

MODELIZACIÓN DEL ESFUERZO REPRODUCTOR EN ECOLOGÍA FORESTAL: EL EJEMPLO DE *PINUS HALEPENSIS* MILL.

Rafael Calama Sainz¹, José Climent Maldonado¹, M^a Aránzazu Prada Sáez², David Sánchez de Ron¹, M^a Regina Chambel Santos¹ y Ricardo Alía Miranda¹

¹ CIFOR-INIA. Carretera de la Coruña km 7. 28040-MADRID (España). Correo electrónico: rcalama@inia.es

² Banc de Llavors Forestals. Dirección General de Gestión del Medio Natural. Conselleria de Territorio y Vivienda. Avda. Comarques del País Valencià 144. 46930-QUART DE POBLET (Valencia-España)

Resumen

Se presenta un ejemplo de aplicación de técnicas de modelización para el estudio del esfuerzo reproductor en masas juveniles de *Pinus halepensis*. En el trabajo se ha identificado un patrón de asignación de recursos, bien al crecimiento bien a la reproducción, mecanismo asociado a la estrategia reproductiva de la especie como respuesta a condiciones ambientales adversas y a la recurrencia de incendios.

Palabras clave: *Asignación de recursos, Esfuerzo reproductor, Modelos mixtos*

INTRODUCCIÓN

El análisis del esfuerzo reproductor de los vegetales y del compromiso en la asignación de recursos, bien al crecimiento vegetativo de la planta, bien al desarrollo de estructuras reproductoras son temas básicos de estudio reciente en ecología vegetal. De acuerdo con los principios de alometría de las plantas, las diferencias en la asignación de recursos permiten caracterizar estrategias vitales y definir patrones de diferenciación inter e intra-específicos. Pese a la abundante bibliografía existente dedicada al estudio del coste reproductivo en angiospermas (ver p.ej. la exhaustiva revisión de OBESO, 2002), muy pocos trabajos han centrado este estudio en especies coníferas.

El pino carrasco (*Pinus halepensis* Mill.) presenta una estrategia reproductiva muy relacionada con la resiliencia al fuego, definida por

la presencia de conos serotinos, y el consiguiente mantenimiento de un banco aéreo de semillas, la ausencia de vecería y la fructificación precoz y abundante de los individuos (DASKALAKOU & THANOS, 1996; NE'EMAN *et al.*, 2004). En el presente trabajo se utilizan los datos de un ensayo de procedencias de pino carrasco para estudiar la relación entre los recursos asignados al crecimiento vegetativo (definido por el volumen del tronco) y los recursos destinados a la reproducción femenina (estimado a través de la suma de flores femeninas y piñas del año presentes en el árbol). Nuestra hipótesis es que la fructificación abundante y precoz en el pino carrasco se consigue a expensas de una reducción en el crecimiento vegetativo, lo que implicaría que, dentro de un rodal, los individuos que invierten más recursos en la reproducción no sean los de mayor tamaño, constituyendo el principal objetivo del trabajo la demostración de esta hipóte-

sis. Un segundo objetivo del trabajo es estudiar el patrón de variación interregional y la detección de gradientes geográficos en la asignación de recursos.

Para el desarrollo del estudio se han aplicado técnicas de modelización multinivel, que permiten caracterizar el patrón de asignación de recursos y definir las relaciones subyacentes entre las distintas variables caracterizadoras de un sistema forestal a distintos niveles: tejido, órgano, planta, rodal y paisaje.

MATERIAL

El ensayo analizado en el presente trabajo incluye 53 procedencias de pino carrasco correspondientes a la España peninsular, Islas Baleares, Francia, Italia, Grecia y Túnez. Estas procedencias se agruparon en 15 regiones ecológicas considerando las semejanzas en las condiciones ambientales y la cercanía geográfica (Figura 1). El diseño del sitio de ensayo incluye cuatro bloques completos aleatorizados, con 4 plantas por procedencia y bloque (en total 16 plantas por procedencia). La plantación se realizó en 1997 utilizando planta de una savia, en marco cuadrado de 2,5x2,5 metros. La mortalidad a lo largo de los años de estudio ha sido inferior al 5%.

