

HERBIVORÍA DE CORTEZA SOBRE CONÍFERAS DE INTERÉS FORESTAL, EL CASO DE *Hylobius abietis*. EFECTO DE LA FERTILIZACIÓN DE ESTABLECIMIENTO Y POSIBILIDADES DE SELECCIÓN DE PROGENIES RESISTENTES.

Luis Sampedro¹ y Rafael Zas²

¹Departamento de Ecología, CIFA Lourizán, Aptdo. 127, E-36080 Pontevedra, España.

²Departamento de Producción Forestal, CIFA Lourizán, Aptdo. 127, E-36080 Pontevedra, España.
e-mail: lsampe@uvigo.es

Resumen

La preferencia de los herbívoros por determinadas variantes de su huésped y las respuestas de las plantas al stress provocado por la herbivoría están influidos por factores ambientales como la disponibilidad de recursos. El resultado de estos compromisos insecto-planta tiene inevitablemente repercusiones en la producción forestal. En particular, los curculiónidos comedores de corteza y floema causan enormes daños en plantaciones de coníferas de toda la región paleártica. El ataque de *Hylobius abietis* L. (Coleoptera: Curculionidae) en ensayos factoriales familia x fertilización del plan de mejora de *Pinus pinaster* Ait. y *P. radiata* D. Don de Galicia ha permitido el estudio de los patrones de preferencia en el ataque, vulnerabilidad y resistencia entre familias, y de cómo la disponibilidad de nutrientes interacciona en este sistema insecto-planta. Los resultados han mostrado que la preferencia del insecto por la planta presenta un fuerte control genético, especialmente en *P. pinaster*. La preferencia se presentó muy influenciada por la fertilización, y el insecto atacó significativamente más a los árboles fertilizados, especialmente con fósforo. *P. radiata*, ausente de forma natural en el área de distribución del insecto, mostró una mayor vulnerabilidad al ataque que *P. pinaster*, más tolerante. La existencia de familias resistentes, la heredabilidad de éste carácter, y la fuerte influencia de la fertilización de establecimiento abren la posibilidad de estudiar nuevas prácticas forestales que reduzcan el daño provocado por esta plaga.

Palabras clave: Herbivoría, fertilización, variación genética, *Hylobius abietis*, *Pinus radiata*, *Pinus pinaster*

INTRODUCCIÓN

La coevolución de las plantas y sus herbívoros ha dado lugar a diversas estrategias biológicas en los dos elementos del sistema. La preferencia de los herbívoros por determinadas variantes de su huésped y las respuestas de las plantas al stress provocado por la herbivoría están influidos por factores ambientales como la disponibilidad de recursos. El resultado de estos compromisos insecto-planta tiene inevitablemente repercusiones en la producción forestal. Los curculiónidos comedores de corteza y floema causan enormes daños en plantaciones de coníferas de toda la región paleártica. En particular, las pérdidas causadas por miembros del género *Hylobius* (Coleoptera: Curculionidae) en Norteamérica y Europa se estiman en varios millones de euros anuales. En el caso particular de *H. abietis*, los adultos se sienten atraídos por los tocones recién cortados de coníferas, en los que depositan su puesta, y donde las larvas se alimentan del floema de las raíces muertas. De esta forma, en los años siguientes a la tala de parcelas los adultos eclosionan en gran número ocasionando un plaga, dado que los adultos se alimentan de la corteza y del floema de los árboles juveniles, causando graves pérdidas de crecimiento, deformaciones de tallo y elevada mortalidad. Además de para otras coníferas en el norte de Europa (PETERSON & ORLANDER, 2003), éste insecto constituye un importante problema para la regeneración de parcelas adultas de pino marítimo en Europa meridional (FRAYSE & SAINTONGE; 1996).

El ataque de *H. abietis* en ensayos factoriales familia x fertilización del plan de mejora de *Pinus pinaster* y *P. radiata* de Galicia ha permitido el estudio de los patrones de preferencia en el ataque, vulnerabilidad y resistencia entre familias, y de cómo la disponibilidad de nutrientes interacciona en este sistema insecto-planta. La relevancia de la fertilización de establecimiento y la diferencia entre las familias ensayadas para *P. pinaster* han sido abordados en trabajos previos (ZAS et al., 2005a, 2005b). El objetivo de este trabajo es comparar la susceptibilidad y el ataque del curculiónido sobre *P. pinaster* y *P. radiata*.

