

CONTROL EDAFICO DE LA RESPUESTA AL INCREMENTO DEL CO₂ AMBIENTAL EN *Festuca arundinacea* Schreb

Raúl Jaramillo¹ y Jonathan Lynch²

RESUMEN

Se espera que el CO₂ atmosférico continúe aumentando en las próximas décadas, con múltiples consecuencias en el clima y la productividad de las plantas en todo el mundo. A pesar de la numerosa investigación relacionada con este fenómeno, muy poco se ha hecho para tratar de incorporar la variabilidad edáfica y los efectos simultáneos de deficiencias o toxicidades minerales en este tipo de estudios. En este ensayo se cultivó la gramínea de tipo C3 *Festuca arundinacea* Schreb. en 13 tipos de suelo, más un control de alta fertilidad. Los suelos representan a 10 órdenes taxonómicos de acuerdo a la clasificación americana. Las plantas crecieron con una concentración de CO₂ ambiental normal (400 ppm) o elevada (800 ppm). En el control de alta fertilidad y en el alfisol –suelo de fertilidad balanceada- se registraron incrementos significativos en la biomasa con el aumento en CO₂, mientras que en los restantes tratamientos las diferencias en biomasa entre los niveles de CO₂ no fueron significativas. La concentración de nitrógeno foliar se redujo significativamente en el control y el alfisol, probablemente como consecuencia de una dilución con mayor biomasa; simultáneamente se observaron incrementos del N foliar en el andisol y el aridisol. Las concentraciones de P y K en la hoja se redujeron en el control y el alfisol con CO₂ elevado; en el resto de tratamientos la respuesta fue variable con reducciones o acumulaciones relacionadas con el crecimiento de la biomasa y la disponibilidad de cada elemento en el suelo. La acumulación de carbohidratos no estructurales (CNS) fue máxima en el control, tanto para CNS de alto como bajo peso molecular. La respuesta en el resto de tratamientos presentó tendencias variables con acumulación de CNS de bajo peso molecular en el alfisol y en menor grado en uno de los oxisoles y el aridisol, en tanto que los carbohidratos de alto peso molecular aumentaron en el ultisol, otro tipo de oxisol, el molisol y el andisol. Entre todos los tratamientos el andisol -de alto contenido de nitrógeno, pero deficiente en fósforo- fue el tratamiento con la fotosíntesis más elevada con CO₂ elevado; el inceptisol, deficiente en varios elementos, fue el de menor valor. Un análisis de componentes principales con rotación ortogonal, combinando todas las variables medidas, identificó como significativos el efecto de la saturación de bases, la acidez del suelo, la disponibilidad de fósforo y potasio y el incremento de la fotosíntesis con CO₂ elevado. Estos factores explicaron en su orden el 33, 28, 13 y 12% de la variabilidad experimental. Al mostrar esta gama de respuestas complejas, específicas al tipo de suelo, resaltamos la importancia de considerar los factores edáficos y la variabilidad del suelo en la evaluación de la respuesta de los agro-ecosistemas al cambio global.

ANTECEDENTES

Se ha convertido en un lugar común, el mencionar el continuo aumento de la concentración de CO₂ atmosférico y las consecuencias en el cambio climático global (IPCC, 2007). Actualmente grandes esfuerzos se llevan adelante en todo el mundo para entender los alcances y las respuestas de los agro-ecosistemas a dicho cambio y sus distintos componentes. En los últimos años se ha incrementado mucho la investigación dirigida a entender los efectos del incremento del CO₂ en la fisiología vegetal (literatura revisada p. ej. en Korner, 2006; Ziska y Bunce, 2006; Ziska y Bunce, 2007).

La respuesta más frecuentemente mencionada en la literatura sugiere un aumento de la producción con un aparente incremento en la eficiencia del uso del nitrógeno y el agua a medida que aumenta el CO₂ atmosférico. Este efecto es especialmente importante en las plantas de metabolismo C3 (Woodward et

¹ International Plant Nutrition Institute – PNI. Northern Latin America Program.
Correo electrónico: rjaramillo@ipni.net

² Horticulture Department, The Pennsylvania State University.

