

Variabilidad demográfica y de historia vital en una planta de amplia distribución: el papel de los factores medioambientales, geográficos y genéticos

J. Vilellas^{1,2,*}

(1) Instituto Pirenaico de Ecología (IPE-CSIC), Avda. Montañana 1005, Apdo. 13034, 50080 Zaragoza, España.

(2) Dirección actual: Department of Ecology and Genetics, Uppsala University, Norbyvägen 18D, 75236 Uppsala, Suecia.

* Autor de correspondencia: J. Vilellas [jesus.vilellas@ebc.uu.se]

> Recibido el 2 de mayo de 2014, aceptado el 10 de junio de 2014.

Vilellas, J. 2014. Variabilidad demográfica y de historia vital en una planta de amplia distribución: el papel de los factores medioambientales, geográficos y genéticos. *Ecosistemas* 23(2):153-157. Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-2.21

Introducción y objetivos

Las especies de amplia distribución han recibido tradicionalmente poca atención en comparación con las endémicas y amenazadas, a pesar de su gran importancia en la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas. Una de las hipótesis más frecuentes para explicar su éxito es una gran amplitud de nicho (Brown 1984), que les permitiría ocupar territorios con diferentes condiciones ambientales gracias a una notable variabilidad intraespecífica. Para entender esta variabilidad, resulta crucial analizar a las especies a lo largo de su rango de distribución, ya que las condiciones medioambientales (agentes de selección natural) y los procesos demográficos aleatorios como la deriva genética (evolución neutral) varían frecuentemente entre zonas centrales y periféricas. Tradicionalmente se ha considerado que las poblaciones periféricas soportan unas condiciones ambientales más desfavorables, lo que daría lugar a menores densidades poblacionales, menores tasas vitales individuales (como supervivencia o reproducción) y tasas de crecimiento poblacional, y mayores fluctuaciones demográficas (Brown 1984). Además, asumiendo un mayor aislamiento y menores tamaños poblacionales en la periferia, habría un menor flujo génico y una mayor deriva genética que reduciría la diversidad genética (Brussard 1984). Sin embargo, aunque recientes revisiones han confirmado las predicciones genéticas, las hipótesis referentes al comportamiento demográfico han sido fuertemente discutidas (Sexton et al. 2009).

El objetivo de esta tesis fue analizar la variabilidad demográfica y de historia vital (*life-history traits*) en una planta de amplia distribución, y su relación con factores medioambientales, geográficos y genéticos. Para ello, se estudiaron hasta 22 poblaciones de *Plantago coronopus* ssp. *coronopus* (Fig. 1), una herbácea de vida corta presente en Europa, el norte de África y el suroeste de Asia. Esta especie presenta una gran variabilidad en caracteres morfológicos y ecológicos, como el dimorfismo de semillas: cada fruto produce, en proporciones variables, semillas grandes y con mucílago, potencialmente más tolerantes a la escasez de agua y nutrientes, y semillas pequeñas y sin mucílago, peor adaptadas al estrés ambiental. En primer lugar, se monitorizaron durante cuatro