MATERIAL Y MÉTODOS

Localización y descripción de la parcela de estudio

El estudio fue realizado en un ensayo factorial progenie x fertilización de *P. pinaster* y *P. radiata* instalado en Rianxo (A Coruña, 42.60° N, 8.77° W, altitud 90 m) en la primavera de 2003, un año después de la tala a hecho de los individuos de *P. pinaster* de 35 años que ocupaban la parcela. El clima es atlántico con elevada precipitación anual (aprox. 2000 mm) y estival (sobre 170 mm en julio y agosto), y reducida amplitud térmica anual (11°C). El suelo es arenoso ácido sobre granito (pH en H₂O de 4.5), elevado contenido orgánico (170 g kg⁻¹ MO), alta contenido en nitrógeno (8.3 g N kg⁻¹) y pobre en nutrientes, especialmente en P asimilable (P Olsen = 5.2 mg kg⁻¹).

Material vegetal y fertilización de establecimiento

El material vegetal consiste en 27 familias de polinización abierta de cada especie, procedentes de árboles plus seleccionados en Galicia por buen crecimiento, forma y ramosidad. La semilla fue obtenida de los respectivos huertos semilleros de primera generación de Sergude (A Coruña), que proporcionan semilla de alta calidad para las dos especies en Galicia. Los 9 tratamientos de fertilización empleados se obtuvieron por combinación de 4 fertilizantes comerciales (Tabla 1), y se aplicaron manualmente a cada planta en el momento de la plantación. El diseño experimental fue un split-plot replicado en 10 bloques, con los tratamientos de fertilización como factor principal y los genotipos como factor secundario. Una descripción completa del ensayo se puede consultar en ZAS et al. (2005a,b). El número total de plantas en el ensayo fue 5.040 (10x9x28x2).

Evaluación de daños y crecimiento

El ataque por el curculiónido *H. abietis* comenzó unos 4 meses después de la plantación, fue masivo, y estuvo uniformemente distribuido por toda la parcela de estudio (ZAS et al., 2005a), que está rodeada por una plantación madura de *P. pinaster*. La evaluación de los daños producidos fue realizada un año después de la plantación mediante las siguientes variables: (i) Mordeduras: evaluación de la intensidad del ataque por cuantificación de las mordeduras del tallo en cinco niveles (0: sin daños, 1: pocas mordeduras, 2: muchas mordeduras, 3: lleno de mordeduras); para cada individuo, la variable es la suma de los valores obtenidos tras dividir el tallo en 10 segmentos de igual longitud. (ii) Supervivencia de cada individuo (variable dicotómica, 0/1) medida en la primavera después del ataque. (iii) Pérdida de guía (también dicotómica), que determina si el ataque de *H. abietis* generó el anillamiento del tallo y la consiguiente muerte de la guía principal. El diámetro en la base del tronco en todas las plantas de la parcela se midió tras uno y dos períodos vegetativos después de la plantación. Otras variables informativas del estado de las plantas fueron también medidas pero no empleadas en este análisis. Para una información más detallada consultar ZAS et al. (2005a, 2005b).

Análisis estadísticos

El efecto de la fertilización, la familia, el bloque e interacciones sobre el crecimiento y los daños se analizó en cada especie mediante análisis de varianza utilizando el procedimiento MIXED del sistema SAS, considerando la interacción bloque x fertilización como factor al azar y el resto como factores fijos (SAS-INSTITUTE, 1999). La comparación entre tratamientos se realizó utilizando el comando LSMEANS del procedimiento MIXED asumiendo un nivel de significación de $\alpha = 0.05$. La descomposición de la varianza fenotípica total en los componentes asociados a cada factor sirvió para estimar la heredabilidad individual (h^2) de los caracteres (FALCONER 1989). Para todos los análisis estadísticos se utilizó el programa SAS 8.0 (SAS-INSTITUTE 1999).

