

# **PAPEL ADAPTATIVO DE LA PLASTICIDAD FENOTÍPICA EN PINOS ESPAÑOLES: IMPLICACIONES PARA EL USO Y CONSERVACIÓN DE SUS RECURSOS GENÉTICOS.**

M<sup>a</sup> Regina Chambel <sup>(1)</sup>, José Climent, Raúl García Arranz y Ricardo Alia. spinto@inia.es

Unidad de Genética Forestal. CIFOR-INIA. Carretera de la Coruña, km 7. 28004 Madrid

## **Resumen**

La plasticidad fenotípica (modificación del fenotipo debida al ambiente) es un fenómeno casi generalizado en las plantas que últimamente despierta gran interés en la literatura científica. Sin embargo, aunque el papel adaptativo de la plasticidad en procesos ligados al desarrollo está bien documentado, muchos de los cambios observados frente a recursos escasos constituyen respuestas inevitables. Los resultados obtenidos en una amplia red de ensayos de procedencias en campo para varias especies de pinos españoles indican diferencias de plasticidad en el crecimiento entre y dentro de especies, reflejándose en distintos niveles de interacción genotipo x ambiente. Estas diferencias son muy relevantes para el uso de los materiales por la distinta fiabilidad de respuesta y además presentan claros patrones geográficos. En general, los niveles de plasticidad fenotípica encontrados se relacionan con la ecología de las poblaciones, lo que interpretamos como diferentes estrategias adaptativas a ambientes favorables o adversos y entre taxones generalistas y especialistas.

Palabras clave: procedencias, interacción genotipo x ambiente, metodología AMMI, materiales forestales de reproducción.

## **INTRODUCCIÓN**

La plasticidad fenotípica es la capacidad de un genotipo para cambiar su morfología y fisiología en respuesta a alteraciones del ambiente en que se desarrolla (SCHLICHTING 1986). Éste es un fenómeno prácticamente universal en los seres vivos (ver por ejemplo WELLS & PIGLIUCCI 2000), sin embargo en muchos casos, especialmente en los relacionados con la escasez de recursos, los cambios producidos no tienen valor adaptativo, sino que pueden corresponder a respuestas inevitables del organismo (BRADSHAW 1965; MEYERS & BULL 2002). De hecho, cuando un individuo se desarrolla en un ambiente limitante, su crecimiento se ve necesariamente mermado. No obstante, el mayor interés de la plasticidad fenotípica es el hecho de que puede incluir ajustes funcionales activos de respuesta al estrés ambiental (SULTAN 2000), especialmente importantes para garantizar la estabilidad de las poblaciones ante el cambio del clima.

Hasta la fecha, se han publicado pocos estudios sobre la plasticidad fenotípica en árboles forestales, y de éstos, sólo una pequeña parte ha tenido en cuenta la variabilidad entre poblaciones de la misma especie. Los ensayos de procedencias, tradicionalmente utilizados en los programas de mejora genética para elegir las poblaciones más productivas en varias regiones, constituyen una herramienta fundamental para estos estudios ya que permiten evaluar el comportamiento de las poblaciones en un rango de condiciones ambientales contrastadas y así prever su respuesta a posibles cambios ambientales (MATYAS 1994).

No existe aún un método consensuado para cuantificar la plasticidad fenotípica frente a más de dos ambientes. Por eso, este trabajo tiene como objetivo determinar la aptitud del método AMMI (desarrollado para la evaluación de la estabilidad de los cultivos agronómicos en ambientes diversos) para estimar las diferencias intra-específicas en la plasticidad fenotípica de las especies forestales, aplicado en este caso a tres pinos Ibéricos.

## **MATERIAL Y MÉTODOS**

Los datos utilizados en este estudio se obtuvieron en ensayos de procedencias de *Pinus pinaster*, *P. sylvestris* y *P. halepensis*, cada uno de ellos plantado en distintos sitios, con características ambientales contrastadas, incluyendo tanto condiciones favorables como condiciones

limitantes para cada una de las especies. Para *Pinus pinaster*, se utilizaron mediciones de altura en 5 sitios a los 18 años, para *Pinus sylvestris*, se utilizaron las alturas medidas también en 5 sitios a los 8 años y para *P. halepensis* se utilizaron alturas de 4 sitios a los 6 años. En todos los casos, se analizaron solo las procedencias comunes a todos los sitios de ensayo, i.e. 44 de *Pinus pinaster*, 12 de *P. sylvestris* y 55 de *P. halepensis* respectivamente (Figuras 1, 2 y 3). Los detalles sobre la localización y las características de las procedencias ensayadas, el diseño experimental y las características ecológicas de los sitios de ensayo se pueden encontrar en la pagina WEB de la red temática GENFORED (<http://www.inia.es/genfored.html>).

