per les propietats de la superfície i l'estructura interna i per la concentració i distribució de components bioquímics.

Utilitzem les tècniques d'espectroradiometria i fluorescència en estudis que han proporcionat resultats notables. Es va trobar, per exemple, que l'índex de vegetació de la diferència normalitzada NDVI ($(NIR - R) / (NIR + R)$) estima principalment biomassa verda. També, la reflectància s'ha mostrat com a alternativa ràpida i fàcil per a l'avaluació de la composició pigmentària com a variable indirecta per a determinar l'estat nutricional (mitjançant l'estimació de la clorofilla), fenologia i estrès (mitjançant l'estimació de la relació carotenoides/clorofilla *a*) o eficiència fotosintètica (mitjançant l'estimació de les xantofil·les). Per a l'estimació de la concentració de clorofil·les s'han incorporat les tècniques de derivació que minimitzen les variacions degudes a la reflectància del sòl, i s'ha corroborat el marge roig, la longitud d'ona de màxim pendent en la transició de reflectància entre visible i infraroig proper, com un bon indicador del contingut de clorofilla a la fulla i la coberta. Diferents quocients entre valors de reflectància a la zona del blau (on absorbeixen carotenoides i clorofil·les) i la zona del vermell (on només absorbeix la clorofilla) són molt correlacionats amb la relació carotenoides/clorofilla *a* en diferents espècies de plantes, tant de fulla com de coberta. En altres treballs hem trobat una

estreta relació entre els canvis en l'índex fotoquímic de reflectància (calculat com $[R_{570} - R_{531}]/[R_{570} + R_{531}]$), $\Delta F/F_m'$ (un índex de fluorescència vastament utilitzat com a índex òptic d'eficiència en ús de la radiació del PSII), i l'eficiència fotosintètica en l'ús de la radiació (taxa d'assimilació del CO_2 /radiació incident), tot indicant que aquest índex de reflectància es pot aplicar per a fer mesures de fotosíntesi, tant en la fulla com en la coberta, en la majoria d'espècies. També és destacable l'aportació d'índexs basats en la regió de 950-970 nm, corresponent a una banda dèbil d'absorció de l'aigua. Aquests índexs s'han mostrat efectius en estimar la concentració d'aigua de plantes i cobertes de moltes espècies d'arbres, matolls, conreus i herbes. Totes aquestes tècniques de reflectància s'han aplicat amb èxit al diagnòstic d'algunes condicions d'estrès com la sequera, concentracions elevades d'ozó i atac per patògens, i fins i tot per a l'avaluació d'estudis de millora genètica.

La reflectància espectral proporciona, doncs, diferents mitjans per a avaluar composició química i biomassa i, per tant, estatus fisiològic i fenologia de la vegetació. En alguns casos només calen radiòmetres senzills basats en bandes concretes. L'aplicació de la reflectància espectral a sistemes simples de tractament d'imatge proporcionarà informació distribuïda temporalment i espacialment, útil per a la previsió de collites, la gestió de la vegetació i la recerca en biologia vegetal. Actualment, intentem millorar l'exactitud d'aquestes tècniques i ampliar l'escala en l'ecosistema i de paisatge. Els darrers resultats en aquest sentit en estudis que duem a terme en ecosistemes diferents (àrtics, mediterranis, desèrtics, temperats, conreus...) són prometedors i aporten no solament un millor coneixement de les possibilitats de la teledetecció sinó també un millor coneixement dels factors que determinen el funcionament dels diferents

ecosistemes. Dues referències representatives d'aquesta mena de treballs i resultats són les de Peñuelas i Filella (1998) i Serrano *et al.* (2002). L'escala espacial de la figura 1 mostra les diferents plataformes i sensors emprats en aquests estudis.

EFFECTES CLIMÀTICS: DE FA MILERS D'ANYS A LES PROPERES DÈCADES, TOT PASSANT PELS DARRERS SEGLES, DÈCADES, I ANYS

Si les tècniques de teledetecció suava esmentades ens permeten treballar a diferents escales espacials, tal com és necessari en els estudis ecològics, els estudis dels impactes del canvi climàtic ens obliguen a passejar en el temps.

L'efecte hivernacle està produint i sembla que ha de produir un augment de la temperatura i de l'eixut a les nostres contrades. L'estudi dels efectes que aquests canvis climàtics poden tenir sobre els ecosistemes el duem a terme amb cinc tipus d'activitats, des de més remotes fins a més recents i de futur immediat: *a)* l'estudi paleoecològic de testimonis sedimentaris dels darrers deu mil anys, *b)* l'estudi de material d'herbari i museístic dels darrers segles, *c)* l'estudi dels canvis ecofisiològics i demogràfics de la vegetació mediterrània en resposta a les canviants condicions climàtiques de les darreres dècades i anys, *d)* l'estudi experimental de la vegetació sota condicions més o menys controlades simuladores dels canvis previstos per a les properes dècades pels models climàtics i, finalment, *e)* la modelització dels canvis passats i futurs.

Els estudis paleoecològics ens mostren els canvis de la vegetació associats als canvis climàtics de l'holocè. En destaquen les transicions des de períodes humits fins a més secs, amb canvis dramàtics de vegetació i processos erosius com ara el que va tenir lloc fa uns quatre mil o cinc mil anys, des-

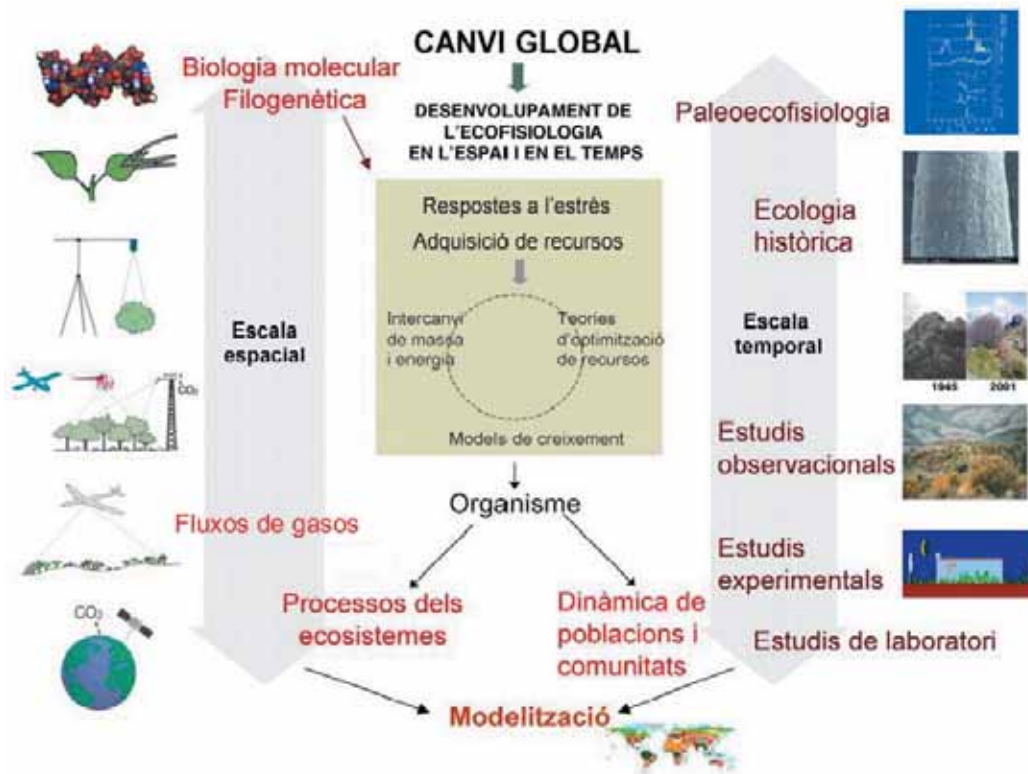


FIGURA 1. Esquema del desenvolupament recent de l'ecofisiologia en l'espai i en el temps com a resposta a les necessitats de l'estudi dels canvis globals i gràcies al desenvolupament de noves eines tecnològiques. L'esquema mostra fotos d'exemple dels tipus d'estudis corresponents.

prés de l'òptim climàtic al Mediterrani, i que hem estudiat especialment en zones àrides i càlides com les del sud de la Península.