RESULTADOS

El crecimiento en diámetro durante el primer año de las dos especies de pino en la parcela de estudio estuvo fuertemente condicionado por la intensidad y calidad de la fertilización de establecimiento (ZAS et al., 2005b). Un año después de la plantación mas del 90% de los individuos de ambas especies estudiadas mostraron evidencias de ataque por *H. abietis*. La preferencia del

insecto estuvo también muy influenciada por la fertilización, y el insecto atacó significativamente más a los árboles fertilizados, especialmente con fósforo. El diámetro basal del tronco estuvo positivamente relacionado con la intensidad del ataque de *H. abietis* en ambas especies, explicando un 86% y un 78% en *P. pinaster* y *P. radiata* respectivamente ($p < 0.001$ en ambos casos; datos no mostrados), revelando que *H. abietis* atacó más a los árboles más grandes. Asimismo, la intensidad del ataque en ambas especies resultó significativamente menor en los tratamientos de fertilización sin fósforo que cuando este nutriente se incluyó en las mezclas empleadas como fertilizante de establecimiento (Fig. 1).

La intensidad del ataque fue similar en las dos especies (Fig. 2.a.), pero la supervivencia en la primavera siguiente al ataque fue significativamente mayor en *P. pinaster* que en *P. radiata* (Fig. 2.b.). Además, la relación entre la supervivencia y los daños causados por *H. abietis* fue significativamente más fuerte en *P. radiata* que en *P. pinaster* (ANCOVA, $p < 0.01$; Fig. 3), evidenciando que *P. radiata* fue más vulnerable a los daños causados por esta plaga. En esta relación, y de forma consistente en las dos especies estudiadas, los tratamientos sin fósforo sufrieron el ataque menos severo, asociado a una supervivencia mayor.

La preferencia de *H. abietis* apareció muy condicionada por el efecto familiar, de manera que el curculiónido atacó más a determinadas familias de forma consistente en todo el rango de tratamientos de fertilización, y las familias más atacadas presentaron valores de daños que doblaban a las menos atacadas (datos no mostrados). La heredabilidad familiar de las variables de daño evaluadas fue alta para las dos especies ($0,8 \pm 0,16$ para *P. pinaster* y $0,78 \pm 0,13$ para *P. radiata*), y la heredabilidad individual fue moderada y más alta para *P. pinaster* (Fig. 4).

DISCUSIÓN

La fertilización de establecimiento en coníferas es ampliamente recomendada en los suelos pobres, arenosos y ácidos de Galicia (p. ej. SÁNCHEZ-RODRÍGUEZ et al. 2002, ZAS 2003, ZAS & SERRADA 2003), por lo que era esperable un mayor crecimiento en las plantas fertilizadas. La mejora en el crecimiento vegetativo tras la fertilización con fósforo en este tipo de suelos fue también observada previamente por SAUR (1990).

La preferencia del insecto en su ataque estuvo muy influenciada por la fertilización, y el insecto atacó significativamente más a los árboles fertilizados, especialmente con fósforo. Varias hipótesis ecológicas podrían estar implicadas en el hecho de que la fertilización haya aumentado significativamente el ataque del curculiónido sobre las dos especies de pino. Uno de los factores que podrían determinar el grado de ataque es la calidad del recurso explotado por el curculiónido, esto es, la preferencia por una mayor calidad nutricional del floema en los individuos fertilizados de la plantación. La concentración de N y P en los tejidos de las plantas es pequeña en comparación con los requerimientos del insecto, y por ello la disponibilidad de estos nutrientes podría ser crítica y determinante en su alimentación (WHITE, 1993; AYRES et al. 2000). Además, sería posible que una mayor disponibilidad de recurso para *H. abietis* favoreciese el ataque a los fertilizados, dado que en los árboles con más crecimiento podrían encontrar una mayor cantidad de floema para alimentarse (vanAKKER et al., 2004). En otro sentido, se ha observado en varios casos una menor capacidad defensiva de las plantas que crecen en ambientes con una mayor disponibilidad de nutrientes, como resultado de la resolución de compromisos hacia el crecimiento en detrimento de la producción de metabolitos secundarios defensivos por la planta (BRYANT et al., 1983; KYTTÖ et al., 1996). Estas y otras posibilidades deberán ser estudiadas en un futuro. Asimismo, el hecho particular de que el crecimiento y el ataque haya sido mayor especialmente en pinos fertilizados con fósforo sugiere que el suplemento con los nutrientes deficitarios, como lo es el fósforo en suelos gallegos, pueda evocar respuestas como las que han sido observadas al incrementar la disponibilidad de nitrógeno, como por ejemplo menor producción de compuestos defensivos (HAUKIOJA et al. 1998).

