



2022
Lleida

27·1
junio · juny
julio · juliol

Cataluña
Catalunya

8º CONGRESO FORESTAL ESPAÑOL

La **Ciencia forestal** y su contribución a los **Objetivos de Desarrollo Sostenible**

8CFE

Edita: Sociedad Española de Ciencias Forestales
Cataluña | Catalunya · 27 junio | juny - 1 julio | juliol 2022
ISBN 978-84-941695-6-4
© Sociedad Española de Ciencias Forestales

Organiza



Impacto de una elevada concentración de CO₂ sobre la simbiosis micorrícica de la trufa del desierto con plantas perennes y anuales

GUARNIZO, A.L.¹, NAVARRO-RÓDENAS, A.¹, MARQUÉS-GÁLVEZ, J.E.², GOMEZ-MORTE, A.J.¹, ARENAS, F.¹, MORTE, A.¹.

¹ Departamento de Biología Vegetal, Facultad de Biología, Universidad de Murcia, Murcia, España. Fundación

² INRAE, UMR 1136, Interactions Arbres/Microorganismes (IAM), Centre INRAE, GrandEst-Nancy.

Resumen

La especie de trufa del desierto *Terfezia claveryi* establece de forma silvestre simbiosis con plantas perennes y anuales del género *Helianthemum*, tales como *H. almeriense* y *H. ledifolium*, respectivamente. La Turmicultura o cultivo de trufa del desierto utiliza principalmente la planta perenne *H. almeriense* como planta simbionte y se está consolidando en los últimos años como un cultivo alternativo en la región Mediterránea debido a su adaptación a este ecosistema. Debido a las previsiones de aumento del CO₂ atmosférico por el cambio climático, nuestro objetivo es dilucidar si este cultivo se verá afectado. Para ello, hemos caracterizado la respuesta fisiológica de ambos tipos de plantas micorrizadas, en condiciones de CO₂ actuales (400 ppm) y a elevada concentración (800 ppm), simulando las condiciones ambientales del paso de invierno a verano. Ambos tipos de plantas micorrizadas crecieron mejor en condiciones de alto CO₂, ya que alcanzaron valores de fotosíntesis mayores, destacando que la fotosíntesis de la planta anual no disminuyó con el paso de las estaciones, a diferencia de la especie perenne en estas condiciones. Esto indica una gran adaptabilidad de ambas especies y abre la puerta al uso de plantas anuales como alternativa para el cultivo de la trufa de desierto.

Palabras clave: micorriza, turma, *Terfezia claveryi*, *Helianthemum almeriense*, *Helianthemum ledifolium*, CO₂, cambio climático

1. Introducción

Las trufas del desierto son un grupo de hongos hipogeos ectendomicorrícicos que pertenecen a la familia *Pezizaceae* (*Pezizales*, *Ascomycetes*). Se tratan de hongos comestibles, que se encuentran ampliamente distribuido de forma natural en la región mediterránea (Lancellotti et al., 2014; Morte et al., 2009), adaptados al clima ya que ha sido capaz de adaptarse al clima árido y semiáridos de estas regiones (Kovács and Trappe, 2014). En los últimos años, la trufa del desierto *Terfezia claveryi* Chatin, conocida como “turma”, se ha consolidado como un cultivo agrícola en las zonas semiáridas de la Península Ibérica debido a su apreciado valor culinario y a los bajos requerimientos hídricos y agronómicos para su cultivo (Morte et al., 2017, 2012, 2010). Esta especie hace simbiosis micorrícica con la planta *Helianthemum almeriense* Pau (Gutiérrez et al., 2003), entre otras cistáceas.

Recientemente, una gran cantidad de esfuerzos se han empleado en la domesticación del cultivo de las turmas, logrando grandes avances en este aspecto (Morte et al., 2021). La mayoría de las plantaciones de trufa del desierto que se han establecido en España, especialmente en Murcia, se han llevado a cabo empleando especies de plantas de *Helianthemum* sp. perennes, en concreto *H. almeriense*. No obstante, se ha descrito que la simbiosis micorrícica con *Terfezia* spp puede ocurrir de manera natural, tanto con plantas anuales (*H. ledifolium* y *H. salicifolium*) como con plantas perennes (*H. almeriense*, *H. violaceum* y *H. hirtum*) (Gutiérrez et al., 2003). A pesar de la baja distribución de las plantas anuales en la región mediterránea, se encuentran ampliamente distribuidas en la península Ibérica, como es el caso de *H. ledifolium*, que podría considerarse una

potencial planta hospedadora de la trufa del desierto (Chevalier, 2014). Por lo tanto, la especificidad de *Terfezia* spp por su planta hospedante dependerá del tipo de planta y de las condiciones ambientales, como pueden ser la temperatura y las lluvias. Por lo que su distribución geográfica podría verse alterada por el cambio climático, donde se espera que las áreas mediterráneas se vean mucho más afectadas (Soudzilovskaia et al., 2019).

