

COMPORTAMIENTO FENOLÓGICO Y VARIABILIDAD FENOTÍPICA DE *PINUS CANARIENSIS* (Chr. Sm. ex DC.)

F. GASULLA, S. FOS & E. BARRENO

Dpto. Biología Vegetal. Facultat de CC. Biològiques, Universitat de València. 46100 Burjassot (València).

RESUMEN

La variabilidad fenotípica de diversos caracteres del Pino canario (*Pinus canariensis* Chr. Sm. Ex DC.) fue estudiada en 19 localidades situadas en las islas de Tenerife, Hierro y La Palma, durante 5 años consecutivos. Existe una amplia variabilidad de la longitud media de acículas (entre los 12.59 cm y los 27.35 cm) y entrenudos (entre 1.56 cm y 6.31 cm) y la longevidad de las acículas (entre los 1.11 y 3.24) años entre las diferentes áreas del territorio y entre los diferentes años de muestreo. Se halló una correlación significativa entre la longitud media de las acículas y la longevidad de éstas. En localidades con menores precipitaciones, el tamaño de las acículas fue menor y pero su longevidad mayor. La plasticidad fenotípica observada puede representar una ventaja adaptativa a *P. canariensis*, ya que la estrategia observada le permite mantener una biomasa foliar constante por árbol independientemente del lugar donde se desarrolle y le permite colonizar un amplio rango de lugares y de ambientes.

PALABRAS CLAVE: *Pinus canariensis*, variabilidad fenotípica, comportamiento fenológico.

SUMMARY

The phenotypic variability of several characters from canarian pine (*Pinus canariensis* Chr. Sm. ex DC.) were studied in 19 sites located in Tenerife, El Hierro and La Palma islands during 5 consecutive years. There is a great variability of the needle and annual whorls average length and the needle longevity, in the territory and during the period studied: needle average length varied between 12.59 cm and 27.35 cm; annual whorls length, between 1.56 cm and 6.31 cm; and the needle longevity oscillated since 1.11 to 3.24 years. The needle average mean was significantly correlated with the needle longevity. In those sites with lower rainfall, the needle size was smaller and but its longevity is higher. The observed phenotypic plasticity can represent to *P. canariensis* an adaptive advantage, because in this way may act to maintain a constant foliar biomass per shoot in different environments, and allow him to colonize a wide range of stands and environments.

KEYS WORDS: *Pinus canariensis*, phenotypic plasticity, phenology.

INTRODUCCIÓN

Es bien conocida la variabilidad intraespecífica de los caracteres fenológicos en diversas especies de *Pinus*, son numerosos los estudios que muestran una correlación entre éstos y el clima (por lo general, se suele observar una correlación negativa entre el crecimiento del pino y la longevidad de las acículas). En aquellos lugares donde las condiciones ambientales son menos favorables para el desarrollo del árbol se observa, un aumento significativo de la retención foliar (RF) y una disminución del crecimiento, (WEIDMAN, 1939), (EWERS & SCHMID, 1981), (DONAHUE & LOPEZ, 1995), (JALKANEN *et al.*, 1995).

No existen estudios detallados sobre variabilidad fenotípica y la fenología de *Pinus canariensis* Chr. Sm. ex DC.. BARRENO *et al.* (1996), en sus estudios para la caracterización y tipificación de daños en vegetales para el establecimiento de una red biológica de calidad ambiental en los pinares de Tenerife (Islas Canarias), observaron que *P. canariensis* determinados caracteres fenotípicos, como la longitud de las acículas (LA) y de entrenudos (LE), así como la (RF), variaban ampliamente entre las localidades de muestreo. Pero, aunque se comentan posibles correlaciones entre los diferentes parámetros analizados, no se aborda un estudio exhaustivo sobre éstas y su posible relación con el clima.

El objetivo del presente estudio es examinar las relaciones entre la longevidad de las acículas y LA y LE en *P. canariensis* muestreados en diferentes pinares de las islas de Tenerife, El Hierro y La Palma; así como la posible relación de la variabilidad de estos caracteres fenotípicos y fenológicos con el clima. La hipótesis general plantearía que en las localidades menos favorables para el desarrollo del pino canario, la RF se vería incrementada a la vez que disminuiría el crecimiento de los entrenudos y la longitud de las acículas. También se discute el posible significado adaptativo de esta plasticidad fenológica del Pino canario.

