

CIENTÍFICOS DE LA UNIVERSIDAD AUSTRAL DE CHILE ENCUENTRAN EVIDENCIA QUE EL CAMBIO CLIMÁTICO SERÍA RESPONSABLE DEL DETERIORO QUE AFECTA A LAS ARAUCARIAS.

Autor: Dr. Mylthon Jiménez-Castillo
Instituto de Ciencias Ambientales y Evolutivas
Universidad Austral de Chile

El fenómeno se llama “carbon starvation” (régimen de hambre) y es uno de los principales responsables de la muerte de árboles por cambio climático en el mundo. **El estudio se realizó en el Parque Nacional Conguillío** y contó con la colaboración del Centro de Investigación en Ecosistemas de la Patagonia (CIEP) y Conaf. Desde hace casi un año, Conaf dio la alarma sobre el visible deterioro que estaban sufriendo las Araucarias en el sur de Chile. Los síntomas de esta extraña “enfermedad” son la pérdida de color verde de las hojas en las ramas inferiores, las que pasan a un color café y se secan. Luego, se sigue secando hacia las ramas superiores, causando en muchos casos la muerte del individuo. Varias cifras se han mencionado respecto al alcance de los daños en el territorio, las que van de 50% a 80% en los sectores más afectados, hasta sitios donde todos los individuos se encuentran sanos. Sin embargo, no existe claridad respecto a las causas de los síntomas observados.

En un reciente estudio que buscaba establecer las causas que han generado el deterioro de las Araucarias en el sur del país, científicos de la Universidad Austral de Chile han encontrado pruebas que las Araucarias del Parque Nacional Conguillío se encuentran en un importante estado de déficit energético, el que sería responsable de generar en ellas el deterioro de sus funciones. Los investigadores, que llevan varios años estudiando los efectos del cambio climático sobre las especies del bosque nativo del sur de Chile, analizaron las reservas de carbohidratos en los tejidos de Araucaria que presentaban importantes daños en su follaje y los compararon con los carbohidratos de individuos sanos. El análisis arrojó, que los árboles enfermos presentan niveles de carbohidratos muy por debajo de lo que muestran los árboles saludables, indicando que carecen de las reservas energéticas necesarias para vivir. Cabe mencionar, que las plantas son organismos autótrofos, es decir fabrican su propio alimento (carbohidratos) mediante el proceso de fotosíntesis. Por lo tanto, la ausencia o bajos niveles de carbohidratos en los tejidos es equivalente a mantenerse bajo un régimen de hambre.

“Bajo condiciones de sequía, muchas plantas cierran sus estomas (poros en las hojas) para evitar deshidratarse. Sin embargo, las plantas no pueden hacer fotosíntesis con los estomas cerrados, es decir no pueden fabricar su alimento. Por ello recurren a sus reservas, para poder mantenerse vivas durante la sequía. Si la sequía dura varios años, como ha ocurrido en el centro sur de Chile, los árboles se encuentran en un punto crítico, en que aún no pueden hacer fotosíntesis y, al mismo tiempo, se han gastado todas sus reservas. De esta forma comienza el deterioro de los tejidos del árbol, se secan hojas y ramas, y el árbol puede incluso llegar a morir de no cambiar las condiciones ambientales. Esto es lo que creemos está pasando en Conguillío a la luz de las evidencias” explica el Dr. Mylthon Jiménez, investigador del Instituto de ciencias Ambientales y Evolutivas de la UACH, quien ha liderado esta investigación.

Durante la última década, ha aumentado considerablemente el reporte de mortalidad masiva de árboles en todo el mundo, a consecuencia de la sequía producida por el cambio climático. En nuestro país no se había hecho evidente este fenómeno hasta ahora. Si bien el “régimen de hambre” puede llegar a causar la muerte de cientos de hectáreas de bosques, el Dr. Jiménez advierte que hoy no tenemos evidencia que esto pueda ocurrir, sin embargo existe preocupación e incertidumbre respecto a lo que ocurrirá con Araucaria y otras especies, ya que todos los modelos climáticos indican que los periodos de sequía serán cada vez más frecuentes e intensos en el país.