El aumento de la concentración atmosférica de CO₂, es el principal componente del cambio climático, provocando un incremento de las temperaturas y una alteración del régimen de precipitaciones (Huang et al., 2017, 2016; IPCC, 2018). Sin embargo, también se ha visto que la elevada concentración de CO₂ compensa los efectos adversos que pueden provocar las elevadas temperaturas y el estrés por sequía en el crecimiento correcto de la planta (Robredo et al., 2011; Rodrigues et al., 2016). Numerosos estudios han comprobado que a elevadas concentraciones de CO₂ se incrementa la fotosíntesis, aumenta la captación de nutrientes y aumenta la colonización por parte del hongo (Bellido et al., 2021; Chavan et al., 2019; Liu et al., 2018). Por lo que, dependiendo del tipo de planta, su respuesta a esta combinación de estreses implicará cambios en su morfología, expresión génica, intercambio gaseoso y podría modificar su respuesta en el establecimiento de la simbiosis con su hongo hospedante.

2. Objetivos

El objetivo de este trabajo es estudiar el efecto combinado del calentamiento progresivo y la sequía junto con las altas concentraciones de CO₂ tanto en plantas anuales (*H. ledifolium*) como perennes (*H. almeriense*) micorrizadas con *T. claveryi*. Para ello, estudiaremos tres escenarios diferentes, que simularán la transición del invierno al verano. Nuestra hipótesis es que los efectos negativos del estrés por sequía y por calor se vean atenuados debido al aumento de la concentración atmosférica de CO₂. Al mismo tiempo, evaluaremos si la respuesta a la combinación de estos estreses, es igual o distinta según el tipo de planta anual o perenne.

3. Metodología

3.1. Diseño experimental, material vegetal y condiciones de crecimiento

Se emplearon semillas de *H. ledifolium* (recogidas en la Junquera, Caravaca de la Cruz, Murcia) y de *H. almeriense* (recogidas en Zarzadilla de Totana, Lorca, Murcia) las cuales fueron germinadas según lo descrito por Morte et al. (2008). El sustrato en el cual se hicieron crecer las plantas consistió en una mezcla de turba, vermiculita y arena esterilizada (1:1:0.5), que se repartió en 60 macetas de arcilla (15x20x40 cm) de 12 L. Después de rellenar cada maceta con el sustrato, se regaron todas para crear una base de sustrato pre-humedecida y se hicieron 6 pozos por maceta. Cada pozo se inoculó con esporas maduras de *T. claveryi* que previamente se habían mezclado con el sustrato descrito y se añadieron entre 5-6 semillas por pozo. Las macetas con las semillas inoculadas con *H. ledifolium* y *H. almeriense* se colocaron en cuatro cámaras de crecimiento diferentes (15 macetas en cada cámara para cada especie de planta), dos cámaras en condiciones de alto CO₂ (800 ppm) y dos en condiciones de CO₂ ambiental (400 ppm), ambas concentraciones se mantuvieron durante todo el ensayo experimental. Para ambos tratamientos, se recrearon diferentes períodos estacionales con sus respectivas condiciones ambientales naturales. Se simuló las condiciones del invierno (época de máxima actividad fotosintética), la primavera (época de fructificación) y el verano (caída de hojas). Dependiendo del tipo de planta (anual o perenne), las condiciones ambientales establecidas (temperatura, humedad relativa, déficit de presión de vapor, fotoperiodo y potencial hídrico) para cada una de las estaciones en las cámaras climáticas fueron distintas y se calcularon en base a los datos obtenidos de una serie de estaciones meteorológicas ubicadas en la Región de Murcia (<http://siam.imida.es>), empleando la media de cada parámetro de los últimos 20 años (Tabla 1). Una vez que las plantas se habían desarrollado por completo, el ensayo comenzó, manteniendo las condiciones ambientales específicas durante 15 días, para cada una de las 3 estaciones simuladas (invierno, primavera y verano).

Tabla 1. Datos ambientales para cada tipo de planta, tratamiento y condición estacional. VPD: déficit de presión de vapor, Ψ suelo: potencial hídrico del suelo.

	Control	Elevado [CO ₂]	Control	Elevado [CO ₂]
	<i>H. ledifolium</i>		<i>H. almeriense</i>	
INVIERNO				
Temperatura media (°C)	15,9	16,02	12,64	12,64
Humedad relativa (%)	64	64	60	60
VPD media (kPa)	0,67	0,67	0,61	0,61
Fotoperíodo (Luz/oscuridad)	7/17	7/17	10/14	10/14
Media Ψ suelo (kPa)	-22,8	-24,8	-14,33	-19,33
[CO ₂] (ppm)	400	800	400	800
PRIMAVERA				
Temperatura media (°C)	17,5	17,8	17,7	17,7
Humedad relativa (%)	62	62	60	60
VPD media (kPa)	0,77	0,77	0,8	0,8
Fotoperíodo (Luz/oscuridad)	10/14	10/14	13/11	13/11
Media Ψ suelo (kPa)	-40	-41	-70	-53
[CO ₂] (ppm)	400	800	400	800
VERANO				
Temperatura media (°C)	25,33	25,33	27,28	27,28
Humedad relativa (%)	34	34	50	50
VPD media (kPa)	2,41	2,41	2,04	2,04
Fotoperíodo (Luz/oscuridad)	12/12	12/12	14/10	14/10
Media Ψ suelo (kPa)	-55,4	-55,4	-160	-160
[CO ₂] (ppm)	400	800	400	800

