

DIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN DEL BOSQUE MEDITERRÁNEO

Tan sólo el 30% de la superficie emergida del planeta está arbolada hoy día, y se percibe que la desaparición anual de unos 13 millones de hectáreas de ecosistemas forestales (FAO, 2006) es una de las amenazas más acuciantes para la diversidad global del planeta. Este proceso está afectando en la actualidad a zonas tropicales y subtropicales (sur de América y África, pero también Oceanía y América central y del norte) y numerosos investigadores de muy diversas disciplinas científicas están documentando cambios en la composición, estructura y función de los ecosistemas afectados a diversas escalas espaciales y temporales. Y esto es relevante porque mientras que la desaparición del hábitat puede tener consecuencias inmediatas en determinados aspectos (por ejemplo en los sistemas de reproducción de las plantas, Ward *et al.*, 2005), en otros casos (como en la diversidad genética) estos cambios sólo son evidentes tras numerosas generaciones, que en especies de árboles puede incluso llevar siglos. En otras palabras, muchos de estos estudios están en realidad mostrando la estructuración genética poblacional previa al proceso de fragmentación (Lowe *et al.*, 2005).

Solo de forma más reciente los investigadores se han interesado por las zonas templadas de Europa (p. e. Honnay *et al.*, 2006; Jump & Peñuelas, 2006), que, como cuna de civilizaciones, cuenta con la dilatada historia de más de 6000 años de destrucción de las formaciones boscosas que la caracterizaron durante el Neolítico (Williams, 2000). En el Mediterráneo, el manejo secular de los bosques ha sido tan intenso y severo en los últimos milenios (Valladares *et al.*, 2004), que el paisaje se ha vuelto 'relictivo' (*sensu* McIntyre & Hobbs, 1999) con menos del 10% de la cobertura forestal potencial. La vega del Guadalquivir y las campiñas de Andalucía occidental han sido testigos de la misma historia. Ya en la época romana los bosques se redu-

cen en más de la mitad de su extensión original en el territorio peninsular, y de forma más reciente (siglo XIX) la tecnificación del campo junto con las repoblaciones (básicamente con coníferas) y los cultivos leñosos ha terminado de modelar el paisaje de las campiñas en un mosaico de pequeños restos boscosos aislados junto a tierras intensivas de labor.

Por ello, en comparación con los tropicales, y al menos en teoría, estos paisajes mediterráneos ofrecen casos de estudio más adecuados para analizar las consecuencias de la fragmentación crónica del paisaje sobre patrones de diversidad y estructuración genética en especies forestales de larga vida. Sin embargo y de forma general el estudio de la fragmentación del hábitat se ha

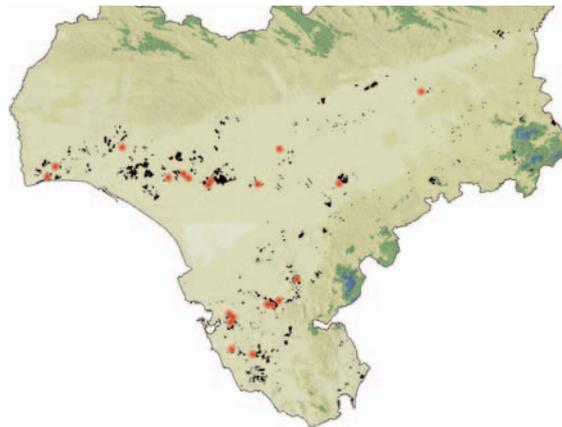


Figura 1. Conjunto de fragmentos de vegetación boscosa natural o seminatural inventariados en el valle del Guadalquivir (N=535). De los 64 donde coexisten actualmente las cuatro especies de nuestro caso de estudio, 21 de ellos (círculos rojos) presentan las condiciones adecuadas (grado de aislamiento, efectivos poblacionales) para un estudio de diversidad genética a la escala regional.

ligado al estudio de especies endémicas y amenazadas, en las que la diversidad genética, por ejemplo, puede verse comprometida por la rareza de las especies en sí misma. Menos estudios se han interesado por las consecuencias de la desaparición de los hábitats en especies comunes, en las que igualmente se detecta un empobrecimiento genético en ambientes heterogéneos y fragmentados (Honnay & Jacquemyn, 2007).