“Nos enfrentamos a nuevos escenarios climáticos que alteran procesos ecológicos básicos sumamente relevantes para la estabilidad de los ecosistemas. Estos están teniendo efectos aún no dimensionados sobre nuestros bosques nativos y los servicios que estos nos proveen. Es necesario incorporar rápidamente estos nuevos fenómenos y procesos a la lista de amenazas para la biodiversidad del país y los sistemas productivos, con el fin de establecer estrategias de mitigación y adaptación que incorporen la realidad local del territorio”, indica el investigador.

El estudio contó con el apoyo de la Dra. Frida Piper del Centro de Investigación en Ecosistemas Patagónicos, la Administración y los Guarda Parques del Parque Nacional Conguillio, y es parte de un programa multidisciplinario de Investigación en Biodiversidad y Cambio Climático de la Universidad Austral de Chile.

Peligra existencia de araucarias en Chile: Cambio climático dificulta la fotosíntesis.



Las Araucarias de Chile no pueden fabricar 'su alimento' producto del Cambio Climático. Evidencia inédita en el país pesquisada por científicos de Valdivia dan cuenta de una enfermedad en esta especie protegida.

Un equipo liderado por investigadores del Instituto de Ciencias Evolutivas y Ambientales de la Universidad Austral, tras un seguimiento por la alerta dada por Conaf, **realizaron estudios en el Parque Nacional Conguillío**, logrando determinar, con apoyo del Centro de Investigación en Ecosistemas de la Patagonia, que las especies están bajo el fenómeno '**carbon starvation**' que es un régimen de hambre en plantas.

El biólogo y doctor en ciencias, Mylthon Jiménez, confirmó a Radio Bío Bío que esta condición provocada por el cambio climático, decanta en las Araucarias que no pueden fabricar su alimento.

El investigador de la UACH indicó que cuando las especies se enfrentan a sequías prolongadas, como las experimentadas en el último tiempo en el centro sur de Chile, comienzan a gastar sus reservas sin poder cumplir sus funciones básicas, con balances de carbono o energía general muy por debajo de lo esperable, e incluso en niveles que causa mortalidad masiva en otros lugares del mundo.

Para el equipo científico la situación es al menos preocupante, porque efectivamente la evidencia es clara en que la Araucaria está en riesgo ahora, sin saber qué podría pasar en el futuro, no siendo bueno el panorama si las condiciones desfavorable se mantienen.

Si bien dijo que no corresponde generar alarma, sí es preciso señalar que hay incertidumbre de un tema país que debe ser abordado de forma seria, entre la academia y los tomadores de decisiones.

Fuente: *Radio Bío Bío* - 13 enero 2017

'Carbon starvation'

Los mecanismos de inanición de carbono: ¿cómo, cuándo, o incluso no se produce en absoluto?

Por Nate G. McDowell.

Las observaciones recientes de los crecientes eventos de mortalidad de la vegetación parecen ser el resultado del cambio climático, en particular el aumento de la frecuencia, longitud e intensidad de las sequías (por ejemplo, [Allen et al. , 2010](#)). The threat of widespread increases in future mortality has rekindled interest in the mechanisms of plant mortality and survival because we do not yet understand them well enough to confidently model future vegetation dynamics ([Sitch et al. , 2008](#)). La amenaza de aumentos generalizados de la mortalidad futura ha reavivado el interés en los mecanismos de mortalidad y supervivencia de las plantas, porque todavía no los comprendemos lo suficiente como para modelar con confianza la futura dinámica de la vegetación ([Sitch et al. , 2008](#)). In this issue of *New Phytologist* , [Sala et al.](#) En este número de *New Phytologist* , [Sala et](#)

