



7º CONGRESO FORESTAL ESPAÑOL

**Gestión del monte: servicios
ambientales y bioeconomía**

26 - 30 junio 2017 | Plasencia
Cáceres, Extremadura

7CFE01-018

Edita: Sociedad Española de Ciencias Forestales
Plasencia. Cáceres, Extremadura. 26-30 junio 2017
ISBN 978-84-941695-2-6

© Sociedad Española de Ciencias Forestales

Plasticidad fenotípica y variación genética en eficiencia en uso del agua en *Pinus sylvestris*

VOLTAS VELASCO, J.¹, SIN CASAS, E.¹, VERICAT GRAU, P.², SERRANO ENDOLZ, L.¹, PIQUÉ NICOLAU, M.², NOTIVOL PAÍNO, E.³, FERRIO DÍAZ, J.P.⁴

¹ Departamento de Producción Vegetal y Ciencia Forestal – Centro AGROTECNIO, Universidad de Lleida

² Área de Gestión Forestal Sostenible, Centro Tecnológico Forestal de Catalunya

³ Unidad de Recursos Forestales, Centro de Investigación y Tecnología Agroalimentaria de Aragón

⁴ Departamento de Botánica, Universidad de Concepción (Chile)

Resumen

En poblaciones forestales la importancia de la plasticidad fenotípica y la adaptación genética como mecanismos de respuesta intra-específica frente a cambios ambientales resulta de compleja cuantificación. Se ha estudiado dicha relevancia en *Pinus sylvestris* para una característica funcional de trascendencia en ambientes con limitación hídrica: la eficiencia en el uso del agua (EUA, carbono fijado por unidad de agua transpirada). La plasticidad fenotípica se determinó mediante muestreo de 28 rodales próximos al límite meridional de distribución de la especie (Pirineos) característicos de la variabilidad edafoclimática presente en la zona y supuestamente similares en propiedades adaptativas. La variación adaptativa se evaluó en un ensayo de procedencias con poblaciones españolas y alemanas (Aragüés, Huesca). EUA se estimó mediante isótopos ($\delta^{13}\text{C}$). En el primer caso se detectaron diferencias en $\delta^{13}\text{C}$ entre rodales cercanas al 3%, lo que sugiere una plasticidad en EUA superior al 25%. En el segundo, se observaron diferencias genéticas únicamente entre los dos grupos de poblaciones, con valores ligeramente superiores de EUA en los orígenes alemanes (~5%). Estos resultados sugieren que la plasticidad en la regulación del carbono fijado respecto al agua transpirada supera ampliamente a la variación intra-específica como estrategia de respuesta en *Pinus sylvestris* frente a fluctuaciones ambientales.

Palabras clave

Variación intra-específica, pino silvestre, adaptación, economía del carbono, isótopos estables

1. Introducción

El pino silvestre o pino albar (*Pinus sylvestris* L.) es la conífera de más amplia distribución en el hemisferio norte, extendiéndose por regiones relativamente frías y húmedas de Eurasia. Como tal, esta especie ha desarrollado una muy notable variabilidad genética adaptativa en respuesta al clima que se encuentra extensamente documentada en caracteres relacionados con el crecimiento (Rehfeldt et al. 2002; Reich & Oleksyn 2008). El efecto del cambio climático puede resultar beneficioso o perjudicial en función del emplazamiento de las poblaciones dentro del área de distribución de la especie. En particular, las poblaciones septentrionales (>60°N) pueden ver relajada la limitación al crecimiento por bajas temperaturas como consecuencia del calentamiento global; por el contrario, el efecto de la sequía inducida por el incremento de las temperaturas puede manifestarse de forma progresiva en latitudes centrales y meridionales del continente (<54°N) (Reich & Oleksyn 2008). Las masas peninsulares de pino silvestre constituyen las poblaciones más meridionales de la especie en Europa y, por tanto, no se encuentran libres del efecto potencialmente adverso del cambio climático sobre el comportamiento de los árboles. De hecho, se han observado fenómenos de decaimiento y mortalidad provocados por sequía y elevadas temperaturas en poblaciones peninsulares muy diversas, situadas en enclaves tales como la sierra de Prades (Hereş et al. 2012), la sierra de Gúdar (Voltas et al. 2013) o los Pirineos centrales (Camarero et al. 2015).

La respuesta de las especies frente al calentamiento global está estrechamente asociada a sus características fisiológicas particulares. En pinos propios de la cuenca mediterránea se ha postulado que las especies que ocupan ambientes más xéricos (como *Pinus halepensis*) pueden resultar menos vulnerables al efecto de sequías recurrentes y extremas que las especies que habitan zonas más húmedas y frías (como *Pinus sylvestris*), siendo este comportamiento explicable gracias a diferencias fisiológicas en respuesta al estrés hídrico (p. ej. eficiencia fotoquímica o potencial hídrico; Matías et al. 2016). Los pinos ibéricos son especies isohídricas, es decir, que controlan fuertemente las pérdidas de agua a través de las acículas mediante una muy activa regulación estomática, lo que supone mantener potenciales hídricos aproximadamente constantes a expensas de una capacidad limitada para incorporar carbono (Klein 2014). Sin embargo, existen diferencias interespecíficas en la sensibilidad de los estomas frente a la sequía que coinciden con la distribución de estos pinos peninsulares a lo largo de gradientes de disponibilidad hídrica. A título de ejemplo, *P. halepensis* presenta cierre estomático a valores de potencial hídrico de acícula (Ψ_{leaf}) de $-3,5$ a $-2,8$ MPa (Froux et al. 2005), *P. pinaster* a valores de $-1,5$ a $-1,2$ MPa (Picon et al. 1996), y *P. sylvestris* a valores de $-1,4$ a $-1,0$ MPa (Irvine et al. 1998). Esto sugiere una mayor sensibilidad al cambio climático en especies relativamente poco expuestas al efecto de la sequía.

