

Ecología evolutiva de la reproducción en dos pinos mediterráneos: *Pinus pinaster* Ait. y *Pinus halepensis* Mill.

L. Santos del Blanco^{1,2,3,*}

(1) INIA-CIFOR, Ctra. A Coruña km 7.5, 28040, Madrid, España

(2) Dept. Ecology and Evolution. Biophore Building. University of Lausanne, 1015, Lausana, Suiza

(3) Instituto Universitario de Investigación en Gestión Forestal Sostenible Uva-INIA, Avda Madrid 44, 34071, Palencia, España

*Autor de correspondencia: L. Santos del Blanco [luis.santosdelblanco@unil.ch]

> Recibido el 23 de octubre de 2014 - Aceptado el 02 de diciembre de 2014

Santos del Blanco, L. 2014. Ecología evolutiva de la reproducción en dos pinos mediterráneos: *Pinus pinaster* Ait. y *Pinus halepensis* Mill. *Ecosistemas* 23(3): 112-114. Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-3.15

Introducción y objetivos

El estudio de los caracteres del ciclo vital es central en biología evolutiva y ecología pues están íntimamente relacionados con el entorno de los organismos. Entre ellos, destacan caracteres reproductores como el tamaño umbral de reproducción, la fecundidad y el reparto del esfuerzo reproductor a lo largo de la vida (Roff 1992). Su estudio ayuda a entender procesos adaptativos pasados y a inferir los futuros. En el caso de los árboles forestales, este conocimiento es particularmente valioso y urgente dado el papel básico de los árboles forestales en ecosistemas de todo el mundo (Petit y Hampe 2006).

Pinus pinaster Ait. y *P. halepensis* Mill. son dos especies de pinos mediterráneos que presentan numerosas ventajas para el estudio de caracteres reproductores en árboles desde un enfoque ecológico-evolutivo (Fig. 1). Usando estas especies como sistemas modelo, es posible integrar aspectos como la diferenciación entre poblaciones, adaptación local pasada y futura, plasticidad, arquitectura genética y relación con otros caracteres adaptativos.

Los objetivos de esta Tesis Doctoral fueron, en primer lugar, documentar la diferenciación entre poblaciones de ambas especies para caracteres reproductores del ciclo vital. Segundo, evaluar la hipótesis de que los caracteres del ciclo están relacionados con el ambiente mediante procesos de plasticidad fenotípica y de cambio genético. Tercero, estimar parámetros de genética cuantitativa para caracteres reproductores del ciclo biológico. Cuarto, comprobar la hipótesis de que la inversión en reproducción conlleva costes y compensaciones en otros caracteres adaptativos, tanto al nivel fenotípico como al genético.

Material y métodos

Los datos utilizados en este estudio provienen de ensayos en ambiente común (*common garden*) de tres tipos: ensayos de procedencias, ensayos de progenies y ensayos de procedencias-progenies, que contienen material genético procedente de poblaciones naturales y de programas de mejora. Esto permite estimar hasta qué punto la expresión fenotípica de los caracteres tiene una base

genética y, cuando los ensayos están replicados en ambientes contrastados, saber si esa expresión puede ser plástica (Lynch y Walsh 1998). Además se recabó información sobre parámetros climáticos de las zonas de origen de las poblaciones naturales para conocer su relación con caracteres fenotípicos. Este diseño ha permitido abordar varias cuestiones críticas.

¿Existe variación entre poblaciones en cuanto a precocidad e inversión en reproducción? ¿Cuál es la influencia del ambiente a nivel genético y plástico?

En ambas especies, la existencia de diferenciación genética entre poblaciones para caracteres reproductores fue un hallazgo generalizado (Fig. 2). Además, los valores medios por población – particularmente en lo relativo a la función femenina – covariaron con el ambiente originario de las poblaciones, de forma que una inversión temprana e intensa en reproducción se asoció con valores ambientales poco favorables para el crecimiento (Fig. 3). Esta correlación es coherente con la función adaptativa de los caracteres reproductores en árboles forestales, tal como se ha descrito en otros caracteres con variación clinal como puede ser la fecha de cese de crecimiento (Savolainen et al. 2007). Sin embargo, en *P. pinaster* el tamaño umbral de reproducción masculino fue muy homogéneo entre las diferentes poblaciones. Ello puede estar relacionado con patrones de asignación sexual fuertemente dependientes de la altura del árbol, ya que éste determina las condiciones de dispersión de polen (Klinkhamer et al. 1992).