P. radiata mostró una mayor vulnerabilidad al ataque que *P. pinaster* en todos los tratamientos de fertilización. Esto sería esperable si consideramos que el primero está ausente de forma natural en el área de distribución del insecto y el segundo ha coevolucionado con él. Parece que la presión selectiva a la que ha estado sometido *P. radiata* por otros herbívoros similares en su zona de origen no ha favorecido la presencia de respuestas defensivas eficaces también contra *H. abietis*.

Los resultados han mostrado que la preferencia del insecto por la planta presenta un fuerte control genético, especialmente en *P. pinaster*. Esto ha sido observado en otras plagas de coníferas, pero las

heredabilidades familiares encontradas en nuestro estudio son más altas que las encontradas en otros casos (KLEINHENTZ et al., 1998; KISS & YANCHUK, 1991; KING et al., 1997). Además de reconsiderar la permanencia de determinadas familias muy vulnerables dentro del programa de mejora, esto posibilitaría la inclusión de la vulnerabilidad al ataque como un criterio de selección en el programa de mejora del pino marítimo en Galicia, pero antes sería conveniente estudiar más a fondo los posibles mecanismos de resistencia y su heredabilidad. Entre ellos, podrían estar implicadas características anatómicas, el flujo de resina, la composición de la resina, la capacidad de producir respuestas inducidas, etc. (KISS & YANCHUK, 1991; ALFARO et al., 1996; LOMBARDERO et al., 2000).

La combinación de la existencia de familias más resistentes, la heredabilidad de éste carácter, y la fuerte influencia de la fertilización de establecimiento abren la posibilidad de estudiar nuevas prácticas forestales más eficaces que reduzcan el daño de esta plaga, tales como evitar la fertilización en condiciones de riesgo, modificar el momento de fertilización, o incluir plantas cebo sobrefertilizadas. La gran repercusión de la plaga en jóvenes plantaciones y la importancia forestal de *P. pinaster* y *P. radiata* en el norte de España hacen recomendable abordar el estudio de estas posibilidades en el futuro.

Agradecimientos

Este trabajo fue financiado por el INIA a través del proyecto RTA2-109. Los autores agradecen a Eva Prada, Patricia Martíns, Francisco Pichel, Alex Arpaci, Julianne Vaum, Xoaquin Moreira y Diego Pereira su colaboración en la realización de los muestreos. LS realizó este trabajo gracias a un contrato postdoctoral del programa Isidro Parga Pondal (Xunta de Galicia) y RZ mediante un contrato postdoctoral INIA-CC.AA.

