

Adaptaciones fisiológicas de las plantas en los paisajes del norte de España

Physiological adaptations of plants in the landscapes of northern Spain

Carmen Antolín Bellver^{1*} ; Angel Aronés Cisneros² ; Diego Neyra Hidalgo¹ ; Javier Zulategui Beñaran¹ 

¹Universidad de Navarra (España)

²Instituto de Investigación Geográfico Andino Rural (Perú)

Correspondencia:

Carmen Antolín Bellver
cantolin@unav.es

Cómo citar:

Antolín Bellver, C., Aronés Cisneros, A., Neyra Hidalgo, D., & Zulategui Beñaran, J. (2024). Adaptaciones fisiológicas de las plantas en los paisajes del norte de España. *GeoCiencias y Humanidades*, 2, e9. <https://doi.org/10.5281/zenodo.15644463>

Recibido: 14 nov 2023

Aprobado: 03 ene 2024

Publicado: 10 ene 2024

Copyright © 2024 Publicado por GeoCiencias y Humanidades. Este es un artículo de acceso abierto bajo licencia CC BY 4.0.



Resumen

Las adaptaciones fisiológicas de las plantas son cambios internos que les permiten sobrevivir en condiciones ambientales adversas. Estas adaptaciones incluyen la regulación de la temperatura interna, la tolerancia a la sequía y la resistencia a sequía. El objetivo de este estudio realizado en los paisajes de la Comunidad Foral de Navarra y País Vasco, España, fue analizar las respuestas fisiológicas de las plantas ante el estrés ambiental. Se utilizó la metodología de fórmula de análisis de especies vegetales. Durante seis años, se recolectaron hojas de plantas representativas de cuatro paisajes: pirenaico, costero, fluvial y mediterráneo. Se evaluaron seis parámetros: el área foliar específica, el contenido hídrico, la concentración de pigmentos foliares, la concentración de proteínas solubles, la concentración de prolina y la concentración de azúcares solubles. Los resultados revelaron que las plantas del paisaje pirenaico produjeron más área foliar con menos material seco en comparación con los paisajes costero, fluvial y mediterráneo. Además, el alto contenido hídrico en las hojas del paisaje costero podría indicar estrés hídrico en esas plantas. Las diferencias en los niveles de pigmentos foliares y proteínas solubles también reflejaron adaptaciones específicas en cada paisaje. La presencia de prolina en las plantas del paisaje pirenaico sugiere una adaptación a condiciones menos favorables, como la escasez de luz solar o suelos con pocos nutrientes. En conclusión, se observaron respuestas específicas ante el estrés ambiental. El paisaje mediterráneo ofreció condiciones más favorables en términos de área foliar específica, contenido hídrico, pigmentos foliares y proteínas solubles. Por otro lado, el paisaje fluvial presentó condiciones menos propicias para las plantas en estos mismos aspectos. Estas adaptaciones permiten a las plantas sobrevivir en entornos desafiantes, ajustándose a las condiciones específicas de cada paisaje.

Palabras clave: respuestas fisiológicas; estrés ambiental; paisajes de España; parámetros de las plantas.

Abstract

Physiological adaptations of plants are internal changes that allow them to survive in adverse environmental conditions. These adaptations include internal temperature regulation, drought tolerance, and drought resistance. The objective of this study carried out in the landscapes of the Foral Community of Navarra and the Basque Country, Spain, was to analyze the physiological responses of plants to environmental stress. The plant species analysis formula methodology was used. For six years, leaves of representative plants from four landscapes were collected: Pyrenean, coastal, river and Mediterranean. Six parameters were evaluated: specific leaf area, water content, concentration of leaf pigments, concentration of soluble proteins, concentration of proline and concentration of soluble sugars. The results revealed that plants in the Pyrenean landscape produced more leaf area with less dry material compared to coastal, river and Mediterranean landscapes. Furthermore, the high water content in the leaves of the coastal landscape could indicate water stress in those plants. Differences in levels of leaf pigments and soluble proteins also reflected specific adaptations in each landscape. The presence of proline in plants in the Pyrenean landscape suggests an adaptation to less favorable conditions, such as lack of sunlight or soils with few nutrients. In conclusion, specific responses to environmental stress were observed. The Mediterranean landscape offered more favorable conditions in terms of specific leaf area, water content, leaf pigments and soluble proteins. On the other hand, the river landscape presented less favorable conditions for plants in these same aspects. These adaptations allow plants to survive in challenging environments, adjusting to the specific conditions of each landscape.

Keywords: physiological responses; environmental stress; landscapes of Spain; plant parameters.

1. Introducción

Las adaptaciones fisiológicas son los cambios de una planta que le permiten sobrevivir en condiciones ambientales adversas y reproducirse en un entorno particular, estas adaptaciones fisiológicas se producen a nivel celular o molecular ([García y Medrano, 2019](#)). Es decir, las plantas desarrollan una serie de adaptaciones para sobrevivir en paisajes diversos como mediterráneos, que se caracterizan por veranos secos e inviernos húmedos. Estas adaptaciones incluyen la reducción de la transpiración donde las plantas pueden reducir la transpiración a través del cierre de las estomas, la acumulación de cera en las hojas o la reducción del tamaño de las hojas. Otro es el almacenamiento de agua, en ella las plantas pueden almacenar agua en las raíces, tallos o hojas para poder sobrevivir durante los períodos de sequía. También está la tolerancia al estrés hídrico, las plantas pueden desarrollar mecanismos para tolerar el estrés hídrico, como la síntesis de proteínas de resistencia al estrés o la acumulación de osmolitos ([Emami et al, 2024](#)).

Para Smith y Hinckley ([2011](#)) es un cambio en una especie que le permite sobrevivir y reproducirse en un entorno particular y estas adaptaciones pueden darse en condiciones de sequía, donde las plantas reducen la transpiración, almacenan agua o toleran el estrés hídrico. En altas temperaturas pueden reducir la pérdida de agua, mantener la temperatura interna o tolerar el estrés térmico. En alta radiación solar, reducen la reflectancia de la luz solar, toleran el estrés oxidativo o se adaptan al fotoperiodismo. En alta salinidad reducen la absorción de sal o toleran el estrés osmótico. En los suelos pobres en nutrientes las plantas utilizan nutrientes inorgánicos difíciles de absorber o toleran la toxicidad de los metales pesados. Todas estas adaptaciones ayudan a las plantas a sobrevivir en condiciones ambientales adversas al reducir el estrés permitiendo continuar sus procesos vitales.

Las adaptaciones fisiológicas también se dan en la reducción de la absorción de sal, en ella las plantas pueden reducir la absorción de sal a través del cierre de las estomas, la acumulación de sal en las hojas o la reducción del tamaño de las hojas. Otra es la excreción de sal donde las plantas pueden excretar sal a través de las hojas o las raíces. Asimismo, la tolerancia al estrés osmótico que desarrollan mecanismos de tolerancia acumulando osmolitos ([Ashrafi y Ashrafi, 2022](#)). Para Aroca et al. ([2022](#)) las plantas han desarrollado para sobrevivir en suelos pobres en nutrientes, la tolerancia a la baja disponibilidad de nutrientes, utilizando nutrientes inorgánicos o tolerando la toxicidad de los metales pesados. También manejo de los nutrientes optimizando la absorción y el uso de nutrientes para satisfacer sus necesidades. Además, la eficiencia en el uso del agua, reduciendo la pérdida de agua para conservar los nutrientes.

En la naturaleza las plantas están expuestas constantemente a condiciones ambientales adversas, determinadas tanto por factores abióticos como bióticos ([Ngoc et al., 2022](#)). Algunos factores abióticos como el exceso de radiación, sequía, salinidad y temperaturas elevadas pueden ocasionar cambios fisiológicos en las plantas y generar limitantes en su distribución ([Zihui et al., 2022](#)) y como respuesta, las plantas han desarrollado mecanismos que les permiten tolerar estas condiciones desfavorables ([Mareri et al., 2022](#)).

Las adaptaciones fisiológicas de las plantas en los paisajes se centran en las funciones químicas y físicas de los rasgos de las hojas en su proceso de adaptación al tipo de paisaje que varían según las condiciones climáticas, edafológicas, meteorológicas y entre otros ([Huang et al., 2022](#)).