3.2. Biomasa vegetal y parámetros morfológicos

Se seleccionaron diez plantas anuales y perennes micorrizadas por tratamiento y estación y fueron divididas en dos: parte aérea y parte radicular. Para la determinación del peso seco, la parte aérea de cada planta se secó a 60°C en el horno durante 72 horas. La parte radicular fue lavada con agua destilada para ser usada para la cuantificación de la colonización. Para las medidas morfológicas, el área de la hoja se midió usando el software ImageJ. La masa seca foliar por unidad de área (LMA) se calculó como la ratio entre el peso seco de la hoja y el área de la hoja.

3.3. Colonización micorrícica

La colonización micorrícica se midió en diez plantas por tratamiento de CO₂, estación y tipo de planta, bajo un microscopio Olympus BH2, después de teñir sus raíces como se describe en Gutiérrez et al. (2003). El porcentaje de micorrización fue calculado como el número de raíces colonizadas dividido por el total de raíces y multiplicado por cien.

3.4. Medidas de intercambio gaseoso

Los parámetros de intercambio de gases se estimaron utilizando un sistema de fotosíntesis portátil (Li-6400, Li-cor, Inc., Lincoln, NE, EE. UU.), equipado con un cabezal de cámara de fluorescencia integrado (Li-6400-40; Li-Cor).

Se obtuvieron medidas de intercambio gaseoso en hojas de seis plantas tanto de *H. ledifolium* como de *H. almeriense*, para cada tratamiento de CO₂ y en cada estación. Se obtuvieron curvas de respuesta a CO₂ (A_N-C_i) acorde al protocolo descrito por Marqués-Gálvez et al. (2020). Todas las curvas de respuesta a CO₂ se realizaron a una intensidad de luz saturante (photosynthetic photon flux density; PPF) de 1500 μmol de fotones $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y un flujo de 200 $\mu\text{mol} \text{s}^{-1}$, a concentración de CO₂ 400 μmol^{-1} para las plantas a CO₂ ambiental y a 800 μmol^{-1} para las plantas a elevado CO₂. Se estimó la tasa de asimilación neta (A_N), y la conductancia estomática. Para calcular la eficiencia del

uso del agua, se dividió la fotosíntesis neta entre la conductancia estomática siguiendo el modelo de Medrano et al. (2015).

3.5. Análisis estadístico

El análisis estadístico (ANOVA, prueba de Tukey post-hoc, prueba t de Student) se realizó utilizando el lenguaje de programación R en R studio (R Core Team, 2019). Se comprobó la normalidad y la homocedasticidad de los datos, usando los test de Shapiro-Wilk y Levene, respectivamente. Se usó un test de comparación de medias ANOVA I y un análisis post-hoc Tukey-b cuando correspondía.

4. Resultados

4.1. Peso específico foliar y biomasa de la planta.

El peso específico foliar se mantuvo constante, en el caso de *H. almeriense*, durante las tres estaciones y en ambos tratamientos (Fig. 1A). El mismo resultado se observó en el caso de *H. ledifolium*, pero solo en el tratamiento control, ya que en el tratamiento con alto CO₂ se encontraron diferencias significativas en el paso de primavera a verano (Fig. 1B). Además, en la estación de verano hubo diferencias significativas entre ambos tratamientos, donde el peso específico foliar fue mayor en el tratamiento con alto CO₂, para la planta *H. ledifolium*.

La biomasa de *H. almeriense* no fue estadísticamente diferente entre estaciones ni entre los tratamientos, con la excepción de la estación de verano, en la cual se observó un mayor peso seco de la parte aérea en el tratamiento con alto CO₂, comparado con el tratamiento control (Fig. 1C). Interesantemente, en *H. ledifolium*, si bien no se encontraron diferencias significativas entre las estaciones si se observaron en los tratamientos por separado, siendo la biomasa de la planta estadísticamente mayor en el tratamiento con alto CO₂ en cada una de las estaciones (Fig. 1D).