La influencia del ambiente externo (plasticidad) en la expresión de caracteres reproductores fue constatada en *P. halepensis*. De forma paralela a los patrones observados en diferenciación genética, un ambiente más limitante para el crecimiento se relacionó con una aceleración en el programa de desarrollo tanto en relación al tamaño como en el tiempo (Fig. 4). En ambas especies es destacable la ausencia de interacción entre genotipo y ambiente para caracteres reproductores, contrastando con los resultados para el crecimiento vegetativo.



Figura 1. Etapas del desarrollo de los conos femeninos y agrupaciones de conos masculinos en *Pinus pinaster* (a-e) y *P. halepensis* (f-j). a, f, estróbilos femeninos recién brotados en primavera; b, g pequeños conos femeninos de un año de edad; c, h, conos femeninos de segundo año; d, i, conos serótinicos; e, j, agrupaciones de conos masculinos.

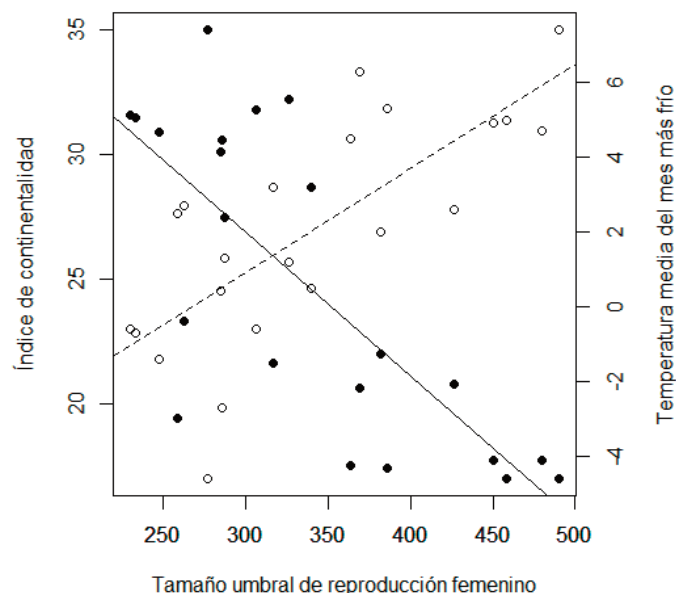


Figura 3. Variación del tamaño umbral de reproducción femenino de varias poblaciones de *Pinus pinaster* a lo largo de un gradiente de variación ambiental. Puntos negros y línea continua, índice de continentalidad. Puntos blancos y línea discontinua, temperatura media del mes más frío. Las líneas representan ajustes lineales.

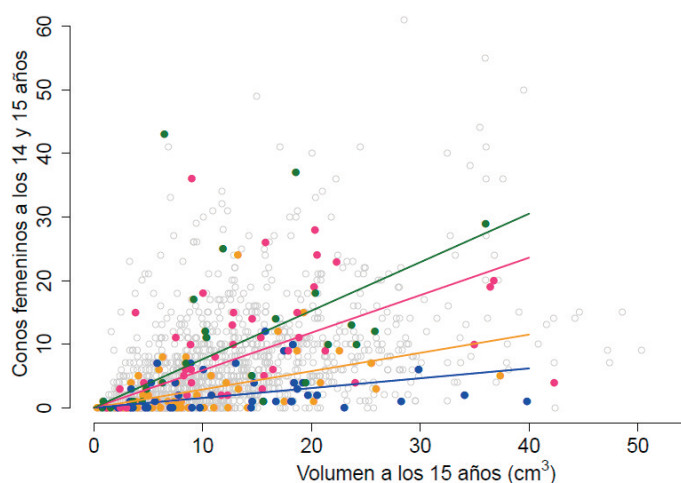


Figura 2. Gráfico de dispersión del número de conos femeninos en desarrollo (emergidos en los años 14 y 15) frente al tamaño del árbol a los 15 años, reflejado como volumen de tronco con corteza, para varias poblaciones de *Pinus halepensis*. Datos procedentes de una parcela de ensayo en Megeces (Valladolid, España). Se han destacado con diferentes colores las poblaciones con comportamiento contrastado ($\chi^2_{1} = 98.9$, $p < 0.001$). Las líneas representan ajustes lineales por cada población. Círculos grises, poblaciones sin diferenciar.