Actualmente existen diversas técnicas de laboratorio que facilitan el estudio y la comprensión de los procesos fisiológicos de las plantas ante el estrés ambiental ([Galeano et al., 2019](#)).

Algunas variables como el área foliar específica, la concentración de pigmentos foliares, las proteínas, la prolina y los azúcares solubles muestran cómo las plantas responden a determinadas situaciones de su entorno.

El área foliar específica, es una medida importante para estudiar la productividad, crecimiento, desarrollo y calidad de las plantas. Se calcula dividiendo el área foliar total por la biomasa foliar total (Sánchez et al., 2022a). Los pigmentos foliares son sustancias químicas que se encuentran en las hojas de las plantas y que son responsables de su color. Estos pigmentos absorben la luz solar y la utilizan para la fotosíntesis convirtiendo la luz en energía química (García, et al., 2023; Sánchez, et al., 2022b).

Las proteínas son moléculas que están formadas por cadenas de aminoácidos esenciales para la vida vegetal. Desempeñan una amplia gama de funciones, incluyendo la estructura, el metabolismo, la señalización y la defensa (Gómez et al., 2021a). La prolina es un aminoácido no esencial que se encuentra en todas las plantas. Es un componente importante de las proteínas y también desempeña un papel en la adaptación de las plantas al estrés abiótico, como la sequía y la salinidad. Además, la prolina ayuda a las plantas a resistir las enfermedades, actuando como antioxidante y protegiendo las células vegetales del daño causado por los patógenos (Gómez, et al., 2018). Los azúcares solubles son compuestos orgánicos que están formados por carbono, hidrógeno y oxígeno. Desempeñan una serie de funciones importantes, incluyendo la fuente de energía, el material de construcción, la reserva de nutrientes y la señalización (López et al., 2020).

El estudio de las plantas en los diversos paisajes de Navarra, como el pirenaico, el fluvial, el costero y el mediterráneo, revela cómo se adaptan a las diferentes condiciones climáticas. Estas adaptaciones son fundamentales para su supervivencia.

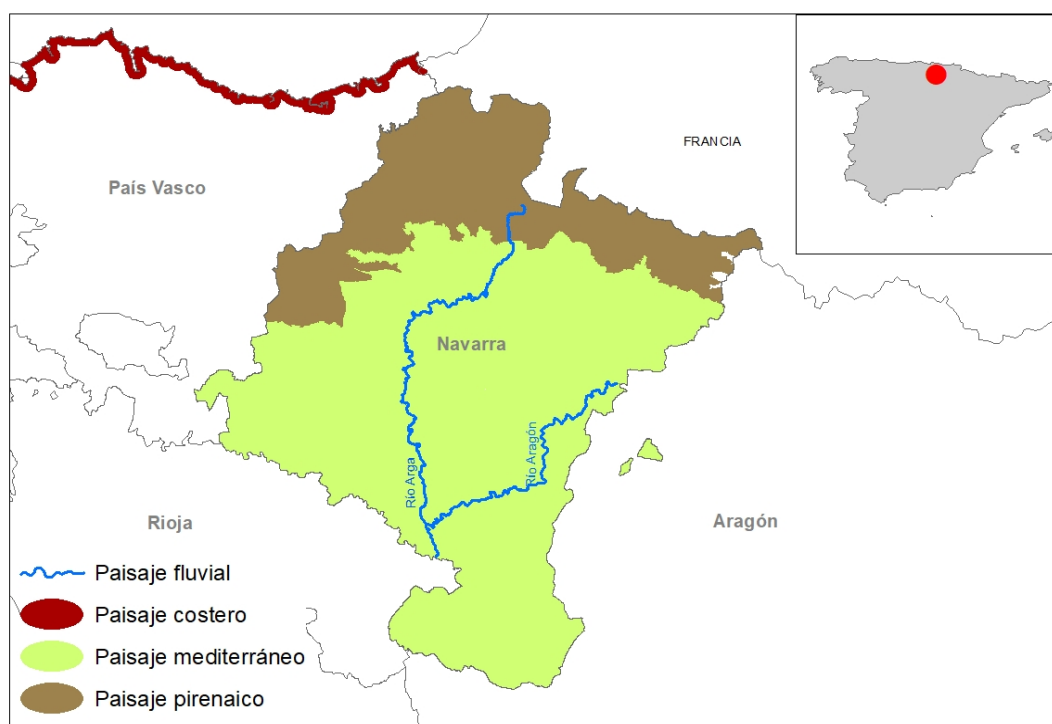
El paisaje pirenaico **alberga una gran diversidad de plantas**, desde los llanos de la costa mediterránea hasta las cumbres nevadas de las montañas. Estas adaptaciones de las plantas están sometidos a la tolerancia del frío, la sequía y la exposición al viento. Mientras los paisajes fluviales se extienden desde la cabecera del río hasta su desembocadura. En ella albergan especies acuáticas que viven en el agua hasta especies terrestres que viven en las orillas del río. Las plantas están adaptadas al agua corriente hasta las inundaciones periódicas. Estas adaptaciones incluyen la capacidad de flotar, sumergirse o resistir la erosión (Gómez et al., 2021b; Aslam et al., 2023).

Los paisajes costeros se extienden desde la línea de costa hasta el interior. En ella existen especies halófitas que viven en ambientes salinos hasta especies xerófilas que viven en ambientes secos. Es decir, están adaptadas a una amplia gama de condiciones ambientales, desde la salinidad hasta las tormentas, teniendo la capacidad de retener agua, tolerar la sal y resistir el viento (Katel et al., 2023). El paisaje mediterráneo se caracteriza por un clima cálido y seco, con veranos secos e inviernos suaves. Este paisaje alberga especies arbustivas que resisten la sequía hasta herbáceas que prosperan en los períodos húmedos. Estas plantas están adaptadas a las duras condiciones ambientales como la capacidad de tolerar la sequía, la salinidad y el calor (Bellini et al., 2024).

2. Material y métodos

Las muestras de las plantas se recolectaron en los paisajes de la Comunidad Foral de Navarra y de la costa Cantábrica del País Vasco en España. Estos paisajes fueron el pirenaico, el fluvial, el costero y el mediterráneo (Figura 1).

Figura 1
Ubicación del área de estudio



Fuente: Elaboración propia con datos del IGN de España

Los parámetros que se analizaron de las plantas fueron el área foliar específica, el contenido hídrico, la concentración de pigmentos foliares, la concentración de proteínas solubles, la prolina y la concentración de azúcares solubles. Para este análisis se recolectaron las muestras foliares sistemáticamente de las especies representativas de cada paisaje desde el año 2009 al 2014. Estas especies se muestra en la tabla 1.

Tabla 1
Especies vegetales analizadas en los paisajes

Paisaje	Especie	Año					
		2009	2010	2011	2012	2013	2014
Pirenaico	<i>Fagus sylvatica</i>	X	X	X	X	X	X
	<i>Buxus sempervirens</i>	X					
Fluvial	<i>Alnus glutinosa</i>	X	X				
	<i>Populus sp</i>		X				
	<i>Populus nigra</i>			X		X	
	<i>Ulmus minor</i>		X	X	X	X	X
	<i>Fraxinus angustifolia</i>				X		
	<i>Salix sp</i>			X			X
	<i>Fraxinus excelsior</i>	X			X		X
	<i>Phragmites australis</i>					X	