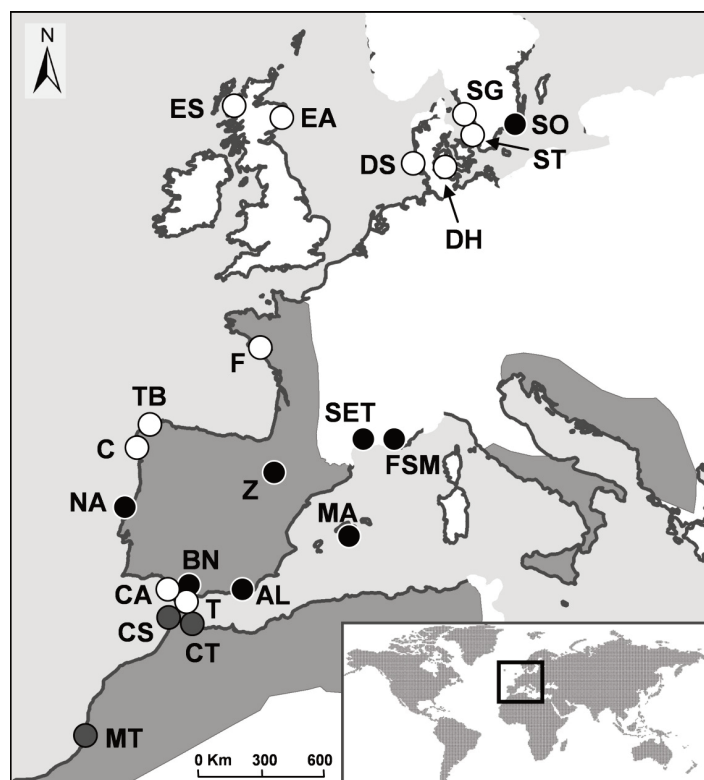


Figura 1. Mapa de distribución de *Plantago coronopus* (en gris, incluyendo zonas costeras) y localización de las poblaciones analizadas en este estudio. Las poblaciones se sitúan en Marruecos (MT: Tiznit; CS: Cap Spartel), España (CT: Ceuta; T: Tarifa; CA: Camosoto; BN: Bosque Niebla; AL: Almería; MA: Mallorca; Z: Zaragoza; C: Corrubedo; TB: Traba), Portugal (NA: Nazaré), Francia (SET: Sète; FSM: Fos sur Mer; F: Pen Bron), Dinamarca (DH: Helnaes; DS: Skallingen), Suecia (SO: Ottenby; SG: Glommen; ST: Torekov) y Escocia (EA: Aberdeen; ES: Skye), y se utilizaron para análisis demográficos (círculos blancos), de caracteres de semillas (círculos blancos y grises), y de variación fenotípica y genética (círculos blancos y negros, excepto TB).

años cinco poblaciones centrales y seis en la periferia norte, para comparar su densidad, tasas vitales y tasas de crecimiento poblacional estocástico (λ_s), y para analizar cómo las tasas vitales y su variabilidad temporal contribuyeron a las diferencias en λ_s . En segundo lugar, se estudió la variación en el tamaño y el dimorfismo de las semillas en un gradiente de disponibilidad de agua y nutrientes (a lo largo del rango latitudinal), para analizar la tolerancia de la especie al estrés ambiental. Finalmente, se examinó la variación fenotípica dentro de las poblaciones naturales en caracteres de relevancia ecológica (correspondientes a diversos procesos del ciclo vital), la diversidad genética por medio de AFLP (*Amplified Fragment Length Polymorphism*), y su relación con factores medioambientales y geográficos.

Resultados y discusión

Las poblaciones del norte presentaron unas menores tasas de fecundidad y crecimiento individual (Tabla 1) y una menor diversidad genética (Tabla 2) que las centrales. Sin embargo, las poblaciones del norte presentaron también una mayor densidad y reclutamiento, y no difirieron respecto a las poblaciones centrales en cuanto a variabilidad temporal en las tasas vitales ni en cuanto a λ_s (Tabla 1). *Plantago coronopus* parece presentar cambios compensatorios en las diversas tasas vitales de su ciclo de vida (Doak y Morris 2010), de manera que no existen diferencias consistentes en λ_s entre centro y periferia. Esto sería posible gracias a que ciertos factores medioambientales (disponibilidad de agua) serían más favorables para el reclutamiento en las poblaciones periféricas (Vilellas et al. 2013a). Por lo tanto, se confirman las predicciones clásicas para las poblaciones periféricas desde un punto de vista genético, pero no desde una perspectiva demográfica, en consonancia con recientes revisiones (Sexton et al. 2009).