Els estudis d'herbari i històrics han mostrat canvis recents i ràpids en la fisiologia de la vegetació produïts en els darrers segles i dècades en paral·lel als canvis atmosfèrics. S'ha vist que ha disminuït la densitat estomàtica i la discriminació del ^{13}C d'una vintena d'espècies recollectades al llarg dels darrers dos-cent cinquanta anys (Peñuelas i Matamala, 1990), tot indicant una adaptació a les condicions més càlides i seques de l'actualitat mitjançant una major eficiència en l'ús de l'aigua.

Les sequeres, com la més famosa de les

recents, la de 1994, afecten de manera severa els ecosistemes mediterranis. El 1994 un percentatge elevat d'alzines d'arreu de la Península es varen assecat, amb major o menor intensitat segons el tipus de sòl i l'orientació del vessant (Lloret i Siscart, 1999). Destaca, a més, el que sembla un efecte de memòria de la sequera en els arbres danyats, els quals continuaven disminuint la seva discriminació de ^{13}C (ús d'aigua) en els anys successius, tot i tractar-se d'anys humits, com el 1996. A més, el seu $\delta^{15}\text{N}$ va continuar creixent, fet que indicava una progressiva saturació i pèrdua de N del sistema en baixar la demanda per part de la vegetació afectada. Curiosament, al-

tres espècies com el fals aladern varen resistir millor i varen guanyar dominància. Les espècies responen, doncs, de forma diferent a aquests canvis climàtics, de manera que amb el canvi climàtic poden aparèixer noves combinacions d'espècies en les properes dècades.

Tant en aquests estudis de camp com en els experimentals, es comprova també com els canvis de temperatura i d'humitat afecten el desenvolupament de la vegetació i el funcionament dels ecosistemes, per exemple alterant els cicles del C o del N o els balanços d'energia (Beier *et al.*, 2003; Peñuelas *et al.*, 2003; Emmet *et al.*, 2003). Finalment, tots aquests canvis estructurals i funcionals són modelitzats en el passat i en el futur.

Els resultats dels estudis més recents en aquest àmbit ens han mostrat espectaculars canvis en la fenologia foliar i floral de les plantes i la fenologia dels insectes i dels ocells migradors (Peñuelas *et al.*, 2002a), que hem corroborat a escala global amb les dades de NDVI de les imatges de satèl·lit i amb la cada vegada major intensitat de l'oscil·lació anual de la concentració de CO₂ atmosfèric (Peñuelas i Filella, 2001) (vegeu la figura 2). També espectaculars són els canvis en l'abundància, el desenvolupament i la distribució dels faigs i les alzines al Montseny en les darreres dècades (Peñuelas i Boda, 2003) en una mostra més dels efectes del canvi climàtic i de la forta interacció amb els canvis en els usos del sòl.

Sistemes experimentals per a l'estudi del canvi climàtic en comunitats arbustives. El cas de la brolla del Garraf

Entre els estudis esmentats, serà interessant que ens aturem una mica en els simuladors experimentals del que ens espera en les properes dècades, en cas que es compleixin les previsions dels models climàtics.

La temperatura del planeta ha augmentat 0,6 °C durant el darrer segle, i està previst que augmenti entre 1,4 i 5,8 °C al llarg del segle que vivim. També hi ha previstos canvis en les pluges, i alguns models assenyalen un augment de l'eixut estival al sud d'Europa. Aquests canvis poden afectar el funcionament dels ecosistemes i, per tant, la seva capacitat d'emmagatzematge de carboni, que té una importància cabdal en la regulació del mateix clima. Per a comprendre i predir els efectes del canvi climàtic sobre l'ecosistema calen estudis en què es manipuli experimentalment la temperatura i la disponibilitat d'aigua de l'ecosistema.

S'han usat diverses tècniques per a manipular la temperatura de l'ecosistema, com radiadors d'infraroig, cables enterrats i hivernacles, però aquests mètodes impliquen pertorbacions no desitjades d'alguns paràmetres físics (llum, vent o humitat relativa) o fins i tot d'una part de l'ecosistema (sòl). Una tècnica nova, *l'escalfament nocturn passiu*, que hem utilitzat en una brolla del Parc Natural del Garraf, permet la manipulació de la temperatura de l'ecosistema i evita aquests inconvenients.

L'escalfament nocturn passiu s'indueix cobrint, durant la nit, unes parcel·les de l'ecosistema amb tendals fets d'un material refractari a la radiació infraroja. D'aquesta manera queda retinguda una part de l'energia acumulada per l'ecosistema durant el període de llum solar. Amb aquesta metodologia s'augmenta al voltant d'1,5 °C la temperatura de l'ecosistema sense alterar altres variables ambientals. L'eixut s'indueix amb la mateixa tecnologia però cobrint les parcel·les amb tendals de plàstic impermeable mentre duren les pluges (Beier *et al.*, 2003).

En l'estudi de la brolla del Parc Natural del Garraf es quantifiquen els efectes del canvi climàtic sobre diferents processos clau en el funcionament de l'ecosistema: creixement, producció de virosta, fenologia

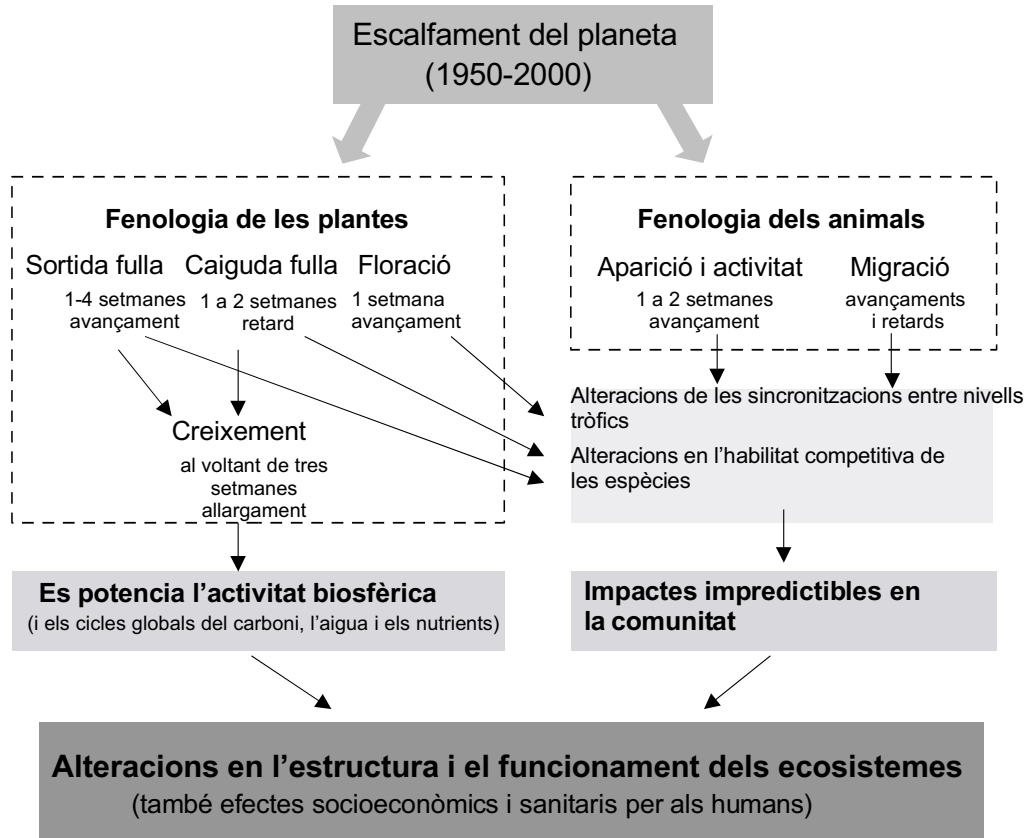


FIGURA 2. Efectes ecològics dels canvis fenològics produïts pel canvi climàtic (Peñuelas i Filella, 2001).

i composició química de les espècies dominants; cobertura, estructura i diversitat de la comunitat; reclutament i supervivència de plàntules; descomposició de la virosta; dinàmica del nitrogen amb mesures de mineralització del nitrogen al sòl i de composició de lixiviats de l'aigua del sòl i flux de CO₂ del sòl degut a la respiració de les arrels i els microorganismes.