Paisaje	Especie	Año					
		2009	2010	2011	2012	2013	2014
Costero	<i>Plantago marítima</i>		X			X	X
	<i>Crithmum maritimum</i>		X				
	<i>Medicago sativa</i>		X		X		
	<i>Plantago lanceolata</i>			X		X	X
	<i>Trifolium pratense</i>				X		
	<i>Trifolium repens</i>					X	X
	<i>Plantago coronopus</i>				X		
	<i>Salicornia aster</i>			X			
	<i>Tamarix gallica</i>			X			
Mediterráneo	<i>Quercus faginea</i>	X	X	X			
	<i>Quercus ilex ballota</i>	X					
	<i>Lavandula latifolia</i>	X			X		
	<i>Rhamnus liscyoides</i>	X					
	<i>Rosmarinus officinalis</i>	X	X	X		X	X
	<i>Quercus coccifera</i>	X	X	X		X	X
	<i>Bupleurum rigidum</i>					X	X
	<i>Phragmites australis</i>		X		X		
	<i>Prunus amygdalus</i>		X				
	<i>Tamarix canariensis</i>		X		X	X	
	<i>Pistacia sp.</i>			X		X	
	<i>Plantago marítima</i>			X	X	X	Xw
	<i>Artemisia herba-alba</i>			X			X
	<i>Marrubium vulgare</i>						X
	<i>Tamarix gallica</i>						X

Fuente: Elaboración propia con datos de campo

Para el análisis del área foliar específica (AFS), se obtuvo a partir del cociente entre el área foliar y el peso seco foliar. El área foliar específica es una medida de la cantidad de área foliar por unidad de peso seco de la hoja. Se expresa en $\text{cm}^2 \text{ g}^{-1}$ que significa centímetros cuadrados de área foliar por cada gramo de masa. Se utiliza para evaluar la respuesta de las plantas a diferentes condiciones ambientales, como la sequía. Las plantas que tienen un alto AFS son capaces de producir más área foliar con una menor cantidad de material seco. Esto les permite adaptarse a condiciones ambientales adversas, como la sequía, en las que es necesario conservar el agua (Gómez et al., 2022). Si una hoja tiene un área foliar de 10 cm^2 y un peso seco de 1 g , su AFS será de $10 \text{ cm}^2/\text{g}$. Una hoja con un AFS de $10 \text{ cm}^2/\text{g}$ es capaz de producir 10 cm^2 de área foliar por cada gramo de material seco. La fórmula del área foliar específica (AFS) es:

$$\text{AFS} = \text{Área foliar (cm}^2\text{)} / \text{Peso seco de la hoja (g)}$$

El contenido hídrico (CH), se midió siguiendo la metodología descrita por Weatherley (1970). La fórmula muestra una medida de la cantidad de agua que contiene un material. Se expresa en $\text{g H}_2\text{O/gPS}$ que significa gramos de agua por cada gramo de planta seca. El contenido hídrico es una medida importante de la condición de un material. Se utiliza para evaluar

la capacidad de un material para almacenar agua, así como su resistencia a la sequía. Si un material tiene una masa seca de 10 g y una masa húmeda de 15 g, su contenido hídrico será de 50 %. Esto significa que un material con un contenido hídrico de 50 % contiene 5 g de agua por cada 10 g de masa seca. El Ms es la masa seca del material y Mv es la masa húmeda del material. La fórmula del CH es:

$$CH = (Ms - Mv) / Ms * 100$$

La concentración de pigmentos foliares se determinó mediante el método descrito por Lichtenthaler (1987). Es una medida de la cantidad de pigmentos fotosintéticos presentes en una hoja. La concentración de pigmentos foliares es una medida importante para evaluar la salud de las plantas, por lo que una concentración baja de pigmentos puede indicar un problema de salud. Se expresa en mg/m² que significa miligramos de pigmentos foliares por cada metro cuadrado de superficie. Si un extracto foliar tiene una absorbancia de 0,8 a una longitud de onda de 665 nm y un volumen de 1 ml, su concentración de clorofila será de 80 microgramos por mililitro. Un extracto foliar con una concentración de clorofila de 80 microgramos por mililitro contiene 80 microgramos de clorofila por cada mililitro de extracto. En la fórmula de Lichtenthaler, A es la absorbancia del extracto foliar a una longitud de onda específica y V es el volumen del extracto foliar.

$$Cp = A / V$$

La concentración de proteínas solubles (Cp) se midió con la técnica de Bradford (1976). Es una medida de la cantidad de proteínas presentes en una solución. La concentración de proteínas solubles se utiliza para calcular la actividad enzimática y la síntesis de proteínas. Se expresa en mg/m² que significa miligramos de proteínas solubles por cada metro cuadrado de superficie. Si una solución tiene una absorbancia de 1,0 a una longitud de onda de 595 nm, una absorbancia de referencia de 0,05 y una constante de 0,55, su concentración de proteínas será de 1,81 mg/ml. Es decir, una solución con una concentración de proteínas de 1,81 mg/ml contiene 1,81 mg de proteínas por cada mililitro de solución. En la fórmula de Bradford, A es la absorbancia de la solución a una longitud de onda de 595 nm, Ab es la absorbancia de una solución de referencia y K es una constante que depende del tipo de proteína y del reactivo de Bradford utilizado.

$$Cp = A / (Ab * K)$$

La concentración de prolina se midió con la fórmula de Paquin y Lechasseur (1979). Es una medida importante para evaluar el estado hídrico y el estrés en las plantas. Se expresa en umol/gMS que significa micromoles de prolina por cada gramo de materia seca. Si una muestra tiene una absorbancia de 1,0 a una longitud de onda de 490 nm, una absorbancia de referencia de 0,05, un volumen de 1 ml y una densidad de 1,0 g/ml, su concentración de prolina será de 100 umol/gMS. Es decir, una muestra con una concentración de prolina de 100 umol/gMS contiene 100 mg de prolina por cada gramo de muestra. En la fórmula de Paquin y Lechasseur, A es la absorbancia de la muestra a una longitud de onda de 490 nm, Abg es la absorbancia del blanco, V es el volumen de la muestra y D es la densidad de la muestra.

$$Cp = (A - Abg) * 1000 / V * D$$

La concentración de azúcares solubles se midió con la técnica de Yemm y Willis (1954). Es una medida importante para evaluar la salud de las plantas. Los azúcares son una fuente

importante de energía para las plantas, por lo que una concentración baja de azúcares puede indicar un problema de salud. Se expresa en mg/g MS que significa miligramos de azúcares solubles por cada gramo de materia seca. Si una solución tiene una absorbancia de 1,0 a una longitud de onda de 540 nm, una absorbancia de referencia de 0,05, un volumen de 1 ml y un azúcar con un peso molecular de 180 g/mol, su concentración de azúcar será de 555 mg/g MS. Una solución con una concentración de azúcar de 555 mg/g MS contiene 555 mg de azúcar por cada mililitro de solución. En la fórmula de Yemm y Willis, A es la absorbancia de la solución a una longitud de onda de 540 nm, Abg es la absorbancia del blanco, V es el volumen de la solución y M es el peso molecular del azúcar que se está midiendo.

$$Cs = (A - Abg) * 1000 / V * M$$

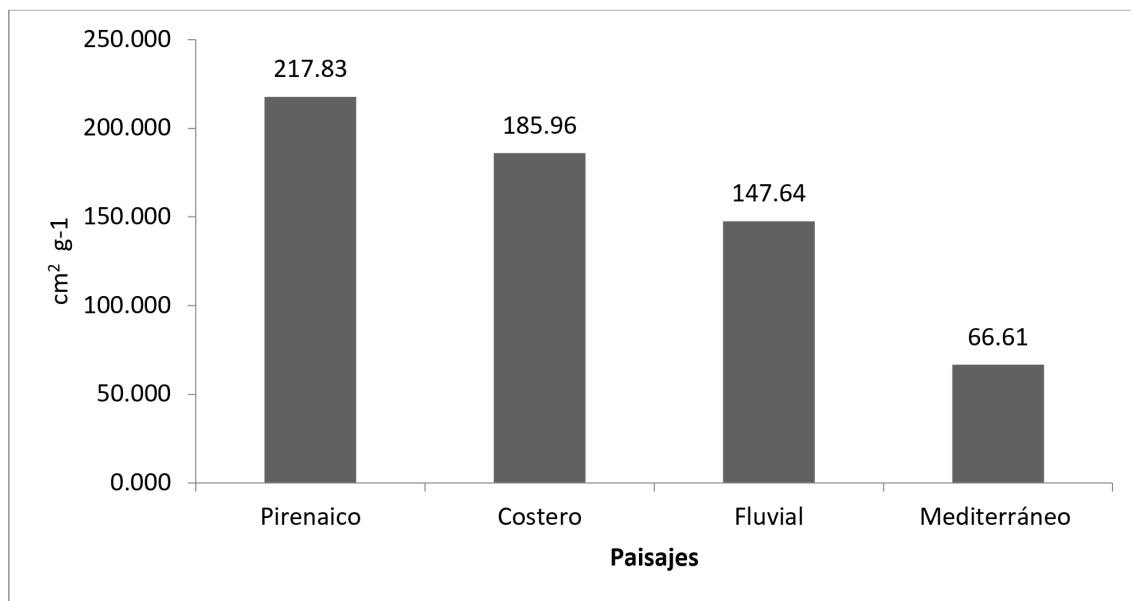
Los resultados de los variables se procesaron en el programa Jamovi versión 2.3.21, en ella se muestra el análisis estadístico mediante figuras y gráficas.