Se realizó un experimento de respuesta de tabla de vida estocástico (SLTRE) que permitió analizar cómo las diferencias entre poblaciones en tasas vitales (tanto en valores medios como en variabilidad temporal) contribuyeron a las diferencias en λ_s , teniendo en cuenta también la sensibilidad de λ_s a la variación en tasas vitales. En este análisis, contribuciones positivas o negativas de las tasas vitales en una población indican, respectivamente, un aumento o disminución en λ_s respecto a otras poblaciones. En *P. coronopus*, los valores medios de las tasas vitales contribuyeron mucho más que su variabilidad a las diferencias en λ_s , y el reclutamiento fue la tasa con mayor contribución a estas diferencias, tanto entre regiones como dentro de ellas (Fig. 2). En el análisis intra-regional de contribuciones de valores medios (Fig. 2b, c), se encontró el mismo patrón de diferenciación demográfica en las zonas central y periférica: en ambas un grupo de poblaciones presentó generalmente contribuciones positivas del crecimiento y el retroceso en tamaño, y contribuciones negativas del reclutamiento y la supervivencia, mostrando el resto de poblaciones el patrón contrario. Además, se encontró que esta diferenciación dentro de regiones estaba relacionada con el régimen de precipitación de las poblaciones, mientras que las diferencias demográficas entre regiones se relacionaron con la temperatura (Fig. 3). Estos resultados sugieren que cada conjunto de condiciones ambientales llevaría asociadas ciertas estrategias demográficas, independientemente de la situación central o periférica de las poblaciones.

También se encontró una correlación significativa entre los caracteres de las semillas y las condiciones medioambientales a lo largo de un gradiente de estrés: las poblaciones sujetas a menor precipitación y fertilidad de suelo (mayor estrés) presentaron una mayor ratio de semillas grandes respecto a pequeñas, y un mayor peso y producción de mucílago en las semillas grandes (Vilellas y García 2013). Además, se encontró una correlación negativa a nivel de población entre estos caracteres y la fecundidad (número de semillas) por fruto (Fig. 4c). Estos resultados sugieren la existencia de un compromiso en el fruto en cuanto a la asignación de recursos, entre incrementar el número potencial de descendientes y mejorar su tolerancia al estrés ambiental (Muller-Landau 2010). Sin embargo, no se encontró tal compromiso a nivel de individuo, ni en tér-

Tabla 1. Comparación de parámetros demográficos entre poblaciones del centro (C) y la periferia norte (P) del área de distribución de *Plantago coronopus*. Se comparan valores medios y coeficientes de variación (CV) de tasas vitales individuales (fecundidad, reclutamiento, crecimiento y supervivencia), densidad (ind/m²) y tasa de crecimiento poblacional estocástico (λ_s), con diferentes tests según el parámetro: Modelo Lineal Mixto (LMM), Modelo Lineal Mixto Generalizado (GLMM), t-test o test de Mann-Whitney. Para los análisis de los valores medios de tasas vitales se incluyeron efectos adicionales en el modelo: población, año, tamaño de planta y estadio vital. Los subíndices del estadístico indican los grados de libertad, y los asteriscos indican la significación estadística: (*) $p < 0.1$, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$. Consultar detalles en Vilellas et al. (2013a, b).

Parámetro demográfico	Comparación centro-periferia		
	Mayor valor	Test	Estadístico
Fecundidad	C	LMM	F = 13.60 _{1,7} **
Reclutamiento	P	LMM	F = 5.07 _{1,9} *
Crecimiento	C	LMM	F = 4.51 _{1,11} (*)
Supervivencia	-	GLMM	F = 1.51 _{1,9}
Fecundidad (CV)	-	t-test	t = 0.71 ₄
Reclutamiento (CV)	-	t-test	t = -1.68 ₄
Crecimiento (CV)	-	t-test	t = 0.96 ₄
Supervivencia (CV)	-	t-test	t = -1.20 ₄
Densidad	P	LMM	F = 7.73 _{1,9} *
λ_s	-	Mann-Whitney	W = 15

Tabla 2. Análisis de correlaciones de la variación fenotípica (Modelo Lineal Mixto) y diversidad genética (Modelo Lineal) con otras variables en *Plantago coronopus*. Los efectos fijos corresponden a variabilidad en la precipitación (PrVar), coeficiente de variación en la densidad anual (CV_{dens}) y en la temperatura anual (CV_{temp}), diversidad genética (H_D) y posición (central vs. periférica). El análisis de variación fenotípica incluyó el efecto aleatorio de tipo de carácter fenotípico (seis niveles: fecundidad, crecimiento y tamaño de planta, ratio de semillas grandes y pequeñas, y peso y mucílago de semillas grandes). Los subíndices del estadístico t indican los grados de libertad, y los asteriscos indican la significación estadística: (*) $p < 0.1$, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$. En el análisis de diversidad genética, $p < 0.001$ para el efecto de la posición (mayor H_D en el centro) si PrVar y CV_{temp} son excluidos del modelo. Consultar detalles en Vilellas et al. (2014).