Se utilizó como variable de estudio la suma de las alturas por unidad experimental, HS (con 16 plantas en los ensayos de *P. pinaster* y *P. sylvestris* y de 4 plantas en el ensayo de *P. halepensis*). Esta variable de síntesis permite considerar simultáneamente el efecto del crecimiento en altura y el de la supervivencia sin tener que utilizar métodos multivariantes. Además, se trata de una variable cuantitativa y continua, que demostró tener distribución normal en todos los casos analizados, evitando la necesidad de aplicar transformaciones para el análisis del porcentaje de supervivencia. Los efectos de la procedencia (G), del sitio (E) y de la interacción procedencia x sitio (GxE) se estudiaron mediante el ajuste del siguiente modelo de efectos principales aditivos e interacción multiplicativa (AMMI), en el que se consideraron fijos tanto la procedencia como el sitio:

$$Y_{ij} = \mu + g_i + e_j + b_l(e_j) + \sum_{k=1}^n \lambda_k \gamma_{ik} \alpha_{jk} + \rho_{ij} + \varepsilon_{ij}$$

En el que  $Y_{ij}$  es la media da procedencia  $i$  en el sitio  $j$ ;  $\mu$  es la media general;  $g_i$  e  $e_j$  son las medias de la procedencia  $i$  y del sitio  $j$ , respectivamente;  $b_l(e_j)$  es la media del bloque  $l$  en el sitio  $j$ ;  $\lambda_k$  es el  $k$  valor propio de la matriz de GxE;  $\gamma_{ik}$  e  $\alpha_{jk}$  son los  $k$  valores propios correspondientes a la procedencia  $i$  e al sitio  $j$ , respectivamente;  $\rho_{ij}$  es el residuo de la interacción GxE,  $n$  es el número de componentes principales incluidas en el modelo e  $\varepsilon_{ij}$  es el residuo experimental. Los datos se analizaron con el paquete estadístico SAS, utilizando *proc GLM* con sumas de cuadrados de tipo IV para la estimación de los efectos principales y de la interacción GxE y *proc IML* para la obtención de los *scores* de cada procedencia y de cada sitio (VARGAS & CROSSA 2000). El número de componentes estadísticamente significativos se determinó aplicando un test  $f$  de Gollub (GOLLOB 1968). Además, se representaron los *scores* de cada procedencia y de cada sitio en las dos primeras componentes principales en una gráfica *biplot*, que permite visualizar simultáneamente en un plano bi-dimensional las filas y las columnas de una matriz de datos, en este caso la matriz de GxE (GABRIEL 1971). De esta representación se pueden sacar conclusiones sobre la estabilidad de las procedencias ensayadas y sobre su relación con cada sitio de ensayo: las procedencias más próximas al origen son las más estables, mientras que las más plásticas se encuentran a mayor distancia de los ejes. Por otra parte, cuanto menor sea el ángulo formado por las líneas que unen cada procedencia con el origen y cada sitio con el origen, mejor es el comportamiento de esa procedencia en ese sitio (ANNICCHIARICO 2002).

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Los efectos de la procedencia, del sitio y de la interacción fueron significativos en las tres especies. Sin embargo, en todos los casos, el efecto del sitio (es decir la plasticidad fenotípica) fue proporcionalmente el más importante, representando un 46% de la variación total observada en *Pinus pinaster*, un 47% en *P. sylvestris* y un 77% en *P. halepensis*. El efecto de la interacción fue altamente significativo en *P. pinaster* ( $p < 0,0001$ ) y más bajo, pero significativo en *P. sylvestris* ( $p = 0.025$ ) y *P. halepensis* ( $p = 0.002$ ). El modelo AMMI permitió explicar una parte significativa de esta interacción en los tres casos; en *P. pinaster* y *P. sylvestris*, el test de Gollub detectó dos componentes principales significativas (de un máximo posible de 4, correspondiendo al modelo saturado), que explicaron, respectivamente, un 78 % y 92 % de la suma de cuadrados de la interacción. En *P. halepensis* sólo la primera componente principal fue significativa, explicando un 57,5% de la suma de cuadrados de la interacción. Cabe notar que en este caso, al haber un sitio menos, corresponderían 3 componentes principales al modelo saturado.

