



S. Matesanz^{1*}, F. Valladares^{1,2}

¹Área de Biodiversidad y Conservación, Departamento de Biología y Geología, Universidad Rey Juan Carlos, Tulipán, s/n, 28933, Móstoles, Spain

²Departamento de Biogeografía y Cambio Global, Museo Nacional de Ciencias Naturales. MNCN, CSIC. Serrano 115 bis, 28006 Madrid, Spain

*Correo electrónico: silvia.matesanzgarcia@gmail.com

25

El papel de la plasticidad fenotípica en la respuesta de la vegetación mediterránea al cambio climático

Resultados

- La plasticidad fenotípica puede amortiguar los cambios ambientales a lo largo del ciclo de vida de una planta, y permitir la colonización de diferentes hábitats.
- A pesar de las constricciones del clima mediterráneo en la expresión de la plasticidad, numerosas plantas mediterráneas expresan plasticidad fenotípica y tienen potencial para producir nuevas normas de reacción.
- Sin embargo, la plasticidad fenotípica no sólo difiere entre especies y poblaciones, sino también entre rasgos funcionales y factores ambientales.
- Existe particularmente poca información sobre el valor adaptativo de la plasticidad, sus costes y constricciones y su expresión trans-generacional

Contexto

Debido a su alta diversidad biológica, los ecosistemas mediterráneos han sido reconocidos como puntos de concentración de biodiversidad y como objetivo primordial para la conservación (Cowling et al. 1996, Lavorel et al. 1998). Los ecosistemas mediterráneos se definen y configuran por el clima, que cambia de manera acelerada. Las predicciones de cambio climático en la región mediterránea incluyen un aumento de las temperaturas medias y una reducción de la precipitación, particularmente en la época estival, además de una mayor variabilidad e incertidumbre y un aumento en la frecuencia de eventos climáticos extremos como olas de calor y sequías (Gao et al. 2006, Hoerling et al. 2011, IPCC 2012, 2013). Además del cambio climático, las regiones mediterráneas están sujetas a otros factores como los cambios de uso del suelo,

nitrificación, etc. que a su vez pueden interactuar con los cambios en el clima. Por la prevalencia de múltiples factores o motores de cambio global (ver glosario) en estas regiones, y las incertidumbres de los impactos de las numerosas interacciones entre ellos, se espera que el cambio climático (así como otros motores de cambio global) tenga un efecto significativo en los ecosistemas mediterráneos (Lavorel et al. 1998, Sala et al. 2000, Matesanz et al. 2009, Matesanz & Valladares 2013).

Por estos motivos, la capacidad de tolerar condiciones ambientales nuevas y además cambiantes y sobrevivir a ellas es esencial para las plantas mediterráneas. Las plantas de ambientes mediterráneos poseen síndromes de rasgos funcionales (ver glosario) y adaptaciones distintivas que les pueden ayudar a tolerar el estrés ambiental. Por ejemplo, muchas plantas mediterráneas son perennifolias y esclerófilas, rasgos que se han asociado en numerosas ocasiones con la tolerancia a la sequía y la baja disponibilidad de recursos (Salleo & Nardini 2000; Valladares et al. 2000; Mooney et al. 2001). Además, las plantas mediterráneas presentan adaptaciones a nivel morfológico, fisiológico y anatómico, como un alto uso eficiente del agua y pigmentos fotoprotectores (Gulías et al. 2002, Hernandez et al. 2004). Estas adaptaciones pueden proporcionar cierta resiliencia (ver glosario) a las plantas de ambientes mediterráneos para enfrentarse al cambio climático.

Además de las adaptaciones mencionadas, las especies de plantas mediterráneas pueden presentar diversas respuestas frente al cambio climático. En primer lugar, pueden migrar a zonas donde las condiciones ambientales sean más favorables (Hampe & Petit 2005, Jump & Peñuelas 2005), lo que no siempre es posible debido por ejemplo a la fragmentación del hábitat, los requerimientos edáficos, a sistemas dispersión de las semillas poco eficaces o a barreras geográficas

y altitudinales (Figura 1). Segundo, las especies mediterráneas pueden aclimatarse y, en último lugar, adaptarse, a las nuevas condiciones ambientales a través de la plasticidad fenotípica, es decir, la capacidad de un genotipo (o población/especie) de expresar un fenotipo distinto en función del ambiente (Sultan 1995, Matesanz et al. 2010; Figura 2). Por último, las plantas mediterráneas pueden evolucionar a través de la selección natural (Parmesan 2006, Ghalambor et al. 2007; Figura 1). La importancia relativa de estas diferentes respuestas en cada especie dependerá de una variedad de factores tales como la intensidad y dirección del cambio ambiental, el tipo de rasgos de historia de vida, la variabilidad genética de las poblaciones de una especie y las interacciones entre especies (Matesanz et al. 2010, Nicotra et al. 2010; Figura 3).

Numerosos estudios observacionales y manipulativos han puesto de manifiesto algunas de estas respuestas y han demostrado los efectos del cambio climático sobre la vegetación mediterránea (ver Thuiller et al. 2005, Jump et al. 2006, Matesanz et al. 2009). Aunque varios estudios han documentado los cambios de distribución en especies mediterráneas (ver por ejemplo Peñuelas & Boada 2003), poco se sabe sobre el valor adaptativo de la plasticidad en rasgos funcionalmente importantes para las plantas mediterráneas. Además, el conocimiento sobre el potencial evolutivo de las plantas mediterráneas para desarrollar nuevas normas de reacción (plasticidad adaptativa) es escasa, a pesar de sus implicaciones para la persistencia de las especies en un contexto de cambio climático (Crispo et al. 2010, Shaw & Etterson 2012).