Una característica ecofisiológica estrechamente relacionada con la tolerancia a la sequía es la eficiencia en el uso del agua (EUA; balance entre carbono fijado y agua transpirada por la planta). Los pinos, como especies isohídricas, presentan una gran plasticidad fenotípica para este carácter, lo que se traslada en divergencias en EUA entre extremos de gradientes espaciales próximas al 30% (Ferrio et al. 2003) o en diferencias interanuales próximas al 40% a lo largo del siglo XX (Choury et al. 2017) en *P. halepensis*. Normalmente, las variaciones en EUA asociadas a plasticidad fenotípica se encuentran relacionadas con cambios en productividad en ambientes limitados hídricamente, siendo una elevada EUA y un bajo crecimiento el resultado de exposición a sequía (Del Castillo et al. 2015). Además de la existencia de plasticidad fenotípica para EUA, la existencia de variación adaptativa para este carácter se ha mostrado relevante para el desempeño de algunos pinos ibéricos tales como *P. halepensis*, encontrándose diferencias próximas al 25% entre poblaciones circum-Mediterráneas (Voltas et al. 2008). No obstante, en relativamente pocas ocasiones se ha constatado una asociación intra-específica negativa entre EUA y crecimiento, y únicamente en el caso de especies propias de ambientes limitados hídricamente, tales como *P. halepensis* (Fardusi et al. 2016). La inferencia de variación en EUA tradicionalmente se examina mediante el contenido relativo de isótopos del carbono (composición isotópica del carbono, $\delta^{13}\text{C}$; Farquhar et al. 1989), que está directamente relacionado con el ratio entre fotosíntesis y conductancia estomática a nivel de hoja.

2. Objetivos

Este trabajo pretende caracterizar y cuantificar la relevancia de la plasticidad fenotípica y de la variabilidad intra-específica en EUA en pino silvestre. Los resultados se examinan e interpretan comparándolos con la plasticidad fenotípica y variación intra-específica presentes para caracteres de crecimiento (crecimiento radial y altura total) en la especie. Nuestra hipótesis plantea que, para una especie isohídrica como *P. sylvestris*, existe una muy importante plasticidad fenotípica en EUA (aunque inferior en magnitud a la propia del crecimiento aéreo del árbol) asociada a la disponibilidad hídrica particular del ambiente de estudio; por el contrario, anticipamos que esta conífera eurosiberiana no ha desarrollado mecanismos adaptativos relevantes dirigidos hacia el ahorro del agua al no estar sometida a una presión selectiva importante en términos de exposición a sequías prolongadas o extremas. Para ello, se examinan simultáneamente los resultados de un ensayo de 22 procedencias de la especie situado en Aragüés del Puerto (provincia de Huesca) y de un muestreo de 28 poblaciones naturales de la especie realizado en el Pirineo central y oriental. Se presentan resultados de $\delta^{13}\text{C}$ y EUA, así como de crecimiento aéreo en ambos casos.

3. Metodología

3.1. Ensayo de procedencias

En 1991 se instaló un ensayo de procedencias españolas y alemanas de *Pinus sylvestris* en Aragües del Puerto (Huesca) ($42^{\circ}44'N$, $00^{\circ}37'W$, 1370 m) (Figura 1). Se plantaron 16 procedencias representativas de la Península Ibérica y seis procedencias de origen alemán (Tabla 1) con plantas de segundo año de acuerdo a un diseño en bloques completos al azar con cuatro repeticiones. La unidad experimental consistió en 16 árboles dispuestos en un marco de plantación de 2,5 m \times 2,5 m. En verano de 2015 (edad= 25 años) se tomaron muestras de madera a 1,30 m de altura mediante barrena de Pressler de 3 árboles representativos por unidad experimental en dos de los cuatro bloques disponibles. Las 132 muestras de madera, tomadas respetando una única orientación sur, se dataron para identificar los anillos de crecimiento correspondientes al periodo 2005–2014.