L'experiment del Garraf representa una de les localitats més eixutes i càlides d'un projecte a escala europea d'estudi dels efectes del canvi climàtic sobre les comunitats arbustives, de manera que s'estudien els efectes del canvi climàtic al llarg d'un gra-

dient latitudinal i climàtic. En aquest gradient l'escalfament augmenta entre 0-24 % la respiració del sòl, mentre que l'eixut la disminueix un 12-29 %. També, la descomposició de la virosta no es veu afectada a llarg termini, tot i que a curt termini l'eixut retarda la descomposició. Al llarg del gradient climàtic només s'observen taxes positives de mineralització del N quan la humitat del sòl és superior al 20 % però està per sota del 60 %. És en aquest rang on s'observa una relació positiva amb la temperatura del sòl (Emmet *et al.*, 2003).

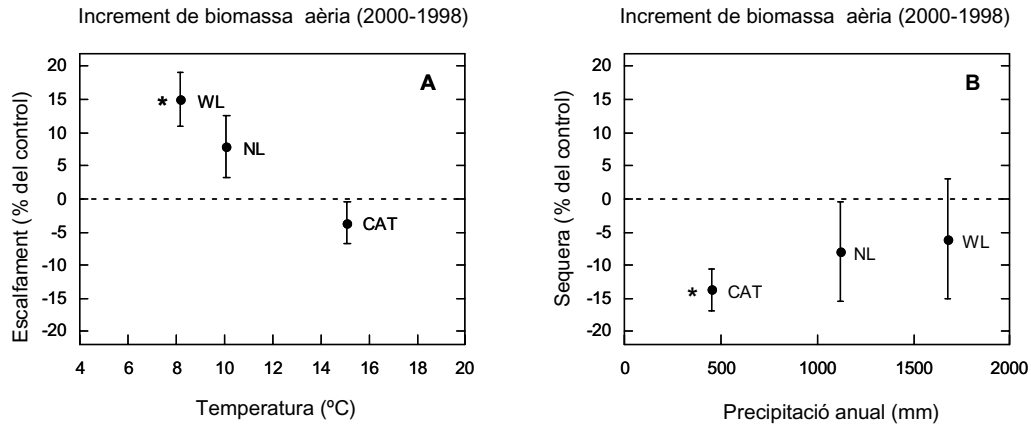


FIGURA 3. Canvis en la productivitat primària produïts per un escalfament d'aproximadament 1°C i una sequera de fins el 50 % de la humitat del sòl al pic de l'estació de creixement representats en funció de la precipitació anual i de la temperatura mitjana anual per a brolles de tres països europeus (Galles, Holanda i Catalunya). ($p < 0,05$, diferència amb el control) (de Peñuelas *et al.*, 2003).

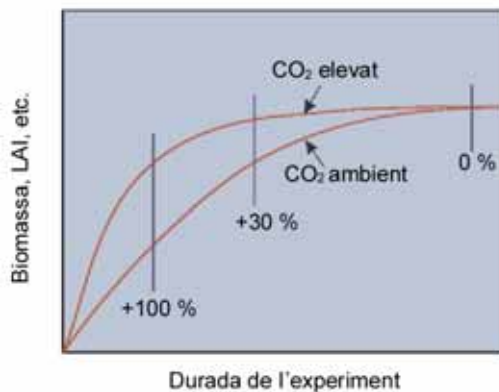


FIGURA 4. Progressiu esmorteïment de l'efecte del CO₂ elevat sobre les plantes a mesura que s'amplien les escales temporals i espacials de l'estudi.

Respostes ecofisiològiques de les espècies arbustives

L'augment en la temperatura i la disminució en la disponibilitat d'aigua provoca canvis en l'ecofisiologia de les espècies vegetals que poden afectar el seu desen-

volupament i la seva supervivència. A la llarga, el canvi climàtic pot arribar a modificar l'abundància i la distribució de les espècies. Per tant, conèixer els efectes del canvi climàtic sobre l'ecofisiologia de les espècies vegetals ens ajudarà a predir els canvis en els ecosistemes terrestres i, en últim terme, les alteracions en el cicle global del carboni.

Les variables ecofisiològiques que s'estudien en l'esmentat sistema experimental a les brolles europees (i en altres ecosistemes terrestres com el bosc mediterrani) són: l'intercanvi de gasos a la fulla, la fluorescència de la clorofilla com a indicador de l'estat dels fotosistemes, la concentració foliar de nitrogen i carboni, la composició isotòpica en carboni i nitrogen de les fulles, el pes específic foliar, el creixement i la floració. També se segueixen els canvis en el recobriment i la biomassa. Ja s'han obtingut alguns resultats. Les taxes fotosintètiques varien seguint el gradient latitudinal en la disponibilitat d'aigua. La sequera ha fet disminuir l'intercanvi de gasos arreu; tot i així, les plantes exposades al tractament de sequera han mostrat taxes fotosintèti-

ques més altes que les de control, en relació amb la pluja acumulada durant els mesos anteriors a les mesures. Les plantes en el tractament de sequera han presentat eficiències fotoquímiques potencials més altes; per tant, la sequera sembla que ha fet augmentar la resistència dels fotosistemes a altres tipus d'estrès, com ara temperatures altes, excés de llum, etc. La sequera ha fet disminuir el creixement i la quantitat de flors; també ha retardat la floració. Per detectar si el canvi climàtic afectarà l'estrès que pateixen les plantes durant l'època de creixement, també s'ha mesurat l'efecte dels tractaments de sequera i d'escalfament sobre la asimetria fluctuant de les fulles de *Vaccinium myrtillus* al País de Galles. Els nostres resultats indiquen que un futur augment en la severitat de la sequera farà augmentar l'estrès durant el període de creixement en aquesta espècie, mentre que un augment en la temperatura el farà disminuir.

En general, la magnitud de la resposta a l'escalfament i a la sequera sembla molt diferent, tot depenent de les condicions del lloc d'estudi (els llocs freds i humits, com són els del nord d'Europa, són més sensibles a l'escalfament, mentre que el Garraf, més càlid i més sec, és més sensible a la sequera) (vegeu la figura 3), de l'estació de l'any (els processos són més sensibles a l'escalfament a l'hivern que a l'estiu) i de l'espècie.

La diferent direcció de la resposta a l'escalfament depenent de l'estació de l'any lliga amb els resultats d'una línia dels nostres estudis, la línia dedicada a estudiar l'efecte del fred hivernal sobre la fisiologia de les espècies mediterrànies. Per a sorpresa nostra, els resultats mostren que les condicions d'alta irradiància i temperatures relativament baixes poden afectar l'activitat fotoquímica d'aquestes plantes fins i tot més que no pas l'estrès produït per la sequera estival (Oliveira i Peñuelas, 2001, 2002).

Tota aquesta complexitat no fa gens fàcil

predir el sentit i la intensitat de les respostes d'aquests ecosistemes al canvi climàtic, però aquests estudis mostren que d'efectes importants n'hi haurà.

Sistemes experimentals per a l'estudi dels efectes ecològics de la sequera al bosc mediterrani. El cas del bosc de Prades

També duem a terme estudis experimentals als boscos mediterranis. Com és ben sabut, la disponibilitat hídrica constitueix un dels factors més determinants del creixement i la distribució de les espècies vegetals mediterrànies. Els models de canvi climàtic preveuen un augment de la temperatura en zones de clima mediterrani, cosa que implicaria un augment en l'evapotranspiració que, segons els mateixos models, no aniria acompanyada d'un augment en les precipitacions. Per tant, la disponibilitat hídrica dels boscos mediterranis podria disminuir en les properes dècades, encara més del que ho ha fet durant les darreres.

Per a estudiar els efectes d'una disminució en la disponibilitat hídrica en ecosistemes forestals mediterranis s'està realitzant un experiment a l'alzinar de la Solana dels Torners (serra de Prades). Es tracta d'un bosc d'uns sis metres d'alçada i una densitat mitjana de 16.617 peus ha⁻¹, dominat per *Quercus ilex*, *Phillyrea latifolia* i *Arbutus unedo*. L'experiment consisteix a excloure parcialment l'aigua de la pluja i l'escorrentiu superficial, i s'assoleix un 15 % menys d'humitat del sòl a les zones amb exclusió d'aigua respecte de les no tractades experimentalment. Se segueixen els cicles de l'aigua, del C, del N i del P, i l'ecofisiologia i demografia de les espècies dominants a cadascuna de les quatre parcelles control i quatre de tractament.