Figura 1

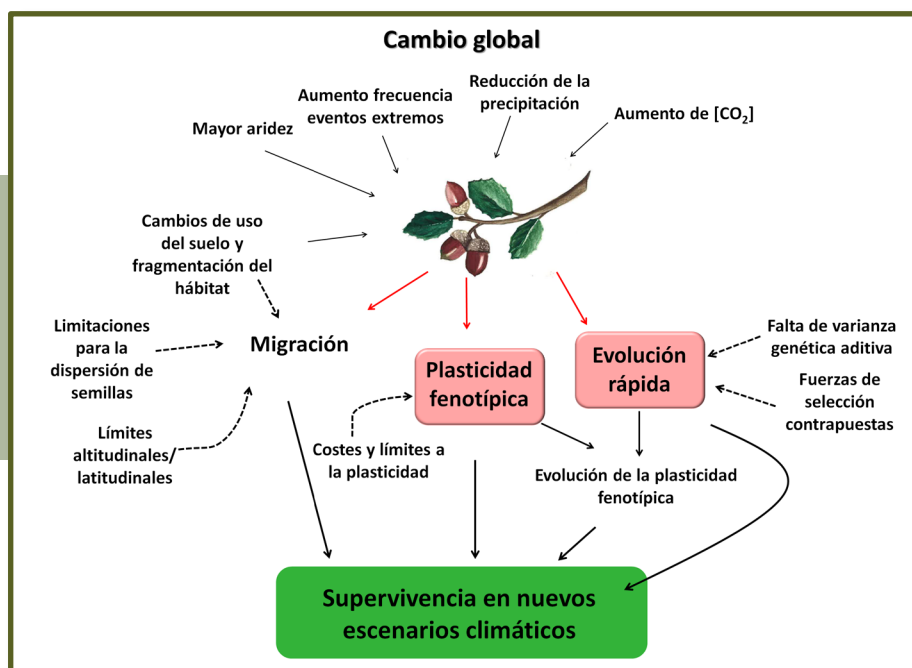


Figura 1. Efectos de los motores de cambio sobre las plantas mediterráneas y sus posibles respuestas. Flechas dirigidas a la planta representan motores de cambio que afectan a las plantas mediterráneas. Flechas hacia el exterior de la planta indican posibles respuestas para hacer frente los motores de cambio. Las flechas discontinuas representan limitaciones en las respuestas.

Fuente: Elaborado a partir de Matesanz & Valladares (2013).

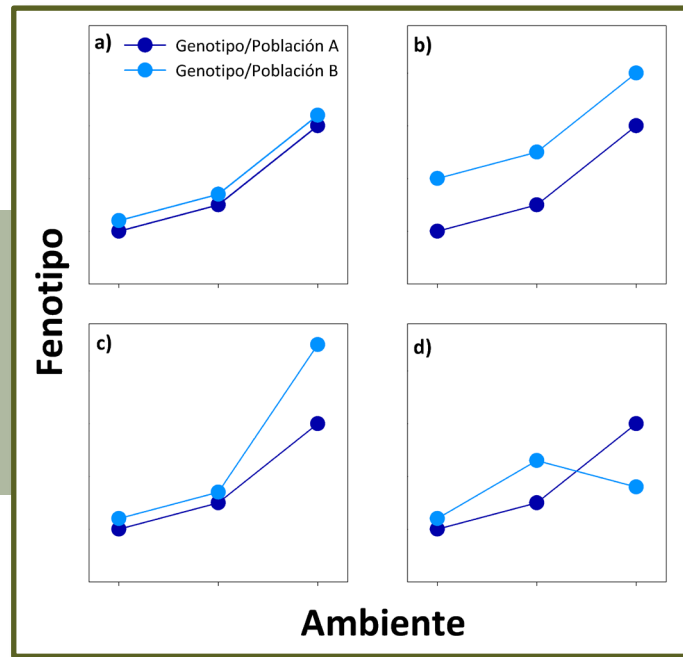
En este trabajo revisamos las respuestas documentadas de plantas mediterráneas ante el cambio climático, centrándonos específicamente en las respuestas plásticas. En primer lugar revisamos los estudios centrados en la expresión de la plasticidad fenotípica de plantas mediterráneas como respuesta a escenarios de cambio climático y en particular en aquellos donde la plasticidad es adaptativa. A continuación nos centramos en la plasticidad transgeneracional y en estudios que muestran variabilidad genética intra- e inter-poblacional en plasticidad.