BIBLIOGRAFÍA

- ALFARO, R.I.; HE, F.; KISS, G.; KING, J. & YANCHUK, A.; 1996. Resistance of white spruce to white pine weevil: development of a resistance index. *For. Ecol. Manage.* 81: 51-62.
- AYRES, M.P.; WILKENS, R.T.; RUEL, J.J.; LOMBARDERO, M.J. & VALLERY, E.; 2000. Nitrogen budgets of phloem-feeding bark beetles (Coleoptera: Scolytidae) with and without symbiotic fungi. *Ecology* 81: 2198-2210.
- BRYANT J.P. ; CHAPIN, I. & LEIN D.R. ; 1983. Carbon / Nutrient balance of boreal plants in relation with vertebrate herbivory. *Oikos* 40, 357-368.
- FALCONER, D.S.; 1989. *Introduction to quantitative genetics*. Longman Scientific & Technical. Third ed., New York, 438 pp.
- FRAYSSE, J.Y. & SAINTONGE, F.X.; 1996. Forest plantations: a new product for protection against *Hylobius abietis* in maritime pine stands. *Informations Forêt, Afocel Armef* 4, 6 pp.
- HAUKIOJA, E.; OSSIOPOV, V.; KORICHEVA, J.; LARSSON, S. & LEMPA, K.; 1998. Biosynthetic origin of carbon-based secondary compounds: cause of variable responses of woody plants to fertilization?. *Chemoecology* 18: 39-42.
- KING, J.N.; YANCHUK, A.D.; KISS, G.K. & ALFARO, R.I.; 1997. Genetic and phenotypic relationships between weevil (*Pissodes strobi*) resistance and height growth in spruce populations of British Columbia. *Can. J. For. Res.* 27: 732-739.
- KISS, G.K. & YANCHUK, A.D.; 1991. Preliminary evaluation of genetic variation of weevil resistance in interior spruce in British Columbia. *Can. J. For. Res.* 21: 230-234.
- KLEINHENTZ, M.; RAFFIN, A. & JACTEL, H.; 1998. Genetic parameters and gain expected from direct selection for resistance to *Dioryctria sylvestrella* Ratz. (Lepidoptera: Pyralidae) in *Pinus pinaster* Ait., using a full diallel mating design. *For. Genet.* 5: 147-154.
- KYTTÖ, M.; NIEMELÄ, P. & LARSSON, S.; 1996. Insects on trees: population and individual responses to fertilization. *Oikos* 75, 148-159.
- LOMBARDERO, M.J.; AYRES, M.P.; LORIO, P.L. & RUEL, J.J.; 2000. Environmental effects on constitutive and inducible resin defences of *Pinus taeda*. *Ecol. Letters* 3, 329-339.
- PETERSSON, M. & ORLANDER, G.; 2003. Effectiveness of combinations of shelterwood, scarification, and feeding barriers to reduce pine weevil damage. *Can. J. For. Res.* 33, 64-73.
- SAS-INSTITUTE; 1999. SAS/STAT User's guide, Version 8. SAS Institute Inc., Cary, NC, 3848 pp.

- SAUR, E.; 1990. Influence of copper and phosphorus fertilization on growth and mineral nutrition of maritime pine (*Pinus pinaster*) grown in a sandy soil rich in organic matter. *Ann. Sci. For.* 47:67-74.
- vanAKKER, L.; ALFARO, R. & BROCKLEY, R., 2004. Effects of fertilization on resin canal defences and incidence of *Pissodes strobe* attack in interior spruce. *Can. J. For. Res.* 34, 855-862.
- WHITE, T.R.C.; 1993. *The inadequate environment: nitrogen and the abundance of animals*. Springer, Berlin. 425 pp.
- ZAS, R.; 2003a. Foliar nutrient status and tree growth response of young *Pseudotsuga menziesii* Mirb. (Franco) to nitrogen, phosphorus and potassium fertilization in Galicia (Northwest Spain). *Inv. Agr. Sist. Rec. For.* 12: 75-85.
- ZAS, R.; 2003b. Interpretación de las concentraciones foliares en nutrientes en plantaciones jóvenes de *Pinus radiata* D. Don en tierras agrarias en Galicia. *Inv. Agr. Sist. Rec. For.* 12: 3-11.
- ZAS, R. & SERRADA, R.; 2003. Foliar nutrient status and nutritional relationships of young *Pinus radiata* D. Don plantations in north-west Spain. *For. Ecol. Manage.* 174: 167-176.
- ZAS, R.; MERLO, E. & FERNÁNDEZ-LÓPEZ, J.; 2005. Genotype x environment interaction in Maritime pine families in Galicia, Northwest Spain. *Silvae Genetica* (in press).
- ZAS, R.; SAMPEDRO, L.; PRADA, E. & FERNÁNDEZ-LÓPEZ, J.; 2005a. Genetic variation of *Pinus pinaster* Ait. seedlings in susceptibility to *Hylobius abietis* L. *Ann. Forest Sci.* (aceptada).
- ZAS, R.; SAMPEDRO, L.; PRADA, E.; LOMBARDEO, M.J. & FERNÁNDEZ-LÓPEZ, J.; 2005b: Phosphorus fertilization increases *Hylobius abietis* L. damage in *Pinus pinaster* Ait. seedlings. *For. Ecol. Manage.* (en revisión).