MATERIALES Y MÉTODOS

La longitud de acículas y entrenudos, y la así como la retención foliar, utilizados en este trabajo fueron tomados en un primer momento para la elaboración de un estudio más amplio consistente en el establecimiento de una red biológica de calidad ambiental en los pinares de Tenerife, BARRENO *et al.* (1996). Los datos utilizados fueron obtenidos en 7 campañas de muestreo en la red de localidades que se presenta en la Tabla 1: Julio 1994, Febrero 1995, Junio 1995, Febrero 1996, Julio 1996, Febrero 1997, Febrero 1998.

En cada punto de muestreo se seleccionaron al azar 10 árboles en un radio máximo de 0.5 km alrededor del punto central sobre el que se da la localización, buscando la máxima uniformidad respecto a las influencias ambientales. Para la selección, de los árboles, éstos debían cumplir ciertos requisitos que aseguraran la homogeneidad de los datos y posibilitaran la toma de muestras, (BARRENO *et al.* 1996).

Tabla 1 Resumen de las localidades donde se muestreó *P. canariensis* en el estudio.

Localidad ^a	UTM	Altitud (m)	Precip. media anual (mm) ^b	Temp. media anual (°C) ^b
1. La Esperanza (T)	28RCS6545	950	900	14
2. Arafo (T)	28RCS6040	1300	1200	14
3. Frente Güimar (T)	28RCS5936	850	700	15
4. Cruce Bco. Hondo (T)	28RCS6443	1100	1000	14
5. UNELCO (T)	28RCS6442	1150	1000	14
6. Monte del Pinar (T)	28RCS6342	1250	1100	14
7. Hacia la Helechera (T)	28RCS6342	1320	1100	14
8. Boca del Valle (T)	28RCS6142	1250	1300	13
9. Lomo Chupadero (T)	28RCS6142	1410	1300	13
10. Pinar Com. Arafo (T)	28RCS5839	1500	1000	14
11. Lomo Chozas (T)	28RCS5730	1630	500	13
12. Pinar del Roque (T)	28RCS5640	1620	800	15
13. Las Lajas (T)	28RCS3619	1975	300	14
14. La Vica	28RCS3817	1850	300	14
15. Pinares de Chfó (T)	28RCS2724	1120	200	17
16. Playas (H)	28RBR0670	900	280	17

17. Ctra. De Bintto (H)	28RBR9670	1300	600	17
18. Tagoja (P)	28RBS2580	1400	900	18
19. Bejenado (P)	28RBS2175	1260	600	16

^a T = Tenerife, H = El Hierro, P = La Palma. ^b Datos proporcionados por el Instituto Nacional de Meteorología

Completada la selección, se procedió al marcaje y numeración de los árboles, La cuantificación del crecimiento (entrenudos y acículas) y retención foliar en cada verticilo fueron medidas en cinco ramas cortadas en la zona media o superior de la parte baja de la copa de cada árbol. La LA se tomó como el valor medio del verticilo; la RF en cada verticilo fue medida aplicando una escala relativa que toma valores entre 0 y 3, según los siguientes intervalos: 0 = ausencia de acículas; 1 = 1-33%; 2 = 34-66%; 3 = 67-100%. El cálculo de la vida media de las acículas de una población, se realizó tomando el tiempo transcurrido hasta tener una retención foliar media de 2 (aproximadamente con el 50% de acículas en los verticilos). Se midió la LE de los 5 años anteriores a la realización de cada campaña. Así pues se pudo seguir la evolución a lo largo del tiempo de los verticilos nacidos en un mismo año en cada árbol.

Los tratamientos estadísticos para los diferentes parámetros medidos se han realizado con el programa EXCEL7.0 y el paquete estadístico de SPSS 8.0.