Resultados y discusión

Como respuesta al ambiente, las plantas pueden expresar cambios en su fenotipo que incluyen ajustes muy finos en su desarrollo, morfología y fisiología, y que pueden aumentar la supervivencia y la persistencia en

esos nuevos escenarios ambientales. A nivel individual, la plasticidad puede amortiguar los cambios ambientales a lo largo del ciclo de vida de una planta, lo que aumenta aún más su tolerancia al estrés (por ejemplo, aclimatación a corto plazo a condiciones de agua y luz). A nivel poblacional –y en última instancia a nivel específico–, la plasticidad puede permitir la colonización y el establecimiento en hábitats diversos, modificando así la amplitud ecológica de una especie (Pigliucci 2001, Sultan 2003). Por otra parte, la plasticidad puede proporcionar una respuesta inicial rápida al cambio ambiental que actúe como punto de partida para el subsecuente cambio evolutivo (Ghalambor et al. 2007), así como alterar los patrones de divergencia evolutiva de las poblaciones al evitar que ciertos genotipos sean seleccionados (Sultan & Spencer 2002). Por estas razones, existe un creciente interés en la comprensión de la prevalencia y la importancia de la plasticidad de las plantas ante el cambio climático (Matesanz et al. 2010, Nicotra et al. 2010). Diversos estudios sostienen que el cambio climático

■ **Figura 2**



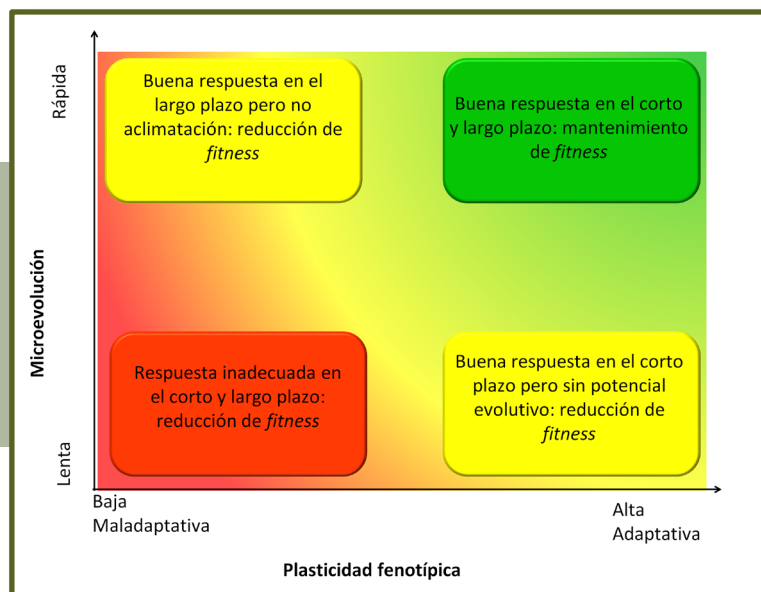
▲ **Figura 2.** Patrones de diversidad en las normas de reacción. Para cualquier rasgo funcional de interés, cada genotipo (o población/especie) expresa una respuesta característica en cada ambiente (norma de reacción). Dentro de una población (o entre poblaciones), los genotipos pueden converger en normas de reacción idénticas a lo largo de un gradiente ambiental (a, no existe variación genética para un rasgo funcional o plasticidad) o pueden diferir consistentemente en todos los ambientes, lo que resulta en normas de variación paralelas (b, variación genética para rasgos funcionales). Cuando las diferencias entre genotipos difieren entre ambientes, se da una interacción genotipo × ambiente (variación genética para la plasticidad). Los genotipos pueden diferir en la magnitud de la respuesta en determinados ambientes, expresando fenotipos diferentes sólo en algunos ambientes (c), o se puede producir una inversión en el orden de los genotipos de un ambiente a otro (d). Una situación como la descrita en d) puede promover diversificación adaptativa entre hábitats distintos en ausencia de flujo génico. Tanto en c) como en d) hay potencial evolutivo para la plasticidad. Nótese que en todos los casos existe plasticidad para el rasgo.

Fuente: Elaborado a partir de Sultan (2007).

puede favorecer un alto nivel de plasticidad fenotípica adaptativa en las plantas (Parmesan 2006, Nicotra et al. 2010), aunque otros sugieren que las respuestas plásticas al cambio climático pueden ser menos importantes que la adaptación local o la migración debido a costes y límites en la plasticidad (Jump & Peñuelas 2005, Visser 2008).

Los organismos de ciclo de vida largo –como muchos arbustos y árboles mediterráneos– están expuestos a una gran variabilidad climática estacional e interanual, y por ello, la plasticidad fenotípica puede ser más beneficiosa para las plantas leñosas en comparación con taxones de ciclos de vida corto (Santos-del-Blanco et al. 2013). Sin embargo, las características del clima mediterráneo pueden imponer

■ **Figura 3**



▲ **Figura 3.** Predicciones cualitativas de la respuesta de una población al cambio ambiental según el nivel de plasticidad fenotípica (eje X) y la tasa de microevolución (eje Y) en la población. El fondo de color degradado indica que las poblaciones pueden expresar respuestas mixtas.

Fuente: Elaborado a partir de Berteaux et al. (2004).

restricciones a la expresión de la plasticidad adaptativa. En primer lugar, el clima mediterráneo puede ser muy impredecible, lo que puede limitar la plasticidad si las señales ambientales que provocan la respuesta plástica no son fiables o existen costes para el mantenimiento de un fenotipo inducido cuando las condiciones cambian de nuevo (Ghalambor et al. 2007, Valladares et al. 2007). En segundo lugar, los ambientes mediterráneos se caracterizan por la co-ocurrencia de múltiples estreses abióticos que pueden implicar compromisos funcionales e imponer presiones de selección opuestas (Valladares et al. 2007). De hecho, varios estudios han mostrado que ciertas plantas mediterráneas que crecen en condiciones adversas muestran una estrategia conservadora, con baja plasticidad y alta canalización fenotípica de rasgos fisiológicos y morfológicos (p.ej. Valladares et al. 2002, Aranda et al. 2008, Quero et al. 2008). Además, otros motores de cambio global pueden limitar la expresión de la plasticidad, como los cambios de uso del suelo. Por ejemplo, algunos estudios han demostrado que la fragmentación del hábitat puede disminuir la variabilidad genética de las poblaciones de plantas, lo que a su vez puede limitar la expresión de plasticidad adaptativa y su potencial evolutivo, aunque este punto ha sido poco explorado en plantas mediterráneas.

