

Evolución de historias vitales en los pinos mediterráneos.

Jose M^a Climent Maldonado

CIFOR INIA

Resumen

Los pinos mediterráneos forman un conjunto de especies estrechamente emparentadas, pero con notables diferencias en caracteres de historia vital. Además, existen interesantes patrones de diferenciación entre procedencias dentro de cada especie relacionadas con los diferentes ambientes que ocupan. A menudo estas diferencias representan compromisos entre crecimiento, reproducción y defensa con un papel fundamental para la conservación y el uso de los recursos genéticos.

La teoría de historia vital

La teoría de historia vital o de los ciclos vitales se ha ido gestando en las últimas décadas del siglo XX, como una forma de comprender mejor los caracteres favoritos de los procesos evolutivos. Esta teoría sostiene que el momento y duración de eventos clave en la vida de un organismo están modelados por la selección natural para producir el máximo número de descendientes viables. Estos eventos y procesos clave son la tasa de desarrollo juvenil, la edad y tamaño para alcanzar la madurez sexual, el momento de la primera reproducción efectiva, el número de descendientes viables, la inversión parental en la descendencia, la senescencia y muerte. Gran parte de estos eventos son más fáciles de comprender si pensamos en animales que en plantas, pero la teoría es igualmente válida para cualquier ser vivo.

Un poco de Evolución

En la teoría genética clásica se considera que la variación que observamos (fenotipo) entre individuos es la suma de los efectos de sus genes y del ambiente en el que se desarrolla (plasticidad fenotípica), más la interacción de ambas fuentes de variación (interacción genotipo x ambiente). En la variación genética intervienen procesos evolutivos que generan variación (mutación, migración) y otros que eliminan variación (selección y deriva genética). Sin embargo, los mismos procesos afectan de manera diferente a la variación entre individuos de una población y a la diferenciación entre poblaciones. En concreto, la selección natural reduce la variación dentro de una población al eliminar genotipos menos adaptados. Sin embargo, la selección en ambientes contrastados aumenta la diferenciación entre las

poblaciones, lo que en última instancia podría favorecer la formación de ecotipos o subespecies dentro de una determinada especie.

Pero los caracteres no son independientes, sino que están sometidos a relaciones complejas y a compromisos evolutivos. No existe ningún organismo que logre optimizar al mismo tiempo el crecimiento, la reproducción y la supervivencia. Tal organismo se llama un “diablo darwiniano” y es meramente teórico. Los seres vivos reales deben apostar por un equilibrio constante entre la energía que destinan a procesos que compiten por los mismos recursos limitados, a fin de maximizar la descendencia a lo largo de su vida fértil (Roff and Fairbairn, 2007). De esta forma, las distintas relaciones entre caracteres componen estrategias evolutivamente estables, en tanto el ambiente también lo sea. Por tanto, es poco o nada probable que la selección natural actúe sobre un solo carácter, sino sobre un conjunto complejo de rasgos más o menos relacionados entre sí, que presentan una ventaja frente a otras variantes (Pigliucci and Marlow, 2001; Roff, 2000).

¿Cuáles son los “pinos mediterráneos? ¿Qué tienen en común y en qué se diferencian?

Los pinos mediterráneos forman un grupo filogenético muy definido, formado por especies típicas de la cuenca mediterránea (*Pinus pinaster*, *P. pinea*, *P. halepensis*, *P. brutia*) pero también incluyendo otras que viven actualmente fuera del Mediterráneo, como el pino canario (*P. canariensis*) o el pino del Himalaya (*P. roxburghii*) (Lopez et al., 2002). Este encuadre filogenético los separa claramente de otras especies con las que comparten el territorio montañoso circum-mediterráneo, como son el pino silvestre (*P. sylvestris*), el pino laricio o salgareño (*P. nigra*) o el pino negro (*P. uncinata*). Estas últimas pertenecen a la subsección *Pinus*, llamados pinos Eurasiáticos por su predominio en el cinturón circum-boreal de Europa y Asia.