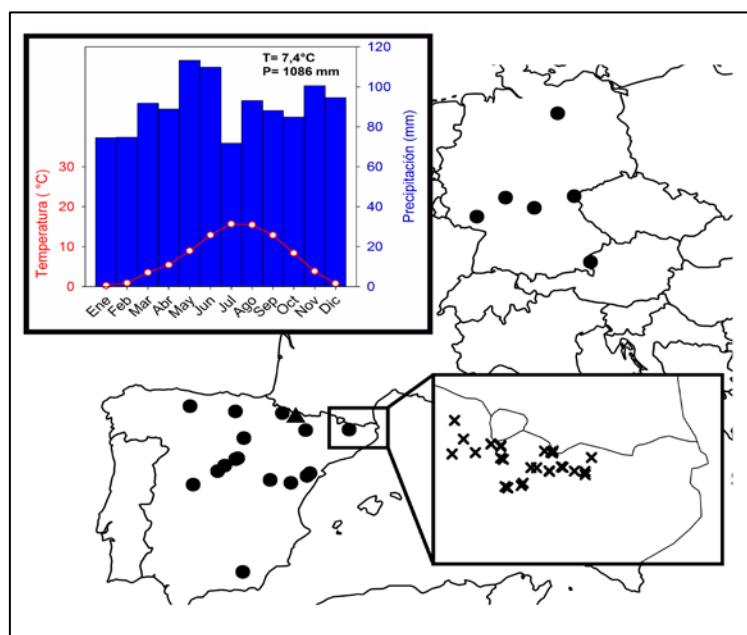


Figura 1. Emplazamiento del ensayo de 22 procedencias de *P. sylvestris* de Aragües del Puerto (Huesca) (triángulo) y procedencias evaluadas alemanas y peninsulares (puntos); detalle de los 28 rodales muestreados de la misma especie en el Pirineo central y oriental (representados mediante aspas en el cuadrado inferior). En la parte superior izquierda de la figura se presenta el climodiagrama del ensayo de procedencias.

3.2. Muestreo y caracterización de rodales

La zona de estudio comprendió el área de distribución del pino silvestre en los Pirineos y pre-Pirineos de Cataluña. Se muestrearon rodales puros de la especie distribuidos por un amplio rango de estaciones forestales, regulares y situados entre 800 y 1600 m de altitud correspondientes a las regiones de procedencia 6 (Pirineo montano húmedo catalán) y 7 (Prepirineo catalán) (Figura 1; Tabla 2). Además, todos los rodales presentaron una fracción de cabida cubierta superior al 60% y un área basimétrica superior a 20 m² ha⁻¹, así como una edad superior a 45 años, y no estuvieron sometidos a cortas al menos durante los 10 años anteriores al estudio. De cada rodal se escogieron dos individuos representativos, excepto en el caso de cuatro rodales en que se realizó un muestreo más intensivo consistente en ocho a diez árboles por rodal. En verano de 2010 se tomaron muestras de madera a 1,30 m de altura mediante barrena de Pressler. Las 84 muestras de madera se dataron con objeto de identificar los anillos de crecimiento correspondientes al periodo 2000–2007 y obtener el crecimiento medio del periodo. Las variables obtenidas en cada rodal incluyeron variables dasométricas, edáficas y climáticas. Las primeras comprendieron la pendiente, orientación, diámetro medio a 1,30 m, altura dominante, edad, fracción de cabida cubierta, área basimétrica y densidad de pies. Las segundas incluyeron la profundidad efectiva de enraizamiento, la reacción de carbonatos y el % de elementos gruesos. Las variables climáticas incorporaron la temperatura anual (media,

máxima y mínima), el ratio de precipitación estival respecto a precipitación anual, el déficit de presión de vapor anual y el ratio de precipitación respecto a evapotranspiración potencial.

Tabla 1. Principales características geoclimáticas de 22 poblaciones alemanas y españolas de *Pinus sylvestris* evaluadas en un ensayo de procedencias situado en Aragüés del Puerto (Pirineo aragonés). Los datos climáticos hacen referencia a la zona de origen de cada población. T_{an} = temperatura media anual; P_{an} = Precipitación anual; P_v = Precipitación estival (Junio a Agosto); ETP_{an} = Evapotranspiración potencial anual.

País	Población	Latitud	Longitud	Altitud (m)	T_{an} (°C)	P_{an} (mm)	P_v (mm)	ETP_{an} (mm)
ES	Baza	37° 22' N	02° 52' W	2050	8,1	783	96	1000
ES	Borau	42° 42' N	00° 35' W	1550	5,9	1093	238	737
ES	Campisábalos	41° 15' N	03° 06' W	1400	8,5	591	113	930
ES	Castell de Cabres	40° 39' N	00° 03' E	1150	10,4	649	132	876
ES	Covalada	41° 57' N	02° 49' W	1550	7,6	748	147	889
ES	Galve de Sorbe	41° 13' N	03° 11' W	1400	8,9	592	105	938
ES	Gúdar	40° 25' N	00° 41' W	1700	7,3	710	163	815
ES	La Sènia	40° 45' N	00° 11' E	1100	9,9	638	142	858
ES	Morrano	42° 13' N	00° 06' W	700	8,9	593	178	851
ES	Navafría	41° 00' N	03° 48' W	1600	10,6	679	78	976
ES	Navarredonda	40° 21' N	05° 07' W	1550	8,6	603	84	950
ES	Orihuela	40° 31' N	01° 38' W	1750	6,9	691	150	874
ES	Pobla de Lillet	42° 14' N	01° 57' E	1100	9,7	895	245	788
ES	Puebla de Lillo	43° 04' N	05° 15' W	1550	8,0	1005	161	850
ES	San Zadornil	42° 51' N	03° 12' W	1000	9,8	935	162	837
ES	Valsaín	40° 49' N	04° 01' W	1550	8,3	589	100	911
AL	Gartow	53° 02' N	11° 25' E	50	8,7	582	186	698
AL	Laufen	47° 57' N	12° 54' E	430	8,7	1113	423	839
AL	Otterberg	49° 30' N	07° 45' E	300	8,5	681	205	764
AL	Selb	50° 12' N	12° 10' E	570	6,5	702	235	683
AL	Wiesentheid	49° 48' N	10° 21' E	220	8,8	611	203	793
AL	Wolfgang	50° 09' N	09° 03' E	177	9,5	662	204	795