al., 1991; Poorter and Perez-Soba, 2001). Pero aunque esta respuesta es cierta y comprobada en plantas libres de estrés, la respuesta en condiciones reales depende de varios factores medioambientales. Entre los más importantes se cuenta la disponibilidad de nutrientes en el suelo (Diaz et al., 1993; BassirRad et al., 2001; Lynch y St. Clair, 2004). Aunque se han realizado varios trabajos de investigación relacionando la deficiencia de N y en menor grado de P al cambio en la concentración del CO₂ ambiental (van Noordwijk et al., 1998; Gifford et al., 2000; Gifford, 2004). Se debe notar también la casi nula investigación de los efectos de la variabilidad del suelo y las características edáficas en la respuesta al incremento de CO₂ (Lynch y St. Clair 2004). Por ejemplo, la búsqueda de artículos publicados en la base del “Thomson Web of Knowledge”® con nombres propios de ordenes de suelo (sistema Americano) produce cerca de 6.500 resultados; la búsqueda de “Elevated CO₂” produce alrededor de 10.000 artículos. Sin embargo la combinación de los términos de búsqueda apenas arroja 7 resultados³. El presente estudio pretende describir las potenciales interacciones en el crecimiento y fisiología de la gramínea de metabolismo C3 *Festuca arundinaceae* Schreb., causadas por el incremento del CO₂ atmosférico en conjunto con la variabilidad en la fertilidad natural y propiedades inherentes de 13 tipos diferentes de suelo.

METODOS

Se coleccionaron muestras de suelos en Puerto Rico, Ecuador y los Estados Unidos (Alaska), en lo posible se trató de evitar zonas con uso agrícola o que hayan recibido enmiendas o fertilizantes recientemente (Tabla 1). Los suelos fueron secados al aire y tamizados para evitar rocas o material orgánico grueso. Se llenaron 8 macetas de 500 ml de capacidad con cada tipo de suelo. A continuación se regó a las macetas con agua destilada y se sembraron alrededor de 20 semillas de *Festuca arundinacea* Schreb. La irrigación durante todo el experimento se realizó manualmente con agua destilada. Adicionalmente se preparó un tratamiento control con una mezcla comercial para crecimiento de plantas en invernadero (Sunshine Mix No. 3, SunGro Horticulture, Bellevue, Washington USA) suplementado con 3 g por maceta de Osmocote 14-14-14 (NPK; Scotts Miracle-Gro, Ohio USA). Las macetas se colocaron aleatoriamente en reactores de mezcla continua de aire (“CSTR”, según el acrónimo en inglés) (Heck et al., 1975). Los reactores contaron con un abanico en la parte superior para asegurar una mezcla homogénea del aire y con ductos de salida de aire provistos de ventiladores de 12 V para permitir una salida del aire continua hacia el exterior. Válvulas independientes para cada CSTR controlaron el flujo de CO₂ puro proveniente de tanque de gas comprimido y los niveles de CO₂ ambiental (400 ppm) o elevado (800 ppm) se controlaron manualmente. Los reactores se encontraban en un invernadero con control de temperatura en Pennsylvania, USA (40°85’N; 77°83’O). La concentración de CO₂ se monitoreó con un sistema de análisis infrarrojo de gases (IRGA) Li-6262 (Li-Cor Biosciences, Lincoln, Nebraska USA) el cual era parte de un sistema automático que monitoreaba además temperatura, humedad y radiación fotosintéticamente activa (PAR) en cada CSTR.

Se midió la fotosíntesis a nivel de lámina foliar con un sistema IRGA Li-6400 (Li-Cor Biosciences, Lincoln, Nebraska USA) y se midieron además los contenidos de carbohidratos no estructurales (‘CNS’) siguiendo el método de Hendrix (1993). Se colectó además datos de la producción de biomasa (peso seco) seis semanas después de la siembra y de los contenidos de N, P, K, Ca, Mg, Mn, Fe, Cu, B, Al, Zn y Na analizados con un espectrofotómetro de inducción (Varian Inc, Palo Alto, California USA).

Los datos se analizaron en diseño factorial de parcela dividida completamente al azar. Se consideró para el análisis a cada pareja de CSTR vecinas con CO₂ normal y elevado como una repetición con el factor de concentración de CO₂ como el factor de la parcela principal y los tratamientos de suelo como sub-parcela. Adicionalmente, un análisis de componentes principales con rotación ortogonal se llevó adelante, procurando asociar los factores de química del suelo, respuesta fisiológica, crecimiento y

³ Búsqueda realizada en Septiembre 12 del 2008 con cobertura desde 1900 hasta esta fecha.

concentración de minerales. El análisis estadístico se llevó adelante con el paquete de SAS versión 9.1 (SAS Institute, Cary, North Carolina USA).

