

LAS LIMITACIONES ECOLOGICAS EN LOS PROCESOS DE SELECCION DE TR. SUBTERRANEUM Y OTRAS ESPECIES PASCICOLAS ANUALES

J. Miguel MONTOYA OLIVER (*)
Unidad de Producción Corchera
I.N.I.A. - CFIDA. - 06
Apartado 8.111, Madrid.

RESUMEN

La variabilidad de nuestro ambiente, actua como limitante de la persistencia en las siembras realizadas con cultivares poco diversificados, e impone la alta variabilidad genética que presentan las poblaciones autóctonas.

Se expone la necesidad de la variabilidad genética en las poblaciones introducidas, tanto para su persistencia como para su misma producción. Se señalan los limitantes de los procesos de selección clásicos con miras *productivas* que reducen la variabilidad genética de la población, y muy especialmente de aquéllos basados en la búsqueda de *líneas puras*.

Se recomienda la puesta en comercialización de ecotipos autóctonos de la selección IFIE para componer con ellos mezclas de persistencia suficiente, que se beneficien de la mayor diversidad propia de las mezclas y de la mayor variabilidad genética que las poblaciones autóctonas presentan frente a las procedentes de los cultivares australianos hoy usados en dichas mezclas.

0. *Condiciones requeridas para la presencia de una determinada especie en un lugar*

Para que una determinada especie, o con mayor generalidad, para que un determinado taxón esté presente en un determinado lugar, deben cumplirse una serie de condiciones bastante conocidas ya hoy por los ecólogos:

Primera: Los propágulos de diseminación del taxón deben haber logrado alcanzar dicho lugar, por procedimientos naturales o artificiales.

(*) El autor agradece la colaboración científica de los doctores E. Carbonel, B. Jodar, y A. Pardos.

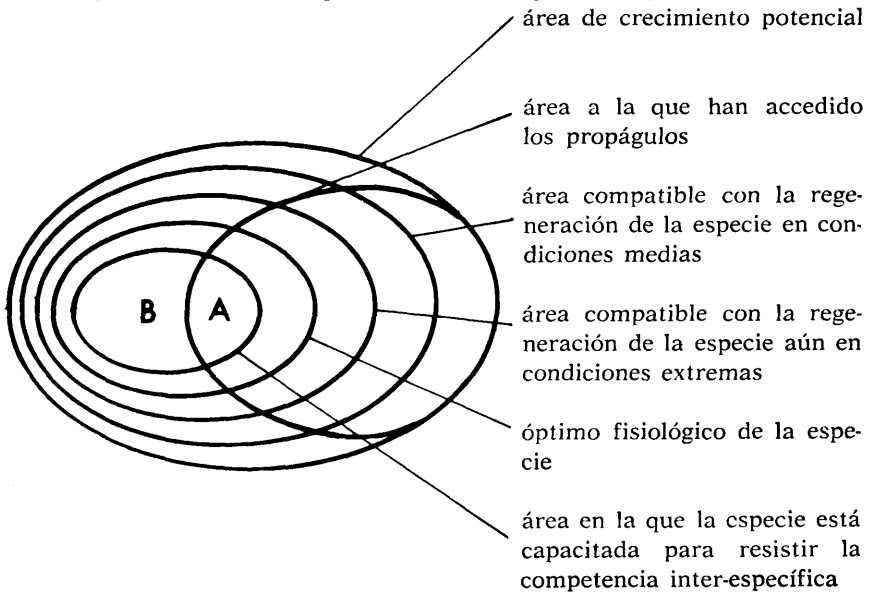
Segunda: Las condiciones ecológicas del medio deben ser compatibles con el crecimiento y desarrollo del taxón. Para un mismo taxón puede distinguirse un área compatible con su crecimiento, y otra menor compatible con su regeneración.

Está ya hoy generalmente admitido el hecho de que las condiciones ecológicas extremas tienen más importancia como limitantes del área de distribución de un taxón que las condiciones medias.

Tercera: El taxón debe de ser capaz de resistir la competencia de otros presentes en el mismo medio. *Hablamos de competencia siempre que el crecimiento o el desarrollo de una especie está desfavorablemente influido por la presencia de otras especies (WALTER, 1977).* La competencia limita la distribución de un taxón por encima incluso de lo que lo hacen las condiciones abióticas extremas, lo que permitió afirmar a WALTER: *Los límites naturales de distribución de una especie se producen donde unas condiciones ambientales VARIABLES disminuyen hasta tal punto su capacidad de competencia que se ve desplazada por otras especies (1977).*

Las condiciones ecológicas óptimas para el desarrollo de un taxón, no suelen coincidir como consecuencia de la competencia con las condiciones óptimas desde el punto de vista fisiológico.