A pesar de estas limitaciones en la expresión de la plasticidad, numerosos estudios han demostrado la capacidad de las plantas mediterráneas para ajustar su morfología, fisiología, fenología y reproducción en respuesta a la variación de temperatura (e.g. Gimeno et al. 2008), nutrientes (Andivia et al. 2012), luz (Quero et al. 2008, Zavala et al. 2011) y la disponibilidad de agua (Gimeno et al. 2008, Ramirez-Valiente et al. 2010, Zavala et al. 2011; ver una descripción completa de estos estudios en Matesanz & Valladares 2013). Por ejemplo, para acomodar de manera funcional la alta radiación típica de los ambientes mediterráneos, las plantas pueden expresar modificaciones que minimizan el estrés lumínico, disminuyendo el área foliar específica y aumentando el ángulo de la hoja, produciendo hojas más gruesas y reduciendo el contenido de clorofila durante el verano para mejorar la acción foto-protectora de los carotenoides (Valladares et al. 2005, Valladares et al. 2008). Del mismo modo, para producir fenotipos funcionalmente adecuados a condiciones de sequía, las plantas mediterráneas pueden responder aumentando la asignación de biomasa a las raíces y la eficiencia del uso del agua (Gimeno et al. 2008, Aranda et al. 2010).

Sin embargo, no todas las respuestas plásticas observadas son adaptativas, es decir, que aumentan la eficacia biológica (*fitness*, ver glosario) de la planta (Sultan 2003), sino que también pueden ser neutrales (no adaptativo; Ghalambor et al. 2007) o tener un efecto negativo en la *fitness* (maladaptativo; Valladares et al. 2007). De hecho, existen ejemplos de plasticidad maladaptativa en plantas mediterráneas (Valladares et al. 2002, Sánchez-Gómez et al. 2006). Testar formalmente si la plasticidad es adaptativa no es sencillo, y la mayoría de los estudios revisados evalúan si una respuesta plástica es adaptativa basándose en predicciones ecofisiológicas y teóricas. Por ejemplo, Padilla et al. (2007) encontraron que una elongación de raíces rápida y una mayor superficie de absorción de la raíz se correlacionó con una mayor tasa de crecimiento relativo en condiciones de baja humedad en *Genista umbellata* y *Lycium intricatum*, dos arbustos mediterráneos, lo que sugiere que la plasticidad en rasgos radiculares como respuesta a la sequía fue

adaptativa. En condiciones naturales, Santos-del-Blanco et al. (2013) encontraron que la plasticidad en el tamaño de la planta en el momento de reproducción fue adaptativa en condiciones de estrés en *Pinus halepensis* (ver Matesanz & Valladares 2013 para una descripción completa de trabajos de especies mediterráneas donde se interpreta que la plasticidad es adaptativa).

En los casos en que la plasticidad fenotípica es adaptativa y conduce a fenotipos funcionalmente aptos en ambientes contrastados, los mismos genotipos pueden ser exitosos en condiciones espaciotemporales cambiantes, y por lo tanto la divergencia adaptativa y la selección de fenotipos canalizados pueden ser obviadas (Sultan & Spencer 2002; Figura 2a). Este hecho puede contribuir al mantenimiento de la variación genética –y epigenética (ver glosario)– a nivel intra- e interpoblacional (Sultan & Bazzaz 1993; Byers 2005), lo que tiene profundas implicaciones para la adaptación al cambio climático, ya que la variación genética es el sustrato para la selección natural (Jump et al. 2009). En especies mediterráneas, varios estudios han demostrado que la plasticidad puede de hecho obstruir la diferenciación ecotípica (Baquedano et al. 2008, Mutke et al. 2010). Por ejemplo, Gimeno et al. (2008) encontraron que plántulas de *Quercus ilex* procedentes de poblaciones de hábitats naturales muy contrastados mostraron una capacidad similar de aclimatación al frío y calor, y Mutke et al. (2010) encontraron alta plasticidad fenológica en 34 procedencias de *Pinus pinea* que cubrían su área de distribución natural. En ambos estudios, la plasticidad fenotípica permitió a estas especies hacer frente a la heterogeneidad ambiental experimentada de forma exitosa, lo que evitó la diferenciación ecotípica.