RESULTADOS

Los resultados obtenidos de cada carácter fenológico para cada población y año son dados en la Tabla 2. Destaca la amplia variabilidad de los rasgos fenológicos entre las diferentes localidades e incluso dentro de una misma localidad entre diferentes años. La longitud media de acículas nacidas en la primavera de 1993 varía de 16.53 ± 2.16 cm en La Vica (loc 14), a 22.01 ± 3.49 cm en Frente a Güimar (loc 3). En el verticilo de 1994, toma valores 14.74 ± 2.75 cm en La Vica (loc 14) y los 23.55 ± 2.86 cm en Arafo (loc 2). En 1995, la diferencia se sitúa entre los 12.59 ± 2.54 cm en La Vica (loc 14) y los 22.95 ± 2.12 cm

Tabla 2.- Valores medios de los tres caracteres estudiados para cada localidad y año

Localidad	Longitud acículas (cm)					Longitud entrenudos (cm)					Longevidad (años)		
	1993	1994	1995	1996	1997	1993	1994	1995	1996	1997	1993	1994	1995
1. La Esperanza (T)	21,01	20,58	20,43	22,27	20,21	2,80	3,07	3,59	2,33	3,31	1,52	1,19	1,21
2. Arafo (T)	21,11	23,55	18,26			4,57	4,91	3,81			1,27		
3. Frente Güimar (T)	22,01	21,23	21,32	26,69	21,71	2,28	2,28	2,56	2,29	2,88	2,05	1,40	1,24
4. Cruce Bco. Hondo (T)	21,26	22,69	22,95			3,12	3,09	3,15			1,62	1,24	
5. UNELCO (T)	21,49	21,60	18,95	27,35	23,00	3,25	4,15	3,35	4,14	4,91	1,89		
6. Monte del Pinar (T)	18,51	19,72	19,93			3,11	3,23	3,31			1,69	1,26	
7. Hacia la Helechera (T)	18,88	19,93	18,14	25,73	22,08	2,56	2,83	2,70	3,24	3,50	1,77		
8. Boca del Valle (T)	21,71	22,87	22,94			6,31	5,78	5,50			1,75	1,33	
9. Lomo Chupadero (T)	20,53	21,63				3,90	3,64				1,59		
10. Pinar Com. Arafo (T)	20,04	21,82	19,02	21,33	21,97	4,50	4,58	4,78	3,91	4,31	2,10	2,21	1,46
11. Lomo Chozas (T)	18,82	19,75	19,92	21,70	14,94	2,17	2,33	2,74	2,45	2,83	2,05	1,38	1,32
12. Pinar del Roque (T)	19,19	19,90	18,14	20,22	20,92	3,62	3,59	3,59	2,78	3,34	2,14	2,06	1,39
13. Las Lajas (T)	17,70	15,02	15,02	21,60	19,18	2,34	2,37	2,15	1,56	2,21	2,19	2,25	1,22
14. La Vica	16,53	14,74	12,59	20,95	18,96	2,08	1,86	1,86	1,71	2,46	3,16	2,67	1,87
15. Pinares de Chío (T)	17,13	16,36	15,57	21,72	20,90	3,12	2,89	2,65	2,64	4,18	3,24	2,51	1,29
16. Playas (H)	20,16	14,61	15,52	26,03	25,34	5,10	3,89	2,30	2,49	4,97	2,11	2,18	1,22
17. Ctra. De Bintto (H)	18,26	19,00	16,21	17,89	18,58	4,62	4,24	4,02	3,88	3,49	1,51	1,31	1,41
18. Tagoja (P)	19,08	19,86	20,94	20,97		6,16	5,83	5,24	3,05		1,74	2,12	
19. Bejenado (P)	18,70	21,63	19,74	23,94		2,93	3,17	2,77	1,72		1,27	1,16	

en Cruce Barranco Hondo (loc 4). La longitud media de las acículas del verticilo de 1996 está entre 17.89 ± 2.96 cm en Carretera de Bintto (loc 17) y 27.35 ± 3.56 cm en Playas (loc 16). En 1997, el valor mínimo es de 14.94 ± 3.03 cm en Lomo Chozas (loc 11) y el máximo, 25.34 ± 3.11 cm en Playas (loc 16). En todos los casos, las diferencias son significativas al nivel $P < 0.001$.