La altura total (H) y el diámetro basal (Db) de todas las plantas se midieron en los años cuarto (2000) y séptimo (2003). El número de

flores femeninas y piñas maduras se midió en todas las plantas entre el tercer (1999) y el noveno (2005) año. Para el estudio del esfuerzo reproductivo se han utilizado los datos observados en el año séptimo (2003), coincidiendo con un aumento notable en el número de árboles con presencia de conos. Como medida del esfuerzo dedicado al crecimiento vegetativo se utilizó el volumen observado de fuste (Vob), asumiendo una forma cónica para el árbol:

$$Vob = \frac{\pi}{12} Db^2 H \quad (1)$$

El ciclo de floración y fructificación en pino carrasco es bienal, por lo que en un momento dado es posible identificar en las copas dos cohortes de estróbilos procedentes de dos procesos de floración consecutivos creciendo simultáneamente, y por lo tanto, compitiendo por los mismos recursos. Para tener en cuenta la presencia simultánea de estróbilos de distintas cohortes el esfuerzo reproductor del individuo se caracterizó utilizando la variable conteo de conos (Cc) definida como la suma de las flores femeninas de 1 año y los conos de 2 años observados en cada planta en 2003.

MÉTODOS

Para analizar la relación entre el crecimiento vegetativo y el esfuerzo reproductor de los individuos, así como su posible variación geográfica, se

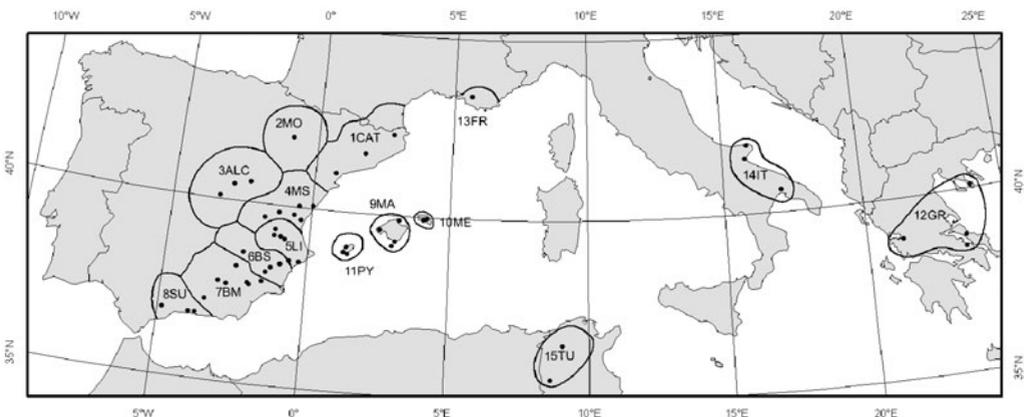


Figura 1. Localización de las 53 procedencias analizadas y su agrupación en regiones ecológicas homogéneas

propone modelizar C_c en función de V_{ob} , comparando tres posibles patrones de relación (Figura 2).

- Relación monótona creciente: los individuos que más se reproducen son los de mayor tamaño y/o crecimiento, no existiendo sacrificio aparente asociado al esfuerzo reproductor.
- Relación creciente asintótica: existe un punto de inflexión en la relación, y un máximo en el esfuerzo reproductivo, asociado al grupo de árboles con mayor tamaño. Implica un cierto balance entre reproducción y crecimiento.
- Relación creciente-decreciente: el máximo esfuerzo reproductor no corresponde a los pies de mayor tamaño. Puede considerarse como una clara evidencia de sacrificio en crecimiento asociado al esfuerzo reproductor.

Para comparar los tres patrones, se ajustaron diferentes modelos biparamétricos (Tabla 1, columnas 1-3), seleccionados de entre los propuestos por RATKOVSKY (1990). Asumiendo la existencia de un patrón de correlación correspondiente a las observaciones procedentes de una misma región ecológica, los modelos se analizaron como modelos mixtos multinivel lineales y no lineales (LINDSTROM & BATES, 1990), donde los dos parámetros “a” y “b” del modelo se descomponían en una parte fija (representativos del patrón común de la relación para la especie o meta-población) y una parte aleatoria (en adelante parámetros “u” y “v”), específica para cada región ecológica. Los modelos se ajustaron mediante métodos de máxima verosimilitud restringida, utilizando el procedimiento SAS MIXED (modelos lineales) y la macro SAS %NLINMIX (modelos no lineales). La comparación entre modelos se realizó utilizando los estadísticos -2LL (menos dos veces el logaritmo de la función de verosimili-