3.3. Análisis de isótopos estables

Los fragmentos de madera disponibles tanto en el ensayo de procedencias como en el muestreo de rodales naturales se separaron y trituraron para a continuación proceder a la extracción de α -celulosa de las muestras siguiendo el protocolo descrito en Ferrio & Voltas (2005). El análisis de la composición isotópica del carbono ($\delta^{13}C$) se efectuó sobre la fracción celulósica mediante espectrómetro de masas de ratio isotópico. A partir de los valores de $\delta^{13}C$ se obtuvieron estimas de EUA aplicando modelos fisiológicos reconocidos (Farquhar et al. 1989).

4. Resultados

El análisis de la varianza del ensayo de procedencias permitió estimar el componente de varianza asociado al efecto de población para $\delta^{13}C$ (Tabla 3). La partición del efecto de población en un término fijo de país de origen (zona bioclimática) y en un residuo debido a la variabilidad entre poblaciones de un mismo país reveló cierta estructura biogeográfica subyacente a los valores de $\delta^{13}C$, siendo éstos superiores (menos negativos) en el caso de las procedencias alemanas en su conjunto (Figura 2) comparadas con las de origen español. De la misma forma, el análisis mostró la existencia

de variación poblacional en crecimiento (altura y crecimiento radial), así como diferencias en crecimiento entre los dos grupos de poblaciones estudiadas, pero únicamente para la altura total del árbol (Figura 2). En este caso, las procedencias alemanas presentaron una altura en torno a 2 m superior respecto a sus homónimas españolas.

Tabla 2. Principales características geoclimáticas de 28 rodales de *Pinus sylvestris* muestreados en los Pirineos centrales y orientales. T_{an}= temperatura media anual; P_{an}= Precipitación anual; P_v = Precipitación estival (Junio a Agosto); ETP_{an} = Evapotranspiración potencial anual.

Localidad	Latitud	Longitud	Altitud (m)	T _{an} (°C)	P _{an} (mm)	P _v (mm)	ETP _{an} (mm)	Edad (años)
Alàs i Cercs (I)	42° 19' N	01° 31' E	1130	9,2	914	256	804	50
Alàs i Cercs (II)	42° 19' N	01° 32' E	1391	7,6	1021	270	741	58
Alp (I)	42° 22' N	01° 53' E	1356	8,9	949	256	773	48
Alp (II)	42° 21' N	01° 58' E	1468	7,0	1065	267	705	64
Castellar de n'Hug	42° 16' N	02° 02' E	1314	8,7	968	252	755	76
Codó	42° 08' N	01° 33' E	1300	7,9	991	258	747	62
Espot	42° 34' N	01° 07' E	1324	7,6	1059	282	764	54
Estamariu (I)	42° 24' N	01° 31' E	1609	6,3	1106	283	697	96
Estamariu (II)	42° 24' N	01° 31' E	1558	6,8	1075	279	716	51
Fontanals (I)	42° 22' N	01° 57' E	1702	6,2	1117	274	678	56
Fontanals (II)	42° 22' N	01° 58' E	1265	6,3	1111	272	681	56
Gisclareny (I)	42° 16' N	01° 46' E	1405	8,7	950	256	767	50
Gisclareny (II)	42° 16' N	01° 49' E	1082	9,8	882	247	803	67
Gombreny	42° 16' N	02° 03' E	1242	8,9	957	250	761	48
Guils	42° 22' N	01° 17' E	1463	7,2	1048	276	740	76
Guixers (I)	42° 10' N	01° 42' E	1523	7,1	1047	264	712	67
Guixers (II)	42° 09' N	01° 41' E	1112	9,6	884	244	801	70
Pobla de Lillet (I)	42° 14' N	01° 56' E	818	11,2	804	235	843	84
Pobla de Lillet (II)	42° 14' N	01° 56' E	803	11,1	810	236	840	74
Queralbs	42° 14' N	02° 58' E	1552	10,6	869	240	810	51
Rialb	42° 27' N	01° 11' E	1671	6,5	1100	285	717	58
Sant Llorenç	42° 08' N	01° 34' E	1075	9,7	873	242	810	69
Soriguera	42° 21' N	01° 05' E	954	9,7	901	252	854	61
S Joan Abadesses (I)	42° 13' N	02° 14' E	921	11,4	849	235	830	94
S Joan Abadesses (II)	42° 14' N	02° 14' E	999.5	10,8	877	239	813	72
Vallfogona	42° 20' N	02° 18' E	1407	8,6	995	247	744	49
Valls de Valira (I)	42° 25' N	01° 26' E	1357	7,5	1035	275	744	101
Valls de Valira (II)	42° 25' N	01° 26' E	1451	7,6	1026	274	751	125

El análisis de la varianza de los datos derivados del muestreo de rodales naturales permitió cuantificar la variabilidad fenotípica asociada a $\delta^{13}\text{C}$. El contraste estadístico entre grupos de rodales pertenecientes a cada una de las dos regiones de procedencia muestreadas no resultó significativo, sugiriendo la ausencia de variación genética relevante entre regiones. De hecho, la comparación de componentes de varianza genotípica (poblacional) y fenotípica (asumible como plasticidad fenotípica en individuos genéticamente próximos) reveló diferencias muy importantes a favor del segundo ($0,033\pm 0,036$ vs. $0,280\pm 0,112$), indicando una clara preponderancia de respuestas plásticas frente a variabilidad genética en la especie para $\delta^{13}\text{C}$. Por otro lado, también se detectó plasticidad fenotípica en crecimiento radial anual, superando de nuevo a la variación observada a nivel genético (entre poblaciones): $0,027\pm 0,018$ (variación genética) vs. $0,149\pm 0,056$ (variación plástica).