En *P. pinaster*, destacan por su elevada plasticidad dos grandes grupos de procedencias y dos

procedencias aisladas (Figura 4-a). El primer grupo (A) está constituido exclusivamente por procedencias de origen atlántico, incluyendo la mayor parte de las gallegas y la portuguesa (Leiria). En el mismo cuadrante, pero aislada y mucho más apartada de los ejes, está la procedencia Entrimo (Orense). Estas procedencias están asociadas al sitio ACE (Acebo, Cáceres), al cual corresponde la mayor altura media entre los sitios del ensayo. Esto indica que estas procedencias son las que presentan mayor capacidad de respuesta (mayor crecimiento y supervivencia) en condiciones favorables. Estos resultados concuerdan con otros sobre la misma especie, que han puesto de manifiesto el gran potencial de crecimiento de las procedencias atlánticas siempre que la disponibilidad hídrica o las bajas temperaturas no sean limitantes, lo que va asociado a una gran plasticidad fenotípica (HOPKINS & BUTCHER 1993; FERNÁNDEZ et al. 2000; CHAMBEL et al. 2004). La única procedencia de origen atlántica que no está en este grupo es Landas, una procedencia de origen francés, pero cuya semilla se recogió en una repoblación de Ciudad Real, posiblemente sujeta a contaminación por polen de poblaciones autóctonas. Por otra parte, formando el grupo D, también con elevada plasticidad fenotípica, se encuentran dos procedencias marroquíes, una de Córcega y una de Valencia (Chelva), claramente asociadas al sitio ESP (Espinoso del Rey, Toledo), el más frío y seco de los estudiados. La elevada resistencia al stress hídrico de las procedencias marroquíes había sido demostrada anteriormente (NGUYEN & LAMANT 1989), pero al contrario de lo observado en este estudio, estas procedencias habían sido consideradas muy estables en trabajos anteriores (GUYON & KREMER 1982; HARFOUCHE 2000).

En cuanto a *Pinus sylvestris*, la característica más notable, en comparación con las otras dos especies, es la gran dispersión de los puntos que se observa en el *biplot* (Figura 4b), aun considerando que en este caso el número de procedencias ensayadas es muy inferior. Se distinguen claramente tres grupos, el grupo A, constituido por las procedencias de zonas más favorables para la especie, incluyendo la parte Norte del Sistema Central y Los Pirineos, asociadas al mejor sitio de ensayo ARA (Aragües del Puerto, Huesca). El grupo B está formado por procedencias del Sistema Ibérico y Sierras Penibéticas, asociadas al sitio BAZ (Baza, Granada), teniendo todas estas zonas en común los suelos calizos. El grupo C está formado por los dos sitios MAN (Puerto de Manzanal, León) y CUR (Santa Coloma de Curueño, León) y la procedencia 1 (Puebla de Lillo), que corresponden a la misma región geográfica. Cabe destacar que las procedencias 101 y 102, muy próximas geográficamente, presentan comportamientos muy distintos y su asociación con el sitio de ensayo que representa la misma región NAV (Navafría, Segovia) es baja, especialmente en el caso de la procedencia 102.

En *Pinus halepensis*, al contrario de lo que se observó en las otras dos especies, las procedencias ensayadas forman un grupo bastante compacto en torno al origen de los ejes (Figura 4c), destacándose únicamente la procedencia 111 (Benicasim, Castellón), asociada a los sitios de más baja productividad VED (Vedado, Zaragoza) y ADE (Ademúz, Valencia). También se puede ver una cierta asociación entre las procedencias griegas (211, 212 y 213) y los sitios más favorables, CUC (Cucalón, Castellón) y ARG (Arganda del Rey, Madrid). Además, estas procedencias presentan niveles de plasticidad ligeramente superiores, lo que confirma los resultados obtenidos con la procedencia 211 (Euboia) en respuesta a un tratamiento de sequía en ambiente controlado (CHAMBEL et al. 2004).