Tabla 1. Composición de los tratamientos de fertilización en el ensayo de progenies de *P. pinaster* y *P. radiata*.

Nutriente	Fertilizante	Dosis	Tratamientos									
			control	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8	
N	Urea	5 g N planta ⁻¹	-	+	-	+	+	+	-	-	-	
P-Ca	Superfosfato	10 g P planta ⁻¹	-	+	+	-	+	+	-	+	+	
K	Potasio sulfato	15 g K planta ⁻¹	-	+	+	+	-	+	+	-	+	
Mg	Magnesio sulfato	5 g Mg planta ⁻¹	-	+	+	+	+	-	+	+	-	

Figura 1. Intensidad del ataque de *H. abietis* sobre plantas juveniles de *P. pinaster* y *P. radiata* sometidas a diferentes tratamientos de fertilización de establecimiento con y sin fósforo. Se representa la media $\pm$ error estándar de 27 familias. La diferencia fue significativa para las dos especies ($p < 0.01$).

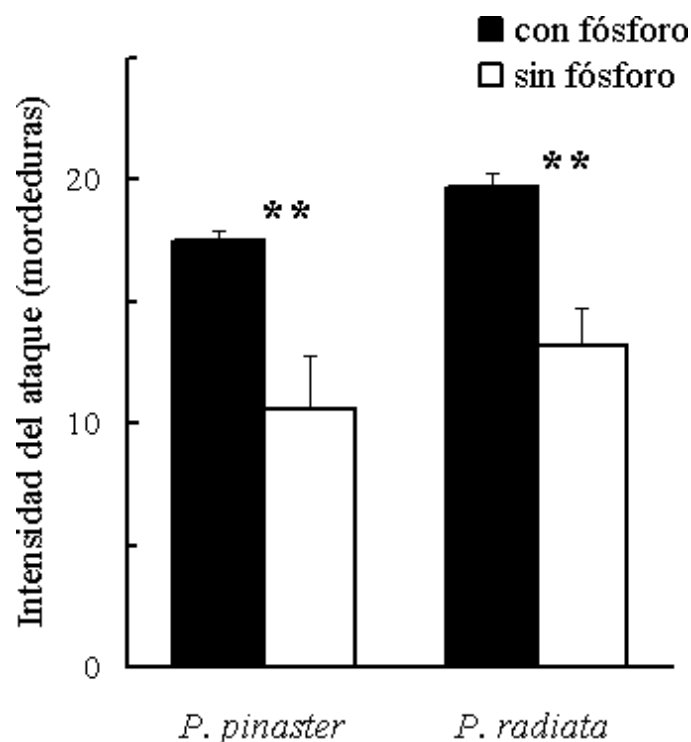


Figura 2. Intensidad del ataque del curculiónido *H. abietis* sobre juveniles de 2 años de edad de *P. pinaster* y *P. radiata*, medida como mordeduras en el tronco (2.a), y supervivencia de las dos especies de pino a la primavera siguiente (2.b). Las cajas representan la media familiar $\pm$ desviación estándar y las barras el rango de máximo y mínimo; $n = 27$.