Análisis	Efectos fijos	t
Variación fenotípica	PrVar	3.10 ₅₄ **
	CV _{dens}	0.54 ₅₄
	CV _{temp}	-1.36 ₅₄
	H_D	-0.17 ₅₄
	Posición	1.49 ₅₄
Diversidad genética	PrVar	1.63 ₁₄
	CV _{temp}	0.53 ₁₄
	Posición	-1.91 ₁₄ (*)

minos de fecundidad anual ni a lo largo de toda la vida (Fig. 4a, b), debido aparentemente a un segundo mecanismo de adaptación al gradiente ambiental: las poblaciones sujetas a un mayor estrés presentaron mayores tamaños de planta, aumentando así la fecundidad a nivel de individuo, y compensando la menor fecundidad por fruto.

La variación fenotípica intra-poblacional no mostró una correlación con la diversidad genética, y sí con la variabilidad en la precipitación local (Tabla 2), lo que sugiere un proceso de adaptación selectiva (Reed y Frankham 2001). Una mayor variación fenotípica, tanto si responde a variación adaptativa como a plasticidad, podría indicar la existencia de un mayor potencial evolutivo en las poblaciones con

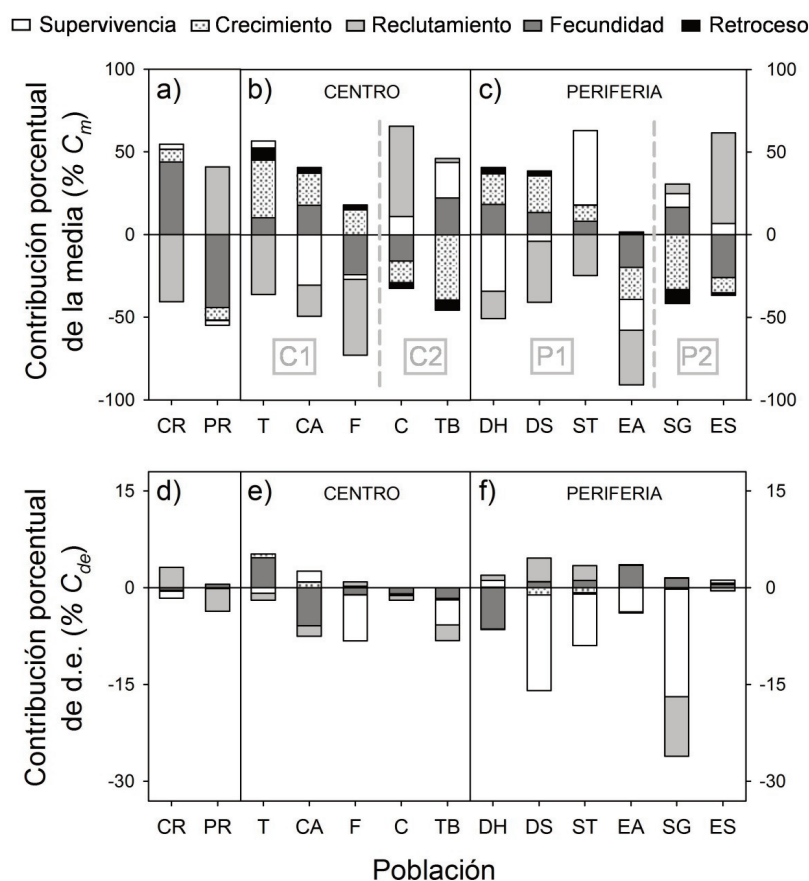


Figura 2. Contribución porcentual de las tasas vitales (supervivencia, crecimiento, reclutamiento, fecundidad y retroceso en tamaño) a las diferencias en tasas de crecimiento poblacional estocástico en *Plantago coronopus*, obtenida mediante un experimento de respuesta de tabla de vida estocástico (SLTRE). Se muestran las contribuciones correspondientes al valor medio (% C_m) y a la desviación estándar temporal (% C_{de}) de las tasas vitales, obtenidas en un experimento de respuesta