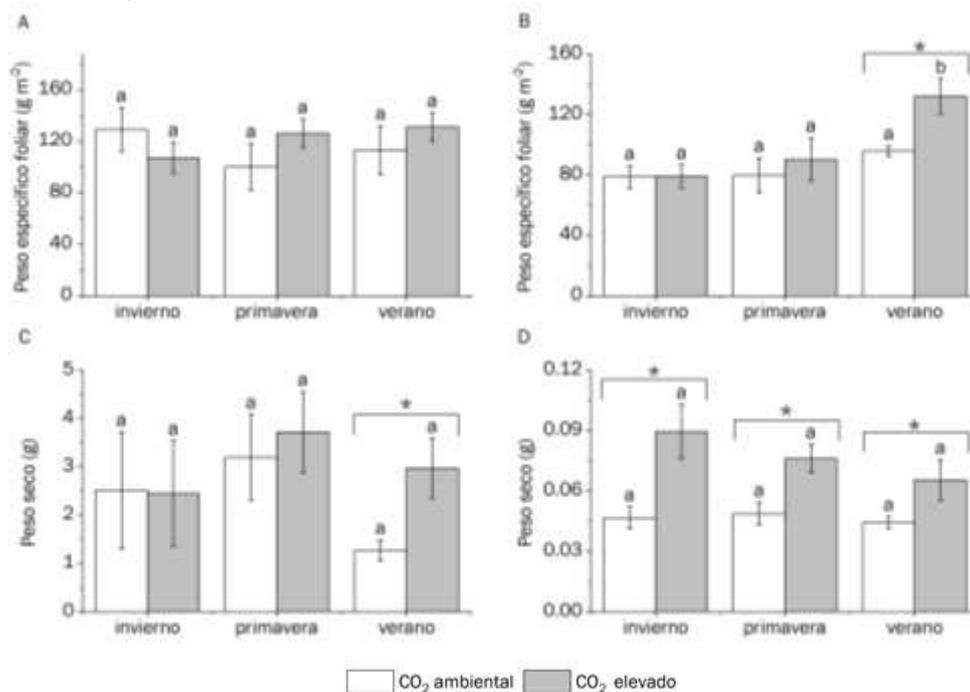


Figura 1. Medidas fisiológicas. Se midieron en *H. almeriense* y *H. ledifolium* el peso específico foliar (A y B respectivamente) y del peso seco de la parte aérea (C y D respectivamente), bajo los diferentes tratamientos de CO₂ y las diferentes estaciones. Las barras representan valores promedios \pm error estándar, $n=6-10$. Los asteriscos indican diferencias significativas entre los tratamientos con CO₂ para una misma estación según la prueba de t de Student ($p < 0.05$). Letras diferentes indican diferencias significativas entre las diferentes estaciones para el mismo tratamiento de CO₂ según el Test de rango múltiple de Tukey ($p < 0.05$).

4.2. Micorrización

La colonización de *T. claveryi* en las raíces de *H. almeriense* incrementó significativamente desde la estación de invierno (21,2% y 24,4%) a la estación de primavera (33,1% y 35,2%), donde los niveles de micorrización se mantuvieron idénticos a los de verano (46,7% y 39,3%). Además, no se observaron diferencias en el porcentaje de micorrización entre los tratamientos de CO₂ (Tabla 2). La micorrización en las raíces de *H. ledifolium* tuvo un comportamiento distinto a las raíces de *H. almeriense*, si bien en el tratamiento de CO₂ ambiental hubo un incremento significativo desde la estación de invierno (23,4%) a la primavera, en verano el porcentaje de micorrización (26,2%) disminuyó hasta los niveles de invierno. Sin embargo, en el tratamiento con elevado CO₂ el aumento de la micorrización también se mantuvo en la estación de verano (43,5%). En la estación de verano se observaron diferencias significativas entre ambos tratamientos de CO₂ siendo la micorrización mayor en el tratamiento de elevado CO₂ (Tabla 2).

Tabla 2. Porcentaje de micorrización. Se midió la colonización de *T. claveryi* en raíces de *H. almeriense* y *H. ledifolium* bajo los diferentes tratamientos de CO₂ y las diferentes estaciones. Los datos mostrados representan el promedio \pm error estándar, $n=6-10$. Los asteriscos indican diferencias significativas entre los tratamientos con CO₂ para una misma estación según la prueba de t de Student ($p < 0,05$). Letras diferentes indican diferencias significativas entre las diferentes estaciones para el mismo tratamiento de CO₂ según el Test de rango múltiple de Tukey ($p < 0,05$).

	CO ₂ ambiental			CO ₂ elevado		
	Invierno	Primavera	Verano	Invierno	Primavera	Verano
Micorriza (%) <i>H. ledifolium</i>	23,4 \pm 3,2a	32,6 \pm 5,2b	26,2 \pm 2,7a	30,9 \pm 5,6a	40,0 \pm 5,0b	43,5 \pm 5,4b*
Micorriza (%) <i>H. almeriense</i>	21,2 \pm 3,7a	33,1 \pm 3,8b	46,7 \pm 1,8b	24,4 \pm 9,5a	35,2 \pm 4,6b	39,3 \pm 3,5b

4.3. Tasa de asimilación neta, eficiencia en el uso del agua y conductancia

Los parámetros de intercambio gaseoso se vieron significativamente afectados por el tratamiento de CO₂ y por las diferentes estaciones en ambos tipos de planta (Tabla 3).