RESULTADOS Y DISCUSION

La biomasa aumento significativamente en el control de alta fertilidad y en el Alfisol, con el incremento en CO₂ ambiental; lo que marcó un comportamiento contrastante de estos dos tratamientos en relación al resto de los suelos en los que se produjeron incrementos leves o un decremento no significativo para el Andisol (Figura 1). De manera simultánea la concentración foliar de nitrógeno disminuyó en el control y el Alfisol, probablemente como consecuencia de una dilución del N causada por el incremento en biomasa, este efecto se ha mencionado con frecuencia en la literatura (Poorter y Perez-Soba, 2001). En los otros suelos se produjo un cambio no significativo, lo que se puede considerar esperado dado el cambio mínimo en biomasa, o un incremento de la concentración foliar de N, lo que sugiere una mayor captación del N en el suelo, que no se ve complementada por un incremento en la biomasa. Esto último fue visible y significativo en el Andisol y el Oxisol originario de Ecuador (Figura 2).

La concentración de fósforo y potasio se vio disminuida en el control, de modo similar al caso del nitrógeno, pero los patrones en el resto de tratamientos tuvieron una muy variada expresión. Por ejemplo, en el caso del Andisol –en donde el nitrógeno foliar aumentó un 200% - se presentó una reducción del fósforo del 50% en relación al nivel de CO₂ normal. De todos los tratamientos, el de menor concentración de K fue el spodosol, el cual presentó así mismo un elevado nivel de sodio en la hoja. La festuca es una planta tolerante a la salinidad, pero probablemente con nivel elevado de sodio se puede producir una deficiencia de potasio con consecuencias negativas.

Las mediciones de fotosíntesis y de la producción y acumulación de carbohidratos no estructurales presentaron cierta relación. Por ejemplo, en el control de alta fertilidad, se acumularon los CNS de alto y bajo peso molecular con el aumento en CO₂ ambiental. En el control el nivel de fotosíntesis fue el segundo más alto igualmente. Contrastantemente, el spodosol no acumuló CNS de alto peso molecular, pero sí los de bajo peso molecular (almidón y sucrosa respectivamente). Esto parece confirmar un desequilibrio en el metabolismo de los azúcares, probablemente relacionado a la deficiencia de K discutida anteriormente.

La gran cantidad de variables y la complejidad en las interacciones puede ser analizada acoplando todas las variables en un estudio de componentes principales. En este tipo de análisis se pretende relacionar las variables con mayor correlación en dos “planos” de respuesta para separar las que tengan comportamientos contrastantes. En este caso se agruparon las variables de suelo (características químicas), fisiológicas (CNS y fotosíntesis), más la respuesta en crecimiento y concentración de minerales en los dos niveles de CO₂ ambiental. La respuesta obtenida sugiere un importante efecto de la disponibilidad de bases en el crecimiento (Ca y Mg especialmente), a continuación el segundo componente de respuesta sugiere una interacción entre la acidez del suelo y el tenor del nitrógeno foliar. Se destaca en este caso el Andisol y el oxisol recolectado en Ecuador por la acumulación de N, en contraste con el control y la respuesta mencionada como esperada en la literatura (Poorter and Perez-Soba, 2001). El tercer componente relaciona los niveles de potasio y fósforo con la producción de CNS, ambos elementos son fundamentales en los procesos de producción y almacenamiento de carbohidratos y en los ciclos de uso de la energía. Finalmente, el componente que relaciona el incremento de la fotosíntesis con el aumento del CO₂ ambiental mostró una clara separación de los valores en CO₂ normal versus elevado, con incrementos aparentes de mayor magnitud en ciertos suelos (Andisol, Ultisol) y con una mayor diferencia entre los valores de fotosíntesis con alto CO₂ (Figura 3).

La gran cantidad de interacciones y respuestas individuales de ciertos suelos sugiere un nivel de complejidad que debe empezar a ser estudiado y considerado en los estudios enfocados al cambio

climático mundial. Es de especial importancia para los países del trópico en tanto las respuestas de las plantas en la zona pueden ser drásticamente diferentes a las anticipadas por estudios en zonas templadas.