La variabilidad en $\delta^{13}\text{C}$ debida a respuestas plásticas no se correlacionó significativamente con ninguna de las variables dasométricas, edáficas y climáticas estudiadas, a excepción de la profundidad de enraizamiento del árbol (Figura 3a). En este caso, los valores más negativos

(denotando menor EUA) se relacionaron con un mayor acceso del árbol a horizontes profundos. Asimismo, crecimiento radial y $\delta^{13}\text{C}$ no mostraron relación significativa, tanto a nivel genotípico como fenotípico (Figura 3b)

Tabla 3. Análisis de la varianza para $\delta^{13}\text{C}$ (‰) en un ensayo de procedencias alemanas y españolas de *Pinus sylvestris* situado en Aragüés del Puerto (Pirineo aragonés).

Fuente de variación	g l o número de efectos ¹	Fijo vs. Aleatorio	Wald/df	p-valor χ^2	Comp. de varianza
Bloque	1	F	3,75	0,053	
Población	22	A			0,033 ± 0,036
País	1	F	4,44	0,035	
Población(País)	21	A			0,021 ± 0,033
Error experimental		A			0,040 ± 0,043
Error intra-parcela		A			0,219 ± 0,037

¹ Para efectos fijos o aleatorios, respectivamente

² El test de Wald presenta una distribución asintótica chi-cuadrado aproximada

Las estimaciones de EUA obtenidas a partir de $\delta^{13}\text{C}$ proporcionaron un rango de valores (cuantiles 5% y 95%) comprendidos entre 109,4 $\mu\text{mol/mol}$ y 121,4 $\mu\text{mol/mol}$ (variación genética) y entre 109,5 $\mu\text{mol/mol}$ y 134,9 $\mu\text{mol/mol}$ (variación o plasticidad fenotípica). En comparación, los rangos obtenidos para crecimiento radial fluctuaron entre 3,19 mm y 4,10 mm (variación genética) y entre 0,63 mm y 1,82 mm (variación o plasticidad fenotípica). Los componentes de varianza genotípica y fenotípica y su correspondiente ratio para EUA y crecimiento radial se representan en la Figura 4. En ambos casos, la plasticidad fenotípica supera ampliamente a la variación intra-específica, si bien la diferencia es más acusada en el caso de EUA que en el crecimiento radial, ya que en el primer caso la variación poblacional es muy reducida y limitada a diferencias globales entre orígenes alemanes y españoles (117,9 $\mu\text{mol/mol}$ vs. 114,8 $\mu\text{mol/mol}$ respectivamente).

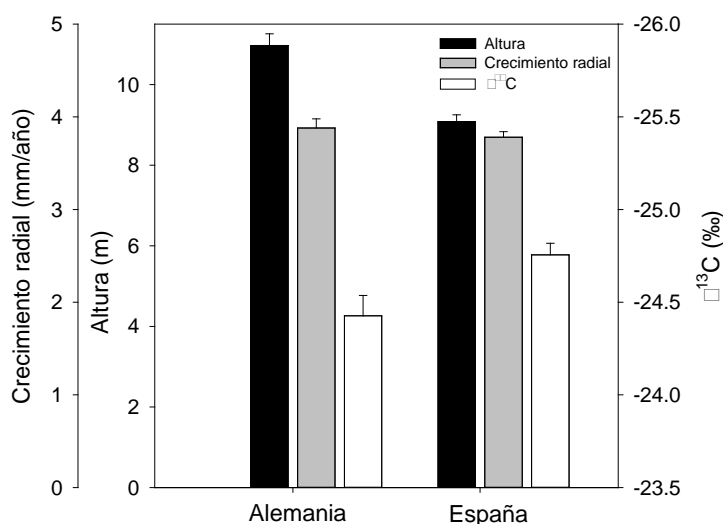


Figura 2. Valores medios (y error standard) del crecimiento radial anual, altura total y $\delta^{13}\text{C}$ de las poblaciones de Alemania y España evaluadas en el ensayo de procedencias de Aragüés del Puerto. El eje Y secundario presenta la escala invertida.