La longitud media de los entrenudos formados durante 1993 varía entre los 2.08 ± 0.84 cm en La Vica (loc 14) y los 6.31 ± 2.88 cm en Tagoja (loc 18). En 1994, varió entre 1.86 ± 0.76 cm en La Vica (loc 14) y 5.83 ± 2.25 cm en Tagoja (loc 18). En los entrenudos crecidos durante 1995 esta diferencia iba de 1.86 ± 0.55 cm en La Vica (loc 14), a 5.50 ± 2.12 cm en Boca del Valle (loc 8). En el verticilo de 1996, variaba entre los 1.56 ± 0.56 cm en La Vica (loc 14) a los 4.14 ± 1.62 cm en UNELCO (loc 5). Finalmente, la longitud media de los entrenudos de 1997 variaba entre los 2.21 ± 0.58 cm en Las Lajas (loc 13) y los 4.91 ± 0.22 cm en Monte del Pinar (loc 5). En todos los casos, las diferencias fueron significativas al nivel $P < 0.001$.

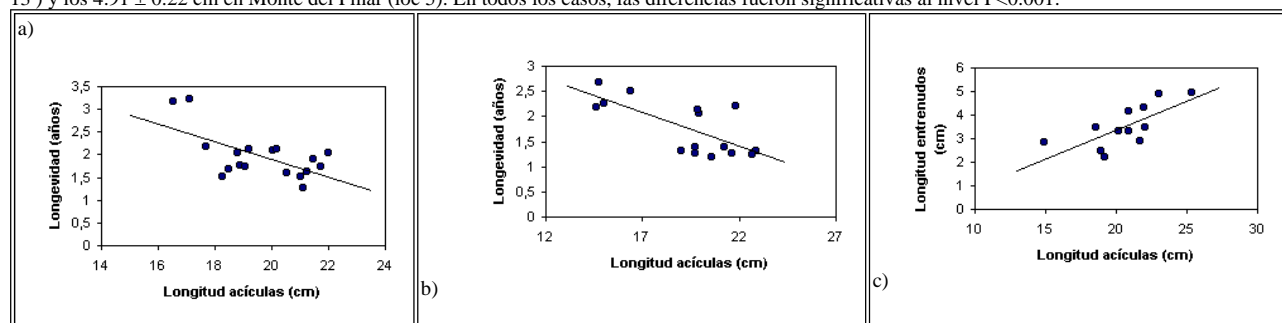


Figura 1.- Correlaciones lineales: A: LA-Longevidad de acículas, verticilo 1993. B: LA-Longevidad de acículas, verticilo 1994 C: LA-LE, verticilo 1997.

En lo que respecta a la vida media de las acículas, las del verticilo de 1993 tuvieron una longevidad que variaba entre 1.27 años en Arafo (loc 2) a 3.24 años en Pinares de Chío (loc 15). Las acículas nacidas en 1994 tuvieron una longevidad que varió entre 1.19 años en La Esperanza (loc 1) a 2.67 años en La Vica (loc 14). Las acículas del verticilo de 1995 tuvieron una vida media que entre 1.16 años en Bejenado (loc 19) a 1.87 años en La Vica (loc 14). La RF de los verticilos de 1996 y 1997, no han podido ser calculados por falta de campañas posteriores, necesarias para conocer su longevidad.

En lo referente a la relación entre los diferentes parámetros, para el verticilo de 1993, se halló una correlación (negativa) significativa entre la longitud media de las acículas y longevidad ($r = -0.627$, $P < 0.001$, Fig 1-A), pero no se observó entre LE y RF, ni entre LA y LE. Para el verticilo de 1994, la correlación entre LA y RF fue también significativa ($r = -0.713$, $P < 0.001$, Figura 1-B), y tampoco lo fue para las correlaciones LE-RF y LA-LE. En el verticilo del año 1995, la correlación entre LA y RF no fue significativa. Tampoco existen correlaciones algunas entre la longitud de los entrenudos y la longevidad de las acículas. En cambio, sí que se observaron entre LA y LE ($r = 0.556$, $P < 0.05$). Para los verticilos de 1996 y 1997, únicamente pudieron ser

calculadas las correlaciones existentes entre longitud de acícula y de entrenudo, no siendo significativa para el primer año, pero sí para el segundo ($r=0.710$, $P<0.05$, Fig. 1-C).