Los pinos Mediterráneos presentan algunas características comunes, junto a una gran disparidad de otros caracteres. La principal similitud en relación a otros congéneres es la prolongación de la fase de desarrollo juvenil en plantas jóvenes. Mientras que en otros pinos las acículas secundarias (las típicas de los pinos, envainadas en fascículos o ramilletes de 2 a 5 acículas) aparecen ya en los primeros meses de vida, los pinos Mediterráneos retrasan este cambio hasta el segundo año o más. Lo mismo puede decirse de la primera yema verdadera, que supone el paso de un crecimiento libre del tallo a un crecimiento prefijado (Climent et al., 2011b). Este último da lugar a la clásica estructura en verticilos o “pisos” de ramas separados por zonas de tallo sin ramas, común a muchas coníferas. En concreto, en el pino piñonero y en el pino canario este cambio puede retrasarse hasta seis o más años si las condiciones son poco

favorables, y este retraso parece relacionarse con una mayor asignación de recursos a la raíz durante esta fase (Climent et al., 2011a).

Otra característica fisiológica común de los pinos mediterráneos es la elevada resistencia a la sequía, a cambio de una menor resistencia a heladas intensas (en comparación siempre con otras especies de pinos).

Por último, estas especies reúnen una serie de características singulares de adaptación al fuego. Esta adaptación incluye la presencia de piñas que no se abren en condiciones normales sino hasta que el calor del fuego rompe las ceras y resinas que las mantienen cerradas. Este fenómeno, llamado serotinia, es común a muchas especies (no solo coníferas) que viven en regímenes de incendios predecibles en condiciones poco favorables para el crecimiento (Pausas et al, 2004). La única excepción entre los pinos Mediterráneos es el pino piñonero, cuyas grandes piñas no son serótinas y sus piñones son dispersados por la fauna en vez de por el viento. Los ejemplares adultos de esta especie consiguen tolerar incendios poco intensos, gracias a la corteza gruesa y a que los brotes superiores pueden permanecer vivos porque sus copas densas desvían la circulación del aire caliente hacia el exterior de la misma (Rigolot, 2004).

. Por otro lado, sólo el pino canario es rebrotador, máxime exponente de una estrategia basada en la supervivencia de los individuos adultos (menos marcada en el pino piñonero, en *Pinus brutia* y en algunas procedencias de *P. pinaster*). El rebrote es característico de especies adaptadas a incendios poco frecuentes, y va muy ligado a una elevada longevidad y a destinar gran cantidad de recursos para formar una corteza excepcionalmente gruesa, y a mecanismos de resistencia a la pudrición de la madera (la tea o duramen resinoso, precisamente). Por el contrario, el pino carrasco (*P. halepensis*) representa una estrategia vital diametralmente opuesta. La supervivencia de sus poblaciones frente al fuego se basa en una inversión en reproducción precoz e intensa a costa de reducir la supervivencia de los adultos al incendio, muy escasa o nula debido a la corteza extremadamente delgada. La ramificación difusa con copas muy claras se ha asociado a facilitar la convección y favorecer los fuegos de copas que, al destruir la masa adulta, aceleran la regeneración (los pinos mediterráneos son especialmente intolerantes a la sombra) haciéndole más competitivo frente a otras especies. Esta estrategia es típica de medios poco favorables sometidos a incendios muy recurrentes. Estas destacadas diferencias, unidas a la proximidad genética hacen a este conjunto de especies un sistema privilegiado para conocer la evolución divergente de historias vitales en

cuanto a la edad y tamaño en la madurez, tamaño de las semillas y su mecanismo de dispersión, capacidad de rebrote y longevidad.

Pero, junto al proceso macro-evolutivo que ha delineado estas diferencias entre especies, nos interesan especialmente las diferencias micro-evolutivas entre poblaciones de cada especie, lo que en el lenguaje específico denominamos “procedencias”.