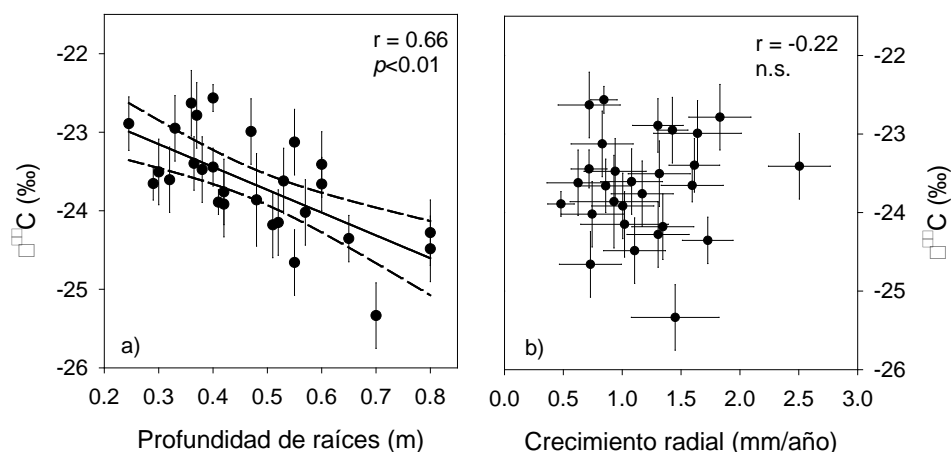


Figura 3. a) Relación entre $\delta^{13}\text{C}$ y profundidad de raíces en 28 rodales de *Pinus sylvestris* muestreados en los Pirineos; b) Relación entre $\delta^{13}\text{C}$ y crecimiento radial anual para los mismos rodales. Se representan los valores medios y su error standard para cada rodal.

5. Discusión

Nuestros resultados permiten cuantificar la variabilidad relativa en EUA debidas a diferencias intra-específicas y plasticidad fenotípica en 10,9% y 28,5%, respectivamente; en este último caso se ha considerado que la variación genética en EUA entre rodales de dos regiones de procedencia vecinas es irrelevante. Si bien las poblaciones examinadas en el ensayo de procedencias no son representativas de la totalidad de condiciones biogeográficas propias de *P. sylvestris*, sí que se incluyen algunos de sus orígenes más meridionales, donde la presión selectiva hacia la conservación de agua podría resultar mayor. En comparación, la variación temporal en EUA a lo largo de los últimos 30 años para rodales de *P. sylvestris* del mismo ámbito geográfico se traslada en un aumento medio del 23% consecuencia del efecto conjunto del incremento de CO_2 atmosférico y del estrés hídrico asociado al calentamiento global (Hereş et al. 2014). Estas cifras permiten contextualizar la relevancia de las dimensiones genética y plástica de un carácter importante para la cuantificación de flujos de agua y carbono en biomás terrestres. Por ejemplo, los modelos dinámicos de vegetación global (Sitch et al. 2013) no suelen incorporar diferencias inter- o intra-específicas en respuesta al ambiente para realizar estimaciones de flujos de agua y carbono entre la biosfera y la atmósfera. Teniendo presente la relevancia de *P. sylvestris* en ecosistemas forestales del hemisferio norte, la información recabada en este tipo de estudios puede resultar relevante a tal efecto.

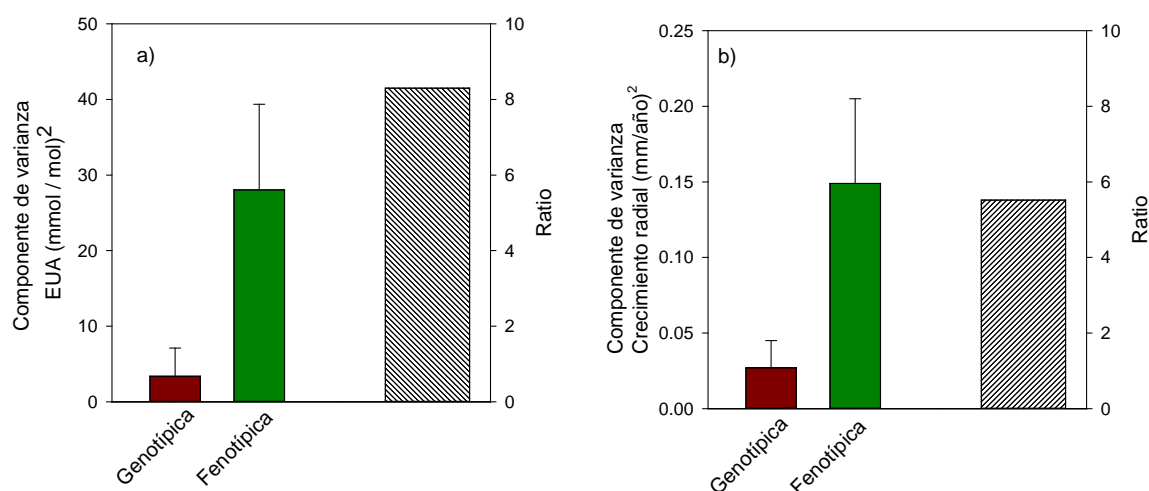


Figura 4. Estimación de las varianzas genotípica y fenotípica en *Pinus sylvestris* para: a) Eficiencia en el uso del agua (EUA), b) Crecimiento radial anual. En el eje secundario Y se muestra el ratio entre ambas varianzas.