Otro aspecto importante –pero aún poco explorado– en plantas mediterráneas es la relevancia de la plasticidad transgeneracional, es decir, la capacidad de los individuos progenitores (generalmente maternos) de alterar rasgos específicos en el desarrollo de su progenie (Galloway & Etterson 2007, Herman & Sultan 2011). Estos efectos paternos heredados (aunque no genéticamente) pueden aumentar el éxito de la descendencia cuando ésta experimenta estreses similares al ambiente paterno, y por lo tanto pueden tener efectos beneficiosos en el rendimiento (*performance*) de las plantas mediterráneas en escenarios de cambio climático. El estudio de la plasticidad transgeneracional requiere generalmente experimentos grandes y complejos, en los que réplicas de los individuos progenitores (clones o hermanos) se cultivan en condiciones contrastadas (p.ej. sequía y control), y su descendencia se cultiva posteriormente en los mismos ambientes para evaluar ajustes funcionalmente adaptativos (Herman & Sultan 2011). Hasta la fecha, no hemos encontrado estudios que documenten adecuadamente plasticidad transgeneracional en plantas mediterráneas, probablemente debido a los largos ciclos de vida de muchas de estas especies, lo que limita drásticamente la posibilidad de generar varias generaciones de la misma especie en ambientes controlados.

Los procesos epigenéticos, es decir, los cambios heredables en la expresión y función génica que no son consecuencia de cambios en la secuencia de ADN (Richards 2006), pueden estar relacionados no sólo con la expresión de la plasticidad fenotípica (Herrera & Bazaga 2013) sino también con la regulación de la función génica inducida por el ambiente dentro del ciclo de vida

de un mismo individuo (Bossdorf et al. 2008, Richards et al. 2010). Los mecanismos epigenéticos incluyen la metilación del ADN –hasta ahora el mecanismo más estudiado–, las modificaciones posteriores a la traducción de las proteínas histonas y los procesos regulatorios mediados por el ARN (Bossdorf et al. 2008, Herman & Sultan 2011). La variación epigenética puede regular respuestas rápidas de las plantas al estrés ambiental, lo que puede ser especialmente importante para los organismos de vida larga, como muchas especies de plantas mediterráneas. Por ejemplo, Correia et al. (2013) estudiaron la metilación del ADN y las modificaciones posteriores a la traducción en las histonas en relación con la tolerancia a altas temperaturas en el alcornoque (*Quercus suber*) y encontraron que estos mecanismos epigenéticos podrían desempeñar un papel fundamental en la aclimatación y la supervivencia de la especie en escenarios de un fuerte incremento en las temperaturas. Asimismo, Herrera & Bazaga (2013) estudiaron la espinescencia del acebo (*Ilex aquifolium*) y encontraron una relación a tres bandas entre el estrés inducido por la herbivoría, la plasticidad fenotípica y cambios epigenéticos, contribuyendo así a la idea de que la variación epigenética puede complementar la variación genética como fuente de variación fenotípica en poblaciones naturales, hecho relevante en relación a la capacidad evolutiva de los organismos expuestos a nuevos ambientes. Además, los procesos epigenéticos pueden aumentar el potencial evolutivo de las poblaciones de plantas en escenarios de cambio global y contribuir a su divergencia adaptativa (Herrera & Bazaga 2010, Richards et al. 2010), ya que proporcionan una fuente de variabilidad fenotípica adaptativa sin necesidad de cambios en las frecuencias génicas, lo que mantiene la variabilidad genética (potencial evolutivo) en la población.

La plasticidad fenotípica es un rasgo de la planta y está por tanto sujeta a la evolución por selección natural u otros mecanismos evolutivos como la deriva genética (Pigliucci 2001, Ghalambor et al. 2007). Si existe variación genética para la plasticidad en poblaciones naturales (interacción genotipo \times ambiente) y existe una correlación positiva entre la fitness de las plantas y la respuesta plástica (plasticidad adaptativa), entonces la plasticidad fenotípica puede evolucionar por selección natural (Matesanz et al. 2010; Figuras 1 y 2). En un reciente meta-análisis, Crispo et al. (2010) calcularon las tasas de evolución de la plasticidad en respuesta a las perturbaciones antropogénicas, revelando que aunque la plasticidad ha evolucionado en diversas especies como respuesta a cambios ambientales, la evolución de la plasticidad depende en gran medida del rasgo funcional, así como el taxón objeto de estudio. En plantas mediterráneas, varios estudios han estimado la variación genética para la plasticidad a nivel intrapoblacional (es decir, su potencial evolutivo, Sánchez-Gómez et al. 2011, de la Mata et al. 2012, de Miguel et al. 2012). A nivel poblacional, la divergencia en los patrones de plasticidad (interacción población \times ambiente) representa el potencial evolutivo de una especie. Si una población expresa una norma de reacción más adaptativa como respuesta a un factor ambiental determinado en comparación con otra población, la especie tiene potencial evolutivo para la plasticidad (Figura 2c,d). Múltiples estudios han encontrado variación genética para la plasticidad (ver Matesanz & Valladares 2013). Por ejemplo, Santos-del-Blanco et al. (2013) reportaron una alta variación poblacional para la plasticidad en rasgos

de crecimiento pero no en los rasgos reproductivos de poblaciones de *Pinus halepensis*. Asimismo, Volis et al. (2002) encontraron que la divergencia entre poblaciones en la plasticidad varió entre rasgos reproductivos y de alocaación de recursos en *Hordeum spontaneum*. Además, las mismas especies pueden mostrar variación genética para la plasticidad como respuesta a un factor ambiental o en una parte específica del gradiente ambiental y no variación en respuesta a otro factor diferente. Por ejemplo, Gimeno et al. (2008) encontraron patrones similares de plasticidad en poblaciones de *Quercus ilex* como respuesta a la sequía y el frío, pero Gratani et al. (2003) encontraron divergencia poblacional en la plasticidad como respuesta a los cambios estacionales en la temperatura para esta misma especie.