de tabla de vida estocástico entre regiones central y periférica (a, d), y dentro de las regiones central (b, e) y periférica (c, f). Las contribuciones pueden ser positivas o negativas, pero la suma de valores absolutos de % C_m y de % C_{de} de todas las tasas vitales debe ser 100 para cada población (consultar acrónimos en la Figura 1). En b) y c), la línea discontinua separa los grupos de poblaciones (C1, C2, P1 y P2) con diferentes patrones en las contribuciones. Consultar detalles en Villegas et al. (2013b).

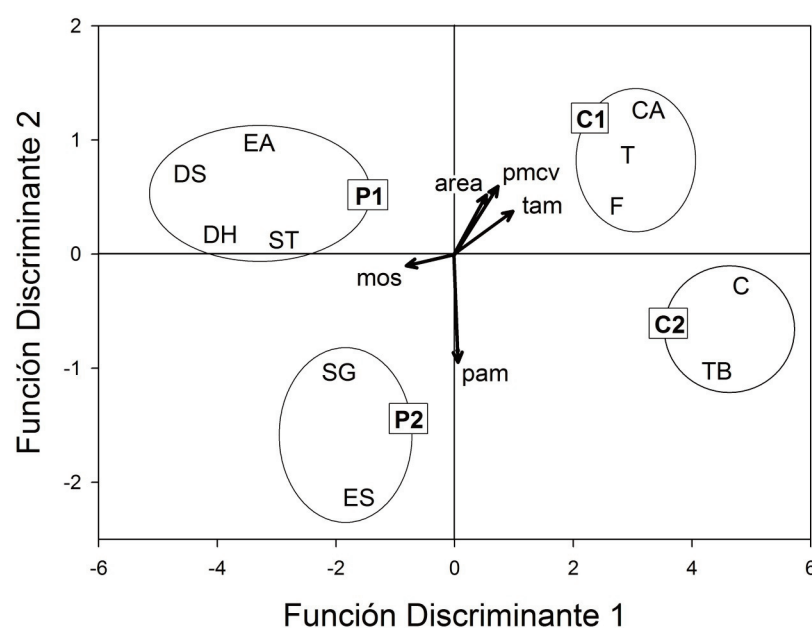


Figura 3. Relación entre los grupos de poblaciones de *Plantago coronopus* determinados por características demográficas (C1, C2, P1 y P2; Fig. 2) y las variables ambientales (tam: temperatura anual media; pam: precipitación anual media; pmcv: coeficiente de variación en precipitación mensual; mos: contenido en materia orgánica en el suelo; area: indicador de competencia intraespecífica). Se muestran las correlaciones canónicas de un Análisis Lineal Discriminante (LDA) correspondientes a las variables ambientales, indicando su contribución a la primera y la segunda Función Discriminante (flechas). También se muestra la posición de las poblaciones (consultar acrónimos en la Figura 1) de acuerdo al centroide de su grupo correspondiente. Destaca la separación entre grupos de poblaciones entre regiones (izquierda-derecha) y dentro de regiones (arriba-abajo). Consultar detalles en Villegas et al. (2013b).