[al. \(pp. 274–281\)](#) provide a viewpoint on the 'carbon (C) starvation hypothesis' ([McDowell et al. , 2008](#)). [\(Pp. 274-281\) proporcionan](#) un punto de vista sobre la "hipótesis de la inanición de carbono (C)" ([McDowell et al. , 2008](#)). Their viewpoint is invaluable for stimulating our field to explicitly refine our definitions and identify the key experiments needed to understand mechanisms of vegetation survival and mortality. Su punto de vista es invaluable para estimular nuestro campo para refinar explícitamente nuestras definiciones e identificar los experimentos clave necesarios para comprender los mecanismos de supervivencia y mortalidad de la vegetación. Two important conclusions of their paper were that mortality can occur at nonzero carbohydrate levels and that careful experiments focused on the explicit mechanisms of C starvation, as well as on partitioning the roles of hydraulic failure and C starvation, are needed to understand the physiological underpinnings of how plants die. Dos importantes conclusiones de su trabajo fueron que la mortalidad puede ocurrir en niveles de carbohidratos no nulos y que se necesitan experimentos cuidadosos centrados en los mecanismos explícitos de inanición C, así como en la partición de los roles de fallo hidráulico y hambre C para entender los fundamentos fisiológicos de cómo mueren las plantas. We applaud these conclusions, and agree that hasty acceptance of any hypothesis before adequate testing is foolish. Aplaudimos estas conclusiones y estamos de acuerdo en que la aceptación precipitada de cualquier hipótesis antes de una prueba adecuada es una tontería. In this commentary, we highlight some of the valuable ideas from [Sala et al.](#) En este comentario, destacamos algunas de las valiosas ideas de [Sala et al.](#) and provide additional comments that we hope will prompt careful future tests on the mechanisms of plant mortality. Y aportaremos observaciones adicionales que, esperamos, inducirán futuras pruebas cuidadosas sobre los mecanismos de mortalidad de las plantas.

Cuando se propuso la hipótesis de inanición C ([McDowell et al. , 2008](#)), represento un intento de resumir e interpretar la literatura existente sobre la mortalidad de la vegetación, de la cual hubo una gran cantidad de estudios indirectos, pero una escasez de pruebas mecánicas verdaderas.

The original formulation of the hypothesis suggested that stomatal closure minimizes hydraulic failure during drought, causing photosynthetic C uptake to decline to low levels, thereby promoting carbon starvation as carbohydrate demand continues for maintenance of metabolism and defense. La formulación original de la hipótesis sugiere que el cierre estomático minimiza el fracaso hidráulico durante la sequía, causando disminución de la absorción de C fotosintética a niveles bajos, promoviendo así la inanición de carbono a medida que la demanda de carbohidratos continúa para mantener el metabolismo y la defensa. The plant either starves outright, or succumbs to attack by insects or pathogens, whichever occurs first. La planta se muere de hambre o sucumbe al ataque de insectos o patógenos, lo que ocurra primero. By contrast, failure to maintain xylem water tension lower than its cavitation threshold results in embolisms, which, if unrepaired, can eventually lead to widespread hydraulic failure, desiccation and mortality. Por el contrario, la falta de mantenimiento de la tensión del agua del xilema inferior a su umbral de cavitación da lugar a embolismos, que, si no se

reparan, pueden conducir eventualmente a fallas hidráulicas generalizadas, desecación y mortalidad. We hoped that the C-starvation and hydraulic failure hypotheses would generate discussion and new ideas; Esperamos que las hipótesis de la inanición C y la falla hidráulica generen discusión y nuevas ideas; and indeed, as summarized by [Sala et al.](#) Y de hecho, tal como se resume en [Sala et al.](#), active discussion is taking place. Se está llevando a cabo una discusión activa. A primary conclusion from the discussion is that we need clarification of the various mechanisms by which C starvation can occur, if it occurs at all. Una conclusión primaria de la discusión es que necesitamos la aclaración de los varios mecanismos por los cuales el hambre de C puede ocurrir, si ocurre en todos.

Plants maintain metabolism through respiratory processes that consume carbohydrates, and in doing so their C budgets must obey the law of conservation of energy, that is, respiration (mols per plant) = photosynthesis + carbohydrate storage – growth. Las plantas mantienen el metabolismo a través de los procesos respiratorios que consumen carbohidratos, y al hacerlo sus presupuestos C deben obedecer la ley de conservación de la energía, es decir, la respiración (mols por planta) = fotosíntesis + almacenamiento de carbohidratos.