tud) y SSE (suma de cuadrados del error), indicando los menores valores en ambos estadísticos un mejor ajuste del modelo a los datos. Para analizar el patrón de desviación regional respecto del patrón común para la especie se utilizó el valor de los mejores predictores lineales insesgados (EBLUPs \hat{u} y \hat{v}) de los parámetros aleatorios específicos de cada región. Por último, para estudiar las diferencias regionales se realizaron contrastes pareados comparando el valor del estadístico -2LL obtenido en el ajuste del modelo completo (considerando cada región por separado) con el obtenido al ajustar un modelo reducido, en el que se analizan los datos de las dos regiones a contrastar en conjunto.

RESULTADOS

Los modelos que mejor se han ajustado a los datos de estudio pertenecen a la familia de curvas con un patrón de relación creciente-decreciente (Tabla 1). El modelo seleccionado fue el 3.a, cuya expresión final es:

$$C_c = (48.063 + u)(0.1 V_{ob}) \exp^{[-1.1479 + v] 0.1 V_{ob}} \quad (2)$$

donde u y v representan los parámetros aleatorios específicos de cada región. De acuerdo a este modelo el mayor esfuerzo reproductor ($C_{c_{max}}$) no se corresponde con los árboles de mayor tamaño, sino en el valor de $V_{ob_{max}} = -10 / [-1.1479 + v]$. A nivel meta-poblacional (parámetros aleatorios u y v igual a 0) este valor se alcanza en el individuo con percentil de volumen 67.8. En la tabla 2 se recogen los valores de los parámetros u y v para cada una de las 15 regiones de estudio, que permiten definir y contrastar el patrón de crecimiento regional (Figura 3). Se observa que para algunas regiones ecoló-

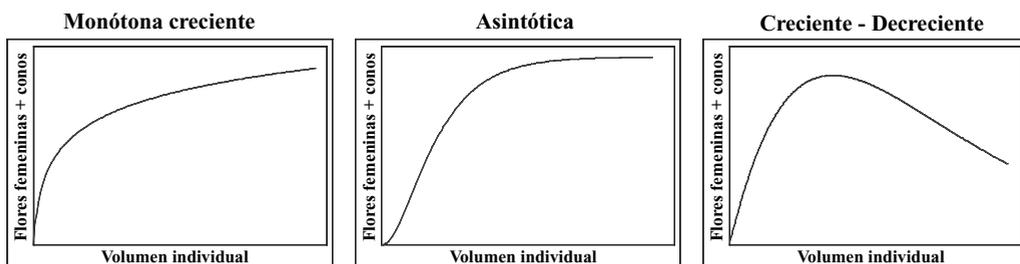


Figura 2. Familias de curvas evaluadas

Familia	Tipo	Modelo	Clave	-2LL	SSE
1. Monótona creciente	Lineal	$Y = a + b X$	1.a	6286.8	103888
	Ratkovsky 4.2.5	$Y = a (1 - b^X)$	1.b	6245.0	100027
	Ratkovsky 4.2.1	$Y = a \log (X - b)$	1.c	6257.5	101842
	Potencial	$Y = a (X)^b$	1.d	6263.3	101403
	Exponencial	$Y = a \exp^{b(X)}$	1.e	6286.7	105862
2. Sigmoidal asintótica	Richards	$Y = a (1 - \exp^{-b(X)})$	2.a	6239.6	100027
	Hossfeld	$Y = \frac{(X)^2}{(a + bX)^2}$	2.b	6253.3	98797
	Terazaki	$Y = \exp^{(a - bX)}$	2.c	6239.2	98525
3. Curvas con patrón creciente-decreciente	Ratkovsky 6.1.4	$Y = a X \exp^{(bX)}$	3.a	6227.7	96317
	Ratkovsky 6.2.3	$Y = a X^b \exp^{(-X)}$	3.b	6230.9	97035
	Ratkovsky 6.3.12	$Y = X^b \exp^{(aX)}$	3.c	6261.7	96475
	Cuadrática	$Y = a X + bX^2$	3.d	6272.1	97722