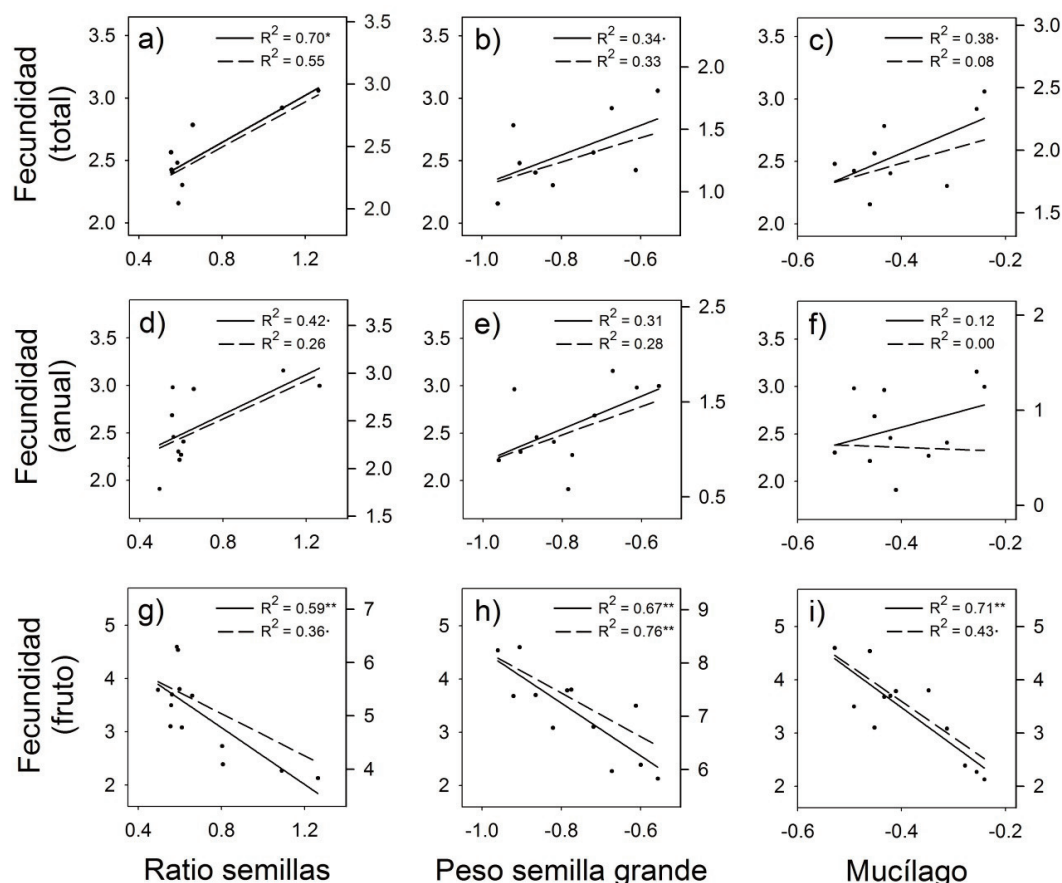


Figura 4. Relación entre fecundidad y tolerancia al estrés ambiental en poblaciones de *Plantago coronopus*. La fecundidad se midió 1) a nivel de individuo en toda la vida de la planta (total; a, b, c) y en un año (anual; d, e, f), y 2) a nivel de fruto (g, h, i). La tolerancia al estrés se estimó mediante la ratio entre semillas grandes y pequeñas, el peso de las semillas grandes y su producción de mucílago. Las líneas continuas representan regresiones lineales (eje vertical izquierdo) y las líneas discontinuas representan regresiones parciales controlando el efecto del tamaño de planta (eje vertical derecho). Se transformaron todas las variables de fecundidad y tolerancia a logaritmo excepto fecundidad a nivel de fruto. Los coeficientes R^2 van acompañados de su significación estadística: • $p < 0.1$, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$. Consultar detalles en Vilellas y García (2013).

mayor variabilidad medioambiental, lo cual puede ser crucial en un contexto de cambio global. Por su parte, la diversidad genética se correlacionó mejor con la posición de las poblaciones dentro del rango de la especie (Tabla 2), probablemente como consecuencia de procesos demográficos aleatorios tales como deriva genética, que habrían reducido la variación genética en la periferia.