Therefore, if not all carbohydrates are available for metabolism during drought, this will accelerate C starvation by reducing the storage pool available for respiratory metabolism. Por lo tanto, si no todos los carbohidratos están disponibles para el metabolismo durante la sequía, esto acelerará la inanición C reduciendo la reserva de almacenamiento disponible para el metabolismo respiratorio. The current evidence is mixed regarding metabolic limitations to utilize carbohydrates. La evidencia actual está mezclada con respecto a las limitaciones metabólicas para utilizar los carbohidratos. We reviewed the four carbohydrate studies cited by [Sala et al.](#) Se revisaron los cuatro estudios de carbohidratos citados por [Sala et al.](#) that included plant mortality, as opposed to publications in which seasonal carbohydrate analyses were performed on plants that did not die (representing 4 out of 16 (or 25%) of the studies on carbohydrate cited by [Sala et al.](#)), and agree that no clear pattern of carbohydrate content and mortality emerges. Que incluyeron la mortalidad de las plantas, a diferencia de las publicaciones en las que se realizaron análisis estacionales de carbohidratos en plantas que no murieron (lo que representa 4 de 16 (o 25%) de los estudios sobre carbohidratos citados por [Sala et al.](#) Surge un claro patrón de contenido de carbohidratos y de mortalidad. Mortality at nonzero carbohydrates could simply be a result of mortality via other mechanisms, such as hydraulic failure. La mortalidad en carbohidratos no cero podría ser simplemente el resultado de la mortalidad a través de otros mecanismos, tales como falla hidráulica. However, mortality at nonzero carbohydrate contents could also be a result of C starvation because of the increased use of sugars for osmotic balance during drought. Sin embargo, la mortalidad en los contenidos de carbohidratos distintos de cero también podría ser el resultado de la inanición de C debido al mayor uso de azúcares para el equilibrio osmótico durante la sequía. These sugars may be unavailable for other metabolic maintenance processes ([Chaves et al. , 2003](#); [Bartels & Sunkar, 2005](#) ;

NG McDowell & J. Amthor, unpublished; [Sala et al.](#)). Estos azúcares pueden no estar disponibles para otros procesos de mantenimiento metabólico ([Chaves et al.](#) , 2003 , [Bartels & Sunkar, 2005](#) , NG McDowell y J. Amthor, inédito, [Sala y otros](#)). Consistent with this, a classic paper by [Marshall & Waring \(1985\)](#) demonstrated that shaded trees consumed all of their starch pools and subsequently died (JD Marshall, pers. comm.), but their sugar pools remained well above zero. En consonancia con esto, un artículo clásico de [Marshall & Waring \(1985\)](#) demostró que los árboles sombreados consumían todas sus reservas de almidón y murieron posteriormente (JD Marshall, comm. Pers.), Pero sus reservas de azúcar permanecieron muy por encima de cero. Elevated temperatures accelerated depletion of the starch pools and subsequent mortality, consistent with the recent results from [Adams et al.](#) Las temperaturas elevadas aceleraron el agotamiento de las reservas de almidón y la consiguiente mortalidad, de acuerdo con los resultados recientes de [Adams et al. \(2009\)](#) . [\(2009\)](#) . Given the current available evidence, it is quite possible that not all carbohydrates can be utilized, particularly during drought. Dada la evidencia disponible actualmente, es muy posible que no todos los carbohidratos puedan ser utilizados, particularmente durante la sequía.