3. Resultados y discusión

Se analizó el área foliar específica de las plantas señaladas en la tabla 1 en los cuatro paisajes durante 6 años. El paisaje pirenaico tuvo un alto valor alto de 217.83 cm² g⁻¹, lo que indica que las plantas de este paisaje son capaces de producir más área foliar con una menor cantidad de material seco. En comparación, el paisaje costero (185.96 cm² g⁻¹), fluvial (147.64 cm² g⁻¹) y mediterráneo (66.61 cm² g⁻¹) tuvieron valores medios más bajos, lo que sugiere que las plantas de estos paisajes son menos eficientes en la producción de área foliar. En la figura 1 se muestra los valores del área foliar específica por cada tipo de paisaje.

Figura 1

Área foliar específica de las plantas en los paisajes del ámbito de estudio



Fuente: Elaboración propia con datos de laboratorio

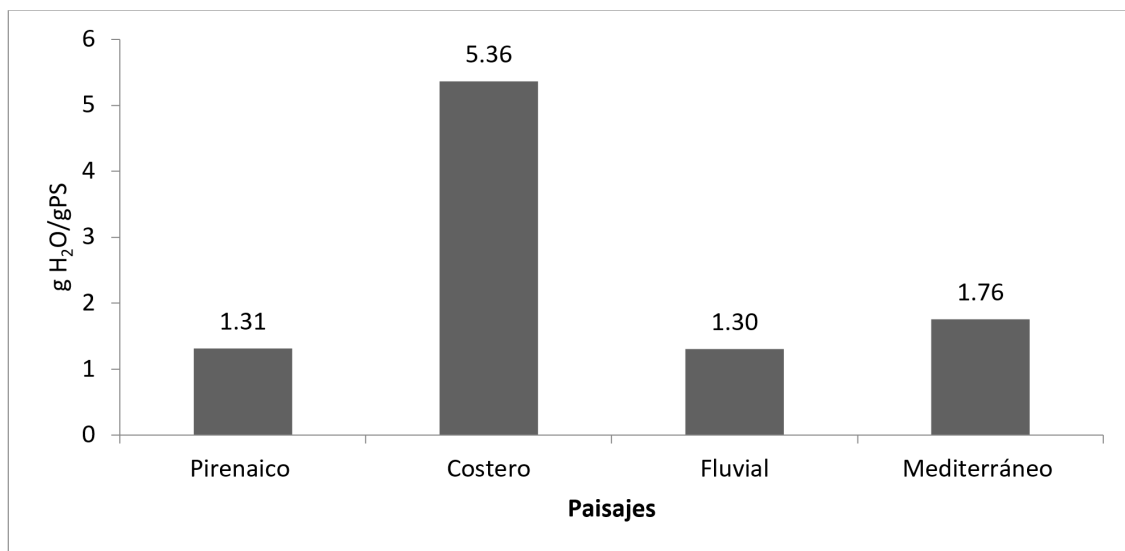
En el paisaje pirenaico el valor alto del área foliar pudo deberse a la necesidad de captar una mayor radiación solar posible para su desarrollo; para Comella et al., (2022) el área foliar como parámetro del desarrollo de las copas de los árboles están correlacionados con la superficie de las hojas por el estrés ambiental por factores ambientales. En tanto en el paisaje mediterráneo existe una excesiva radiación solar, lo que produce una mayor pérdida de agua por

evapotranspiración, generando pérdida según Valverde y Arias (2020) un 25 % en la biomasa foliar y reducciones en la tasa fotosintética en un 15 %; para evitar esta pérdida la superficie foliar expuesta tiende a reducirse.

El contenido hídrico (CH) de las hojas de las plantas del paisaje costero fue alto, con un valor medio de 5.36 g H₂O/gPS. Esto significa que había 5.36 gramos de agua por cada gramo de planta seca. Según Zhao (2023a), este valor es significativamente superior al contenido hídrico normal para las plantas, que es de 0,6-0,8 g H₂O/gPS. Un alto contenido hídrico puede ser un signo de estrés en las plantas, ya que puede indicar que la planta está luchando para absorber el agua del suelo. Las causas del estrés hídrico pueden ser la sequía, las altas temperaturas o el exceso de agua. El contenido hídrico de las plantas de los paisajes fluvial, pirenaico y mediterráneo fue de 1.30, 1.31 y 1.76 g H₂O/gPS, respectivamente. Estos valores son relativamente normales para las plantas. La figura 2 muestra el contenido hídrico de las plantas según el tipo de paisaje.

Figura 2

Contenido hídrico en hojas de las plantas en los paisajes del ámbito de estudio



Fuente: Elaboración propia con datos de laboratorio

La razón principal del alto valor del contenido hídrico en las hojas de las plantas en los paisajes costeros puede asociarse a una elevada salinidad de los suelos, la que dificulta la obtención de agua debido a que queda retenida por las sales, para Malekzadeh et al., (2022) el estrés por salinidad y alcalinidad afectan a las plantas y llegan a determinar el color de las hojas.

Otro modo que poseen las plantas del paisaje mediterráneo y subárido de evitar la desecación es el desarrollo de tejidos crasos o suculentos en las hojas; para Wenjun et al., (2018) el déficit hídrico es uno de los factores más adversos que perjudica gravemente el crecimiento y desarrollo de la planta limitando su distribución, rendimiento y calidad que se expresa en su hojas; asimismo las plantas que enfrentan el estrés de la sequía desarrollan sistemas de raíces profundas, hojas más pequeñas y suculentas, y engrosamiento de la cutícula y el tejido empalizado.

En los paisajes costeros se desarrolla este mismo mecanismo con la finalidad de almacenar la poca agua que son capaces de asimilar; sin embargo, la causa que genera una menor disponibilidad de agua en los paisajes costeros no es la baja precipitación, sino la alta concentración de sales en el suelo, en especial, cloruro sódico, por ello la FAO (2022) indica que la presencia de las sales en el suelo afecta la asimilación de nutrientes por las plantas.