En resumen, las tres especies ensayadas muestran respuestas muy diferentes en cuanto a la variación intraespecífica de la plasticidad fenotípica. Tanto en *Pinus pinaster* como en *P. sylvestris* se ha observado la existencia de diferencias significativas de plasticidad, asociadas a determinadas condiciones de ensayo. Por el contrario, *Pinus halepensis* mostró una marcada uniformidad en las respuestas a condiciones muy contrastadas. El método AMMI se muestra como una herramienta altamente eficiente para la evaluación de la plasticidad fenotípica en múltiples ambientes complejos, característicos de los ensayos multilocalidad en especies forestales.

## AGRADECIMIENTOS

Este trabajo se ha financiado por el convenio DGB-INIA CC03-048 sobre desarrollo del RD 289/03 sobre comercialización de material forestal de reproducción.

## Bibliografía

- ANNICCHIARICO, P.; 2002. Genotype x Environment Interactions - Challenges and Opportunities for Plant Breeding and Cultivar Recommendations. *FAO PLANT PRODUCTION AND PROTECTION PAPER*. Rome, FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION OF THE UNITED NATIONS. 174: 132.
- BRADSHAW, A.D.; 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics*. 13: 115-155.
- CHAMBEL, M.R.; R. ALÍA & J. CLIMENT; 2004. Intra-specific variation of phenotypic plasticity for biomass allocation in Mediterranean pines. *10th Medecos*. V. P. Papanastasis. Rhodes, Greece, Millpress, Rotterdam: 14.
- FERNÁNDEZ, M.; L. GIL & J.A. PARDOS; 2000. Effects of water supply on gas exchange in *Pinus pinaster* Ait. provenances during their first growing season. *Annals of Forest Sciences*. 57: 9-16.
- GABRIEL, K.R.; 1971. The biplot-graphical display of matrices with applications to principal components analysis. *Biometrika*. 58: 453-467.
- GOLLOB, H.F.; 1968. A statistical model which combines features of factor analytic and analysis of variance techniques. *Psychometrika*. 33: 73-115.
- GUYON, J.P. & A. KREMER; 1982. Stabilité phénotypique de la croissance en hauteur et cinétique journalière de la pression de sève et de la transpiration chez le pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.). *Canadian Journal of Forest Research*. 12: 936-946.
- HARFOUCHE, A.; 2000. A non-parametric data analysis for studying genotype x environment interaction effects in maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.). *Forest Genetics*. 7: 253-263.
- HOPKINS, E.R. & T.B. BUTCHER; 1993. Provenance comparisons of *Pinus pinaster* Ait. in Western Australia.
- MATYAS, C.; 1994. Modeling climate-change effects with provenance test data. *Tree Physiology* 14 (7-9): 797-804.
- MEYERS, L.A. & J.J. BULL; 2002. Fighting change with change: Adaptive variation in an uncertain world. *Trends in Ecology & Evolution*. 17: 551-557.
- NGUYEN, A. & A. LAMANT; 1989. Variation in growth and osmotic regulation of roots of water-stressed maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) provenances. *Tree physiology*. 5: 123-133.
- SCHLICHTING, C.D.; 1986. The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annual Review of Ecology & Systematics*. 17: 667-693.
- SULTAN, S.E.; 2000. Phenotypic plasticity for plant development, function, and life-history. *Trends in Plant Science* (ed.^eds.). 5: 537-542.
- VARGAS, M. & J. CROSSA; 2000. The AMMI analysis and the graph of the Biplot in SAS. México, CIMMYT, Int.: 42 pp.
- WELLS, C. & M. PIGLIUCCI; 2000. Adaptive phenotypic plasticity: the case of heterophylly in aquatic plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution & Systematics*. 3/1: 1-18.