BIBLIOGRAFIA

- BassiriRad, H., V. P. Gutschick, et al. (2001). "Root system adjustments: regulation of plant nutrient uptake and growth responses to elevated CO₂." *Oecologia* 126(3): 305-320.
- Bunce, J. A. (2004). "Carbon dioxide effects on stomatal responses to the environment and water use by crops under field conditions." *Oecologia* 140(1): 1-10.
- Diaz, S., J. P. Grime, et al. (1993). "Evidence Of A Feedback Mechanism Limiting Plant-Response To Elevated Carbon-Dioxide." *Nature* 364(6438): 616-617.
- Gifford, R. M. (2004). "The CO₂ fertilising effect - does it occur in the real world? The International Free Air CO₂ Enrichment (FACE) Workshop: Short- and long-term effects of elevated atmospheric CO₂ on managed ecosystems, Ascona, Switzerland, March 2004." *New Phytologist* 163(2): 221-225.
- Gifford, R. M., D. J. Barrett, et al. (2000). "The effects of elevated CO₂ on the C: N and C: P mass ratios of plant tissues." *Plant and Soil* 224(1): 1-14.
- Heck, W. W., R. B. Philbeck, et al. (1975). *A Continuous Stirred Tank Reactor (CSTR) System for Exposing Plants To Gaseous Contaminants: Principles, Specifications, Construction and Operation*. New Orleans, LA, USDA-ARS.
- Hendrix, D. L. (1993). "Rapid Extraction And Analysis Of Nonstructural Carbohydrates In Plant-Tissues." *Crop Science* 33(6): 1306-1311.
- IPCC (2007). *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment*. Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- Korner, C. (2006). "Plant CO₂ responses: an issue of definition, time and resource supply." *New Phytologist* 172(3): 393-411.
- Lynch, J. P. and S. B. St Clair (2004). "Mineral stress: the missing link in understanding how global climate change will affect plants in real world soils." *Field Crops Research* 90(1): 101-115.
- Poorter, H. and M. Perez-Soba (2001). "The growth response of plants to elevated CO₂ under non-optimal environmental conditions." *Oecologia* 129(1): 1-20.
- Soil Survey Staff (2006). *Keys to Soil Taxonomy*. Washington, DC, USDA-Natural Resources Conservation Service.
- van Noordwijk, M., P. Martikainen, et al. (1998). "Global change and root function." *Global Change Biology* 4(7): 759-772.
- Woodward, F. I., G. B. Thompson, et al. (1991). "The Effects Of Elevated Concentrations Of Carbon-Dioxide On Individual Plants, Populations, Communities And Ecosystems." *Annals Of Botany* 67: 23-38.
- Ziska, L. H. and J. A. Bunce (2006). *Plant responses to rising atmospheric carbon dioxide. Plant growth and climate change*. J. I. L. Morison and M. D. Morecroft. Oxford, UK, Blackwell Publishing.
- Ziska, L. H. and J. A. Bunce (2007). "Predicting the impact of changing CO₂ on crop yields: some thoughts on food." *New Phytologist* 175(4): 607-617.

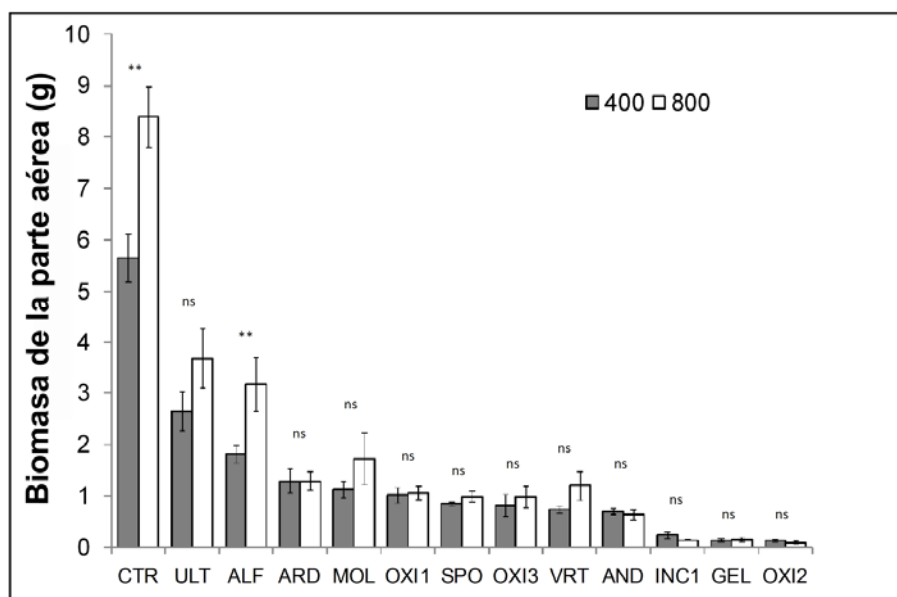


Figura 1. Producción de biomasa aérea de *Festuca arundinacea* Schreb. (g MS) de 12 suelos más un control de alta fertilidad con CO₂ normal (400 ppm) y elevado (800 ppm). NS = sin diferencias significativas entre niveles de CO₂; ** = Diferencias altamente significativas entre los niveles de CO₂. Los códigos de los tipos de suelo se pueden encontrar en la Tabla 1.