Esquemáticamente, se podría hacer la siguiente representación:



A: área óptima actual

B: área óptima potencial

Es evidente que el hombre, en general, y el piscicultor en particular, pueden extender la especie al área B.

1. *Rentabilidad y persistencia en la introducción de taxones.*

Si un taxón le es útil al hombre, éste puede extenderlo sobre toda su área de crecimiento potencial. Si la especie le es suficientemente renta-

ble como para poder reintroducirla a cada vez, el hombre puede prescindir de que la especie se regenere allí o no. Más aún, le puede aplicar prácticas de cultivo que la liberen de la competencia de otras especies.

El mundo de la agricultura está lleno de ejemplos de especies repetidamente sembradas y amparadas por prácticas de cultivo.

Tanto la reintroducción como las prácticas de cultivo tienen un coste que reduce la rentabilidad bruta teórica del taxón; además, numerosos terrenos presentan limitaciones ecológicas a la sucesiva reintroducción y a las prácticas generales de cultivo.

En el caso de los pastos y muy especialmente en el medio mediterráneo, es muy frecuente que ambos limitantes (económico y ecológico) a la expansión artificial de los taxones, actúen.

Por una parte, la escasa producción de los pastizales artificiales en relación al coste de su creación, dados los limitantes que el medio impone a su productividad, hace que sean antieconómicas tanto las resiembras frecuentes como la mayor parte de las prácticas de cultivo. Por otra, las limitaciones que tanto las pendientes como la escasa fertilidad imponen a dichas resiembras, especialmente cuando se realizan por los métodos habituales, las dificultan y limitan más aún.

Así, en la *pascicultura mediterránea*, es condición indispensable para la rentabilidad de las siembras el que éstas persistan, más aún, el que estas persistan con el escaso apoyo que las prácticas de cultivo pueden prestarles y que suelen reducirse al manejo más o menos juicioso del ganado (ordenación pastoral). La especie introducida debe de ser capaz de vivir, reproducirse, y soportar la competencia en el terreno de introducción, tanto en las condiciones ambientales medias, como en las condiciones extremas que puedan producirse allí.

2. Anualidad y evolución.

Las poblaciones de especies vegetales de larga vida como los árboles en general, se regeneran a intervalos muy amplios, persistiendo sus individuos mucho tiempo. Tienen pues ocasiones poco frecuentes para la evolución genética, y necesidad de adaptarse a unas condiciones ambientales próximas a las promedio esperables a lo largo de su prolongada vida. Se *diversifican geográficamente*.

Por el contrario, las especies de vida corta como las pascícolas anuales, conceden numerosas oportunidades para la selección genética; de hecho, cada generación, en nuestra irregular climatología, atraviesa un filtro selectivo diferente. Finalmente, cada población se *diversifica internamente* de modo que entre los mecanismos de supervivencia supraanual (semillas duras) y esta diversidad, ningún ciclo o sucesión de ciclos ambientales (climáticos o de otro tipo) logren eliminarla totalmente, y de modo que los supervivientes, tras cada ciclo, logren rehacer la variabilidad poblacional precisa (de aquí la inconveniencia, frente a la diversidad temporal, de las líneas puras más o menos homocigóticas).

La variabilidad genética de las poblaciones es un mecanismo indispensable para la persistencia, tan importante o más que el mecanismo *semillas duras*. Pero no solo es mecanismo de supervivencia, es además *mecanismo de producción*, pues el medio pastoral mediterráneo es fundamentalmente irregular (vaguadas, árboles, boñigas, caminos, etc.) y pa-

ra cada tesela del mismo las condiciones ambientales cambian, y la especie sembrada debe tener diversidad suficiente para utilizarlas todas. Por otra parte, tras el laboreo del suelo, las condiciones edáficas también varían a lo largo del tiempo y el taxón introducido debe de ser capaz de adaptarse a esta obligada variación.

Una especie anual, como es el caso del trébol subterráneo, se enfrenta en nuestra nación y dentro de su área, con una diversidad de tipo espacial, y con una diversidad de tipo temporal.

El hecho mismo de su existencia en nuestro suroeste prueba que ha sabido desarrollar los mecanismos precisos para atravesar estas diversidades.

En un plano teórico, podríamos detenernos en pensar cuáles serían los mecanismos más adecuados.

Si en una tesela del espacio, un individuo o planta concreta ha logrado nacer, crecer, y reproducirse *un año* concreto frente a todas las adversidades acaecidas en el mismo, es un principio conveniente que sus hijos se parezcan lo más posible a ella misma y que permanezcan incluso en la misma tesela espacial; para esto, nada mejor que la autogamia y unos medios de dispersión de corto alcance y ninguno más corto que el de enterrar las semillas. Si parte de estas semillas son duras, tal vez se logren atravesar incluso algunos años malos.