The paucity of studies that have quantified mortality forces scientists to use data from nonmortality studies to develop hypotheses (ie [McDowell et al.](#) , 2008 ; [Sala et al.](#)); La escasez de estudios que han cuantificado la mortalidad obliga a los científicos a utilizar datos de estudios de no mortalidad para desarrollar hipótesis ([McDowell et al.](#) , 2008 ; [Sala et al.](#)); however, we do this at the risk of confusing stress responses with mortality mechanisms. Sin embargo, lo hacemos con el riesgo de confundir las respuestas de estrés con los mecanismos de mortalidad. Particular to C starvation, the literature on the carbohydrate patterns of plants that did not die may not be evidence against C starvation. Particular a la inanición de C, la literatura sobre los patrones de carbohidratos de las plantas que no murieron puede no ser evidencia contra la inanición de C. In fact, these data, along with the widespread evidence that plants minimize C loss and maximize C gain during drought (reviewed by [McDowell et al.](#) , 2008 ; [Sala et al.](#) ; and many others), support the critical role of carbohydrate balance in avoiding mortality. De hecho, estos datos, junto con la evidencia generalizada de que las plantas minimizan la pérdida de C y maximizan la ganancia de C durante la sequía (revisada por [McDowell y otros](#) , 2008 , [Sala y otros](#) , y muchos otros), apoyan el papel crítico del balance de carbohidratos en Evitando la mortalidad. During drought, carbohydrates accumulate because growth declines faster than photosynthesis (reviewed by NG McDowell & J. Amthor, unpublished). Durante la sequía, los carbohidratos se acumulan porque el crecimiento disminuye más rápido que la fotosíntesis (revisado por NG McDowell & J. Amthor, inédito). This is driven not only by mass balance, but also through feedforward signaling in response to carbohydrate availability that down-regulates growth and respiration and up-regulates storage in direct response to depletion of photosynthate and starch ([Smith & Stitt, 2007](#) ; [Gibon et al.](#) , 2009). Esto es impulsado no sólo por el balance de masas, sino también a través de señalización feedforward en respuesta a la disponibilidad de carbohidratos que down-regula el crecimiento y la

respiración y up-regula el almacenamiento en respuesta directa al agotamiento de photosynthate y almidón ([Smith & Stitt, 2007](#) ; [., 2009](#)). The carbohydrate concentration of tissues should only decline when the availability of C from photosynthesis plus storage does not equal C consumption to maintain metabolism ([Marshall & Waring, 1985](#) ; NG McDowell & J. Amthor, unpublished). La concentración de carbohidratos de los tejidos sólo debe disminuir cuando la disponibilidad de C a partir de la fotosíntesis más el almacenamiento no es igual al consumo de C para mantener el metabolismo ([Marshall & Waring, 1985](#) ; NG McDowell y J. Amthor, inédito). Therefore, the primary driver of C starvation – declining photosynthesis – actually drives increased allocation to storage carbohydrates during the early phases of stress. Por lo tanto, el principal impulsor de la inanición de C - disminución de la fotosíntesis - realmente impulsa la asignación aumentada a los carbohidratos de almacenamiento durante las primeras fases del estrés.

Similar to an inability to utilize carbohydrates at the cellular level, phloem transport failure during drought is also likely to exacerbate C starvation. Al igual que una incapacidad para utilizar los carbohidratos en el nivel celular, el fracaso del transporte del floema durante la sequía también es probable que exacerbe la inanición C. As stated by [Sala et al.](#) Tal como lo indican [Sala et al.](#) , this is a critical, but under-studied, question. , Esta es una cuestión crítica, pero poco estudiada. It is likely that drought can reduce phloem transport via multiple mechanisms, such as lowering carbohydrate loading and unloading (including reduced sink activity), or by lowering phloem conductance by increasing sap viscosity ([Chaves et al. , 2003](#) ; [Hölttä et al. , 2009](#)). Es probable que la sequía pueda reducir el transporte del floema a través de múltiples mecanismos, como reducir la carga y descarga de carbohidratos (incluyendo la reducción de la actividad del sumidero) o reducir la conductancia del floema aumentando la viscosidad de la savia ([Chaves et al.](#)). Does phloem transport matter to drought survival? ¿El transporte de floema es importante para la supervivencia de la sequía? Some studies show that photosynthesis declines faster than assimilate transport during drought ([Sung & Kreig, 1979](#) ; [Fig. 1](#)), but others indicate the opposite (citations in [Sung & Kreig, 1979](#)). Algunos estudios muestran que la fotosíntesis disminuye más rápidamente que el transporte asimilado durante la sequía ([Sung & Kreig, 1979](#)), pero otros indican lo contrario (citas en [Sung & Kreig, 1979](#)). These studies, however, do not achieve the limit of lethal drought stress and therefore the patterns could change abruptly before mortality ([Fig. 1](#)). Sin embargo, estos estudios no alcanzan el límite del estrés letal por sequía y por lo tanto los patrones pueden cambiar abruptamente antes de la mortalidad ([Figura 1](#)). For example, if photosynthesis fell to near zero (as occurs in piñon pine trees, [McDowell et al. , 2008](#)) or phloem transport suddenly ceased at -3.0 MPa (as suggested in [Fig. 1](#)), then the risk of C starvation would increase. Por ejemplo, si la fotosíntesis cayó a casi cero (como ocurre en los pinos piñones, [McDowell et al. , 2008](#)) o el transporte del floema de repente cesó a $-3,0$ MPa (como se sugiere en la [Fig. 1](#)), entonces el riesgo de inanición C aumentaría . Phloem transport failure could also facilitate drought-induced mortality if the movement of stored carbohydrates, nutrients, or metabolic signals is critical for survival (if storage within local organs is insufficient to outlast