La escasa variabilidad genética en EUA corrobora nuestra hipótesis inicial y coincide con un trabajo previo efectuado en poblaciones escocesas (Brendel et al. 2002), aunque en nuestro estudio buena parte de las poblaciones españolas (75%) y alemanas (67%) estuvieron sujetas a cierto déficit hídrico ($ETP_{an} > P_{an}$; Tabla 1). De hecho, la variación genética encontrada se estructura en dos grupos poblacionales de acuerdo al país de origen: las poblaciones españolas proceden de zonas de montaña (en general por encima de los 1000 m), mientras que las alemanas se sitúan a cotas inferiores (< 500 m) y de mayor precipitación estival. Así, es posible que el ciclo vegetativo sea más amplio y la exposición a sequía inferior en las poblaciones alemanas. No obstante, estas poblaciones presentan una EUA algo superior en su conjunto a sus homónimas españolas, lo que sugiere que la disponibilidad hídrica no ha modulado tales diferencias a través de conductancias estomáticas divergentes. Al contrario, éstas pudieran deberse a diferencias en tasas fotosintéticas a favor de las poblaciones alemanas. La observación de que las diferencias genéticas en crecimiento en altura favorecen claramente a las poblaciones alemanas (Alía et al. 2001) apunta en la misma dirección: si una mayor EUA está relacionada con mayores tasas fotosintéticas, entonces es esperable una relación positiva entre crecimiento y EUA (Fardusi et al. 2016). Estos resultados contrastan, por ejemplo, con los observados en estudios previos para *P. halepensis*, especie en que la fuerte estructura genética en EUA, asociada a las características climáticas en origen, estaba determinada por cambios poblacionales en regulación estomáticas de la transpiración (Voltas et al. 2008).

En contraposición a la exigua variación intra-específica en EUA observada para *P. sylvestris*, la plasticidad fenotípica ha resultado mucho más importante, y de hecho casi equivalente a la previamente observada en *P. halepensis* (Ferrio et al. 2003). Este resultado reafirma el comportamiento isohídrico de los pinos propios de la cuenca mediterránea, independientemente del ámbito biogeográfico que éstos ocupan a lo largo de gradientes altitudinales o latitudinales. Es también remarcable la observación de que la variación plástica en EUA no se encuentra relacionada con factores climáticos relacionados con la disponibilidad hídrica, a diferencia de lo que ocurre con *P. halepensis*. En la Península Ibérica, *P. sylvestris* ocupa ambientes relativamente fríos y con veranos cortos aunque secos, lo que anticipa la falta de asociación observada entre EUA y clima. Por el contrario, las diferencias en EUA entre rodales se relacionan estrechamente con la profundidad de raíces, resultado que sugiere el acceso diferencial a las reservas de agua almacenadas en el suelo de cada rodal. Es, por tanto, la cantidad de agua disponible en el suelo, en contraposición al efecto del clima, el modulador fundamental de la plasticidad fenotípica en EUA observada en esta conífera. De hecho, potenciales hídricos de suelo relativamente altos desencadenan respuestas estomáticas en la especie, a tenor de los elevados valores de potencial hídrico de tallo susceptibles de provocar cierre de estomas (Irvine et al. 1998). A diferencia de la relación global entre crecimiento en altura y EUA observada en el ensayo de procedencias, no se observó una asociación fenotípica entre crecimiento radial y EUA a partir del muestreo de rodales. Bajo condiciones relativamente favorables, los árboles no se consideran limitados por la fuente y, por tanto, las diferencias en incorporación de carbono debidas a regulación estomática no suelen repercutir en el crecimiento (Körner 2003). Nuestro resultado contrasta con el observado para *P. halepensis* (Del Castillo et al. 2015).

El ratio entre varianzas genotípica y fenotípica (plástica) permite cuantificar la relevancia relativa de estas dos estrategias de respuesta a disposición de *P. sylvestris* frente a cambios ambientales. En el caso de EUA, la variación plástica es ocho veces superior a la variación genética, lo que sugiere una escasa importancia del carácter a nivel adaptativo en esta especie (Figura 4a). Por el contrario, la plasticidad fenotípica es muy notable y anticipa una regulación extrema del intercambio de gases con la atmósfera en función de la disponibilidad de agua en el suelo, efecto que puede exacerbarse en los años venideros por efecto de la sequía inducida por incremento de temperaturas. En comparación, el componente genético del crecimiento radial es más importante que para EUA en relación al componente plástico (Figura 4b), implicando mayor relevancia adaptativa. Cabe destacar que las diferencias genéticas resultaron particularmente importantes para el crecimiento en altura, pero éstas no pudieron compararse con la plasticidad fenotípica puesto que el muestreo de rodales naturales incluyó individuos adultos aunque de edades muy diversas.

6. Conclusiones

Este estudio ha comparado la importancia de efectos genéticos y plásticos en *P. sylvestris* para un carácter fisiológico relevante como EUA. En comparación con el crecimiento, la plasticidad fenotípica en EUA ha resultado mucho más relevante que la variación genética, que se ha manifestado de escasa importancia, lo que sugiere una trascendencia adaptativa limitada. No obstante, la existencia de una muy notable plasticidad fenotípica indica un control extremo de las pérdidas de agua, pero que no llega a condicionar el crecimiento. Mientras que este comportamiento puede cambiar en un futuro próximo bajo el efecto del cambio climático, la falta de variabilidad genética en EUA puede dificultar la gestión adaptativa de las poblaciones naturales de la especie.

7. Agradecimientos

Este trabajo se ha desarrollado en el marco del proyecto FUTURPIN (AGL2015-68274-C3-3-R). Los autores agradecen la asistencia técnica de M.J. Pau, M. Sala, P. Sopeña y A. Teixidó.