Tabla 1. Modelos evaluados y estadísticos de comparación entre modelos (en negrita los dos mejores modelos según cada criterio de comparación)

gicas (2MO, 8SU, 15TU) el máximo esfuerzo reproductor se alcanza con volúmenes de fuste muy pequeños, mientras que en otras regiones (14IT) el patrón se asemeja a una relación asintótica. Una variable de interés es la asignación reproductiva máxima (RA_{max}), definida como la razón entre Cc_{max} y Vob_{max} , que permite identificar tres grupos de acuerdo a la asignación de recursos en reproducción: uno con asignación máxima, compuesto por 15TU (Túnez), 2MO (Monegros, depresión del Ebro) y 8SU (España Sur); otro con asignación mínima, compuesto por 11PY (Ibiza), 9MA (Mallorca), 1CAT (Cataluña) y 12GR (Grecia); y por último uno

intermedio, en el que se incluyen el resto de regiones. Las comparaciones pareadas entre regiones (Tabla 3) confirman este criterio de agrupación regional.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

A través de la aplicación de modelos no lineales multinivel se ha demostrado que en una masa coetánea joven de *Pinus halepensis* las mayores cosechas de piña no se obtienen en los árboles de mayor tamaño, sino en pies de tamaño medio (percentil 67.8 de volumen de fuste a

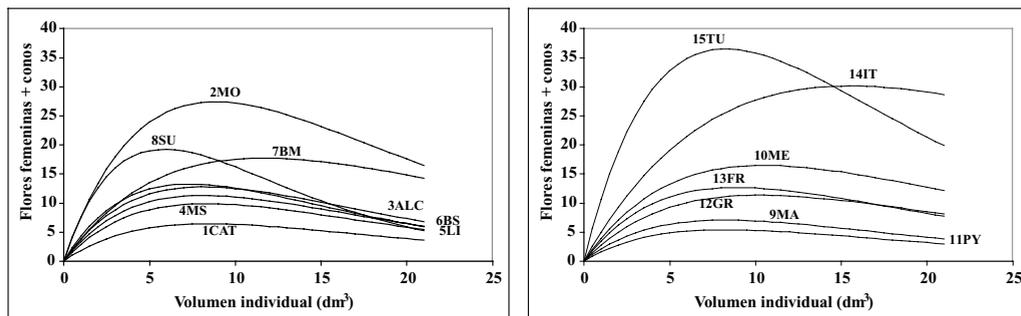


Figura 3. Patrón regionalizado para la relación entre volumen individual y esfuerzo reproductor (separado en dos figuras para facilitar la interpretación del mismo)

Clave	Región	Parámetro u	Parámetro v	Cc _{max}	Vob _{max} (dm ³)	RA _{max}
1CAT	Cataluña	-27.3637	-0.0398	6.41	8.420	0.80
2MO	Monegros	35.8771	0.0194	27.36	8.861	3.05
3ALC	Alcarria	-5.4991	-0.0799	12.75	8.145	1.60
4MS	Maestrazgo	-15.7869	-0.0549	9.87	8.314	1.21
5LI	Levante	0.8041	-0.2123	13.22	7.352	1.78
6BS	Bética Septentrional	-10.2839	-0.0833	11.29	8.122	1.41
7BM	Bética Meridional	-6.7639	0.2892	17.69	11.646	1.47
8SU	España Sur	40.9026	-0.5554	19.21	5.871	3.19
9MA	Mallorca	-24.8862	-0.0635	7.04	8.255	0.88
10ME	Menorca	-5.4991	0.1963	16.45	10.509	1.59
11PY	Pitiusas	-30.4457	-0.0547	5.39	8.315	0.67
12GR	Grecia	-17.9355	0.1690	11.32	10.216	1.13
13FR	Francia	-9.4676	0.0261	12.66	8.914	1.45
14IT	Italia	4.4845	0.5056	30.10	15.569	1.77
15TU	Túnez	71.8632	-0.0617	36.47	8.267	4.25

Tabla 2. EBLUP de los parámetros aleatorios u y v, esfuerzo reproductor máximo (Cc_{max}), volumen de fuste en el que se alcanza Cc_{max} (Vob_{max}) y asignación máxima a reproducción (RA_{max}) para las distintas regiones analizadas

nivel meta-población). Este resultado contrasta con el patrón de relación directa entre la biomasa vegetativa y reproductiva en los vegetales definido tradicionalmente en la literatura forestal para otras especies (KLINKHAMER *et al.*, 1992; DESPLAND & HOULE, 1997; NIKLAS & ENQUIST, 2003) e indica que en el pino carrasco,

el mecanismo de adaptación resiliente al fuego basado en una fructificación precoz y abundante se obtiene a expensas de un sacrificio en el crecimiento vegetativo de otras partes de la planta.