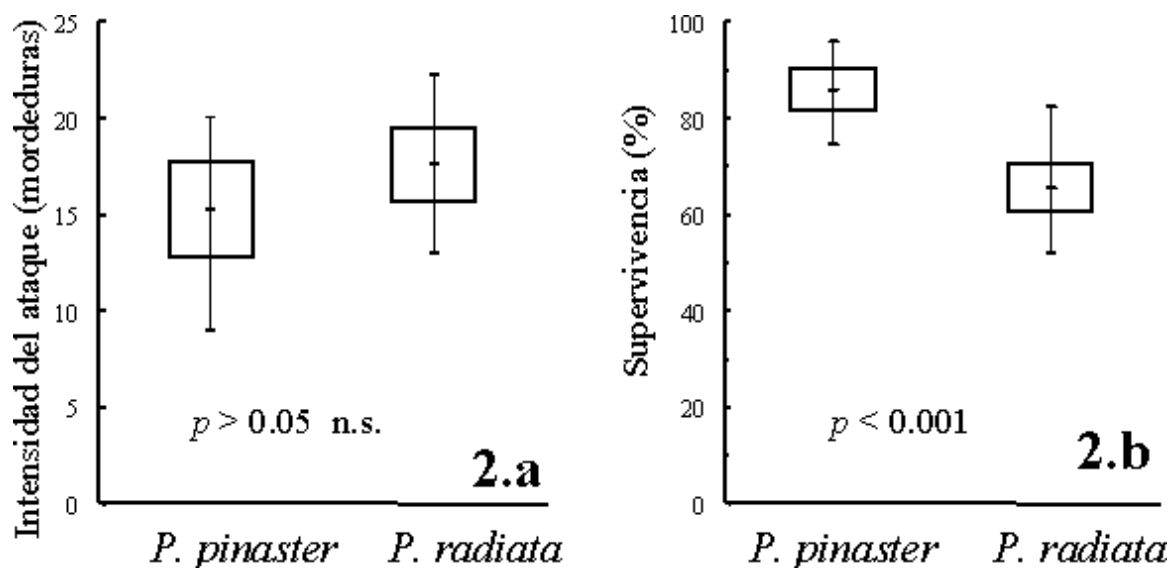


Figura 3. Relación entre la intensidad del ataque de *H. abietis* y la supervivencia de individuos juveniles de *P. pinaster* (4.a) y *P. radiata* (4.b) registrada en la siguiente primavera. Los datos proceden de 27 familias de polinización abierta sometidos a 9 tratamientos de fertilización. Los puntos con fondo claro corresponden a los promedios de los tratamientos sin fósforo.

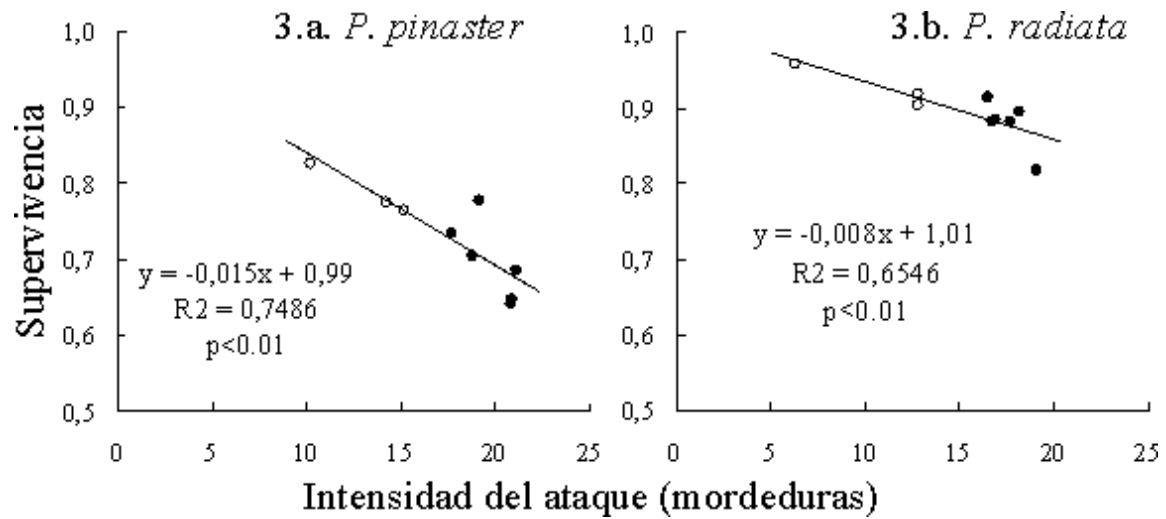


Figura 4. Heredabilidad ($h_i^2 \pm \text{s.e.}$) estimada en juveniles de *P. pinaster* y *P. radiata* para los daños causados por el curculiónido *H. abietis*, evaluados según la superficie mordida y la pérdida de la guía. Se muestran los resultados de 27 familias de polinización abierta sometidas a 9 tratamientos de fertilización.