En este contexto histórico, geográfico y científico, durante los años 1999-2002 realizamos un inventario exhaustivo de los denominados 'bosques-isla' del valle del Guadalquivir (Proyecto BIANDOCC) que, una vez concluido,



Figura 2. Para el estudio de diversidad y estructura genética a escala fina hemos controlado con precisión la existencia de poblaciones en el área estudiada. En cada población hemos muestreado un elevado número de individuos de las cuatro especies: *Myrtus communis* (rojo), *Cistus salviifolius* (amarillo), *Pistacia lentiscus* (verde) y *Quercus coccifera* (azul).

pretende servir como un sistema de estudio netamente multidisciplinar (Aparicio, 2008). El inventario consta de 535 fragmentos de bosque natural o seminatural (Granados *et al.*, 1988), que en conjunto apenas ocupan el 1% del territorio estudiado (Fig. 1), el cual se dedica a cultivos herbáceos extensivos (cereales, remolacha, girasol, algodón, colza, legumbres, adormidera, etc.), leñosos (eucaliptos, pinos, higueras, vides, frutales, etc.), huertas e invernaderos, núcleos de población e infraestructuras básicas. El valor de la base de datos generada radica en que para cada fragmento existe información precisa referente a ubicación, forma, superficie y perímetro, composición florística, cobertura arbórea, arbustiva y de pastizal, usos y amenazas actuales, grado de regeneración actual, estado de conservación, etc.

Desde una perspectiva botánica, hemos catalogado más de 1.100 taxones (35% de la flora de Andalucía Occidental), de los que el 7% está incluido en la Lista Roja de la Flora Vasculare de Andalucía, 39 han sido novedades corológicas relevantes y una especie ha sido descrita nueva para la ciencia. En conjunto, estos resultados avalan que, a pesar de la larga historia de deforestación y manejo, estos reductos de vegetación en el valle del Guadalquivir son auténticos refugios para la flora y valiosos reservorios de biodiversidad (Aparicio, 2008). Pero hay que tener en cuenta que aunque estos pequeños fragmentos pueden subsistir en condiciones relictas (pequeño tamaño de los fragmentos, bajísima conectividad y extrema destrucción del hábitat), si no se toman de forma urgente las medidas necesarias los diversos componentes de la biodiversidad y

las interacciones ecológicas están seriamente en riesgo (McIntyre & Hobbs, 1999).

El axioma básico en Biología de Conservación es que no se puede conservar aquello que no se conoce, a las escalas a las que la biodiversidad puede medirse, desde los genes hasta el paisaje. Por ello el desarrollo de propuestas efectivas para la conservación requiere aproximaciones no solo cualitativas sino cuantitativas y multidisciplinarias (Young & Clarke, 2000), abarcando desde el paisajismo o ecología del paisaje hasta el monitoreo y manejo de la diversidad genética de especies, individuos y poblaciones. En este sentido, nuestro caso de estudio constituye una oportunidad ideal para medir con precisión los efectos de la fragmentación crónica del paisaje gracias al poder analítico de disciplinas científicas emergentes como la ecología y la genética paisajística.

Presentamos a continuación con brevedad tres ejemplos que estamos desarrollando en el sistema BIANDOCC para avalar esta idea. El sistema de estudio lo integran cuatro especies del matorral mediterráneo (*Cistus salviifolius*, *Myrtus communis*, *Pistacia lentiscus* y *Quercus coccifera*) que son comunes y que poseen sistemas de reproducción y dispersión contrastados. Para destacar la relevancia de la configuración histórica y actual del paisaje, lo desarrollamos a diferentes escalas geográficas y en subconjuntos de fragmentos donde estas cuatro especies coexisten simultáneamente y comparten, supuestamente, una misma historia de perturbación.

Diversidad y estructura genética a escala regional

Además de la mera pérdida de hábitat, la fragmentación implica la disminución del tamaño de los fragmentos y el aumento del aislamiento de los mismos. Paralelamente,

al disminuir el tamaño efectivo poblacional se incrementa el riesgo de extinción local por estocasticidad ambiental, demográfica y genética. Así, la variabilidad genética se erosiona por la pérdida aleatoria de alelos por acción de la deriva genética, y disminuye la heterocigosidad como consecuencia del incremento de apareamientos endogámicos (Young *et al.*, 1996). Merece ser destacado aquí que la estructura genética de las poblaciones de plantas está además significativamente relacionada con un conjunto de caracteres sintéticamente definidos en los sistemas de reproducción y de dispersión (Duminil *et al.*, 2007).

Analizado la variabilidad de isoenzimas en 2.400 individuos de las cuatro especies, en 21 fragmentos distribuidos por todo el valle del Guadalquivir (Fig. 1), hemos encontrado que tanto en riqueza alélica (R_a) como en diversidad genética (H_e) las dos especies anemófilas (*P. lentiscus* y *Q. coccifera*) mantienen mayores niveles de diversidad que las entomófilas (*C. salviifolius* y *M. communis*) y que, de forma congruente, existe una mayor diferenciación (estructuración) genética (F_{st}) entre las poblaciones de las especies entomófilas que de las anemófilas. Además, de acuerdo con las previsiones teóricas, en el mirto al menos, hemos encontrado correlaciones positivas y significativas entre estas variables genéticas (R_a y H_e) y el tamaño poblacional y el grado de aislamiento de los fragmentos.