El tractament de sequera ha reduït el creixement diametral dels troncs en un 37 %, però no totes les espècies són afectades

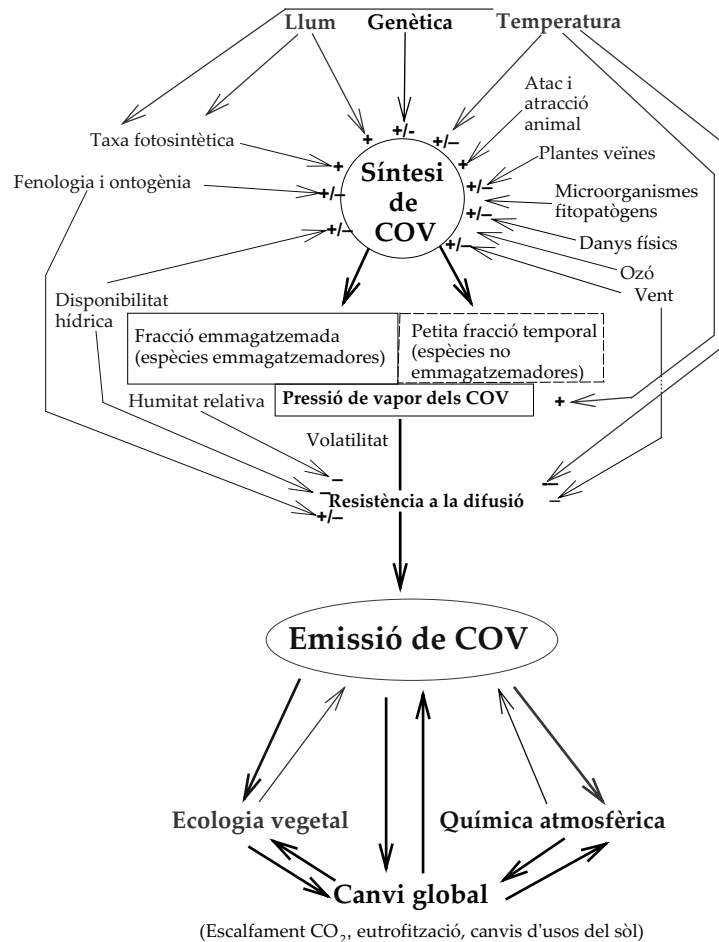


FIGURA 5. Factors abiòtics i biòtics que determinen l'emissió de compostos orgànics volàtils per part de les plantes (modificat de Peñuelas i Llusià, 2001).

igualment. Algunes resulten bastant sensibles, com *Arbutus unedo* i *Quercus ilex*, que mostren, respectivament, un creixement diametral un 77 % i un 55 % més baix en condicions de sequera, mentre que *Phillyrea latifolia* no experimenta cap disminució apreciable en el creixement diametral. La mortalitat dels individus mostra un patró semblant, ja que en condicions de sequera la mortalitat és més elevada, i *Arbutus unedo* i *Quercus ilex* mostren una mortalitat més

elevada que *Phillyrea latifolia*. Sota condicions de sequera, l'increment de biomassa aèria (calculada mitjançant allometries a partir del diàmetre dels troncs) ha disminuït un 42 % (Ogaya *et al.*, 2003).

L'experiment ha posat de manifest que sota condicions més àrides que les actuals els boscos mediterranis poden minvar bastant les seves taxes de creixement i, per tant, la seva capacitat per a segrestar carboni atmosfèric. No totes les diferents espècies ve-

getals en resultarien igualment afectades, i a llarg termini hi podria haver un canvi en la distribució de les espècies, i en resultarien més afavorides, com és natural, les més resistents a la sequera.

Efectes del canvi climàtic en les poblacions vegetals mediterrànies

Els efectes del canvi climàtic es manifesten en la dinàmica de les poblacions vegetals a través de l'establiment de nous individus i de la mortalitat dels establerts. El balanç entre aquests dos processos ens indica les tendències de les comunitats vegetals en escenaris futurs. Els estudis realitzats s'han centrat en la monitorització dels efectes d'episodis extrems de secada, i en la manipulació experimental dels règims de precipitació i temperatura en les comunitats mediterrànies suara esmentades.

Des de desembre de 1993 fins a setembre de 1994 es va produir a la Catalunya mediterrània un període de gran eixut que va causar un assecament generalitzat de la vegetació. Es van fer inventaris en alzinars de la Serralada Prelitoral (Barcelona) a la tardor de 1994 i 1995, i es va enregistrar el grau d'assecament de les espècies arbòries i arbustives presents. Els resultats van indicar que l'efecte de la secada es corresponia amb el tipus de substrat litològic, de manera que el grau d'assecament era molt més intens sobre substrats compactes (bretxes), on les arrels penetren menys, que sobre materials més fissurats (esquistes) (Lloret i Siscart, 1995). Malgrat que l'alzina es considera una espècie adaptada a l'eixut mediterrani, altres espècies (*Erica arborea*, *Phillyrea latifolia*) van resistir millor la sequera. Dos anys després, la mortalitat de les plantes petites (sobretot plançons) va ésser més gran que la dels adults. De fet, molts individus van poder rebrotar de soca o capçada. Aquesta resposta va estar condicionada pel

grau d'afectació previ. Estudis del comportament ecofisiològic de les plantes supervivents van apuntar també l'existència d'una certa «memòria» del període de sequera previ (Peñuelas *et al.*, 2000).

A la serra de Prades s'ha realitzat l'experiment esmentat d'exclusió de part de la pluja (aproximadament un terç) que arriba al sòl de l'alzinar, i s'ha estudiat l'aparició i supervivència de noves plàntules d'alzina i fals aladern (*Phillyrea latifolia*), les dues espècies arbòries dominants. Aquestes espècies presenten al bosc estudiat diferents estratègies de reclutament: plàntules de llavor i rebrot, respectivament. Els resultats indiquen que l'aparició de noves plàntules de fals aladern està més afectada per la secada que no pas el creixement de nous rebrots d'alzina. Aquestes diferències, però, desapareixen amb el desenvolupament de les noves plantes, de manera que la supervivència de plàntules i rebrots és semblant pocs anys després. Aquests resultats indiquen que els efectes de la secada són més importants en les fases inicials del desenvolupament. Tanmateix, les diferències entre espècies poden variar segons la fase de desenvolupament: els adults d'alzina semblen menys resistents a la secada que els de fals aladern, però les pautes de reclutament són les contràries.

Els experiments de sequera i escalfament dels projectes CLIMOOR i VULCAN, portats a terme al Garraf, indiquen que la sequera fa disminuir el nombre de plàntules i la seva respectiva riquesa d'espècies. Aquesta disminució també es dona, però en proporcions molt menors, en el tractament d'escalfament. Aquest efecte es produeix principalment durant la germinació. Una vegada la plàntula s'ha establert, la seva supervivència està poc afectada pels tractaments. En general, les espècies que actualment produeixen menys plàntules són les que tindrien més probabilitats de desaparèixer en un escenari climàtic més eixut.

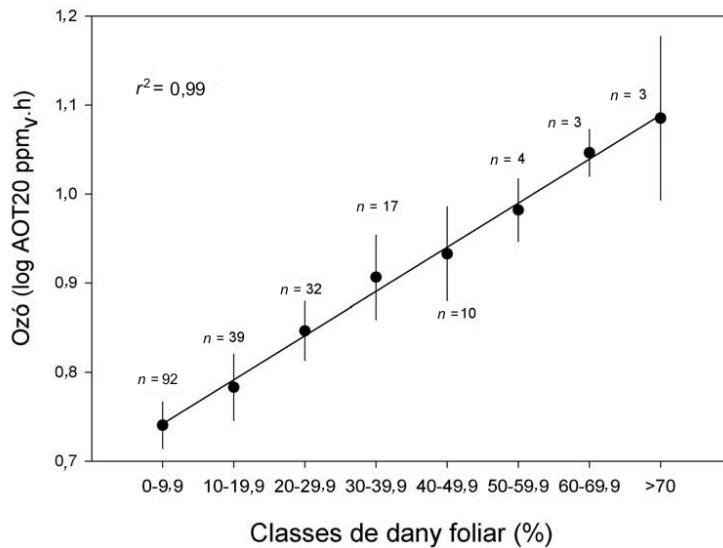


FIGURA 6. Concentracions d'ozó quinzennals (log AOT20) versus àrea foliar danyada (%) en plantes de tabac (Ribas i Peñuelas, 2003).