drought), or if transport is needed to reduce foliar osmotic stress ([Bartels & Sunkar, 2005](#)). El fracaso del transporte del floema podría también facilitar la mortalidad inducida por la sequía si el movimiento de los carbohidratos almacenados, los nutrientes o las señales metabólicas es crítico para la supervivencia (si el almacenamiento dentro de los órganos locales es insuficiente para sobrevivir a la sequía) o si el transporte es necesario para reducir el estrés osmótico foliar ([Bartels & Sunkar, 2005](#)). Relatively large carbohydrate reserves may have been stored before the late stages of drought (ie citations in [Sala et al.](#)), but the ability to extract them from storage and to transport them varies widely ([Chaves et al., 2003](#); and citations in [Sala et al.](#)). Las reservas de carbohidratos relativamente grandes pueden haberse almacenado antes de las últimas etapas de la sequía (es decir, las citas en [Sala y otros](#)), pero la capacidad de extraerlas del almacenamiento y transportarlas varía ampliamente ([Chaves et al., 2003](#) y citas en [Sala Et al.](#)). Finally, failure of phloem transport could be important if autophagy, or breakdown and recycling of cellular contents, is an important mechanism to mobilize resources to avoid mortality ([Munne-Bosch & Alegre, 2004](#)); Finalmente, el fracaso del transporte del floema podría ser importante si la autofagia, o desglose y reciclaje de los contenidos celulares, es un mecanismo importante para movilizar recursos para evitar la mortalidad (Munne [-Bosch y Alegre, 2004](#)); thus, transport may be particularly critical during the final stages of survival. Por lo tanto, el transporte puede ser particularmente crítico durante las etapas finales de supervivencia. While phloem transport failure is unlikely to kill plants directly, it could play a critical role in promoting C starvation or other negative consequences that lead to mortality. Si bien es poco probable que el fracaso del transporte de floema mate directamente a las plantas, podría desempeñar un papel crítico en la promoción de la inanición de C u otras consecuencias negativas que conducen a la mortalidad. Because phloem transport failure may have different impacts on sink and source organs, analyzing the sugar contents in different tissues up to the point of mortality will be critical in future experiments. Debido a que el fallo en el transporte del floema puede tener diferentes impactos en los órganos sumideros y fuente, el análisis de los contenidos de azúcar en diferentes tejidos hasta el punto de mortalidad será crítico en futuros experimentos.

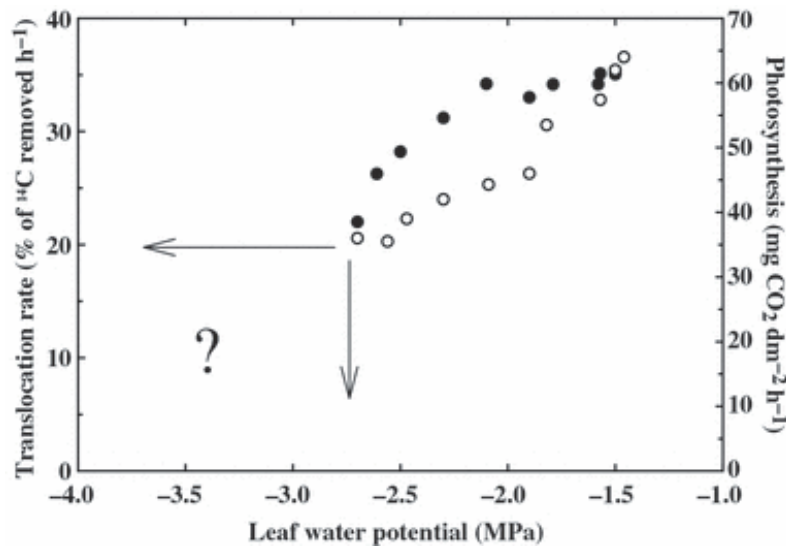


Figure 1. Figura 1.