Este estudio sugiere que la clave del éxito de *P. coronopus* y posiblemente otras especies de amplia distribución residiría en una gran variabilidad entre poblaciones en diversos caracteres de relevancia ecológica, como los relacionados con la tolerancia al estrés, y en cambios demográficos tanto a escala continental como regional. La inclusión de la variabilidad intraespecífica en los análisis comparativos de taxones y en los modelos de nicho parece por tanto crucial para mejorar las predicciones sobre la futura distribución y abundancia de la biodiversidad. Finalmente, esta tesis muestra que las condiciones ambientales locales tuvieron una mayor influencia en la variación demográfica y de historia vital que la posición de las poblaciones dentro del área de distribución, lo que cuestiona la equivalencia entre periferia geográfica y marginalidad ecológica, y por tanto la generalidad del modelo clásico centro-periferia.

Agradecimientos

Esta tesis ha sido realizada en el Instituto Pirenaico de Ecología (IPE-CSIC), con la financiación de una beca FPU del Ministerio de Educación y Ciencia a J. Vilellas, la concesión de los proyectos nacionales CGL2006-08507/BOS, 018/2008 y CGL2010-21642 a M.B. García, y la colaboración de J. Ehrén, J.M. Olesen, R. Braza, W.F. Morris, R. Berjano, A. Terrab, y diversos ayudantes de campo y laboratorio.

Referencias

- Brown, J.H. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *American Naturalist* 124:255-279.
- Brussard, P.F. 1984. Geographic patterns and environmental gradients: the central-marginal model in *Drosophila* revisited. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15:25-64.
- Doak, D.F., Morris, W.F. 2010. Demographic compensation and tipping points in climate-induced range shifts. *Nature* 467:959-962.
- Muller-Landau, H.C. 2010. The tolerance-fecundity trade-off and the maintenance of diversity in seed size. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107:4242-4247.
- Reed, D.H., Frankham, R. 2001. How closely correlated are molecular and quantitative measures of genetic variation? A meta-analysis. *Evolution* 55:1095-1103.
- Sexton, J.P., McIntyre, P.J., Angert, A.L., Rice, K.J. 2009. Evolution and ecology of species range limits. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40:415-436.
- Vilellas, J., García, M.B. 2013. The role of the tolerance-fecundity trade-off in maintaining intraspecific seed trait variation in a widespread dimorphic herb. *Plant Biology* 15:899-909.
- Vilellas, J., Ehrén, J., Olesen, J.M., Braza, R., García, M.B. 2013a. Plant performance in central and northern peripheral populations of the widespread *Plantago coronopus*. *Ecography* 36:136-145.
- Vilellas, J., Morris, W.F., García, M.B. 2013b. Variation in stochastic demography between and within central and peripheral regions in a widespread short-lived herb. *Ecology* 94:1378-1388.
- Vilellas, J., Berjano, R., Terrab, A., García, M.B. 2014. Divergence between phenotypic and genetic variation within populations of a common herb across Europe. *Ecosphere* 5:56.

JESÚS VILLELLAS ARIÑO

Variabilidad demográfica y de historia vital en una planta de amplia distribución: el papel de los factores medioambientales, geográficos y genéticos. [http://diposit.ub.edu/dspace/bitstream/2445/43354/1/JVA_TESIS.pdf]

Tesis Doctoral

Universitat de Barcelona

Marzo 2013

Directora: M^a Begoña García González

Publicaciones resultantes de la tesis

Vilellas, J., García, M.B. 2013. The role of the tolerance-fecundity trade-off in maintaining intraspecific seed trait variation in a widespread dimorphic herb. *Plant Biology* 15:899-909.

Vilellas, J., Ehrlén, J., Olesen, J.M., Braza, R., García, M.B. 2013a. Plant performance in central and northern peripheral populations of the widespread *Plantago coronopus*. *Ecography* 36:136-145.

Vilellas, J., Morris, W.F., García, M.B. 2013b. Variation in stochastic demography between and within central and peripheral regions in a widespread short-lived herb. *Ecology* 94:1378-1388.

Vilellas, J., Berjano, R., Terrab, A., García, M.B. 2014. Divergence between phenotypic and genetic variation within populations of a common herb across Europe. *Ecosphere* 5:56.