8. Bibliografía

ALÍA, R; MORO-SERRANO, J; NOTIVOL, E; 2001. Genetic variability of Scots pine (*Pinus sylvestris*) provenances in Spain: Growth traits and survival. *Silva Fenn* 35, 27–38.

BRENDEL, O; HANDLEY, L; GRIFFITHS, H; 2002. Differences in $\delta^{13}\text{C}$ and diameter growth among remnant Scots pine populations in Scotland. *Tree Physiol* 22, 983–992.

CAMARERO, J.J.; GAZOL, A.; SANGÜESA-BARRERA, G.; OLIVA, J.; VICENTE-SERRANO, S.M.; 2015. To die or not to die: Early warnings of tree dieback in response to a severe drought. *J. Ecol* 103 44–57.

CHOURY, Z.; SHESTAKOVA, T.A.; HIMRANE, H.; TOUCHAN, R.; KHERCHOUCHE, D.; CAMARERO, J.J.; VOLTAS, J.; 2017. Quarantining the Sahara desert: growth and water-use efficiency of Aleppo pine in the Algerian Green Barrier. *Eur. J. Forest Res.* doi:10.1007/s10342-016-1014-3.

DEL CASTILLO, J.; VOLTAS, J.; FERRIO, J.P.; 2015. Carbon isotope discrimination, radial growth, and NDVI share spatiotemporal responses to precipitation in Aleppo pine. *Trees* 29, 223–233.

FARDUSI, M.S.; FERRIO, J.P.; COMAS, C., VOLTAS, J., RESCO DE DIOS, V., SERRANO, L.; 2016. Intra-specific association between carbon isotope composition and productivity in woody plants: a meta-analysis. *Plant Sci* 251, 110–118.

FARQUHAR, G.D.; EHLERINGER, J.; HUBICK, K.; 1989. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 40, 503–537.

FERRIO, J.P.; FLORIT, A.; VEGA, A.; SERRANO, L.; VOLTAS, J.; 2003. $\Delta^{13}\text{C}$ and tree-ring width reflect different drought responses in *Quercus ilex* and *Pinus halepensis*. *Oecologia* 442, 512–518.

FERRIO, J.P.; VOLTAS, J.; 2005. Carbon and oxygen isotope ratios in wood constituents of *Pinus halepensis* as indicators of precipitation, temperature and vapour pressure deficit. *Tellus* 57B, 164–173.

FROUX, F.; DUCREY, M.; DREYER, E; HUC, R; 2005. Vulnerability to embolism differs in roots and shoots and among three Mediterranean conifers: consequences for stomatal regulation of water loss? *Trees* 19, 137–144.

HEREŞ, A.; MARTÍNEZ-VILALTA, J.; LÓPEZ, B.C.; 2012. Growth patterns in relation to drought-induced mortality at two Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) sites in NE Iberian Peninsula. *Trees* 26, 621–630.

IRVINE, J.; PERKS, P.; MAGNANI, F; GRACE, J; 1998. The response of *Pinus sylvestris* to drought: stomatal control of transpiration and hydraulic conductance. *Tree Physiol* 18, 393–402.

KLEIN, T; 2014. The variability of stomatal sensitivity to leaf water potential across tree species indicates a continuum between isohydric and anisohydric behaviours. *Funct Ecol* 28, 1313–1320.

KÖRNER, C; 2003. Carbon limitation in trees. *J Ecol* 91, 4–17.

MATÍAS, L.; CASTRO, J.; VILLAR-SALVADOR, P.; QUERO, J; JUMP, A.S.; 2016. Differential impact of hotter drought on seedling performance of five ecologically distinct pine species. *Plant Ecol* doi:10.1007/s11258-016-0677-7.

PICON, C.; GUEHL, J.M.; FERHI, A.; 1996. Leaf gas exchange and $\delta^{13}\text{C}$ responses to drought in a drought-avoiding (*Pinus pinaster*) and a drought-tolerant (*Quercus petraea*) species under present and elevated atmospheric CO_2 concentrations. *Plant Cell Env* 19, 182–190.

REHFELDT, G.E.; TCHEBAKOVA, N.M. PARFENOVA, Y.I.; WYKOFF, W.R.; KUZMINA, N.A.; MILYUTIN, L.I.; 2002. Intra-specific responses to climate in *Pinus sylvestris*. *Glob Chang Biol* 8, 912–929.

REICH P.B.; OLEKSYN, J.; 2008. Climate warming will reduce growth and survival of Scots pine except in the far north. *Ecol Lett* 11, 588–597.

SITCH, S; y 30 coautores; 2015. Recent trends and drivers of regional sources and sinks of carbon dioxide. *Biogeosciences* 12, 636–679.

VOLTAS, J.; CHAMBEL, M.R.; PRADA, M.A.; FERRIO, J.P.; 2008. Climate-related variability in carbon and oxygen stable isotopes among populations of Aleppo pine grown in common-garden tests. *Trees* 22: 759–769.

VOLTAS, J.; CAMARERO, J.J.; CARULLA, D.; AGUILERA, M.; ORTÍZ, A.; VOLTAS, J.; 2013. A retrospective, dual isotope approach reveals individual predispositions to winter-drought induced tree dieback in the southernmost distribution limit of Scots pine. *Plant Cell Env* 36, 1435–1448.