Quan les condicions, però, són més extremes, hi ha indicis que la resposta de les espècies pot ésser en alguns casos independent de l'abundància actual de les seves plàntules.

Tots aquests estudis suggereixen transformacions importants en la composició de les comunitats vegetals com a conseqüència del canvi climàtic. Aquestes transformacions poden ésser ràpides si les fluctuacions interanuals són importants, i si existeixen característiques del medi que determinen llindars de resposta en condicions extremes.

Antioxidants en la vegetació mediterrània

La vegetació mediterrània presenta mecanismes, tant estructurals com bioquímics, de resistència a la sequera. La sequera típica del clima mediterrani induïx estrès oxidatiu a les plantes, un fenomen que es caracteritza per un desequilibri entre la concentració de radicals lliures i la d'antioxidants. Els radicals lliures intervien en processos de senyal intra- i intercel·lular, i en altes con-

centracions poden induir processos de mort cel·lular, ja sigui programada (senescència) o no.

Aquí presentem aquests estudis d'antioxidants com un exemple dels treballs moleculars que complementen i completen l'estudi holístic del funcionament de les nostres plantes i ecosistemes mediterranis. L'objectiu general d'aquesta línia de recerca és establir quina és la funció dels antioxidants de baix pes molecular en la resposta de la vegetació mediterrània a l'estrès oxidatiu induït per sequera. Els objectius específics d'aquesta línia inclouen:

— Estudi dels nivells d'antioxidants en fulles de *Pistacia lentiscus* durant l'estiu en el clima mediterrani. *P. lentiscus* presenta processos de senescència foliar durant l'estiu, els quals permeten reciclar els nutrients a les fulles més joves durant l'època desfavorable de creixement. En estudis realitzats l'any 2002 s'ha pogut demostrar que la senescència foliar observada en *P. lentiscus* durant l'estiu és induïda per estrès oxidatiu. La senescència foliar observada a l'estiu va provocar una disminució en la concentra-

ció de clorofil·les d'aproximadament el 68 %. Aquesta disminució de clorofil·les es va observar en paral·lel a una disfunció del cicle de les xantofil·les i a una disminució dels nivells d'antioxidants, com ara la α -tocoferol (vitamina E) i el β -carotè (provitamina A). Aquestes dades indiquen que la senescència foliar en aquesta espècie està induïda, entre altres factors, per un augment de radicals lliures en els cloroplasts, i que, per tant, l'estrès oxidatiu podria tenir una funció important en la regulació dels gens que s'activen o es reprimeixen durant la senescència foliar.

— Estudi de la funció dels antioxidants en els processos de recuperació de la integritat cel·lular després d'un període de sequera. Aquests estudis s'han realitzat amb *Phillyrea angustifolia*, una espècie que fins a cert punt d'estrès presenta processos bioquímics i estructurals que permeten «refer» la integritat cel·lular després d'un període de sequera. Aquests estudis han permès establir fins a quin grau d'estrès aquesta espècie encara pot recuperar-se, i actualment s'analitza quina és la funció dels antioxidants en aquest procés de recuperació.

EFFECTES DELS CANVIS ATMOSFÈRICS

Efectes directes de l'augment de CO₂ sobre els ecosistemes

I tot passant als canvis atmosfèrics, i atès l'increment del CO₂ atmosfèric, una part important del nostre treball ha estat orientada a l'estudi dels seus efectes directes sobre plantes i ecosistemes. Ens hem fixat especialment en les interaccions d'aquest increment de CO₂ amb altres factors, especialment nutrients, aigua i temperatura, atesa la seva importància en els ecosistemes mediterranis, i darrerament hem posat la nostra atenció en les respostes a llarg termini i

en condicions naturals de camp.

Els estudis s'han dut a terme en plantes crescudes a diferents concentracions de CO₂ en diversos sistemes experimentals que van des de cambres controlades fins a sistemes de fumigació a l'aire lliure, tot passant per hivernacles i fonts naturals de CO₂. La major part d'espècies estudiades sota concentracions creixents de CO₂ han mostrat majors taxes fotosintètiques, majors productivitats i menors concentracions tissulars de nitrogen, almenys en els estudis duts a terme a curt termini i amb plantes joves. També redueixen la transpiració (menor conductància estomàtica i de vegades menor nombre d'estomes) i augmenten així l'eficiència d'ús de l'aigua, entesa com els grams de biomassa assimilats per gram d'aigua transpirada. L'efecte últim de l'augment de CO₂, però, depèn de la interacció amb altres factors ambientals: temperatura, radiació, sequera, disponibilitat de nutrients o presència de contaminants atmosfèrics. Per exemple, hem vist que els efectes hídrics semblen més accentuats en les nostres condicions de sequera mediterrània que no pas en les pròpies del centre i nord d'Europa, o que els efectes de l'ozó vénen moderats pel tancament estomàtic produït pel CO₂. Les respostes al CO₂ són diferents depenent de les espècies, i àdhuc dels genotips, la qual cosa podria dur a canvis en la comunitat, a mesura que aquest gas augmenta.

De totes maneres, no és clar el que pot passar a llarg termini i en les complexes condicions dels ecosistemes. Cal ésser prudents en l'extrapolació a partir d'experiments que han estat majoritàriament duts a terme en condicions molt controlades, amb plantes aïllades, joves i a curt termini. Per exemple, aquestes respostes podrien esmorteir-se amb el temps. De fet, així s'ha vist en molts casos (vegeu la figura 4). En algunes plantes hi ha hagut aclimatació de la fotosíntesi o han desaparegut les reduccions en les con-

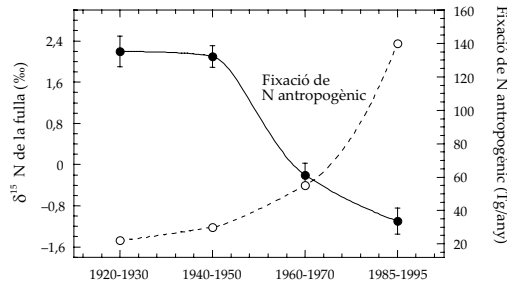


FIGURA 7. Valors de $\delta^{15}\text{N}$ de plantes d'herbari recollides al llarg del segle XX. La minva de $\delta^{15}\text{N}$ s'interpreta com una indicació de majors entrades de nitrogen en els ecosistemes mediterranis —relacionades amb l'augment global de l'aportació de N d'origen antròpic: fertilitzants, contaminació atmosfèrica, lleguminoses... (Vitousek 1994)— (Peñuelas i Filella, 2001).

centracions d'elements com el N després de sis anys de creixement a alt CO_2 . Tampoc no hi ha una resposta única entre les espècies pel que fa a la química foliar (Peñuelas *et al.*, 2001). Tot i així, la vegetació actual sembla que presenta una major eficiència en l'ús de l'aigua i una menor concentració de nitrogen i altres elements diferents del carboni que no pas la vegetació de fa uns decennis, tal com han posat de manifest els estudis morfològics, químics i isotòpics dels espècimens d'herbari de Catalunya. Aquests estudis isotòpics indiquen també que els ecosistemes mediterranis podrien respondre a la major demanda de N, tot disminuint-ne les pèrdues, incrementant-ne la fixació i aprofitant la creixent fixació i deposició antropogènica (Peñuelas i Filella, 2001b).

Metabòlits secundaris del carboni. Relacions amb el CO_2 i amb el cicle del N

Des de fa unes dècades s'acceptava que les concentracions de compostos secundaris i estructurals de base carbònica (CSEBC), com els compostos fenòlics, els tanins, la lignina o els polisacàrids estructurals (cel·

lulosa, hemicel·lulosa i pectines) augmentarien en el futur als teixits de les plantes en resposta a l'augment de CO_2 atmosfèric. Els possibles canvis en les concentracions dels CSEBC tenen un gran interès ecològic, a causa del paper que tenen en la digestibilitat i el valor nutricional de les plantes per als herbívors i en la descomposició. La suposició es basava en hipòtesis que vinculen la concentració de CSEBC amb la relació entre el subministrament de carboni per a la planta (font) i la demanda d'aquest carboni (embornal). Quan la fotosíntesi subministra més carboni del que cal per a satisfer la demanda del creixement, els «excedents» s'emmagatzemen com a carbohidrats, i una part pot assignar-se a CSEBC. Aquest fet té lloc en situacions ambientals que estimulen la fotosíntesi (enriquiment en CO_2) o en aquelles en què el creixement està limitat (limitació de nutrients).