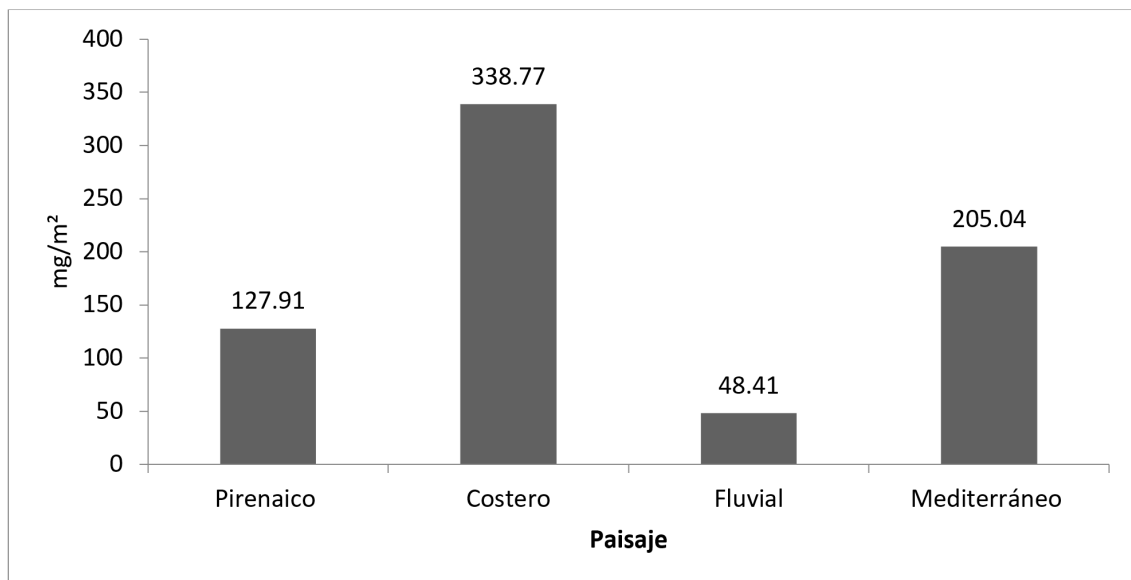
Los valores del paisaje mediterráneo no corresponden a los esperados de una zona con déficit hídrico en la época estival. Aun cuando los resultados deberían de asemejarse a los obtenidos en los ambientes costeros, las plantas del ambiente mediterráneo y subárido han conseguido adaptarse al estrés hídrico al que se ven expuestas. En este caso, su estrategia no es acumular agua, sino que han desarrollado adaptaciones para mantener un estado hídrico óptimo (similar al pirenaico y al fluvial) evitando la pérdida excesiva de agua por transpiración (bajo SLA) y un lento crecimiento. Pero también tal como indica (Weerapong et al., 2022) las plantas o árboles más jóvenes son más resistentes que los más antiguos al estrés hídrico climático.

En pigmentos foliares, las plantas del paisaje costero presentaron un contenido de pigmentos foliares de 338.77 mg/m², lo que se considera alto. Los pigmentos foliares son moléculas que absorben la luz y la utilizan para la fotosíntesis. Para Landi et al, (2020) las plantas con un alto contenido de pigmentos foliares suelen ser más saludables y fotosintéticamente activas. Sin embargo, el nivel exacto que se considera alto o bajo puede variar según la especie de planta, la etapa de desarrollo y las condiciones ambientales. Las plantas con hojas verdes oscuras suelen tener un contenido de pigmentos foliares más alto que las plantas con hojas verdes claras. Las hojas jóvenes también suelen tener un contenido de pigmentos foliares más alto que las hojas viejas. Las plantas que crecen en condiciones de mucha luz solar suelen tener un contenido de pigmentos foliares más alto que las plantas que crecen en condiciones de poca luz solar.

Los paisajes mediterráneo, pirenaico y fluvial tienen menores niveles de pigmentos foliares, con valores de 205,04, 127,91 y 48,41 mg/m², respectivamente. El paisaje fluvial tiene el nivel más bajo, lo que sugiere que las plantas de este paisaje son menos saludables y fotosintéticamente menos activas. Esto podría deberse a la abundancia de agua de manera permanente. En la figura 3 se presenta la concentración de pigmentos foliares según el tipo de paisaje.

Figura 3

Concentración de pigmentos foliares en hojas de las plantas según el tipo de paisaje



Fuente: Elaboración propia con datos de laboratorio

Krayem (2021) incide que los pigmentos foliares más comunes son la clorofila, los carotenoides y las xantofilas. Los factores que pueden influir en el contenido de pigmentos foliares de una planta son la especie de planta puesto que depende de cada especie la concentración de los pigmentos. La etapa de desarrollo, debido a que el contenido de pigmentos foliares de una

planta cambia a medida que la planta crece. Las condiciones ambientales, donde el contenido de pigmentos foliares de una planta puede verse afectado por las condiciones ambientales, como la luz solar, la temperatura y la humedad.

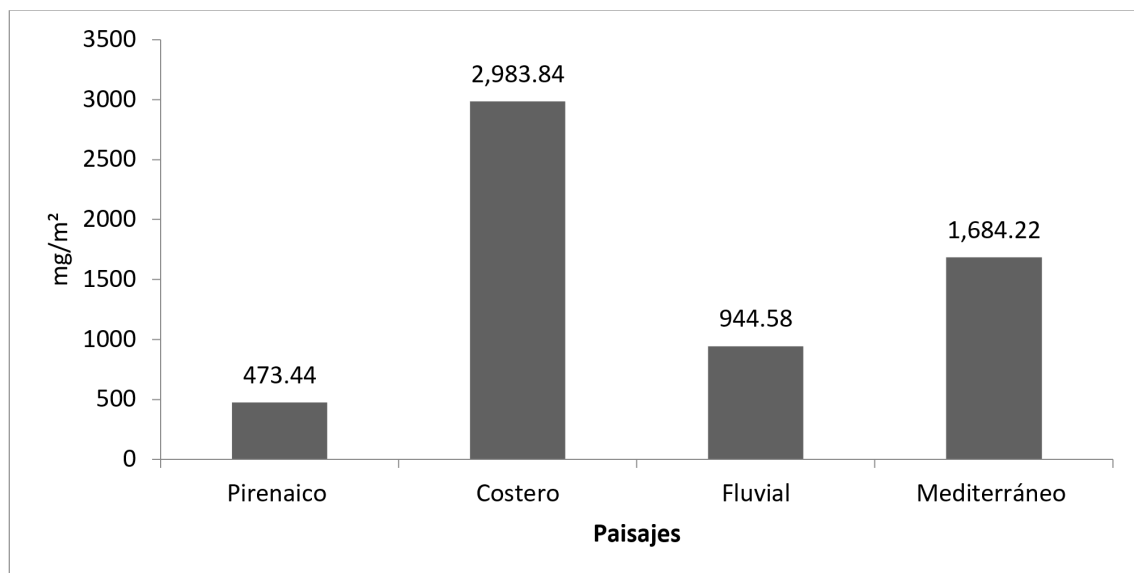
La alta concentración de pigmentos foliares en hojas de las plantas del paisaje costero puede deberse a que estas zonas se caracterizan por poseer una elevada radiación solar y para evitar daños por un exceso de radiación (fotoinhibición) en sus tejidos, las plantas acumularon gran cantidad de carotenoides y clorofila. Un estudio de Chen et al., (2022) demuestra que el estrés por cadmio limita el crecimiento de las plantas provocando cambios fenotípicos como el amarillamiento y la contracción de las hojas, inhibiendo la síntesis de pigmentos fotosintéticos y proteínas.

En las proteínas solubles, las plantas del paisaje costero presentaron un alto contenido de proteínas solubles, con un valor medio de 2983.84 mg/m². Esto sugiere que las plantas analizadas están bien nutridas y en buen estado de salud. Según Chauhan et al, (2023), las plantas con hojas verdes oscuras suelen tener un contenido de proteínas solubles más alto que las plantas con hojas verdes claras. Las proteínas solubles son esenciales para muchas funciones celulares, como la fotosíntesis, la respiración celular, el transporte de nutrientes y la reparación del daño celular.

Los paisajes mediterráneo, fluvial y pirenaico tienen menores niveles de proteínas solubles, con valores de 1684.22, 944.58 y 473.44 mg/m², respectivamente. El paisaje pirenaico tiene el nivel más bajo, esto indica que las plantas tienen menos proteínas disponibles para realizar sus funciones celulares. Las causas de un nivel bajo de proteínas solubles pueden estar relacionado a estrés por sequía o deficiencia de nutrientes. En la figura 4 se muestra las proteínas solubles según tipo de paisajes.