Los ensayos genéticos forestales y nuestros resultados

¿Cómo lograr aislar los efectos ambientales de los efectos genéticos? Evaluando los distintos genotipos bajo el mismo ambiente, y a la vez replicando el mismo experimento en distintos ambientes. Las redes de ensayos genéticos logran este objetivo, con distintas procedencias y/o familias dentro de ellas en plantaciones experimentales con un diseño adecuado para extraer los efectos micro-ambientales en cada sitio de ensayo. De esta forma, podemos saber hasta qué punto las distintas poblaciones o familias de la misma especie difieren en caracteres de importancia adaptativa, lo que implica que se han producido procesos micro-evolutivos que pueden relacionarse con los distintos ambientes y regímenes de perturbaciones (Alía et al., 1997). Al mismo tiempo, podremos saber qué caracteres son más o menos estables en ambientes contrastados, lo que presenta un elevado interés para predecir posibles efectos del cambio climático. Actualmente, la información de estos ensayos se está compilando a nivel nacional desde el INIA y en colaboración con el CITA de Aragón (<http://www.genfored.es>).

Supervivencia y cambio de fase

Mediante estos dispositivos experimentales, tenemos evidencias de que dentro de una misma especie existen diferencias marcadas en caracteres de historia vital, lo cual podemos interpretar como la huella de un proceso constante de evolución y adaptación a distintos ambientes. En pino canario, encontramos diferencias entre procedencias en supervivencia de hasta un 30 % en los primeros cuatro años en ensayos bajo clima semiárido en Canarias. Además, confirmando el patrón de adaptación local, la supervivencia de cada procedencia se relaciona muy bien con las condiciones de origen: cuanto más húmedas, peor soportaron el estrés de un sitio seco (Climent et al., 2002; López et al., 2007). Pero es que además encontramos una relación entre el cambio de fase vegetativo (la aparición de las hojas adultas y formación de la primera yema terminal) con la supervivencia, pero esta relación es opuesta a nivel individual y de población (Climent et al., 2006).

Compromisos entre reproducción, crecimiento y espesor de corteza

En varias especies y condiciones de ensayo hemos encontrado que las mayores diferencias entre procedencias de una misma especie se dan en caracteres relacionados con la

reproducción, confirmando la relevancia evolutiva de los caracteres clásicos de historia vital. Así, el tamaño para la primera reproducción, la asignación reproductiva (evaluada como relación entre número de conos y tamaño del árbol) o la asignación sexual (relación entre conos femeninos y masculinos), presentan notables patrones de variación ecotípica (Santos-del-Blanco et al., 2010; Tapias et al., 2004). Por otro lado, en una especie de reproducción muy precoz como es el pino carrasco (*P. halepensis*) encontramos una clara incompatibilidad entre el crecimiento rápido, asociado a mayores espesores de corteza y la reproducción precoz (Climent et al., 2008). Esto es, los ecotipos adaptados a condiciones desfavorables invierten menos en crecimiento y aún ahorran más reduciendo la corteza hasta espesores de unos pocos milímetros, y destinan sus recursos fundamentalmente a construir un gran banco aéreo de semillas lo antes posible (la serotinia se relaciona positivamente con la intensidad de reproducción) (Hernández et al in prep).

Junto a estos casos tan llamativos de variación intra-específica, también encontramos entre los pinos Mediterráneos un interesante contra-ejemplo, el Pino piñonero (*P. pinea*). Hasta ahora, las observaciones en ensayos como los ya descritos han revelado una escasa variación genética para casi todos los caracteres evaluados. Pero, por otro lado, esta escasa variación genética parece compensarse con una gran plasticidad adaptativa (Mutke et al., 2010). Se ha postulado que este fenómeno, inusual en especies forestales podría deberse a intensos cuellos de botella (reducción drástica del tamaño de las poblaciones) sufridos durante la última glaciación, y la posterior colonización de ambientes diferentes (tal vez con ayuda del hombre) a partir de una base genética muy estrecha.

Conclusiones

Los pinos Mediterráneos en su conjunto constituyen un interesante conjunto de especies para poner de manifiesto la evolución de historias vitales muy contrastadas pese a una estrecha relación genética. Esta divergencia de caracteres clave se debe con toda probabilidad a las presiones selectivas divergentes para una combinación óptima en crecimiento, reproducción y defensa frente a las perturbaciones para cada especie. Pero además de las diferencias entre especies, se han constatado patrones semejantes de divergencia entre poblaciones de varias especies, como el pino canario, el negral o el carrasco. El pino piñonero constituye una interesante excepción, ya que casi toda la variación que podemos observar se debe a plasticidad y no a diferencias genéticas.