DISCUSIÓN

Es bien conocida la variabilidad intraespecífica que manifiestan determinados caracteres fenológicos en numerosas especies de *Pinus*, así como la relación que existe entre crecimiento y longevidad de las acículas (WEIDMAN, 1939), (EWERS & SCHMID, 1981), (DONAHUE & LOPEZ, 1995), (JALKANEN *et al.*, 1995), (SCHOETTLE, 1990). En *Pinus canariensis*, se ha podido evidenciar una clara correlación negativa entre la longitud media de las acículas de un verticilo y su longevidad, en las acículas crecidas en los años 1993, y 1994 (Figura 1), en años posteriores esta correlación deja de ser significativa.

EWERS & SCHMID (1981) demostraron que la variabilidad en la longevidad de las hojas en numerosas especies de pinos podía ser debida tanto a respuestas a las condiciones ambientales, como a la variabilidad genotípica. En nuestro estudio, el factor climático que puede estar más directamente influyendo en el crecimiento y longevidad de las acículas son las precipitaciones. En aquellas localidades con una menor precipitación anual, la longitud de las acículas es menor y la retención foliar es mayor frente a aquellas localidades con una mayor disponibilidad de agua (Tablas 1 y 2). Cabe destacar que en estos lugares de muestreo se hallaron longitudes de acículas menores a las mencionadas en las referencias bibliográficas consultadas, en las que se sitúan entre los 20 y los 30 cm. (CEBALLOS & ORTUÑO, 1976), (JIMENEZ *et al.* 1999).

La longevidad de las acículas parece estar muy estrechamente relacionado con la ganancia de carbono. Cuando la capacidad fotosintética está reducida por alguna causa, el incremento de la vida media de la hoja puede compensar la asimilación de carbono, (CHABOT & HICKS, 1982). En nuestro caso, la capacidad fotosintética se vería reducida debido al estrés hídrico durante el desarrollo de las acículas que, en aquellas localidades con escasas precipitaciones, puede limitar el tamaño de la hoja, (BUNCE *et al.* 1977). Una elevada retención foliar puede en tal caso compensar el pequeño tamaño de las hojas.

El envejecimiento fisiológico y la vida de las hojas parecen formar parte de una de las estrategias adaptativas más comunes en las plantas, (THOMAS & STODDART, 1980), y suele ser interpretado como una consecuencia de la redistribución de los recursos dentro de la planta (THOMAS & STODDART, 1980), (LEOPOLD, 1978). Esta redistribución se produce principalmente durante el periodo de crecimiento y los recursos son dirigidos mayoritariamente desde las hojas más viejas a las acículas más jóvenes, que tendrán una capacidad fotosintética mayor. De esta forma, se consigue una optimización en el aprovechamiento de los recursos. Cuando las condiciones ambientales durante el crecimiento son favorables, la demanda de recursos por parte de las nuevas acículas puede ser tan alta que provoque una deficiencia de nutrientes en las acículas más viejas lo cual sería causante de una senescencia prematura, (OREN *et al.* 1988), (OREN & SCHULZE, 1989). Ello conlleva a su vez que la biomasa foliar se mantenga constante entre los individuos de la especie y permita un balance de carbono positivo.

Así en localidades con un régimen hídrico más favorable para el crecimiento de *P. canariensis*, la longevidad de las acículas se ve disminuida. Esta hipótesis también puede explicar porqué dejan de existir correlación significativa entre la longitud y la longevidad de las acículas a partir del año 1995, un año en que cada localidad mantenía la longitud de las acículas similar a años anteriores (Tabla 2). Este hecho podría estar relacionado con la característica del año 1996, atípicamente muy lluvioso y generalizado en todas las regiones de las Islas Canarias (datos proporcionados por el Instituto Nacional de Meteorología). Este hecho favoreció la producción y el crecimiento en todas las localidades que, consecuentemente, provocó una senescencia prematura de las acículas más viejas, incluso en aquellas localidades en las que los verticilos de años anteriores tenían una longitud de acícula menor.