Figura 4

Proteínas solubles en las hojas de las plantas según tipo de paisajes



Fuente: Elaboración propia con datos de laboratorio

El valor más alto de las proteínas tiene las plantas en los paisajes costeros y mediterráneo, esto debido a la alta exposición al sol, por lo tanto, la capacidad fotosintética es elevada. Para Plant and Soil Sciences (2022) las proteínas intervienen en el crecimiento y desarrollo de

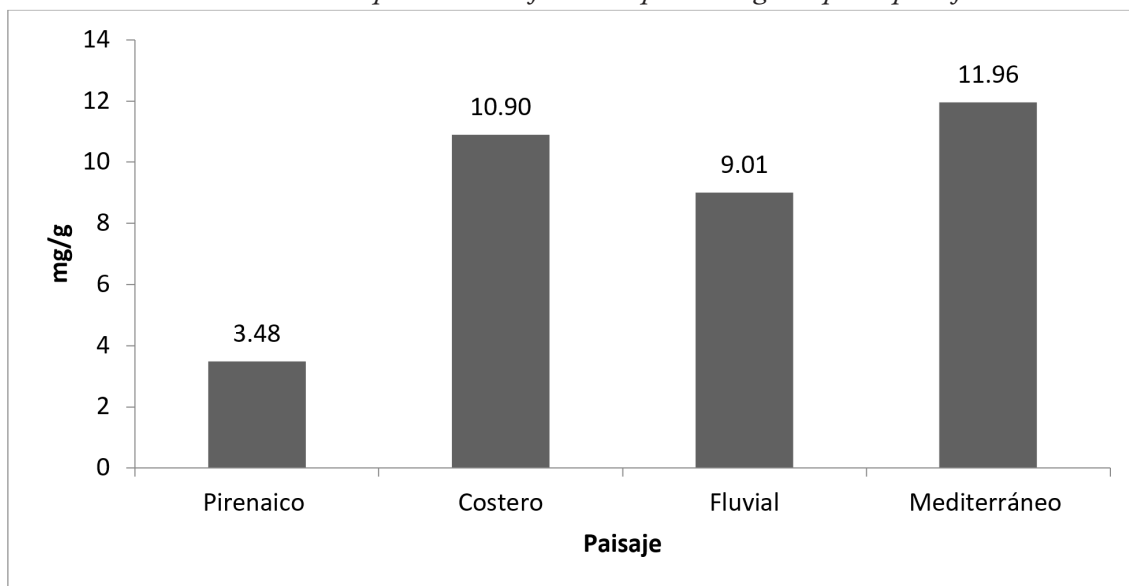
las plantas, asimismo están involucradas en la catálisis de reacciones bioquímicas mediante el transporte de la estructura celular, la generación de energía y el transporte de electrones. Asimismo, en estos ambientes generalmente las hojas son pequeñas y crasas, por lo que la concentración de proteínas por unidad de superficie es mayor. En el caso del paisaje pirenaico el contenido de proteínas solubles fue el más bajo debido a que el clima de esta región, de influencia oceánica, se caracteriza por tener menor intensidad luminosa.

Las plantas de los paisajes mediterráneo, costero y fluvial presentaron un alto contenido de prolina, con valores medios de 11.96, 10.90 y 9.01 mg/g, respectivamente. En comparación, el paisaje pirenaico tuvo un valor medio de 3.48 mg/g. Este hallazgo sugiere que las plantas de los paisajes mediterráneo, costero y fluvial están sanas y fotosintéticamente activas. Para Zhang et al., (2021) la prolina es un aminoácido importante de las proteínas que también tiene funciones estructurales y osmóticas. Las plantas con un alto contenido de prolina suelen estar sanas y fotosintéticamente activas.

Mientras la prolina en las plantas del paisaje pirenaico con 3.48 mg/g es un valor bajo, pero no necesariamente anormal. Este valor podría indicar que las plantas están sanas y fotosintéticamente activas, pero que podrían estar creciendo en condiciones menos favorables como poca luz solar o en un suelo con pocos nutrientes. En la figura 5 se muestra los valores de prolina por cada paisaje.

Figura 5

Concentración de prolina en hojas de las plantas según tipo de paisajes



Fuente: Elaboración propia con datos de laboratorio

Los niveles más altos de prolina se obtuvieron en las plantas de los paisajes costero y mediterráneo-subárido, estos altos niveles para Sánchez (2020) estaría relacionada como una adaptación al déficit hídrico, es decir las plantas en una situación de estrés, tienen como factor que facilita la velocidad de respuesta a la prolina para transportar los derivados del metabolismo, siendo esta como una estrategia de las plantas para sobrevivir condiciones de estrés hídrico; asimismo la acumulación de prolina en los tejidos vegetales son características de entornos con limitación hídrica cuando las condiciones ambientales son extremas.

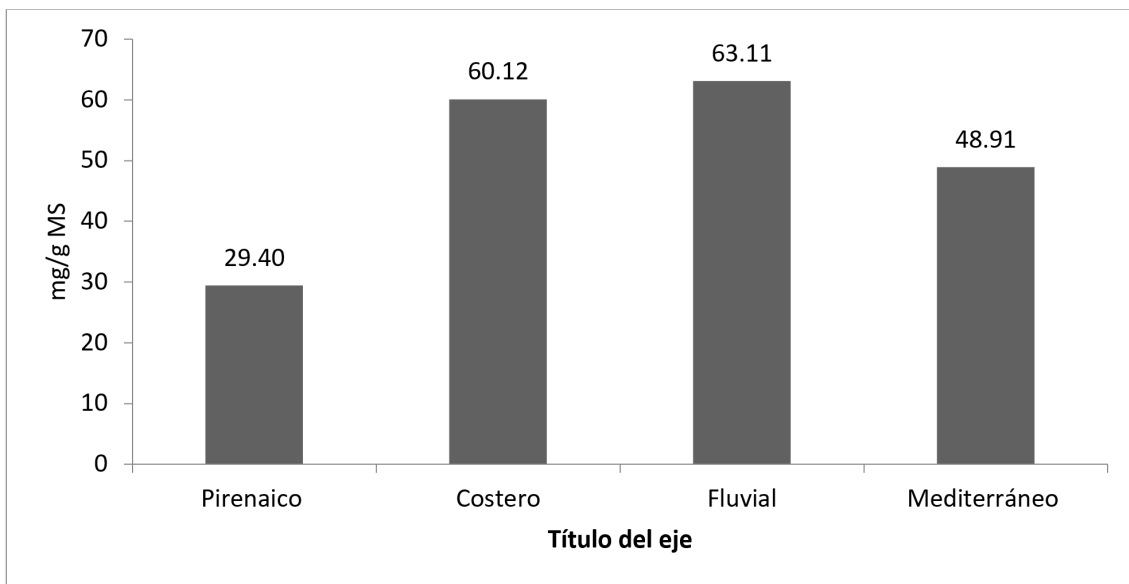
En los paisajes de características con déficit hídrico para Díaz et al., (1999) la respuesta de las plantas es la acumulación de prolina inducida por el estrés osmótico, que está vinculado con la reducción o el incremento del estrés de las plantas.

En la concentración de azúcares solubles, las plantas de los paisajes fluvial y costero presentaron una alta concentración de azúcares solubles, con valores medios de 63.11 y 60.12 mg/g MS, respectivamente. Este hallazgo sugiere que las plantas de estos paisajes crecen en condiciones de poco estrés ante la sequía o la salinidad. Para Zhang et al., (2023) los azúcares solubles son una fuente de energía para las plantas y también ayudan a las plantas a soportar el estrés hídrico y salino. Las plantas que crecen en condiciones de poco estrés suelen tener un contenido de azúcares solubles más altos.

Las plantas de los paisajes mediterráneo y pirenaico presentaron una concentración de azúcares solubles más baja, con valores medios de 48.91 y 29.40 mg/g MS, respectivamente. Este hallazgo sugiere que estas plantas crecen en condiciones de estrés, como la sequía o la salinidad. En la figura 6 se muestra los valores de concentración de azúcar por cada tipo de paisaje.

Figura 6

Concentración de azúcares solubles en hojas de las plantas según tipo de paisaje



Fuente: Elaboración propia con datos de laboratorio

Existe una variación en la concentración de azúcares dependiendo de cada paisaje. Los datos muestran que la acumulación de azúcares fue mayor en las situaciones de más estrés ambiental como el paisaje costero (60.12 mg/g MS), fluvial (63.11 mg/g MS) y mediterráneo (48.91 mg/g MS). La concentración de azúcares resultante obedece a dos procesos: su consumo en el crecimiento y su acumulación para protegerse del estrés. Para el primero, durante el crecimiento Córdoba (2019) indica que el azúcar en las plantas contribuye al desarrollo de la raíz, la floración, el desarrollo del fruto, la germinación del embrión y de la semilla, fotosíntesis y desarrollo de los plástidos. En el segundo, Morales et al., (2018) señala que las concentraciones bajas de azúcar (sacarosa, glucosa y fructuosa) se puede considerar un indicador de la madurez, pero también como reserva frente a situaciones adversas de origen climático.