Conocer mejor estos procesos micro-evolutivos y las fuerzas que los dirigen es fundamental para la conservación dinámica y el uso de los recursos genéticos de estas especies en el marco

actual de incertidumbre por los rápidos cambios ambientales y el aumento de la frecuencia de las perturbaciones.

Referencias

- Alía R, Moro J, Denis JB. 1997. Performance of *Pinus pinaster* provenances in Spain: interpretation of the genotype by environment interaction. *Canadian Journal of Forest Research* 27, 1548-1559.
- Climent J, Chambel MR, González-Martínez S, Grivet D. 2011a. Interpreting the ontogenetic delay of shoot development in Mediterranean pines: adaptive trait or phylogenetic constraint? *Medpine 4: 4th International Conference on Mediterranean Pines, Avignon (France)*,
- Climent J, Chambel MR, López R, Mutke S, Alía R, Gil L. 2006. Population divergence for heteroblasty in the Canary Island pine (*Pinus canariensis*, Pinaceae). *American Journal of Botany* 93, 840-848.
- Climent J, Prada MA, Calama R, Chambel MR, de Ron DS, Alía R. 2008. To grow or to seed: ecotypic variation in reproductive allocation and cone production by young female Aleppo pine (*Pinus halepensis*, Pinaceae). *American Journal of Botany* 95, 833-842.
- Climent J, San-Martín R, Chambel MR, Mutke S. 2011b. Ontogenetic differentiation between Mediterranean and Eurasian pines (sect. *Pinus*) at the seedling stage. *Trees-Structure and Function* 25, 175-186.
- Climent JM, Gil L, Pérez E, Pardos JA. 2002. Efecto de la procedencia en la supervivencia de plántulas de *Pinus canariensis* Sm . en medio árido. *Investigacion Agraria, Sistemas y Recursos Forestales*. 11, 171-180.
- Lopez GG, Kamiya K, Harada K. 2002. Phylogenetic Relationships of Diploxylon Pines (Subgenus *Pinus*) Based on Plastid Sequence Data. *International Journal of Plant Sciences* 163, 737-747.
- López R, Zehavi A, Climent J, Gil L. 2007. Contrasting ecotypic differentiation for growth and survival in *Pinus canariensis*. *Australian Journal of Botany* 55, 759.
- Mutke S, Gordo J, Chambel MR, Prada MA, Álvarez D, Iglesias S, Gil L. 2010. Phenotypic plasticity is stronger than adaptive differentiation among Mediterranean stone pine provenances. *Forest Systems* 19, 354-366.
- Pausas, J, Bradstock R, Keith D, Keeley JE. 2004. Plant Functional Traits in Relation To Fire in Crown-Fire Ecosystems. *Ecology*, 85(4), 1085-1100.
- Pigliucci M, Marlow ET. 2001. Differentiation for flowering time and phenotypic integration in *Arabidopsis thaliana* in response to season length and vernalization. *Oecologia* 127, 501-508.
- Rigolot E. 2004. Predicting postfire mortality of *Pinus halepensis* Mill. and *Pinus pinea* L. *Plant Ecology*, 171(1-2), 139-151.
- Roff DA. 2000. Trade-offs between growth and reproduction: an analysis of the quantitative genetic evidence. *Journal of Evolutionary Biology* 13, 434-445.
- Roff DA, Fairbairn DJ. 2007. The evolution of trade-offs: where are we? *Journal of Evolutionary Biology* 20, 433-447.
- Santos-del-Blanco L, Notivol E, Zas R, Chambel MR, Majada J, Climent J. 2010. Variation of early reproductive allocation in multi-site genetic trials of Maritime pine and Aleppo pine. *Forest Systems* 19, 381-392.
- Tapias R, Climent J, Pardos JA, Gil L. 2004. Life histories of Mediterranean pines. *Plant Ecology* 171, 53-68.