En conjunto, la evidencia disponible sugiere que las especies mediterráneas muestran cierta capacidad para responder plásticamente al cambio ambiental, pero de forma general, la plasticidad difiere no sólo entre especies y poblaciones, sino también entre los rasgos que se modifican en esa respuesta y entre los factores ambientales a los que las plantas responden. Por otra parte, la particular idiosincrasia del clima mediterráneo puede limitar la expresión de la plasticidad de forma aún incierta.

■ Recomendaciones para la adaptación

Las plantas mediterráneas son capaces de tolerar condiciones de estrés abiótico, y por tanto podrán tolerar el calentamiento y el aumento de la sequía hasta cierto punto. Sin embargo, es posible que sólo las especies capaces de expresar plasticidad fenotípica adaptativa y en particular aquellas capaces de evolucionar rápidamente –tanto rasgos funcionales clave como plasticidad para dichos rasgos– persistan en las condiciones ambientales cambiantes inducidas por el cambio climático. La información disponible revela que algunas especies de plantas mediterráneas poseen una plasticidad significativa y potencial para evolucionar nuevas normas de reacción. Sin embargo, esta información es fragmentaria y apunta a grandes diferencias entre especies, siendo algunas de ellas muy vulnerables a cambios ambientales rápidos. Líneas de investigación futuras deberían apuntar a aumentar nuestra comprensión sobre los límites de la plasticidad en plantas mediterráneas, centrándose especialmente en la determinación del valor adaptativo de la plasticidad en este tipo de ecosistemas, así como en la comprensión de si las normas de reacción existentes seguirán siendo adaptativas en condiciones futuras. Además es recomendable centrar nuestros esfuerzos en el mantenimiento de la variabilidad genética en las poblaciones de plantas, puesto que es el sustrato para la selección natural. Por otra parte, el campo de la plasticidad transgeneracional sigue siendo en gran parte inexplorado en plantas mediterráneas a pesar de que los estudios existentes con plantas de otros ecosistemas templados apuntan a que los procesos epigenéticos pueden contribuir significativamente a la adaptación fenotípica a nuevos ambientes.

■ Referencias bibliográficas

- Andivia E, Fernandez M, Vazquez-Pique J, Alejano R (2012) Two provenances of *Quercus ilex* ssp. *ballota* (Desf) Samp. nursery seedlings have different response to frost tolerance and autumn fertilization. *European Journal of Forest Research* 131:1091-1101
- Aranda I, Alia R, Ortega U, Dantas AK, Majada J (2010) Intra-specific variability in biomass partitioning and carbon isotopic discrimination under moderate drought stress in seedlings from four *Pinus pinaster* populations. *Tree Genetics and Genomes* 6:169-178
- Aranda I, Robson TM, Rodriguez-Calcerrada J, Valladares F (2008) Limited capacity to cope with excessive light in the open and with seasonal drought in the shade in Mediterranean *Ilex aquifolium* populations. *Trees-Structure and Function* 22:375-384
- Baquedano FJ, Valladares F, Castillo FJ (2008) Phenotypic plasticity blurs ecotypic divergence in the response of *Quercus coccifera* and *Pinus halepensis* to water stress. *European Journal of Forest Research* 127:495-506
- Berteaux D, Réale D, McAdam AG, Boutin S (2004) Keeping pace with fast climate change: can arctic life count on evolution? *Integrative and Comparative Biology* 44:140-151
- Bosdorf O, Richards CL, Pigliucci M (2008) Epigenetics for ecologists. *Ecology Letters* 11:106-115
- Byers DL (2005) Evolution in heterogeneous environments and the potential of maintenance of genetic variation in traits of adaptive significance. *Genetica* 123:107-124
- Correia B, Valledor L, Meijon M, Rodriguez JL, Dias MC, Santos C, Canal MJ, Rodríguez R, Pinto G (2013) Is the Interplay between epigenetic markers related to the acclimation of cork oak plants to high temperatures? *PLoS ONE* 8:e53543
- Cowling RM, Rundel PW, Lamont BB, Arroyo MK, Arianoutsou M (1996) Plant diversity in Mediterranean-climate regions. *Trends in Ecology & Evolution* 11:362-366
- Crispo E, DiBattista JD, Correa C, Thibert-Plante X, McKellar AE, Schwartz AK, Berner D (2010) The evolution of phenotypic plasticity in response to anthropogenic disturbance. *Evolutionary Ecology Research* 12:47-66
- de la Mata R, Voltas J, Zas R (2012) Phenotypic plasticity and climatic adaptation in an Atlantic maritime pine breeding population. *Annals of Forest Science* 69:477-487
- de Miguel M, Sanchez-Gomez D, Cervera MT, Aranda I (2012) Functional and genetic characterization of gas exchange and intrinsic water use efficiency in a full-sib family of *Pinus pinaster* Ait. in response to drought. *Tree Physiology* 32:94-103
- Galloway LF, Etterson JR (2007) Transgenerational plasticity is adaptive in the wild. *Science* 318:1134-1136
- Gao X, Pal JS, Giorgi F (2006) Projected changes in mean and extreme precipitation over the Mediterranean region from high resolution double nested RCM simulations. *Geophysical Research Letters* 6:L03706
- Ghalambor CK, McKay JK, Carroll SP, Reznick DN (2007) Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. *Functional Ecology* 21:394-407
- Gimeno TE, Pías B, Lemos-Filho JP, Valladares F (2008) Plasticity and stress tolerance override local adaptation in the responses of Mediterranean holm oak seedlings to drought and cold. *Tree Physiology* 29:87-98
- Gratani L, Meneghini M, Pesoli P, Crescente MF (2003) Structural and functional plasticity of *Quercus ilex* seedlings of different provenances in Italy. *Trees Structure and Function* 17:515-521
- Gulías J, Flexas J, Abadía A, Medrano H (2002) Photosynthetic responses to water deficit in six Mediterranean sclerophyll species: possible factors explaining the declining distribution of *Rhamnus ludovici-salvatoris*, an endemic Balearic species. *Tree Physiology* 22:687-697
- Hampe A, Petit RJ (2005) Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology Letters* 8:461-467
- Herman JJ, Sultan SE (2011) Adaptive transgenerational plasticity in plants: case studies, mechanisms, and implications for natural populations. *Frontiers in Plant Sciences* 2:102. doi: 110.3389/fpls.2011.00102
- Hernandez I, Alegre L, Munne-Bosch S (2004) Drought-induced changes in flavonoids and other low molecular weight antioxidants in *Cistus clusii* grown under Mediterranean field conditions. *Tree Physiology* 24:1303-1311
- Herrera CM, Bazaga P (2010) Epigenetic differentiation and relationship to adaptive genetic divergence in discrete populations of the violet *Viola cazorlensis*. *New Phytologist* 187:867-876
- Herrera CM, Bazaga P (2013) Epigenetic correlates of plant phenotypic plasticity: DNA methylation differs between prickly and nonprickly leaves in heterophyllous *Ilex aquifolium* (Aquifoliaceae) trees. *Botanical Journal of the Linnean Society* 171:441-452
- Hoerling M, Eischeid J, Perlwitz J, Quan X, Zhang T, Pegion P (2011) On the increased frequency of Mediterranean drought. *Journal of Climate* 25:2146-2161
- IPCC (2012) *Managing the risks of extreme events and disasters to advance climate change adaptation. A special report of working groups I and II of*