Els nostres resultats indiquen que hi ha una tendència a augmentar la concentració dels compostos fenòlics i dels tanins en plantes crescudes en atmosferes enriquides amb CO_2 , tot i que en algunes espècies no és així. No canvien, però, les concentracions de lignina i de polisacàrids estructurals. El dèficit nutricional, i el del nitrogen en particular, produeixen increments més clars d'aquests compostos, inclosos lignina i polisacàrids estructurals, si bé una altra vegada no en totes les espècies. S'ha comprovat que aquests canvis bioquímics tenen efecte sobre el comportament alimentari dels herbívors i augmenten el consum vegetal. Les dades experimentals sobre els efectes d'aquests canvis bioquímics en la descomposició són molt menys convincents. Sembla que podrien disminuir-ne les taxes, però els resultats són contradictoris i no hi ha cap evidència clara del que pot passar a llarg termini en la complexitat dels ecosistemes. De fet, ja s'ha comentat en la fitxa anterior el progressiu esmortiment en el temps dels canvis produ-

its per les concentracions elevades de CO₂ i, a més, hi ha una gran diversitat inter- i intraespecífica en les respostes (Peñuelas *et al.*, 2002b). Tot plegat ha posat en dubte que les respostes dels fenòls es puguin interpretar segons les hipòtesis fenotípiques d'assignació de recursos.

En aquest marc, darrerament hem estudiat també els efectes d'alguns d'aquests compostos sobre microorganismes i fongs quan són lixiviats de plantes de diferents biomes (Castells *et al.*, 2003), incloent-n'hi de mediterrànies, com *Cistus albidus*. Sembla que afecten el cicle de N al sòl, de manera més important als sols silícics que als calcaris. Les lixiviacions d'aquestes plantes afavoreixen la immobilització del N i una major mineralització bruta, encara que els nostres resultats indiquen que els efectes són deguts principalment als compostos no fenòlics. Els efectes dels compostos fenòlics no semblen significatius a l'hora d'explicar l'efecte de la presència de la planta sobre el metabolisme del sòl.

Compostos volàtils orgànics d'origen biogènic. Funció biològica i interacció amb l'ozó troposfèric i el clima

I a mitjan camí entre canvis locals i globals tenim diversos fenòmens tan importants com ara les emissions biogèniques de COV, que afecten de manera important la química atmosfèrica, no solament pel que fa al cicle del carboni (emissions d'unes 1.500 Tg C any⁻¹) o la formació d'aerosols, sinó pel seu paper en l'equilibri oxidatiu de l'aire (nivells de OH, NO_x, O₃...). Els factors que controlen les emissions i els efectes que aquestes provoquen sobre el medi formen part d'una xarxa molt complexa que, com a resultat dels nostres estudis i dels d'altres autors, resumim en la figura 5. Entre aquests factors, un de sorprenent és la concentració d'ozó troposfèric, un dels produc-

tes d'aquests COV, en el que seria un fenomen de retroalimentació positiva de la contaminació per ozó (Llusà *et al.*, 2002)

També, els estudis realitzats han contribuït a la comprensió d'una de les funcions més importants que tindrien els terpens volàtils en la fisiologia vegetal. Es tracta de la seva funció com a elements termoprotectors. *Quercus ilex* empraria aquests compostos com a estabilitzadors de les membranes cel·lulars i, més concretament, aquelles membranes íntimament relacionades amb els fotosistemes, i també com a desactivadors dels radicals oxidats (Peñuelas i Llusà, 2002). A més a més, s'ha posat de manifest que aquesta termoprotecció és més patent quan s'inhibeix la fotorespiració. Això ha permès d'apreciar un efecte positiu d'aquest procés poc conegut de la fotorespiració.

Finalment, també estem modelitzant les emissions de COV al llarg dels darrers segles i dels propers decennis, així com la seva interacció amb els components del canvi global (augment de CO₂, augment de deposició de N, augment de T i canvis d'usos del sòl).

Efectes ecofisiològics de l'ozó troposfèric sobre les plantes mediterrànies

I ja amb un caràcter més local i regional hi ha altres canvis atmosfèrics que són objecte del nostre interès i del nostre estudi. Un d'aquests és l'augment d'ozó troposfèric a la primavera i a l'estiu. Durant la primavera i el principi de l'estiu, les condicions climàtiques generen una acceleració en els processos de formació d'ozó troposfèric als països mediterranis. En els últims anys, l'increment de la industrialització ha agreujat la situació, s'ha produït l'acumulació d'aquest gas tant en l'àmbit local com regional i s'ha traduït en un problema ambiental notable.

Com a conseqüència de l'exposició a altes concentracions, els vegetals poden minvar el seu creixement i reduir la seva producció. S'han descrit els efectes de l'ozó sobre espècies conreades a la costa mediterrània, com ara la síndria o la mongeta, però són poc coneguts els efectes sobre espècies naturals comunes als ecosistemes mediterranis, com ara el pi blanc, l'olivera borda, el romaní o l'alzina, entre d'altres. Actualment es duen a terme experiments en condicions controlades en cambres de cel obert per a estudiar els efectes de l'ozó sobre la fisiologia i el creixement. L'estrès produït pel contaminant se segueix de manera puntual amb la mesura de paràmetres d'intercanvi gasós, i de manera integrada amb variables com el creixement, la composició isotòpica o els canvis en la fenologia o l'anatomia foliar. També s'han estudiat possibles interaccions amb altres estressors, com l'estrès hídric.

Els resultats d'aquests estudis mostren que les concentracions d'ozó del nostre país estan en força ocasions per damunt dels nivells d'afectació de les espècies més sensibles. Els estudis preliminars realitzats sobre espècies pròpies de la vegetació mediterrània mostren indicis d'una eficiència fotosintètica menor en les plantes fumigades amb O₃, però hi ha una gran diversitat de comportaments i sensibilitats segons les espècies i àdhuc els genotips. El mateix passa amb les respostes de creixement i producció (Inclan *et al.*, 1999; Ribas i Peñuelas, 2000).

L'avaluació dels efectes de la contaminació atmosfèrica mitjançant bioindicadors

Malgrat l'esforç realitzat al llarg de l'última dècada per reduir les emissions de contaminants, la contaminació atmosfèrica continua sent un dels problemes ambientals més greus. En els darrers anys s'ha consolidat l'ús de bioindicadors com a ei-

nes d'avaluació de la contaminació atmosfèrica i dels seus efectes nocius sobre els éssers vius. Els bioindicadors donen una informació molt útil, ja que no solament avaluen la concentració del contaminant sinó que, a més, ens ajuden a conèixer els efectes d'aquesta concentració sobre els éssers vius.

La major part de vegetals són indicadors potencials de la qualitat ambiental del medi on viuen: atesa la seva sensibilitat a les variacions i perturbacions de determinades substàncies o la seva capacitat de recepció i acumulació, constitueixen biomonitoris. Així, a partir de l'observació i la mesura de simptomatologies específiques produïdes com a conseqüència de l'exposició a la contaminació ambiental, i la mesura de concentracions a les fulles, es pot avaluar la presència o quantitat d'alguns contaminants (Peñuelas *et al.*, 1999).

Algunes de les espècies vegetals indicadors que utilitzem per a l'avaluació dels diferents contaminants són: la planta del tabac (*Nicotiana tabacum cv. Bel-W3*) i el pollancre (*Populus nigra cv. Brandaris*) com a indicadors de la presència d'ozó troposfèric (en els primers metres sobre terra); el raigràs italià (*Lolium multiflorum*) i els briòfits com a sensors de sofre i metalls pesants; la *Tradescantia sp.* com a indicadora de la presència d'agents mutagènics, i la col arrossada (*Brassica oleracea cv. acephala*) acumuladora d'hidrocarburs policíclics aromàtics.