La tasa de asimilación neta (A_N) presentó su máximo valor en la estación de invierno, disminuyendo progresivamente hasta la estación de verano, este escenario se dio en ambos tratamientos de CO₂ en *H. almeriense*. Se observó, además, que la A_N fue significativamente mayor en el tratamiento de CO₂ elevado comparado con el tratamiento control en cada una de las estaciones. En *H. ledifolium* la A_N en condiciones de CO₂ ambientales, se comportó de igual manera que *H. almeriense*, ya que fue descendiendo de manera significativa a lo largo de las estaciones. Sin embargo, en condiciones de alto CO₂, la A_N , se mantuvo constante durante las tres estaciones y en cada una de ellas se observaron valores significativamente mayores con respecto al tratamiento control (Tabla 3).

La eficiencia en el uso del agua aumentó durante las estaciones, en *H. almeriense*, siendo este aumento aún más notable en las plantas que fueron sometidas a condiciones de elevado CO₂. En *H. ledifolium* no se observaron cambios en la eficiencia en el uso del agua entre ambos tratamientos de CO₂ (Tabla 3).

La conductancia estomática tuvo comportamientos similares tanto en *H. almeriense* como en *H. ledifolium* a lo largo de las estaciones. En la estación de invierno se alcanzó el máximo valor de conductancia estomática que posteriormente fue disminuyendo con el paso de las estaciones. Si bien no se observaron diferencias significativas entre ambos tratamientos de CO₂ en *H. almeriense*, sí que los hubo para las estaciones de invierno y verano en *H. ledifolium* (Tabla 3).

Tabla 3. Medidas de intercambio gaseoso. Se midieron en *H. almeriense* y *H. ledifolium* la tasa de asimilación neta, la conductancia estomática y la eficiencia en el uso del agua, bajo los diferentes tratamientos de CO₂ y las diferentes estaciones. Los datos mostrados representan el promedio \pm error estándar, $n=6-10$. Los asteriscos indican diferencias

significativas entre los tratamientos con CO₂ para una misma estación según la prueba de t de Student ($p < 0,05$). *Letras diferentes indican diferencias significativas entre las diferentes estaciones para el mismo tratamiento de CO₂ según el Test de rango múltiple de Tukey ($p < 0,05$).

	CO ₂ ambiental	Elevado CO ₂	CO ₂ ambiental	Elevado CO ₂
	<i>H. ledifolium</i>		<i>H. almeriense</i>	
INVIERNO				
A _N :Tasa de asimilación neta (μmol m ⁻² s ⁻¹)	6,8 ±0,8a	13,5 ±1,7a*	11,5 ±0,8a	20,6 ±2,3a*
Conductancia estomática (mmol m ⁻² s ⁻¹)	84,7 ±28,3b	282,9 ±50,7a	238,6 ±42,8a	323,6 ±43,2a
Eficiencia en el uso del agua (μmol CO ₂ mmol H ₂ O ⁻¹)	80,6 ±13,9a	52,4,9 ±6,5a	50,5 ±7,1a	66,1 ±10,9a
PRIMAVERA				
A _N :Tasa de asimilación neta (μmol m ⁻² s ⁻¹)	5,9 ±0,4a	10,7 ±0,8a*	9,3 ±0,9a	15,9 ±1,3b*
Conductancia estomática (mmol m ⁻² s ⁻¹)	100,7 ±10,6b	165,0 ±38,7b	152,4 ±14,3b	149,0 ±16,8b*
Eficiencia en el uso del agua (μmol CO ₂ mmol H ₂ O ⁻¹)	76,7 ±15,2a	73,9 ±12,5ab	79,8 ±7,6b	154,9 ±13,8b
VERANO				
A _N :Tasa de asimilación neta (μmol m ⁻² s ⁻¹)	3,9 ±0,5b	12,7 ±0,9a*	4,7 ±1,1b	9,2 ±0,6c*
Conductancia estomática (mmol m ⁻² s ⁻¹)	51,17 ±11,6b	154,9 ±30,7b*	52,1 ±10,8c	43,61 ±7,6c
Eficiencia en el uso del agua (μmol CO ₂ mmol H ₂ O ⁻¹)	89,0 ±12,1a	86,2 ±9,8b	89,3 ±4,0b	230,7 ±26,8c*

5. Discusión

Nuestros resultados indican que el aumento del CO₂ atmosférico en combinación con un estrés hídrico y un calentamiento progresivo, influye en la fisiología de *H. almeriense* y de *H. ledifolium*. Como habíamos hipotetizado, el incremento de la concentración CO₂ atmosférico provoca una respuesta activa tanto en *H. almeriense* (planta perenne) como en *H. ledifolium* (planta anual): mejorando la tasa de A_N, la eficiencia en el uso del agua y modificando la conductancia estomática (Tabla 3). El incremento en la biomasa y en la tasa de A_N, en ambos tipos de plantas sometidas a alto CO₂ atmosférico, ayudaría a las plantas a hacer frente a los efectos negativos del estrés hídrico y del calentamiento (Holub et al., 2019; Jiang et al., 2021; Kizildeniz et al., 2021; McCarroll et al., 2009)