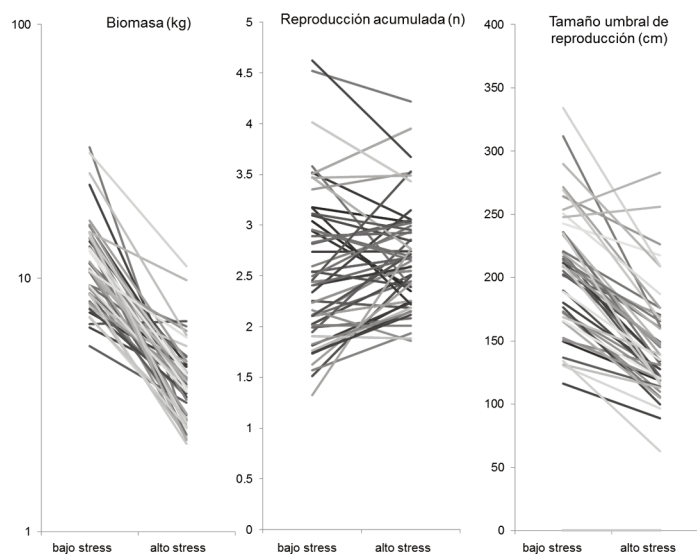


Figura 4. Normas de reacción para caracteres vegetativos y reproductores medidos en dos ensayos de procedencias de *Pinus halepensis* sujetos a bajas y altas condiciones de estrés ambiental respectivamente. Las líneas conectan los valores medios por población en cada sitio de ensayo.

¿Cómo de firme es el control genético de los caracteres reproductores?

En general, la heredabilidad de los caracteres vegetativos fue menor que la de los caracteres reproductores en ambas especies. Al comparar las funciones reproductoras masculina y femenina para poblaciones de toda distribución de *P. pinaster* no se apreciaron diferencias, con heredabilidades entre moderadas y altas (0.27-0.73) en ambos casos. La existencia de valores altos de varianza genética y heredabilidades para caracteres reproductores facilitan los procesos continuos de adaptación local (Lefèvre et al. 2013). Esta posibilidad está respaldada por la existencia de una marcada respuesta a la selección artificial en *P. pinaster*.

¿Cuáles son las consecuencias de una reproducción precoz e intensa?

A nivel somático, se constató la existencia de costes de reproducción femenina en *P. halepensis* mediante un experimento de manipulación, pero no mediante estudios de correlación. En esta especie, la inversión en reproducción tuvo un mayor efecto en la reproducción futura que en el crecimiento (Fig. 5). Al nivel genético, los costes de reproducción en términos de crecimiento presentaron patrones variables, en función de la especie y el ambiente considerados. Sin embargo, varios caracteres reproductores mostraron una fuerte respuesta correlacionada con la selección para el crecimiento en *P. pinaster*, lo que constituye evidencia de la existencia de compensaciones al nivel genético entre reproducción y crecimiento (Reznick 1985). Desde el punto de vista del manejo forestal, no parece por tanto aconsejable utilizar el tamaño como único indicador de aptitud biológica. Aunque es cierto que los árboles grandes tienden a producir un mayor número de descendientes, esta relación es difusa y en gran medida tiene una base meramente ambiental. Al contrario, bajo un nuevo paradigma de gestión forestal adaptativa frente al cambio global, se propone incluir los caracteres reproductores a la hora de definir de forma más precisa la aptitud biológica.