Actualment duem a terme aquestes activitats dins d'una xarxa europea per a l'avaluació de la qualitat de l'aire mitjançant bioindicadors vegetals (projecte Life Eurobionet). Les conclusions preliminars entorn de l'ozó indiquen que les zones del sud d'Europa presenten els valors més elevats de fitotoxicitat d'ozó (Klumpp *et al.*, 2002). Pel que fa a Catalunya, cal destacar que els nivells més elevats d'ozó es troben a les zones semirurals (Manlleu, Juneda, Sant Cugat), i que entre les zones urbanes els índexs més alts es troben a Badalona

(zona nord). Pel que fa a l'eficiència com a biomonitors d'ozó troposfèric, la planta del tabac es presenta com una eina fiable d'avaluació de les concentracions, especialment durant les èpoques menys seques de l'any (vegeu la figura 6) (Ribas i Peñuelas, 2003). Els primers resultats referents a altres tipus d'elements estudiats apunten als metalls plom, arsènic, antimoni i vanadi, o als policíclics aromàtics, com a altres contaminants amb concentracions elevades a la nostra regió.

ALTRES COMPONENTS DEL CANVI GLOBAL

Senyals isotòpics i canvis ambientals. El cas de la progressiva eutrofització dels ecosistemes mediterranis

En les darreres dècades s'han introduït diversos i importants avenços tecnològics en els estudis ecològics. Entre les noves tècniques, hi ha hagut una ràpida expansió en l'ús de les isotòpiques. L'anàlisi de l'abundància natural d'isòtops o les addicions experimentals de compostos marcats com a traçadors han esdevingut una eina molt important per al diagnòstic en els estudis del canvi global i, en general, en els del funcionament dels ecosistemes. L'abundància natural dels isòtops estables ha estat emprada, entre altres objectius, per a estudiar pautes i mecanismes en els organismes, estudiar les paleodietes o seguir el cicle dels elements en els ecosistemes terrestres. En els nostres treballs hem emprat especialment el ^{13}C , el ^{15}N i el deuteri. El ^{13}C ens dona informació sobre l'eficiència d'ús de l'aigua integrada al llarg del creixement del teixit vegetal. La seva mesura ens ha permès d'apreciar canvis específics al llarg de l'holocè, seguir la fisiologia hídrica de la vegetació des de la fòssil fins a l'actual, tot passant per la recollada

als herbaris i, a partir d'aquí, deduir en alguns casos les condicions climàtiques de creixement. També l'empreu per a estudiar comparativament les relacions hídriques de diferents espècies i «grups funcionals» en la seva capacitat per a continuar creixent quan la limitació per aigua minimitza la fixació de CO_2 . Finalment, ha estat utilitzada en l'estudi de la resposta d'espècies mediterrànies als canvis en les condicions ambientals que preveuen els models climàtics en la regió mediterrània per a les properes dècades (sequera i escalfament).

La interpretació dels valors de ^{15}N no és tan directa com la del ^{13}C , ja que són molts els mecanismes que intervenen en el cicle del N que poden causar fraccionaments isotòpics. Tot i això, les anàlisis de ^{15}N han estat emprades per a estimar la font de nitrogen i els processos del cicle del nitrogen en els ecosistemes mediterranis. Les hem aplicades en l'estudi de les restes microfòssils i de la matèria orgànica dels cilindres sedimentaris testimoni de l'holocè, del material històric d'herbari i dels ecosistemes actuals sotmesos a períodes de sequera o escalfats i assecats experimentalment. Entre la informació proporcionada destaca *a)* la indicació d'una major saturació de N del sistema i de possibles majors pèrdues de nitrogen per lixiviació i desnitrificació després de seques seguides de pluges i *b)* la indicació de majors entrades de nitrogen als ecosistemes mediterranis (relacionades amb l'augment de l'aportació de N d'origen antropogènic) i menors pèrdues (lixiviació, volatilització, desnitrificació) relacionades amb una probable major demanda per l'augment paral·lel del CO_2 , de la temperatura i de la durada de l'estació de creixement (Peñuelas i Filella, 2001*a*) (vegeu la figura 7). Com en el cas del ^{13}C , el ^{15}N també ens ha permès distingir entre espècies i grups funcionals en les seves estratègies d'ús de nutrients.

Més recentment, l'ús d'isòtops de l'aigua (deuteri i oxigen) ens ha permès d'identi-

ficar quines són les fonts d'aigua utilitzades pels vegetals (és a dir, aigua en diferents capes del sòl, com aigua de pluja, aigua freàtica, rosada...). D'una banda, els estudis d'abundància natural de deuteri han posat de manifest l'ús de diferents fonts d'aigua d'espècies que coexisteixen en un determinat ecosistema (Filella i Peñuelas, 2003). D'altra banda, les tècniques de marcatge amb deuteri han provat que en ecosistemes mediterranis també es produeix el fenomen de l'*hydraulic lift*, mecanisme d'ascensió d'aigua des de les capes profundes del sòl fins a les més superficials (Peñuelas i Filella, 2003).

Efectes de la radiació UV sobre la vegetació de la regió mediterrània

I ja passant a un exemple d'un altre d'aquests canvis globals esmentarem aquí alguns treballs relacionats amb la disminució de l'ozó estratosfèric dels últims anys i el consegüent augment del flux de radiació UV que arriba a la Terra. Aquest augment pot tenir efectes nocius sobre els sistemes biològics. Per tal d'estimar les conseqüències ecològiques d'aquesta disminució de l'ozó estratosfèric és necessari entendre la capacitat d'adaptació i els mecanismes de tolerància de les diferents espècies a la radiació UV. Es varen estudiar les variacions en diferents paràmetres fisiològics associats a la defensa enfront de la radiació UV (absorció de la radiació UV, reflectància en l'UV, concentració de carotenoides, gruix de la fulla, LMA —massa per superfície foliar— i densitat de tricomes, entre d'altres) per tal d'examinar el seu paper com a mecanismes de protecció, en plantes de *Quercus ilex* que creixen a 200 i a 1.200 m i plantes de *Rhododendron ferrugineum* que creixen a 2.200 m d'alçada. Amb aquest gradient altitudinal es pretenia aconseguir un gradient en el nivell d'exposició a la radiació

UV en condicions naturals. També es varen comparar aquests paràmetres en fulles de sol i d'ombra per tal d'estudiar les respostes d'una mateixa planta a diferents radiacions.

La concentració de pigments que absorbeixen radiació UV va augmentar amb l'alçada, mentre que la reflectància de la radiació UV va augmentar o disminuir amb l'alçada, depenent de la longitud d'ona. En les dues espècies i en totes les alçades les fulles de sol varen presentar major absorptància, reflectància de la radiació UV i LMA que les fulles d'ombra. El gruix de la fulla i l'LMA varen ésser més grans en els *Quercus ilex* de major alçada que en els de més avall i, en canvi, la densitat de tricomes va ésser més alta a menor alçada. També es va trobar una disminució de l'eficiència fotosintètica amb l'alçada, és a dir, amb més radiació UV, i es va relacionar amb un possible dany al fotosistema, encara que es fa difícil de discernir el seu efecte dels altres factors que covarien si no és en experiments controlats al laboratori o als hivernacles.

En resum, d'aquests estudis sembla deduir-se que els principals mecanismes protectors enfront de la radiació UV semblen ésser l'absorció de la radiació UV i els trets morfològics relacionats (LMA i gruix de la fulla) (Filella i Peñuelas, 1999).

CONDICIONS NATURALS, TECNOLOGIA I MULTIDISCIPLINARIETAT

Amb tots aquests estudis veiem com els canvis atmosfèrics i climàtics afecten de manera important el funcionament i l'estructura dels ecosistemes mediterranis, tant pels seus efectes propis com per les seves interaccions. Per tal de conèixer millor en quin grau ho fan, són necessaris nous estudis de les condicions experimentals, les quals cal que s'aproximin al màxim a les naturals, i s'han d'aprofitar els avenços tecnològics.

lògics, per exemple, aplicant-los als estudis del passat i a la teledetecció. No cal dir, a més, que s'han de buscar les sinergies pròpies de la multidisciplinarietat. Aquests exemples de treballs que aquí hem presentat resumits pretenen anar en aquesta línia.