En resumen, los resultados muestran que la longevidad de las acículas de *P. canariensis* es variable, e interactúa con el crecimiento anual, de esta forma produce la misma biomasa foliar por árbol con independencia de las condiciones climáticas. Esta plasticidad en la longevidad de las acículas y la consistencia en la biomasa foliar puede conferir a la especie una ventaja adaptativa. Si la vida de las hojas fuera constante, aquellos árboles con una capacidad de crecimiento baja soportarían una baja biomasa foliar. Por el contrario, árboles con una elevada tasa de crecimiento tendrían una gran biomasa foliar que mantener y no serían capaces de obtener un balance de carbono positivo. Así pues, la plasticidad de la longevidad de las acículas le permite adaptarse a una amplia variedad de ambientes en las islas occidentales de las Canarias.

BIBLIOGRAFIA

- BARRENO, E.; FOS, S., SANTOS, A., PÉREZ-ROVIRA P., CEBRIÁ, E., VIVES, C. & TORMO, J.C. (1996). *Caracterización y tipificación de daños en vegetales para el establecimiento de una red biológica de calidad ambiental en pinares de Tenerife (Islas Canarias)*. Jardí Botànic de València. Valencia. 168 pp.
- BARRENO, E.; FOS, S., SANTOS, A., PÉREZ-ROVIRA P., CEBRIÁ, E., VIVES, C. & TORMO, J.C. (1996). *Caracterización y tipificación de daños en vegetales para el establecimiento de una red biológica de calidad ambiental en pinares de Tenerife (Islas Canarias)*. Informe final 1994-1996. UNELCO S.A. Inédito.
- BUNCE, J. A.; MILLER, L. N.; CHABOT, B. F. (1977). *Competitive exploitation of soil water by five eastern North American tree species*. Bot. Gaz. 138:168-73.
- CEBALLOS, L.; ORTUÑO, F. (1976). *Estudio sobre la vegetación y flora forestal de las Canarias Occidentales*. Exmo. Cabildo Insular. Santa Cruz de Tenerife. 434 pp.
- DONAHUE, J. K.; LOPEZ, J. (1996). *Geographic variation in leaf, cone and seed morphology of Pinus greggii in native forests*. Forest Ecology and Management 82:145-157.
- EWERS, F.W.; SCHMID, R. (1981). *Longevity of needles fascicles of Pinus longaeva (bristlecone pine) and other northern American pines*. Oecologia 51:107-115.
- JALKANEN, R.; AALTO, T.; KURKELA, T. (1995). *Development of needle retention in Scots pine (Pinus sylvestris) in 1957-1991 in northern and southern Finland*. Trees 10:125-133.
- JIMENEZ, M.; ZELLNIG, G.; STABENTHEINER, E.; PETERS, J.; MORALES, D; (1999). *Structure and ultrastructure of Pinus canariensis needles*. Flora 195:228-235.
- LEOPOLD, A. C. (1978). *The biological significance of death in plants*. In *The Biology of Aging*, ed. J. A. Behnke, pp. 101-114. NY: Plenum. 388.
- OREN, R.; SHULZE, E-D. (1989). *Nutritional disharmony and forest decline: A conceptual model*. In Schulze ED, Lange OL, Oren R (eds) *Forest decline and air pollution*. (Ecological Studies vol 77) Springer-Verlag, Berlin Heidelberg 425-443.
- OREN, R.; SHULZE, E-D.; WERK KS.; MEYER, J. (1988). *Performance of two Picea abies (L.) stands at different stages of decline VII. Nutrient relation and growth*. Oecologia 77:163:173.
- SCHOETTLE A. (1990). *The interaction between leaf longevity and shoot growth and foliar biomass per shoot in Pinus contorta at two elevations*. Tree Physiology 7:209-214.
- THOMAS, H.; STODDART, J. L. (1980). *Leaf senescence*. Ann. Rev. Plant Physiol. 31:83-111.
- WEIDMAN, R. H. (1939). *Evidence of racial influence in a 25-year test for ponderosa pine*. Journal of Agricultural Research 59:855-887.