Agradecimientos

Esta tesis doctoral ha sido financiada por el Ministerio de Educación, (Beca FPU-AP-03302) y los proyectos PSS-310000-2008-4, CGL2008-05289-C02-02, RTA 2011-00016-00-00 y AGL 2012-40151-C03-02. Los datos utilizados en la misma son parte de la Red Nacional de Ensayos Genéticos Forestales (GENFORED).

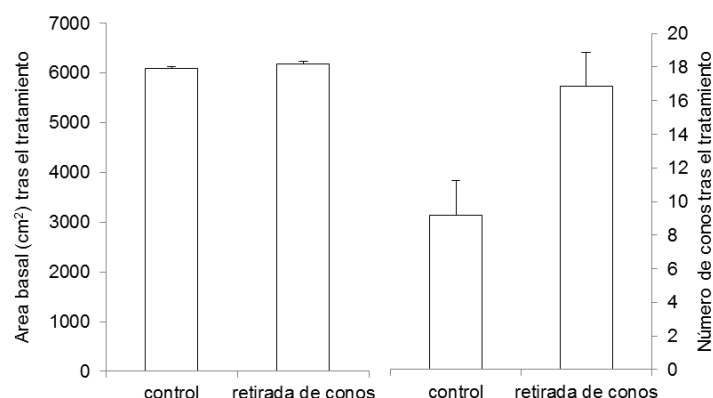


Figura 5. Comparación entre individuos control de *Pinus halepensis* y otros sometidos a la retirada experimental de conos femeninos en desarrollo. Las barras muestran valores medios y errores estándar.

Rreferencias

- Klinkhamer, P.G.L., Meelis, E., de Jong, T.J., Weiner, J. 1992. On the analysis of size-dependent reproductive output in plants. *Functional Ecology* 6(3):308–316.
- Lefèvre, F., Boivin, T., Bontemps, A., Courbet, F., Davi, H., Durand-Gillmann, M., Fady, B., Gauzere, J., Gidoïn, C., Karam, M.-J., Lalagüe, H., Oddou-Muratorio, S., Pichot, C. 2013. Considering evolutionary processes in adaptive forestry. *Annals of Forest Science* 71(7):723-739
- Lynch, M., Walsh, B. 1998. Genetics and analysis of quantitative traits. Sinauer Associates. Massachusetts, Estados Unidos.
- Petit, R.J., Hampe, A. 2006. Some evolutionary consequences of being a tree. *Annual Reviews in Ecology, Evolution and Systematics* 37:187–214.
- Reznick, D. 1985. Costs of reproduction: an evaluation of the empirical evidence. *Oikos* 44(2):257–267.
- Roff, D.A. 1992. The evolution of life histories: theory and analysis. Chapman and Hall, New York, Estados Unidos.
- Savolainen, O., Pyhäjärvi, T., Knürr, T. 2007. Gene flow and local adaptation in trees. *Annual Reviews in Ecology, Evolution and Systematics* 38:595-619.

LUIS SANTOS DEL BLANCO

Ecología evolutiva de la reproducción en dos pinos mediterráneos: *Pinus pinaster* Ait. y *Pinus halepensis* Mill.

Tesis Doctoral

Departamento de Ecología y Genética Forestal. INIA-CIFOR. Instituto Universitario de Investigación en Gestión Forestal Sostenible Universidad de Valladolid-INIA.

Diciembre de 2013

Director: José M. Climent

Publicaciones resultantes de la tesis

Santos-del-Blanco, L., Bonser, S.P., Valladares, F., Chambel, M.R., 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* 26:1912-1924.

Santos-del-Blanco, L., Climent, J., González-Martínez, S.C., Pannell, J.R. 2012. Genetic differentiation for size at first reproduction through male versus female functions in the widespread Mediterranean tree *Pinus pinaster*. *Annals of Botany* 110: 1449-1460.

Santos-del-Blanco, L., Climent, J. 2014. Costs of female reproduction in a conifer tree: a whole-tree level assessment. *Journal of Ecology* 102(5):1310-1317.

Santos-del-Blanco, L., Notivol, E., Zas, R., Chambel, M.R., Majada, J., Climent, J. 2010. Variation of early reproductive allocation in multi-site genetic trials of Maritime pine and Aleppo pine. *Forest Systems* 19(3):381-392.