Hemos comprobado que la forma que tiene la planta de actuar frente a estos estreses en función de si es una planta anual o perenne es diferente. Las plantas de *H. almeriense* micorrizadas con *T. claveryi*, muestran los valores máximos de tasa de A_N en la estación de invierno, similar a lo que describió Gulías et al. (2009) para *Cistus albidus*. Sin embargo, en las plantas de *H. ledifolium*, la tasa de A_N alcanza su valor máximo en invierno y se mantiene constante durante las tres estaciones. Por lo tanto, en condiciones de elevado CO₂ las plantas anuales son capaces de generar una mayor cantidad de productos fotosintéticos, pudiendo destinarlos al desarrollo tanto del tallo como de la raíz. Esto explicaría que el incremento de la biomasa vegetal se de en todas las estaciones en la planta anual, mientras que esto solo ocurre en la estación de verano en la planta perenne. Esto puede deberse a que las hojas de las plantas anuales tienen, en algunas especies, una mayor capacidad fotosintética que las hojas de especies perennes (Garnier, 1992; Garnier et al., 1997) y, por tanto, esta mayor capacidad de asimilación de CO₂ se vea incrementada por el

enriquecimiento del CO₂ atmosférico. En cuanto a la conductancia estomática, esta va disminuyendo en ambas plantas con el transcurso de las estaciones, aunque disminuye de manera más pronunciada en *H. almeriense* que en *H. ledifolium*, lo que significa que hay un mayor intercambio de gases y, por consiguiente, una mayor A_N en *H. ledifolium* en condiciones de alto CO₂. Sin embargo, que la disminución de la conductancia estomática sea más acentuada en *H. almeriense*, supone que tenga una mejor eficiencia en el uso del agua en la estación de verano, por lo que estas plantas podrían estar mejor preparadas para afrontar situaciones de estrés hídrico. El peso específico foliar es similar en *H. almeriense* y en *H. ledifolium*, aunque en esta última se observa un aumento en la estación de verano, lo que indica un mayor empaquetamiento de la hoja. Esto supondría para la planta alargar la vida de la hoja o una protección para evitar su desecación (de la Riva et al., 2016; Poorter et al., 2009).

La respuesta de la planta a la colonización fúngica es similar entre ambos tipos de plantas micorrizadas. En *H. almeriense* la colonización no se ve afectada por las concentraciones elevadas de CO₂ atmosférico y solo se observan cambios al incrementar el estrés hídrico como ya se ha descrito en trabajos previos (Marqués-Gálvez et al., 2020a; Navarro-Ródenas et al., 2013). En *H. ledifolium*, en condiciones de CO₂ ambientales y estrés hídrico, la micorrización aumenta al igual que en *H. almeriense*. No obstante, en la estación de verano, la micorrización es mayor, por lo tanto hay un efecto del CO₂ sobre la micorrización de la especie anual en condiciones de estrés hídrico elevado. Se ha descrito en numerosos estudios que el elevado CO₂ incrementa la micorrización (Dong et al., 2018), ya que el 30% del total de productos fotoasimilados se utilizan para mantener el crecimiento fúngico (Douds et al., 2000). Puesto que *H. ledifolium* es capaz de mantener niveles altos de fotosíntesis, es muy probable que este carbono esté destinando a incrementar la micorrización o incrementar la biomasa miceliar en el suelo (Phillips et al., 2013). De esta manera el hongo le proporciona nutrientes como nitrógeno o fósforo a la planta, mejorando el estatus de la misma en condiciones de estrés hídrico, como se da en la estación de verano.

6. Conclusiones

Se ha comprobado que el elevado CO₂ atmosférico afecta a los parámetros fisiológicos tanto de *H. almeriense* como *H. ledifolium*, mejorándolos en ambos casos. No obstante, la respuesta de planta anual *H. ledifolium* es más acentuada, incrementando incluso algunos parámetros como la tasa de A_N y el porcentaje de micorrización. Esta rápida y mejor respuesta por parte de la planta anual, podría tener un gran impacto no solo en la producción de la trufa de desierto, sino también en la distribución ecológica de *H. ledifolium* en condiciones de cambio climático en las que se prevé un aumento de la temperatura. Esto señala que el uso de plantas anuales, junto a perennes, como alternativa para el cultivo de la trufa de desierto, sea una opción a tener en cuenta en futuras plantaciones y programas de silvicultura y reforestación.

7. Agradecimientos

Este trabajo ha sido financiado por el MINECO (CGL2016-78946-R) y MCIN/AEI/10.13039/501100011033 (PID2020-115210RB-I00) y con una beca FPI para Ángel Luigi Guarnizo Serrudo (BES-2017-081439).

8. Bibliografía

BELLIDO, E.; DE LA HABA, P.; AGÜERA, E.; 2021. Physiological alteration in sunflower plants (*Helianthus annuus* L.) exposed to high CO₂ and arbuscular mycorrhizal fungi. *Plants* 10: 937.

CHAVAN, S.G.; DUURSMA, R.A.; TAUSZ, M.; GHANNOUM, O.; 2019. Elevated CO₂ alleviates the negative impact of heat stress on wheat physiology but not on grain yield. *J. Exp. Bot.* (70): 6447–6459.

CHEVALIER, G.; 2014. The European Desert Truffles. En: *Desert Truffles*. Springer Berlin Heidelberg, pp. 121–141.