the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge and New York

- IPCC (2013) Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge and New York
- Jump AS, Hunt J, Peñuelas J (2006) Rapid climate change-related growth decline at the southern range edge of *Fagus sylvatica*. *Global Change Biology* 12:2163-2174
- Jump AS, Marchant R, Peñuelas J (2009) Environmental change and the option value of genetic diversity. *Trends in Plant Science* 14:1360-1385
- Jump AS, Peñuelas J (2005) Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecology Letters* 8:1010-1020
- Lavorel S, Canadell J, Rambal S, Terradad J (1998) Mediterranean terrestrial ecosystems: research priorities on global change effects. *Global Ecology and Biogeography Letters* 7:157-166
- Matesanz S, Escudero A, Valladares F (2009) Impact of three global change drivers on a Mediterranean shrub. *Ecology* 90:2609-2621
- Matesanz S, Gianoli E, Valladares F (2010) Global change and the evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annals of the New York Academy of Sciences*. The Year in Evolutionary Biology 2:35-55
- Matesanz S, Valladares F (2013) Ecological and evolutionary responses of Mediterranean plants to global change. *Environmental and Experimental Botany* doi.org/10.1016/j.envexpbot.2013.09.004
- Mooney HA, Kalin Arroyo MT, Bond WJ, Canadell J, Hobbs RJ, Lavorel S, Neilson RP. (2001) Mediterranean-climate ecosystems. En: Chapin III FS, Sala OE, Huber-Sannwald E, editores. *Global Biodiversity in a Changing Environment: Scenarios for the 21st Century*. New York, Springer-Verlag
- Mutke S, Gordo J, Chambel MR, Prada MA, Alvarez D, Iglesias S, Gil L (2010) Phenotypic plasticity is stronger than adaptative differentiation among Mediterranean stone pine provenances. *Forest Systems* 19:354-366
- Nicotra AB, Atkin OK, Bonser SP, Davidson AM, Finnegan EJ, Mathesius U, Poot P, Purugganan MD, Richards CC, Valladares F, van Kleunen M (2010) Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in Plant Science* 15:684-692
- Padilla FM, Miranda JD, Pugnaire FJ (2007) Early root growth plasticity in seedlings of three Mediterranean woody species. *Plant and Soil* 296:103-113
- Parmesan C (2006) Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37:637-669
- Peñuelas J, Boada M (2003) A global change-induced biome shift in the Montseny mountains (NE Spain). *Global Change Biology* 9:131-140
- Pigliucci M (2001) *Phenotypic Plasticity: Beyond Nature and Nurture*. The Johns Hopkins University Press
- Quero JL, Villar R, Maranon T, Murillo A, Zamora R (2008) Plastic response to light and water in four Mediterranean *Quercus* species (*Fagaceae*). *Revista Chilena de Historia Natural* 81:373-385
- Ramirez-Valiente JA, Sanchez-Gomez D, Aranda I, Valladares F (2010) Phenotypic plasticity and local adaptation in leaf ecophysiological traits of 13 contrasting cork oak populations under different water availabilities. *Tree Physiology* 30:618-627
- Richards CL, Bossdorf O, Pigliucci M (2010) What role does heritable epigenetic variation play in phenotypic evolution? *Bioscience* 60:232-237
- Richards EJ (2006) Inherited epigenetic variation - revisiting soft inheritance. *Nature Reviews Genetics* 7:395-401
- Sala OE, Chapin III FS, Armesto JJ, Berlow E, Bloomfield J, Dirzo R, Huber-Sanwald E, Huenneke LF, Jackson RB, Kinzig A, Leemans R, Lodge DM, Mooney HA, Oesterheld M, LeRoy Poff N, Sykes MT, Walker BH, Walker M, Wall DH (2000) Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287:1770-1774
- Salleo S, Nardini A (2000) Sclerophylly: evolutionary advantage or mere epiphenomenon? *Plant Biosystems* 134:261-277
- Sánchez-Gómez D, Velasco-Conde T, Cano-Martin FJ, Guevara MA, Cervera MT, Aranda I (2011) Inter-clonal variation in functional traits in response to drought for a genetically homogeneous Mediterranean conifer. *Environmental and Experimental Botany* 70:104-109
- Sánchez-Gómez D, Zavala MA, Valladares F (2006) Functional traits and plasticity linked to seedlings' performance under shade and drought in Mediterranean woody species. *Annals of Forest Science* 65:311
- Santos-del-Blanco L, Bonser SP, Valladares F, Chambel MR, Climent J (2013) Plasticity in reproduction and growth among 52 range-wide populations of a Mediterranean conifer: adaptive responses to environmental stress. *Journal of Evolutionary Biology* doi:10.1111/jeb.12187
- Shaw RG, Etterson JR (2012) Rapid climate change and the rate of adaptation: insight from experimental quantitative genetics. *New Phytologist* 195:752-765
- Sultan SE (1995) Phenotypic plasticity and plant adaptation. *Acta Botanica Neerlandica* 44:363-383
- Sultan SE (2003) Phenotypic plasticity in plants: a case study in ecological development. *Evolution & Development* 5:25-33