4. Conclusiones

Las plantas en los paisajes se adaptan fisiológicamente al estrés ambiental, como el exceso de radiación, la salinidad, el déficit hídrico y las condiciones climáticas que pueden ser favorables o desfavorables. El paisaje que ofrece mayores condiciones favorables a las plantas en el área foliar específica, el contenido hídrico, los pigmentos foliares y las proteínas solubles es el mediterráneo. Mientras el paisaje con condiciones desfavorables para las plantas en el área foliar específica, los pigmentos foliares, las proteínas solubles y la concentración de prolina es la fluvial.

Las plantas del paisaje pirenaico presentaron un contenido hídrico de 1.13 g H₂O/gPS, que es un valor normal. Esto indica que las plantas no están estresadas por la falta de agua. Además, la concentración de prolina fue de 3.48 mg/g, que es el valor más bajo de todos los paisajes. Esto sugiere que las plantas están sanas y fotosintéticamente activas. Mientras el área foliar específica fue alta (217,83 cm²/g), lo que indica que las plantas tienen una mayor superficie foliar para capturar la radiación solar, debido al estrés por conseguir mayor luz. Los pigmentos foliares fueron bajos (127,91 mg/m²), lo que sugiere que las plantas son menos saludables y fotosintéticamente menos activas. Las proteínas solubles también fueron bajas (473,44 mg/m²), lo que indica que las plantas tienen menos proteínas disponibles para realizar sus funciones celulares. Los azúcares solubles fueron los más bajos (29,40 mg/g MS), esto debido a que las plantas crecen en condiciones de estrés, como la sequía.

En el paisaje costero, las plantas presentaron los valores más altos de pigmentos foliares (338,77 mg/m²), lo que indica que están sanas y fotosintéticamente activas. Las proteínas solubles también fueron altas (2983,84 mg/m²), lo que sugiere que las plantas tienen proteínas disponibles para realizar sus funciones celulares. Los azúcares solubles fueron de 60,10 mg/g MS, lo que significa que las plantas no están estresadas y crecen en condiciones adecuadas. Mientras el área foliar específica fue alta (185,96 cm²/g), lo que indica que las plantas tienen una mayor superficie foliar para capturar la radiación solar. Sin embargo, el contenido hídrico fue alto (5,36 g H₂O/gPS), lo que sugiere que las plantas están estresadas por la falta de agua. La concentración de prolina también fue alta (10,90 mg/g), esto obedece que las plantas están estresadas y fotosintéticamente muy poco activas.

En el paisaje fluvial, el contenido hídrico fue bajo (1,30 g H₂O/gPS), lo que indica que las plantas no están estresadas por la falta de agua. Los azúcares solubles también fueron altos (63,11 mg/g MS), lo que sugiere que las plantas no están estresadas y crecen en condiciones adecuadas. Mientras el área foliar específica fue alta (147,64 cm²/g), lo que indica que tienen una mayor superficie foliar para capturar la radiación solar. En tanto los pigmentos foliares fueron bajos (48,41 mg/m²), lo que sugiere que las plantas son menos saludables y fotosintéticamente menos activas. Las proteínas solubles también fueron bajas (944,58 mg/m²), lo que indica que las plantas tienen menos proteínas disponibles para realizar sus funciones celulares. La concentración de prolina fue alta (9,01 mg/g), esto se da puesto que las plantas están estresadas y fotosintéticamente no muy activas.

En el paisaje mediterráneo, las plantas presentaron un área foliar específica baja (66,61 cm²/g), lo que indica que tienen una menor superficie foliar para capturar la radiación solar sin mayor estrés. El contenido hídrico fue bajo (1,76 g H₂O/gPS), lo que significa que las plantas no están estresadas por la falta de agua. Los pigmentos foliares y las proteínas solubles también fueron altos (205,04 mg/m² y 1684,22 mg/m², respectivamente), lo que sugiere que las plantas están saludables y fotosintéticamente activas. Mientras la concentración de prolina

fue alta (11,96 mg/g), lo que evidencia que las plantas están estresadas y fotosintéticamente poco activas. Los azúcares solubles también fueron bajos (48,91 mg/g MS), lo que sugiere que las plantas están creciendo en condiciones de estrés, como la sequía.

5. Referencias

- Aroca, R., García-Molina, A., & Medrano, M. J. (2022). Physiological adaptations of plants to nutrient-poor soils. In M. Ashrafi, H. Ashrafi, & M. A. M. Hossain (Eds.), *Plant adaptation to environmental stresses* (pp. 39-58). Springer Nature.
- Ashrafi, M., & Ashrafi, H. (2022). Physiological adaptations of plants to salinity stress. In M. Ashrafi, H. Ashrafi, & M. A. M. Hossain (Eds.), *Plant adaptation to environmental stresses* (pp. 19-38). Springer Nature.
- Aslam, A., Mahmood, A., Ur-Rehman, H., Li, C., Liang, X., Shao, J., Negm, S., Moustafa, M., Aamer, M., & Hassan, M. U. (2023). Plant adaptation to flooding stress under changing climate conditions: Ongoing breakthroughs and future challenges. *Plants (Basel)*, 12(22), 3824. <https://doi.org/10.3390/plants12223824>
- Bellini, A., Bartoli, F., Kumbaric, A., Casalini, R., & Caneva, G. (2024). Evaluation of Mediterranean perennials for extensive green roofs in water-limited regions: A two-year experiment. *Ecological Engineering*, 209, 107399. <https://doi.org/10.1016/j.eco-leng.2024.107399>
- Bradford, M. (1976). A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry*, 72(1-2), 248-254.
- Chauhan, J., Prathibha, M., Singh, P., Choyal, P., Mishra, U. N., Saha, D., Kumar, R., Anuragi, H., Pandey, S., Bose, B., Mehta, B., Dey, P., Dwivedi, K. K., Gupta, N. K., & Singhal, R. K. (2023). Plant photosynthesis under abiotic stresses: Damages, adaptive, and signaling mechanisms. *Plant Stress*, 10, 100296. <https://doi.org/10.1016/j.stress.2023.100296>
- Chen, X., Tao, H., Wu, Y., & Xu, X. (2022). Effects of Cadmium on metabolism of photosynthetic pigment and photosynthetic system in *Lactuca sativa* L. revealed by physiological and proteomics analysis. *Scientia Horticulturae*, 305. <https://doi.org/10.1016/j.SCIENTA.2022.111371>
- Comella, L., Bregler, F., Hager, E., Anys, M., Klueppel, J., Rupitsch, S., Werner C., & Woias, P. (2022). Estimation of Leaf Area Index with a Multi-Channel Spectral Micro-Sensor for Wireless Sensing Networks. *Sensors*, 22(13), 2-18. <https://www.mdpi.com/1424-8220/22/13/5048/pdf?version=1657008118>
- Córdoba, E. (2019). *Estudio del efecto de los azúcares en las plantas*. https://www.uaem.mx/estudiantes-y-egresados/servicio-social/files/azucare_plantas.pdf
- Díaz, P., Borsani, O., & Monza, J. (1999). ACUMULACION DE PROLINA EN PLANTAS EN RESPUESTA AL ESTRES OSMOTICO . *Agrociencia* , 3(1), 1-10. <http://www.acuedi.org/ddata/5119.pdf>
- Emami, Z., Barker, A., & Hashemi, M. (2024). Physiology of medicinal and aromatic plants under drought stress. *The Crop Journal*, 12(2), 330-339. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2023.12.003>
- FAO. (2022). *El Manejo de Suelos Afectados por Salinidad*. Portal de Suelos de La FAO | Organización de Las Naciones Unidas Para La Alimentación y La Agricultura. <https://www.fao.org/soils-portal/soil-management/manejo-de-suelos-problematicos/suelos-afectados-por-salinidad/es/>