Diversidad y estructura genética a escala local

Por otra parte, a una escala local (20 km²) (Fig. 2), controlando con precisión la existencia de poblaciones de las

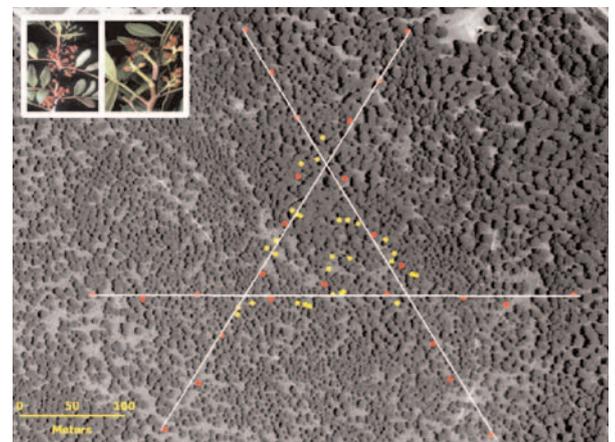


Figura 3. Diseño espacial optimizado para el análisis de movimiento efectivo de polen en *Pistacia lentiscus* en un ambiente continuo (pinar de *Pinus pinea*). Hemos muestreado 57 plantas adultas de las cuales 30 (círculos amarillos) son plantas femeninas de las que estamos analizando también sus progenies provenientes de dos temporadas reproductivas consecutivas (años 2006 y 2007).

especies de estudio y utilizando marcadores nucleares de ADN muy polimórficos (AFLPs), estudiamos la estructura genética espacial a escala fina y los patrones de migración. Mediante el cálculo de 'coeficientes de parentesco' y la construcción de autocorrelogramas, además de la utilización de 'tests de asignación', estimamos distancias de dispersión de genes, así como la proporción de migrantes entre subpoblaciones a escala de tiempo ecológica. Así por ejemplo, también en el mirto, hemos podido determinar que como consecuencia de una efectiva dispersión de las semillas existe una tasa de inmigración bastante elevada (20%) en esta escala paisajística; esto se detecta porque en todas las poblaciones estudiadas existe algún individuo reproductor con una probabilidad alta (de 10 a 100 veces superior) de pertenencia a una población genética diferente de donde ha sido recolectado.

En conjunto, los resultados muestran que incluso en paisajes crónicamente fragmentados especies de vida larga pueden mantener relativamente elevadas tasas de flujo génico vía semillas, pero que son insuficientes para contrarrestar los efectos negativos de la pérdida de alelos impuesta por la dinámica metapoblacional con frecuentes cuellos de botella o eventos fundadores. Ello se refleja en los bajos niveles de diversidad génica y en la elevada estructuración genética de las poblaciones que hemos detectado.

Flujo génico actual

La biología de la polinización tiene un papel clave en la genética de la conservación de las especies en paisajes fragmentados, donde el mantenimiento de los niveles naturales de diversidad genética depende en gran medida de la capacidad de las especies para dispersar sus genes a través del paisaje. Tanto las aproximaciones directas (análisis de paternidad), como las indirectas (TwoGener, coeficientes de parentesco) para la detección de patrones de flujo polínico, se basan en el análisis (genotipado) de madres y progenies con marcadores moleculares altamente polimórficos (generalmente microsátélites). Para ello, en nuestro caso de estudio estamos trabajando con *Pistacia lentiscus* que, debido a su red de interacciones, es una especie clave en los ecosistemas mediterráneos. Queremos contrastar los resultados en dos situaciones paisajísticas diferenciadas: un bosque continuo con miles de individuos frente a un conjunto de fragmen-

tos aislados con unas pocas decenas de ellos.

Con los genotipos de los embriones y sus madres, en estas dos situaciones contrastadas, estimamos los parámetros F_{FT} , N_{ep} y d , es decir, la estructura genética de la nube de polen descompuesta en sus componentes dentro y entre madres (F_{FT}) mediante un análisis análogo a un análisis de varianza molecular (AMOVA). Este parámetro es también un estimador de la paternidad correlacionada (i. e. de la probabilidad de que dos semillas muestreadas en la misma madre tengan también el mismo padre) y, por tanto, del número de padres efectivos (N_{ep}). Por último, el cálculo de F_{FT} entre pares de madres situadas a distancias conocidas permite el cálculo de distancias promedio de polinización efectiva (d) mediante el ajuste de funciones de probabilidad (kernel) de dispersión. Para ello hay que muestrear con un diseño optimizado para análisis de autocorrelación espacial (Fig. 3) que ofrezca la posibilidad, además, de inferir distancias de dispersión históricas que puedan compararse con las medidas de dispersión actuales (Heuertz *et al.*, 2003).