- Sultan SE, Bazzaz FA (1993) Phenotypic plasticity in *Polygonum persicaria*. 2. Norms of reaction to soil-moisture and the maintenance of genetic diversity. *Evolution* 47:1032-1049
- Sultan SE, Spencer HG (2002) Metapopulation structure favors plasticity over local adaptation. *The American Naturalist* 160:271-283
- Sultan SE (2007) Development in context: the timely emergence of eco-devo. *Trends in Ecology & Evolution* 22:575-582
- Thuiller W, Lavorel S, Araujo MB, Sykes MT, Prentice IC (2005) Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102:8245-8250
- Valladares F, Arrieta S, Aranda I, Lorenzo D, Sanchez-Gomez D, Tena D, Suárez F, Alberto Pardos J (2005) Shade tolerance, photoinhibition sensitivity and phenotypic plasticity of *Ilex aquifolium* in continental Mediterranean sites. *Tree Physiology* 25:1041-1052
- Valladares F, Balaguer L, Martínez-Ferri E, Pérez-Corona E, Manrique E (2002) Plasticity, instability and canalization: is the phenotypic variation in seedlings of sclerophyll oaks consistent with the environmental unpredictability of Mediterranean ecosystems? *New Phytologist* 156:457-467
- Valladares F, Gianoli E, Gomez JM (2007) Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytologist* 176:749-763
- Valladares F, Martínez-Ferri E, Balaguer L, Pérez-Corona E, Manrique E (2000) Low leaf-level response to light and nutrients in Mediterranean evergreen oaks: a conservative resource-use strategy? *New Phytologist* 148:79-91
- Valladares F, Zaragoza-Castells J, Sanchez-Gomez D, Matesanz S, Alonso B, Portsmouth A, Delgado A, Atkin OK (2008) Is Shade Beneficial for Mediterranean Shrubs Experiencing Periods of Extreme Drought and Late-winter Frosts? *Annals of Botany* 102:923-933
- Visser ME (2008) Keeping up with a warming world; assessing the rate of adaptation to climate change. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences Series B* 275:649-659
- Volis S, Mendlinger S, Ward D (2002) Differentiation in populations of *Hordeum spontaneum* Koch along a gradient of environmental productivity and predictability: plasticity in response to water and nutrient stress. *Biological Journal of the Linnean Society* 75:301-312
- Zavala MA, Espelta JM, Caspersen J, Retana J (2011) Interspecific differences in sapling performance with respect to light and aridity gradients in Mediterranean pine-oak forests: implications for species coexistence. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* 41:1432-1444

■ Glosario

Cambio global: Cambios ambientales antropogénicos que alteran los ecosistemas, incluidos los cambios locales que tienen efectos globales. Los motores de cambio global incluyen el cambio climático, los cambios de uso del suelo, las invasiones biológicas y la contaminación.

Epigenética: estudio de los cambios heredables de la actividad de los genes que no son causados por cambios en la secuencia de ADN.

Fitness: El grado en que un individuo contribuye con sus genes a las generaciones futuras, o una medida individual de rendimiento que se espera que esté correlacionada con la contribución genética a las generaciones futuras (como la capacidad reproductiva).

Rasgo funcional: Caracteres morfológicos, fisiológicos y fenológicos que tienen un impacto en la eficacia biológica (fitness) de una planta.

Resiliencia: capacidad de recuperar la estructura y función después de una perturbación.