- Galeano, E., Vasconcelos, T., de Oliveira, P., & Carrer, H. (2019). Physiological and molecular responses to drought stress in teak (*Tectona grandis* L.f.). *PLoS ONE*, 14(9), 1–18. <https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0221571>
- García, C., Pérez, J., & López, M. (2023). Pigmentos foliares y su importancia en la fotosíntesis. *Revista de Botánica Tropical*, 41(1), 1-10.
- García-Molina, A., & Medrano, M. J. (2019). Adaptations of Mediterranean plants to drought. *Frontiers in Plant Science*, 10, 1413. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01413>
- Gómez, J., Hernández, K., & Martínez, L. (2018). Papel de la prolina en la resistencia a las enfermedades en plantas. *Journal of Plant Production*, 27(1), 1-10.
- Gómez, L., & Sánchez-Puertas, M. (2022). Área foliar específica: una herramienta para la evaluación de la respuesta de las plantas a la sequía. *Biological Research*, 65(1), 1-10.
- Gómez, P., Hernández, Q., & Martínez, R. (2021a). Ecología de plantas en los Pirineos. *Journal of Plant Physiology*, 244, 1-10. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/35146815/>
- Gómez, P., Hernández, Q., & Martínez, R. (2021b). Regulación de la síntesis de proteínas en plantas. *Journal of Plant Physiology*, 244, 1-10. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/35146815/>
- Huang, R., Tian, Q., Zhang, Y., Wu, Y., Li, Z., Tang, Z., & Zhou, A. (2022). Response of Leaf Functional Traits of Landscape Plants to Urban Green Space Environment in Lanzhou, China. *Forests*, 13(5), 2–19. <https://doi.org/10.3390/F13050682>
- Katel, S., Yadav, S., Oli, S., Adhikari, R., & Shreeya, S. (2023). Exploring the potential of *Salicornia*: A halophyte's impact on Agriculture, the Environment, and the Economy. *Pervuvian Journal of Agronomy*, 7(3), 220-238. <https://doi.org/10.21704/pja.v7i3.1991>
- Krayem, M., El Khatib, S., Hassan, Y., Deluchat, V., & Labrousse, P. (2021). In search for potential biomarkers of copper stress in aquatic plants. *Aquatic Toxicology*, 239, 105952. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2021.105952>
- Landi, M., Zivcak, M., Sytar, O., Brestic, M., & Allakhverdiev, S. (2020). Plasticity of photosynthetic processes and the accumulation of secondary metabolites in plants in response to monochromatic light environments: A review. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics*, 1861(2), 148131. <https://doi.org/10.1016/j.bbabbio.2019.148131>
- Lichtenthaler, H. (1987). Chlorophylls and Carotenoids: Pigments of Photosynthetic Biomembranes. *Methods in Enzymology*, 148(C), 350–382. [https://doi.org/10.1016/0076-6879\(87\)48036-1](https://doi.org/10.1016/0076-6879(87)48036-1)
- López, D., Pérez, E., & García, F. (2020). Funciones de los azúcares solubles en plantas. *Journal of Plant Biochemistry*, 85(1), 1-10. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/35146815/>
- Malekzadeh, S., Esmailizadeh, M., Roosta, H., Dąbrowski, P., Telesiński, A., & Kalaji, H. (2022). Supplemental light application can improve the growth and development of strawberry plants under salinity and alkalinity stress conditions. *Scientific Reports*, 12(1), 1–13. <https://www.nature.com/articles/s41598-022-12925-8>
- Mareri, L., Parrotta, L., & Cai, G. (2022). Environmental Stress and Plants. *International Journal of Molecular Sciences*, 23(10). <https://doi.org/10.3390/IJMS23105416>
- Morales, D., Mora, R., Salinas, Y., Rodríguez, J., Colinas, M., & Lozoya, H. (2018). Crecimiento y contenido de azúcares de tubérculo de papa en cuatro estados de madurez en condiciones de invernadero. *Revista Chapingo. Serie Horticultura*, 24(1), 53–67. <https://doi.org/10.5154/R.RCHSH.2016.11.029>
- Ngoc, T., Thi, H., Thi, L., Thi, T., Cao, N., & Quyet, T. (2022). Genomic and physiological traits provide insights into ecological niche adaptations of mangrove endophytic *Streptomyces parvulus* VCCM 22513. *Annals of Microbiology* 2022 72:1, 72(1), 1–15. <https://doi.org/10.1186/S13213-022-01684-6>

- Paquin, R., & Lechasseur, P. (1979). Observations sur une méthode de dosage de la proline libre dans les extraits de plantes. *Canadian Journal of Botany*, 57(18), 1851–1854. <https://doi.org/10.1139/B79-233>
- Plant and Soil Sciences. (2022). *Importancia de las Proteínas | Inhibidores de la Síntesis de Aminoácidos Aromáticos - passel*. Plant and Soil Sciences. <https://passel2.unl.edu/view/lesson/9a49f4ad2e86/2>
- Sánchez, A., Rodríguez, B., & Fernández, C. (2022a). Área foliar específica y su relación con la productividad en plantas. *Biological Research*, 65(1), 1-10. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/35146815/>
- Sánchez, A., Rodríguez, B., & Fernández, C. (2022b). La influencia de los pigmentos foliares en la resistencia de las plantas al estrés abiótico. *Biological Research*, 65(1), 1-10.
- Sánchez, M. (2020). Proline does not quench singlet oxygen: Evidence to reconsider its protective role in plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, 64, 80–83. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2012.12.017>
- Smith, W. K., & Hinckley, T. M. (2011). *Plant adaptation to environmental stresses*. Academic Press.
- Valverde, J., & Arias, D. (2020). Efectos del estrés hídrico en crecimiento y desarrollo fisiológico de *Gliricidia sepium* (Jacq.) Kunth ex Walp. *Colombia Forestal*, 23(1), 20–34. <https://doi.org/10.14483/2256201X.14786>
- Weerapong, S., Siriphong, S., Nathalang, A., Yajun, C., & Domec, J. (2022). Variations in leaf water status and drought tolerance of dominant tree species growing in multi-aged tropical forests in Thailand. *Scientific Reports 2022 12:1*, 12(1), 1–13. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-10988-1>
- Wenjun, Q., Jianhui, H., Xinfu, Z., Lei, Z., Yu, W., & Zhao, T. (2018). Response of tea plants to drought stress. *Stress Physiology of Tea in the Face of Climate Change*, 63–81. https://doi.org/10.1007/978-981-13-2140-5_4/COVER
- Wheatherley, P. E. (1970). The Measurement of Water in Soils. *Soil Science Society of America Journal*, 34(2), 350-354. doi:10.2136/sssaj1970.03425995003400020004x
- Yemm, E., & Willis, A. (1954). The estimation of carbohydrates in plant extracts by anthrone. *Biochemical Journal*, 57(3), 514. <https://doi.org/10.1042/BJ0570508>
- Zhang, Z. Y., Wang, X. L., Zhang, J., Zhao, J., y Li, Y. X. (2021). Phenotypic plasticity of protein content in leaves of *Arabidopsis thaliana* under different nutrient conditions. *Plant Physiology and Biochemistry*, 167, 111878. doi:10.1016/j.plaphy.2021.111878
- Zhang, Z. Y., Wang, X. L., Zhang, J., Zhao, J., y Li, Y. X. (2023). Influence of light intensity on the protein content of leaves in tomato plants. *Journal of Plant Physiology*, 230(1), 108817. doi:10.1111/jplp.14817
- Zhao, W., Liu, L., Shen, Q., Yang, J., Han, X., Tian, F., & Wu, J. (2020). Effects of Water Stress on Photosynthesis, Yield, and Water Use Efficiency in Winter Wheat. *Water*, 12(8), 2127. <https://doi.org/10.3390/w12082127>
- Zihui, Z., Xiaojiao, X., Xiao, L., Xianya, D., Xiuxiu, D., Shaoming, W., & Xiaozhen, P. (2022). Effects of silicon application on leaf structure and physiological characteristics of *Glycyrrhiza uralensis* Fisch. and *Glycyrrhiza inflata* Bat. under salt treatment. *BMC Plant Biology*, 22(1), 409. <https://doi.org/10.1186/S12870-022-03783-7>