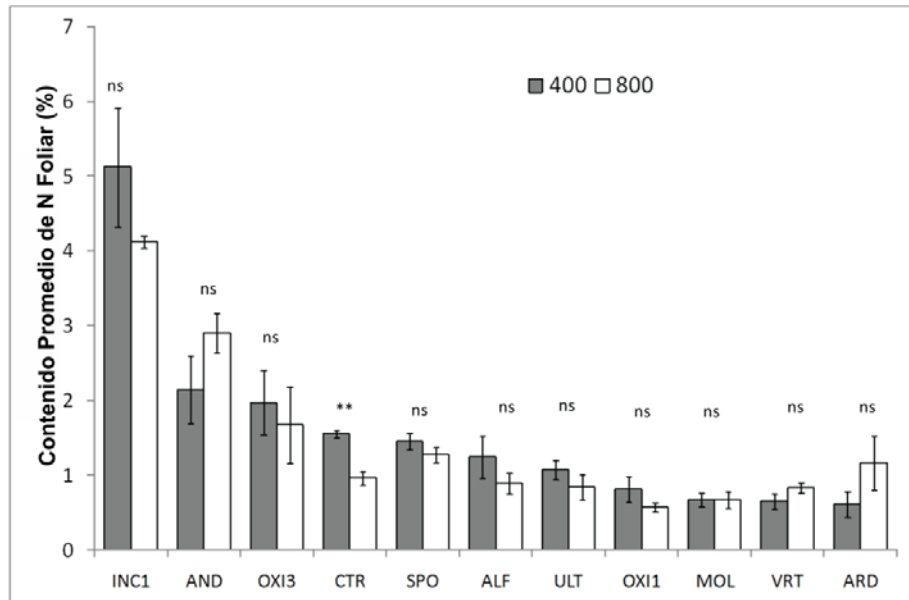


Figura 2. Concentración de nitrógeno foliar (%) en *Festuca arundinacea* Schreb. En de 10 suelos más un control de alta fertilidad con CO₂ normal (400 ppm) y elevado (800 ppm). NS = sin diferencias significativas entre niveles de CO₂; ** = Diferencias altamente significativas entre los niveles de CO₂. Los códigos de los tipos de suelo se pueden encontrar en la Tabla 1. Nótese el descenso en alto CO₂ en muchos suelos y el comportamiento contrario en el Andisol y el Aridisol