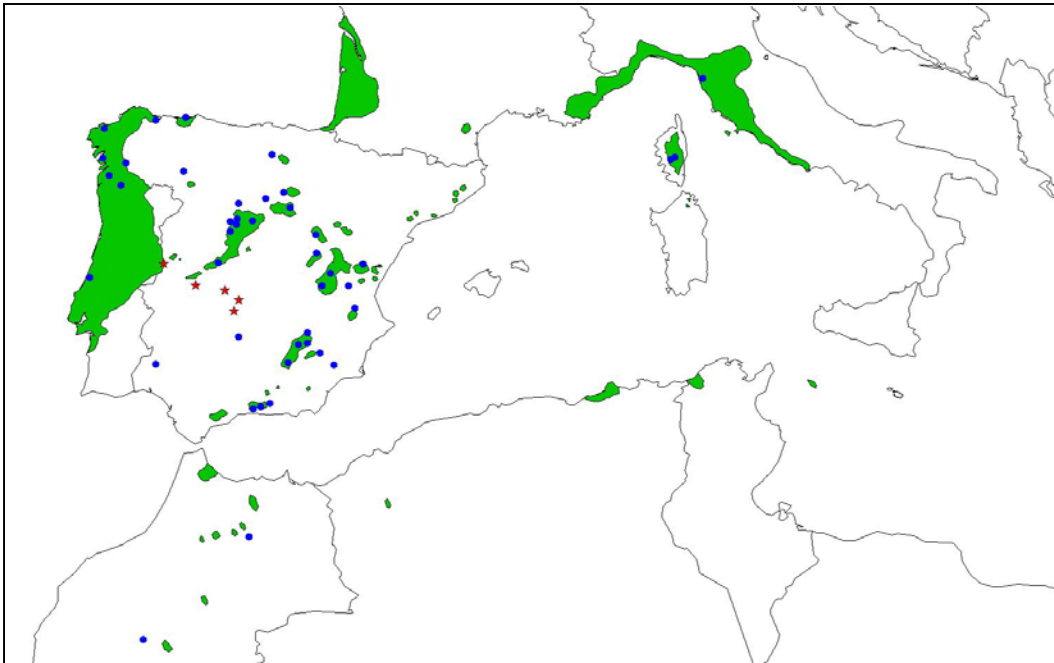


Figura 1: Distribución natural de *Pinus pinaster* con la localización de los sitios de ensayo (en rojo) y de las procedencias estudiadas (en azul).

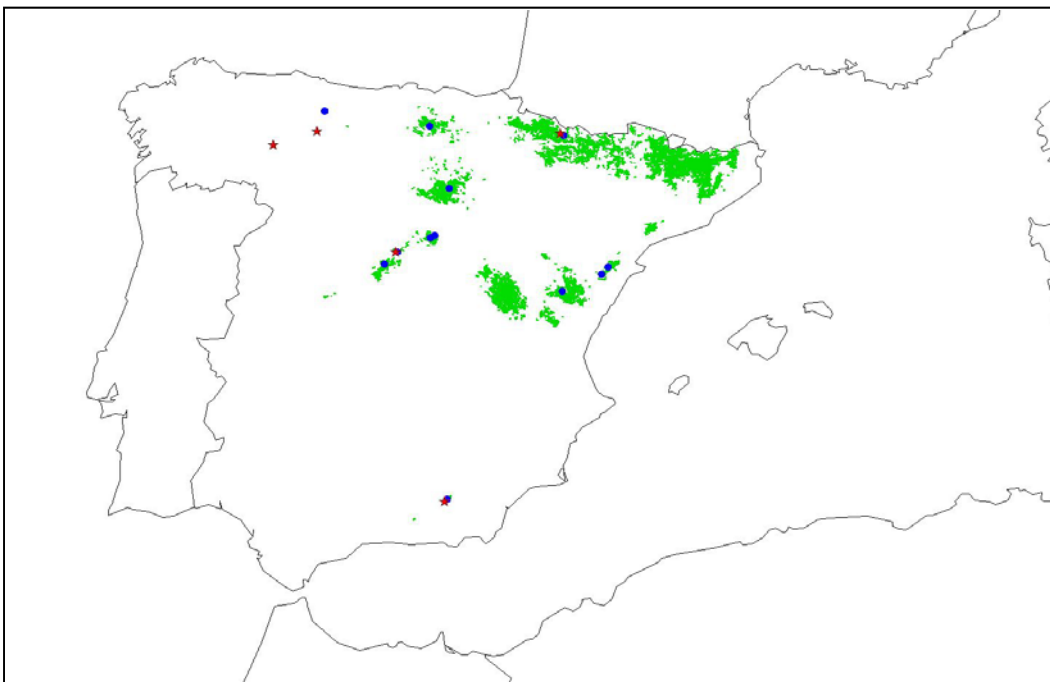


Figura 2: Distribución natural de *Pinus sylvestris* con la localización de los sitios de ensayo (en rojo) y de las procedencias estudiadas (en azul).

Figura 3: Distribución natural de *Pinus halepensis* con la localización de los sitios de ensayo (en rojo) y de las procedencias estudiadas (en azul).