Las implicaciones para la conservación de estos trabajos son inmediatas, ya que permiten medir con precisión qué repercusión tiene la pérdida de los hábitats en el mantenimiento de la diversidad genética a escala histórica, así como la estructura actual del paisaje en la capacidad de las especies para dispersar sus genes. Y es que las fases móviles de las plantas (polen y semillas) contienen las claves para la subsistencia de las poblaciones en el espacio y en el tiempo.

Agradecimientos

El inventario de los bosques-isla del valle del Guadalquivir fue iniciativa de la Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía. Las aproximaciones científicas que mostramos han sido financiadas por diversos proyectos de Investigación de la Fundación del Banco Bilbao Vizcaya Argentaria (FBBVA), el Plan Nacional de I+D (CGL2004-00022) y la Consejería de Innovación, Ciencia y Empresa de la Junta de Andalucía (Proyecto de Excelencia PR06-RNM-01499). El Plan Andaluz de Investigación, Desarrollo e Innovación (PAIDI) ha colaborado a través de la financiación del Grupo de Investigación RNM-210 *Ecología, Evolución y Conservación de Plantas Mediterráneas* (www.grupo.us.es/grnm210).

REFERENCIAS

- Aparicio, A. (2008). Descriptive analysis of the 'relictual' Mediterranean landscape in the Guadalquivir River valley (southern Spain): a baseline for scientific research and the development of conservation action plans. *Biodiversity and Conservation*. doi: 10.1007/s10531-007-9295-y.
- Duminil, J., S. Fineshi, A. Hampe, P. Jordano, D. Salvini, G.G. Vendramin & R.J. Petit (2007). Can population genetic structure be predicted from life-history traits? *American Naturalist* 169: 662-672.
- FAO (2006). *Evaluación de los Recursos Forestales Mundiales 2005: Hacia la Ordenación Forestal Sostenible*. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Roma, Italia.
- Granados, M., A. Martín, F. García Novo (1988). Long-term vegetation changes on the stabilized dunes of Doñana National Park (SW Spain). *Plant Ecology* 75: 73-80.
- Heuertz, M., X. Vekemans, J.F. Hausman, M. Palada & O.J. Hardy (2003). Estimating seed vs. pollen dispersal from spatial genetic structure in the common ash. *Molecular Ecology* 12: 2483-2495.
- Honnay, O., E. Coart, J. Butaye, D. Adriaens, S. Van Glabeke, I. Roldán-Ruiz (2006). Low impact of present and historical landscape configuration on the genetics of fragmented *Anthyllis vulneraria* populations. *Biological Conservation* 127: 411-419.
- Honnay, O. & H. Jacquemyn (2007). Susceptibility of common and rare plant species to the genetic consequences of habitat fragmentation. *Conservation Biology* 21: 823-831.
- Jump, A.S. & J. Peñuelas (2006). Genetic effects of chronic habitat fragmentation in a wind-pollinated tree. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 103: 8096-8100.
- Lowe, A.J., D. Boshier, M. Ward, C.F.E. Bacles & C. Navarro (2005). Genetic resource impacts of habitat loss and degradation; reconciling empirical evidence and predicted theory for neotropical trees. *Heredity* 95: 255-273.
- McIntyre, S. & R. Hobbs (1999). A framework for conceptualising human effects on landscapes and its relevance to management and research models. *Conservation Biology* 13: 1282-1292.
- Valladares, F., J.J. Camarero, F. Pulido & E. Gil Pelegrín (2004). El Bosque Mediterráneo, un sistema humanizado y dinámico. En: F. Valladares (ed.) *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.

- Ward, M., C.W. Dick, R. Gribel & A.J. Lowe (2005). To self, or not to self... A review of outcrossing and pollen-mediated gene flow in neotropical trees. *Heredity* 95: 246–254.
 - Williams. M. (2000). Dark ages and dark area, global deforestation in the deep past. *Journal of Historical Geography* 26: 28-46.
 - Young, A.G., T. Boyle & T. Brown (1996). A metapopulation perspective in plant population biology. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 413-418.
 - Young, A.G. & G.M. Clarke (2000). *Genetics, demography and viability of fragmented populations*. Cambridge University Press, UK.
-

.....
J. ABELARDO APARICIO, RAFAEL G. ALBALADEJO & LAURA F. CARRILLO

Departamento de Biología Vegetal y Ecología, Universidad de Sevilla.
C/ Prof. García González 2,
E-41012 Sevilla.

E-mail: abelardo@us.es