REFERÈNCIES

- BEIER, C.; GUNDERSEN, P.; NIELSEN, T. R.; SCHMIDT, I.; TIETEMA, A.; EMMET, B.; SOWERBY, A.; GORDON, C.; WILLIAMS, D.; PEÑUELAS, J.; ESTIARTE, M.; RODÀ, F.; LLORENS, L.; GORISSEN, A. (2003). «Passive night time warming—a novel technique to study climate change effects on terrestrial ecosystems at field scale». *Ecosystems*. [En premsa]
- CASTELLS, E.; PEÑUELAS, J.; VALENTINE, D. (2003). «Influence of the phenolic compound bearing species *Ledum palustre* on soil N cycling in a hardwood forest». *Plant Soil*, vol. 251, pàg. 155-166.
- EMMET, B.; BEIER, C.; ESTIARTE, M.; TIETEMA, A.; KRISTENSE, H. L.; WILLIAMS, D.; PEÑUELAS, J.; SCHMIDT, I.; SOWERBY, I. (2003). «The responses of soil processes to climate change: results from manipulation studies across an environmental gradient». *Ecosystems*. [En premsa]
- FILELLA, I.; PEÑUELAS, J. (1999). «Altitudinal differences in UV absorbance, UV reflectance and related morphological traits of *Quercus ilex* and *Rhododendron ferrugineum* in the Mediterranean region». *Plant Ecol.*, vol. 145, pàg. 157-162.
- (2003). «Partitioning of water and nitrogen in co-occurring species of a mediterranean shrubland». *Oecologia*, vol. 137, pàg. 51-61.
- INCLÁN, R.; RIBAS, A.; PEÑUELAS, J.; SÁNCHEZ-GIMENO, B. (1999). «On the relative sensitivity of different mediterranean plant species to ozone exposure». *Water Air Soil Poll.*, vol. 116, pàg. 273-277.
- KLUMPP, A.; ANSEL, W.; KLUMPP, G.; BELLUZZO, N.; CALATAYUD, V.; CHAPLIN, N.; GARREC, J. P.; GUTSCHE, H. J.; HAYES, M.; HENTZE, H. W.; KAMBEZIDIS, H.; LAURENT, O.; PEÑUELAS, J.; RASMUSSEN, S.; RIBAS, A.; RO-POULSEN, S.; SANZ, M. J.; SHANG, H.; SIFAKIS, N.; VERGNE, P. (2002). «Eurobionet: A pan-European biomonitoring network for urban air quality assessment». *Environmental Manage. Strategies*, vol. 9, núm. 3, pàg. 199-203.
- LLORET, F.; SISCART, D. (1995). «Los efectos demográficos de la sequía en poblaciones de encina». *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales*, vol. 2, pàg. 77-81.
- LLUSIA, J.; PEÑUELAS, J.; GIMENO, B. S. (2002). «Seasonal and species-specific Mediterranean plant VOC emissions in response to elevated ozone concentrations». *Atmos. Environ.*, vol. 36, pàg. 3931-3938.
- NORBY, R. J.; BADECK, F. W.; CURTIS, P. S.; HURT, G. C.; HUTH, A.; KOHYAMA, T.; OGLE, K.; PEÑUELAS, J. (2001). «Aboveground growth and competition in forest patch models: an analysis for studies of climatic change». *Climatic Change*, vol. 51, núm. 3-4, pàg. 415-447.
- OGAYA, R.; PEÑUELAS, J.; MARTÍNEZ-VILALTA, J.; MANGIRÓN, M. (2003). «Effect of drought on diameter increment of *Quercus ilex*, *Phillyrea latifolia*, and *Arbutus unedo* in a holm oak forest of NE Spain». *Forest Ecol. Manag.*, vol. 180, pàg. 175-184.
- OLIVEIRA, G.; PEÑUELAS, J. (2001). «Allocation of absorbed light energy into photochemistry and dissipation in a semi-deciduous and an evergreen Mediterranean woody species during winter». *Funct. Plant Biol.*, vol. 28, pàg. 471-480.
- (2002). «Comparative protective strategies of *Cistus albidus* and *Quercus ilex* facing photoinhibitory winter conditions». *Env. Exp. Bot.*, vol. 47, pàg. 281-289.
- PEÑUELAS, J.; BOADA, M. (2003). «Biome shift in the Montseny mountains in response to climate change». *Global Change Biol.*, vol. 9, pàg. 131-140.
- PEÑUELAS, J.; CASTELLS, E.; JOFFRE, R.; TOGNETTI, R. (2002a). «Carbon-based secondary and structural compounds in mediterranean shrubs growing near a natural CO₂ spring». *Global Change Biol.*, vol. 8, núm. 3, pàg. 281-288.
- PEÑUELAS, J.; FILELLA, I. (1998). «Visible and near-infrared reflectance techniques for diagnosing plant physiological status». *Trends Plant Sci.*, vol. 3, pàg. 151-156.
- (2001a). «Herbaria century record of increasing eutrophication in Spanish terrestrial ecosystems». *Global Change Biol.*, vol. 7, pàg. 1-7.
- (2001b). «Phenology: Responses to a warming world». *Science*, vol. 294, pàg. 793-795.
- (2003). «Deuterium labelling of roots provides evidence of deep water access and hydraulic lift by *Pinus nigra* in a Mediterranean forest of NE Spain». *Environ. Exp. Bot.*, vol. 49, pàg. 201-208.
- PEÑUELAS, J.; FILELLA, I.; COMAS, P. (2002b). «Changed plant and animal life cycles from 1952-2000 in the Mediterranean region». *Global Change Biol.*, vol. 8, pàg. 531-544.
- PEÑUELAS, J.; FILELLA, I.; LLORET, P.; PIÑOL, J.; SISCART, D. (2000). «Effects of a severe drought on water and nitrogen use by *Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia*». *Biol. Plantarum*, vol. 43, pàg. 47-53.
- PEÑUELAS, J.; FILELLA, I.; TOGNETTI, R. (2001). «Leaf mineral concentrations of *Erica arborea*, *Juniperus communis*, and *Myrtus communis* growing in the proximity of a natural CO₂ spring». *Global Change Biol.*, vol. 7, pàg. 291-301.

- PEÑUELAS, J.; GORDON, C.; LLORENS, L.; NIELSEN, T. R.; TIETEMA, A.; BEIER, C.; BRUNA, P.; EMMET, B.; ESTIARTE, M.; GORISSEN, A. (2003). «Non-intrusive field experiments show different plant responses to warming and drought among sites, seasons and species in a North-South European gradient». *Ecosystems*. [En premsa]
- PEÑUELAS, J.; LLUSIA, J. (2001). «The complexity of factors driving volatile organic compound emissions by plants». *Biol. Plantarum*, vol. 44, pàg. 481-487.
- (2002). «Linking photorespiration, monoterpenes and thermotolerance in *Quercus*». *New Phytol.*, vol. 155, núm. 2, pàg. 227-237.
- PEÑUELAS, J.; MATAMALA, R. (1990). «Changes in N and S leaf content, stomatal density and specific leaf area of 14 plant species during the last three centuries of CO₂ increase». *J. Exp. Bot.*, vol. 41, núm. 230, pàg. 1119-1124.
- PEÑUELAS, J.; RIBAS, A.; FILELLA, I.; GIMENO, B. S. (1999). «Dependence of ozone biomonitring on meteorological conditions of different sites in Catalonia (NE Spain)». *Environ. Monit. Assess.*, vol. 56, pàg. 221-224.
- RIBAS, A.; PEÑUELAS, J. (2000). «Antioxidants as protectors of ozone damage in *Phaseolus vulgaris*». *Water Air Soil Poll.*, vol. 117, pàg. 263-271.
- (2003). «Biomonitoring of tropospheric ozone phytotoxicity in rural Catalonia». *Atmos. Environ.* [En premsa]
- SERRANO, L.; PEÑUELAS, J.; USTIN, S. (2002). «Remote sensing of nitrogen and lignin in Mediterranean vegetation from AVIRIS data: decomposing biochemical from structural signals». *Remote Sens. Environ.*, vol. 81, pàg. 355-364.
- VITOUSEK, P. (1994). «Beyond global warming: ecology and global change». *Ecology*, vol. 75, pàg. 1871-1876.