DE LA RIVA, E.G.; TOSTO, A., PÉREZ-RAMOS; I.M., NAVARRO-FERNÁNDEZ, C.M.; OLMO, M., ANTEN; N.P.R.; MARAÑÓN T.; VILLAR, R.; 2016. A plant economics spectrum in Mediterranean forests along environmental gradients: Is there coordination among leaf, stem and root traits? *J. Veg. Sci.* 2: 187–199.

DONG, Y.; WANG, Z.; SUN, H.; YANG, W.; XU, H.; 2018. The response patterns of arbuscular mycorrhizal and ectomycorrhizal symbionts under elevated CO₂: A meta-analysis. *Front. Microbiol.* 9: 1248.

DOUDS, D.D.; PFEFFER, P.E.; SHACHAR-HILL, Y.; 2000. Carbon Partitioning, Cost, and Metabolism of Arbuscular Mycorrhizas. *Arbuscular Mycorrhizas: Physiol. Funct.* pp. 107–129.

GARNIER, E.; 1992. Growth Analysis of Congeneric Annual and Perennial Grass Species. *J. Ecol.*: 665–675.

GARNIER, E.; CORDONNIER, P.; GUILLERM, J.L.; SONIÉ, L.; 1997. Specific leaf area and leaf nitrogen concentration in annual and perennial grass species growing in Mediterranean old-fields. *Oecologia* 111: 490–498.

GULÍAS, J.; CIFRE, J.; JONASSON, S.; MEDRANO, H.; FLEXAS, J.; 2009. Seasonal and inter-annual variations of gas exchange in thirteen woody species along a climatic gradient in the Mediterranean island of Mallorca. *Flora*. 204: 169–181.

GUTIÉRREZ, A., MORTE, A., HONRUBIA, M., 2003. Morphological characterization of the mycorrhiza formed by *Helianthemum almeriense* Pau with *Terfezia claveryi* Chatin and *Picoa lefebvrei* (Pat.) Maire. *Mycorrhiza* 13: 299–307.

HOLUB, P.; KLEM, K.; LINDER, S.; URBAN, O.; 2019. Distinct seasonal dynamics of responses to elevated CO₂ in two understorey grass species differing in shade-tolerance. *Ecol. Evol.* 9: 13663–13677.

HUANG, J.; YU, H.; DAI, A.; WEI, Y.; KANG, L.; 2017. Drylands face potential threat under 2 °C global warming target. *Nat. Clim. Change* 7: 417–422.

HUANG, J.; YU, H.; GUAN, X.; WANG, G.; GUO, R.; 2016. Accelerated dryland expansion under climate change. *Nat. Clim. Change* 6: 166–171.

IPCC, 2018. Summary for Policymakers. Global Warming of 1.5 °C., in: *Global Warming of 1.5 °C. An IPCC Special Report on the Impacts of Global Warming of 1.5 °C above Pre-Industrial Levels and Related Global Greenhouse Gas Emission Pathways, in the Context of Strengthening the Global Response to the Threat of Climate Change*: p. 32.

JIANG, M.; KELLY, J.W.G.; ATWELL, B.J.; TISSUE, D.T.; MEDLYN, B.E.; 2021. Drought by CO₂ interactions in trees: a test of the water savings mechanism. *New Phytol.* 230: 1421–1434.

KIZILDENIZ, T.; PASCUAL, I.; IRIGOYEN, J.J.; MORALES, F.; 2021. Future CO₂, warming and water deficit impact white and red Tempranillo grapevine: Photosynthetic acclimation to elevated CO₂ and biomass allocation. *Physiol. Plant.* 172: 1779–1794.

KOVÁCS, G.M.; TRAPPE, J.M.; 2014. Nomenclatural History and Genealogies of Desert Truffles. En: *Desert Truffles*. Springer Berlin Heidelberg, pp. 21–37.

LANCELLOTTI, E.; IOTTI, M.; ZAMBONELLI, A.; FRANCESCHINI, A.; 2014. Characterization of *Tuber borchii* and *Arbutus unedo* mycorrhizas. *Mycorrhiza* 24: 481–486.

LIU, B.B.; LI, M.; LI, Q.M.; CUI, Q.Q.; ZHANG, W.D.; AI, X.Z.; BI, H.G.; 2018. Combined effects of elevated CO₂ concentration and drought stress on photosynthetic performance and leaf structure of cucumber (*Cucumis sativus* L.) seedlings. *Photosynthetica* 56: 942–952.

MARQUÉS-GÁLVEZ, J.E.; MORTE, A.; NAVARRO-RÓDENAS, A.; 2020a. Spring stomatal response to vapor pressure deficit as a marker for desert truffle fruiting. *Mycorrhiza* 30: 503–512.

MARQUÉS-GÁLVEZ, J.E.; NAVARRO-RÓDENAS, A.; PEGUERO-PINA, J.J.; ARENAS, F.; GUARNIZO, A.L.; GIL-PELEGRÍN, E.; MORTE, A.; 2020b. Elevated atmospheric CO₂ modifies responses to water-stress and flowering of Mediterranean desert truffle mycorrhizal shrubs. *Physiol. Plant.* 170: 537–549.