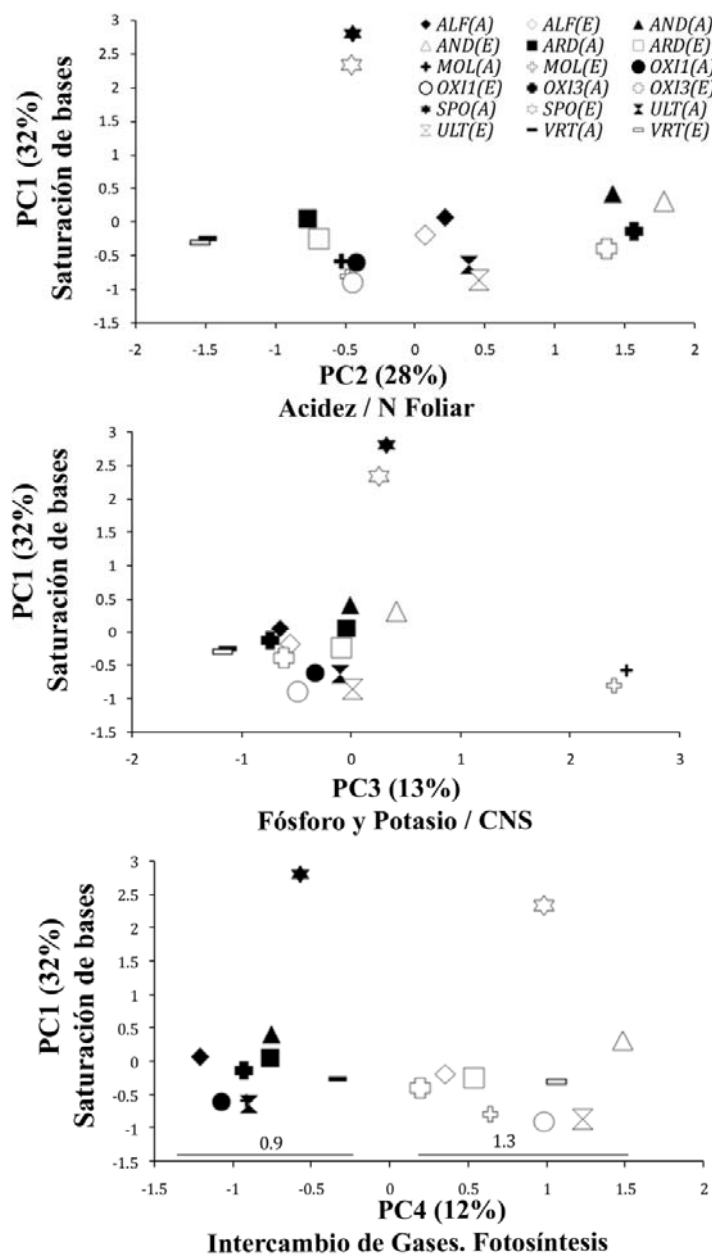


Figura 3. Componentes principales con rotación ortogonal y el porcentaje de variabilidad (en paréntesis) explicado en la respuesta de *Festuca arundinacea* Schreb. en CO₂ elevado ('E', símbolos abiertos) y bajo ('A', símbolos en negro) para 9 suelos. Nótese la separación en la respuesta del spodosol frente a la saturación de bases y la diferencia entre alto y bajo CO₂ con el componente cuatro (PC4), relacionado al incremento de la fotosíntesis con CO₂ elevado.

Tabla 1. Origen, clasificación, características químicas y textura de los suelos utilizados en el estudio de la respuesta al incremento del CO₂ atmosférico en *Festuca arundinacea* Schreb.

Soil ID	Orden Sistema US	Suborden de suelo	País de origen ¹	pH	Fósforo (ppm)	N Total (%)	K (ppm)	Mg (ppm)	Ca (ppm)	Zn (ppm)	Cu (ppm)	S (ppm)	Arcilla %	Limo %	Arena %
ALF	Alfisol	Udalf	PR	6.4	7	0.33	210	147	2065	3.6	4.4	46	15.3	22.3	62.3
AND	Andisol	Aquand	EC	5.4	12	0.47	148	73	439	3.7	5.9	29.3	1.06	28.4	70.5
ARD	Aridisol	ND	EC	7.9	71	0.09	182	633	2582	4.2	9.4	36.2	8.06	41.5	50.4
INC1	Inceptisol	Tropept	EC	5.6	7	0.07	86	168	768	3.5	3.1	19.6	0.45	5.46	94.1
INC2	Inceptisol	Udept	PR	4.7	1	0.05	84	17	120	0.3	3.8	216	ND	ND	ND
GEL	Gelisol	ND	AK	7.7	9	0.19	50	164	5490	ND	ND	ND	12.1	59.7	28.2
MOL	Mollisol	Ustoll	PR	7.5	200	0.16	689	497	5001	4.5	10.2	22.4	30.1	31.4	38.5
OXI1	Oxisol	Ustox	PR	7.7	11	0.21	280	124	2987	1.7	5.2	17.7	26.0	29.2	44.8
OXI2	Oxisol	Udox	PR	5.2	1	0.15	44	57	189	0.7	1.4	285	4.1	11.6	84.3
OXI3	Oxisol	ND	EC	5.8	9	0.26	28	52	522	1.4	2	18.9	13.0	29.1	57.9
SPO	Spodosol	Orthod	PR	7.3	20	0.19	33	125	3566	19.4	13.6	29.5	1.56	11.1	87.3
ULT	Ultisol	Humult	PR	5.4	14	0.29	545	225	1248	2.6	6.4	44.3	20.8	33.2	46.1
VRT	Vertisol	Ustert	PR	6.8	10	0.15	150	1737	5016	1.4	8	23.3	22.9	29.7	47.4

1) PR = Puerto Rico; EC = Ecuador; AK =Alaska (United States); ND = No disponible