Este particular patrón se mantiene en las distintas regiones ecológicas analizadas, aunque se han observado diferencias interregionales que

	1CAT	2MO	3ALC	4MS	5LI	6BS	7BM	8SU	9MA	10ME	11PY	13GR	14FR	15IT	16TU
1CAT				X					X		X	X	X		
2MO								X						X	X
3ALC				X	X	X	X			X		X	X		
4MS	X		X		X	X			X		X	X	X		
5LI			X	X		X	X			X		X	X		
6BS			X	X	X					X		X	X		
7BM			X		X					X			X		
8SU		X													
9MA	X			X							X	X	X		
10ME			X		X	X	X					X	X		
11PY	X			X					X						
13GR	X		X	X	X	X			X	X			X		
14FR	X		X	X	X	X	X		X	X		X			
15IT		X													
16TU		X													

Tabla 3. Comparación pareada entre regiones (X indica diferencias no significativas)

definen distintas estrategias intra-específicas, detectándose un gradiente creciente de asignación a reproducción para las procedencias más meridionales y occidentales, que puede reflejar un patrón de adaptación a condiciones más limitantes (menor precipitación y temperaturas más elevadas), sin descartar la influencia de una mayor recurrencia de incendios en el Mediterráneo occidental (NE'EMAN et al., 2004). Por último, el gradiente de asignación reproductiva creciente NE-SO coincide con el patrón de dispersión post-glacial para la especie propuesto por AGUNDEZ et al. (1999) y GÓMEZ et al. (2005). Por ello, la variación clinal encontrada podría reflejar en cierta medida el efecto fundador, ya que en poblaciones en expansión la asignación de recursos al esfuerzo reproductor es mayor que en poblaciones ya establecidas (OBESO, 2002).

Agradecimientos

Este trabajo se enmarca en las actividades del convenio INIA-MMA, *Elaboración de bases técnicas para el desarrollo del RD289/03: Caracterización y Utilización de Material Forestal de Reproducción*. J. Climent está subvencionado por el programa "Ramón y Cajal" del MEC. Los autores agradecen a Fernando del Caño y Sara Herrera el trabajo en la toma de datos.

BIBLIOGRAFÍA

- AGUNDEZ, D.; DEGEN, B.; VON WUEHLISCH, G. & ALÍA, R.; 1999. Multilocus analysis of *Pinus halepensis* Mill. from Spain: genetic diversity and clinal variation. *Silvae Genet.* 48: 173-178.
- DASKALAKOU, E.N. & THANOS, C.A.; 1996. Aleppo pine (*Pinus halepensis*) postfire regeneration: The role of canopy and soil seed banks. *Int. J. Wildland Fire* 6: 59-66.
- DESPLAND, E. & HOULE, G.; 1997. Climate influences on growth and reproduction of *Pinus banksiana* (Pinaceae) at the limit of the species distribution in eastern North America. *Am. J. Bot.* 84: 928-937.
- GÓMEZ, A.; VENDRAMIN, G.G.; GONZÁLEZ-MARTÍNEZ, S.C. & ALÍA, R.; 2005. Genetic diversity and differentiation of two Mediterranean pines (*Pinus halepensis* Mill. and *Pinus pinaster* Ait.) along a latitudinal cline using chloroplast microsatellite markers. *Diversity and Distributions* 11: 257-263.
- 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: 308-316.
- LINDSTROM, M.J. & BATES, D.M.; 1990. Nonlinear mixed effects for repeated measures data. *Biometrics* 46: 673 – 687.
- NE'EMAN, G.; GOUBITZ, S. & NATHAN, R.; 2004. Reproductive traits of *Pinus halepensis* in the light of fire—a critical review. *Plant Ecology* 171: 69-79.
- NIKLAS, K.J.; ENQUIST, B.J.; 2003. An allometric model for seed plant reproduction. *Evol. Ecol. Res.* 5: 79–88.
- OBESO, J.R.; 2002. The costs of reproduction in plants. *New Phytol.* 155: 321-348
- RATKOVSKY, D.A.; 1990. *Handbook of nonlinear regression models* Marcel Dekker, Inc. New York.