MCCARROLL, D.; GAGEN, M.H.; LOADER, N.J.; ROBERTSON, I.; ANCHUKAITIS, K.J.; LOS, S.; YOUNG, G.H.F.; JALKANEN, R.; KIRCHHEFER, A.; WATERHOUSE, J.S.; 2009. Correction of tree ring stable carbon isotope chronologies for changes in the carbon dioxide content of the atmosphere. *Geochim. Cosmochim. Acta* 73: 1539–1547.

MORTE, A.; ANDRINO, A.; HONRUBIA, M.; NAVARRO-RÓDENAS, A.; 2012. *Terfezia* cultivation in arid and semiarid soils. En: ZAMBONELLI, A.; BONITO, G.M. (eds.): *Edible Ectomycorrhizal Mushrooms*. Soil Biology, vol 34. pp 241–263. Springer-Verlag Berlin. Heidelberg

MORTE, A.; KAGAN-ZUR, V.; NAVARRO-RÓDENAS, A.; SITRIT, Y.; 2021. Cultivation of desert truffles—A crop suitable for arid and semi-arid zones. *Agronomy* 11: 1462.

MORTE, A.; NAVARRO-RÓDENAS, A.; NICOLÁS, E.; 2010. Physiological parameters of desert truffle mycorrhizal *Helianthemum almeriense* plants cultivated in orchards under water deficit conditions. *Symbiosis* 52: 133–139.

MORTE, A.; PÉREZ-GILABERT, M.; GUTIÉRREZ, A.; ARENAS, F.; MARQUÉS-GÁLVEZ, J.E.; BORDALLO, J.J.; RODRÍGUEZ, A.; BERNÁ, L.M.; LOZANO-CARRILLO, C.; NAVARRO-RÓDENAS, A.; 2017. Basic and applied research for desert truffle cultivation. En: *Mycorrhiza - Eco-Physiology, Secondary Metabolites, Nanomaterials: Fourth Edition*. Springer, Cham, pp. 23–42.

MORTE, A.; ZAMORA, M.; GUTIÉRREZ, A.; HONRUBIA, M.; 2009. Desert truffle cultivation in semiarid mediterranean áreas. En: V. GIANINAZZI-PEARSON, V.; AZCÓN, C. (eds.): *Mycorrhizas: functional processes and ecological impact*. Chapter 15. Pp 221–234. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg

NAVARRO-RÓDENAS, A.; BÁRZANA, G.; NICOLÁS, E.; CARRA, A., SCHUBERT, A.; MORTE, A.; 2013. Expression analysis of aquaporins from desert truffle mycorrhizal symbiosis reveals a fine-tuned regulation under drought. *Mol. Plant-Microbe Interact.* 26: 1068–1078.

PHILLIPS, R.P.; BRZOSTEK, E.; MIDGLEY, M.G.; 2013. The mycorrhizal-associated nutrient economy: A new framework for predicting carbon-nutrient couplings in temperate forests. *New Phytologist* 199: 41–51.

POORTER, H.; NIINEMETS, U.; POORTER, L.; WRIGHT, I.J.; VILLAR, R.; 2009. Erratum: Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist* 182: 565–588.

R CORE TEAM; 2019. R: A language and environment for statistical computing. *R-Foundation*.

ROBREDO, A.; PÉREZ-LÓPEZ, U.; MIRANDA-APODACA, J.; LACUESTA, M.; MENA-PETITE, A.; MUÑOZ-RUEDA, A.; 2011. Elevated CO₂ reduces the drought effect on nitrogen metabolism in barley plants during drought and subsequent recovery. *Environ. Exp. Bot.* 7: 399–408.

RODRIGUES, W.P.; MARTINS, M.Q.; FORTUNATO, A.S.; RODRIGUES, A.P.; SEMEDO, J.N.; SIMÕES-COSTA, M.C.; PAIS, I.P., LEITÃO, A.E.; COLWELL, F.; GOULAO, L.; MÁGUAS, C.; MAIA, R., PARTELLI, F.L., CAMPOSTRINI, E., SCOTTI-CAMPOS, P., RIBEIRO-BARROS, A.I., LIDON, F.C., DAMATTA, F.M.; RAMALHO, J.C.; 2016. Long-term elevated air [CO₂] strengthens photosynthetic functioning and mitigates the impact of supra-optimal temperatures in tropical *Coffea arabica* and *C. canephora* species. *Glob. Change. Biol.* 22: 415–431.

SOUDZILOVSKAIA, N.A.; VAN BODEGOM, P.M.; TERRER, C.; ZELFDE, M. VAN'T, MCCALLUM, I.; LUKE MCCORMACK, M.; FISHER, J.B.; BRUNDRETT, M.C., DE SÁ, N.C.; TEDERSOO, L.; 2019. Global mycorrhizal plant distribution linked to terrestrial carbon stocks. *Nat. Commun.* 10: 1–10.