Photosynthesis and ^{14}C loss from leaves (primarily translocation with a small amount lost to respiration, [Hofstra, 1967](#)) as a function of leaf water potential for sorghum plants. La fotosíntesis y la pérdida de ^{14}C de las hojas (principalmente translocación con una pequeña cantidad perdida a la respiración, [Hofstra, 1967](#)) en función del potencial hídrico foliar de las plantas de sorgo. Data were reproduced from Fig. Los datos se reprodujeron a partir de la Fig. 3 in [Sung & Kreig \(1979\)](#). The arrows indicate that, while these data are tantalizing, they do not inform us regarding the responses near the lethal limits and thus may not be informative regarding mortality and survival mechanisms. Las flechas indican que, si bien estos datos son tentadores, no nos informan acerca de las respuestas cercanas a los límites letales, por lo que pueden no ser informativos con respecto a los mecanismos de mortalidad y supervivencia. Translocation, closed circles; Translocación, círculos cerrados; photosynthesis, open circles. Fotosíntesis, círculos abiertos.

We applaud the goal of Sala and colleagues of furthering our understanding of vegetation mortality. Aplaudimos el objetivo de Sala y sus colegas de profundizar nuestra comprensión de la mortalidad de la vegetación. A number of key questions have arisen from the current discussion. Una serie de cuestiones clave han surgido de la discusión actual. What fraction of stored carbohydrates is truly available to respiratory metabolism? ¿Qué fracción de carbohidratos almacenados está verdaderamente disponible para el metabolismo respiratorio? What is the role of starch and other sugars in survival mechanisms, including phloem function? ¿Cuál es el papel del almidón y otros azúcares en los mecanismos de supervivencia, incluyendo la función del floema? How do these carbohydrates vary at the whole plant level and across taxa? ¿Cómo varían estos hidratos de carbono a nivel de toda la planta ya través de taxones? What is the interaction of hydraulics, metabolism and phloem transport? ¿Cuál es la interacción de la hidráulica, el metabolismo y el transporte del floema? What is the global response

of the above processes and their drought-dependence leading up to, and including, the point of mortality? ¿Cuál es la respuesta global de los procesos anteriores y su dependencia de la sequía que conduce al punto de mortalidad? We suggest that future research regarding mortality clearly distinguishes evidence from plants that actually die versus plants that are stressed but survive. Sugerimos que la investigación futura sobre la mortalidad distinga claramente la evidencia de las plantas que mueren realmente contra las plantas que se estresan pero sobreviven. The limited research that has been conducted in an appropriate manner to investigate mortality mechanisms (ie [Marshall & Waring, 1985](#) ; [Adams et al. , 2009](#)) has yielded results consistent with C starvation, as formulated by both [McDowell et al.](#) La limitada investigación que se ha llevado a cabo de manera apropiada para investigar los mecanismos de mortalidad ([Marshall & Waring, 1985](#) ; [Adams et al. , 2009](#)) ha dado resultados consistentes con la inanición de C, tal como fue formulada por [McDowell et al. \(2008\)](#) and [Sala et al. \(2008\)](#) y [Sala et al.](#) , but they do not necessarily 'prove' C starvation as the mechanism of mortality. , Pero no necesariamente 'probar' C hambre como el mecanismo de la mortalidad. Unfortunately, no studies have tested the C-starvation or hydraulic-failure hypotheses, in any of their forms, and sufficiently concluded that other mechanisms are not interacting or driving mortality. Desafortunadamente, ningún estudio ha probado las hipótesis de inanición C o de fallo hidráulico, en cualquiera de sus formas, y concluyó suficientemente que otros mecanismos no están interactuando o causando mortalidad. To improve our understanding of how plants die, new experiments explicitly designed to partition the different mechanisms need to be conducted. Para mejorar nuestra comprensión de cómo mueren las plantas, nuevos experimentos explícitamente diseñados para dividir los diferentes mecanismos necesitan ser conducidos.

Fuente: Wiley Online Library