La situación cambia notablemente cuando nos enfrentamos a una diversidad en el tiempo. Si una planta fructifica este año concreto y probablemente sus hijos se enfrenten a unas condiciones ambientales distintas, le conviene una fecundación cruzada e incluso tal vez tratar de saltar a otras teselas del espacio a probar allí suerte para el año próximo. No parecen en principio deseables ni la autogamia ni el enterramiento.

Es un hecho conocido que las especies autóгамas tienden a la homocigosis en ausencia de factores de selección que actúen, como es habitual, en favor de los individuos heterocigóticos.

Las cuestiones ahora son las siguientes:

Primera: ¿Es viable en el tiempo una población de individuos homocigóticos respecto de los caracteres adaptativos a las variaciones espaciales? En condiciones naturales parece que sí. Un ejemplo ha sido ya descrito en la autógamma Avena barbata (Mamrichk y Allard, 1972) y todo parece indicar que pueda ser éste el caso del autógamma Trifolium subterráneo L. en las condiciones naturales. La población podría estar constituida por una mezcla de homocigotos todos ellos capaces de resistir, por sí o a través de semillas duras, todos los ciclos meteorológicos posibles. Las proporciones entre homocigotos en la reserva de semillas del suelo variará de acuerdo con su adaptación a los ciclos previos.

Segunda: ¿Es compatible una alta heterocigosis con una reproducción autógamma? En principio, frente a unas condiciones ambientales muy variables en el tiempo y capaces de llegar a hacer desaparecer totalmente determinados tipos de homocigotos, parece que la alogamia permitiría reconstruir, en base a la heterocigosis, a los homocigotos, tal vez necesarios, perdidos.

El problema es que las especies autóгамas y salvo procesos selectivos que favorezcan notablemente a los heterocigotos, tienden rápidamente a

la homocigosis, y así, *aunque teóricamente podría ser posible, la práctica demuestra que las poblaciones espontáneas de especies autógamas están predominantemente constituidas por mezclas de homocigotos.*

Estas dos cuestiones de índole general nos conducen, en el caso concreto del trébol subterráneo, a plantear las siguientes preguntas:

¿Todos los ecotipos de *Tr. subterráneo* presentan el mismo grado de autogamia?

¿Tiene algún significado adaptativo la mayor tendencia al no enterramiento del *brachycalicinum*? ¿Guarda alguna relación este hecho con su grado de autogamia?

¿Tiene algún significado adaptativo la mayor tendencia al no enterramiento del *brachycalicinum*? ¿Guarda alguna relación este hecho con su grado de autogamia? ¿Son más abundantes las semillas duras en los glomérulos enterrados?

¿Qué significado tiene el predominio de *brachycalicinum* en aquellos lugares de climatología más variable en el tiempo? ¿Es tal vez menos autógamo como parecería en principio deseable?

Todo esto conduce a pensar que las poblaciones de trébol subterráneo tal vez no sean —al menos en algunas de sus subespecies— tan autógamas como tradicionalmente se viene considerando, o cuando menos, que no sean tan homocigóticas en lo que a los caracteres adaptativos se refiere, como cabría pensar de esa autogamia.

Este tema no tiene solo un puro carácter especulativo. Permite cuando menos dudar de los procesos selectivos en base a «líneas puras» que reducen la diversidad, y más si las condiciones de selección no son las naturales e idénticas a las del lugar de empleo de la semilla seleccionada. Más aún, la posibilidad de que el grado de autogamia no sea tan elevado como se viene diciendo, obligaría a importantes limitaciones en el proceso de comparación-selección de orígenes para evitar los cruzamientos a lo largo del mismo.

Toda una nueva investigación básica parece que sería necesario abordar. Mientras llega y ante la duda, ¿qué está sucediendo en la realidad?, ¿qué alternativas pueden proponerse a los problemas actuales que en el campo se observan?

3. *Hechos observados.*

Han sido y son frecuentes las siembras con *Tr. subterráneo* que, aún naciendo bien, no persisten o lo hacen de forma irregular sobre el pastizal, asociadas a sombras de árboles, tapias de piedra, etc. A veces persisten unos años y desaparecen después con la llegada de un mal año.

La inadecuación de los cultivares australianos a nuestras condiciones climáticas, fue denunciada hace ya tiempo (ALLUE, 1967). La experiencia en campo prueba que incluso en las zonas de condiciones climáticas *medias* homiolegables con las de las zonas de utilización de los cultivares introducidos, la irregularidad de nuestra climatología acaba por expulsarlos. También se ha denunciado la inadecuación de los cultivares de la subespecie *subterráneo*, a la que pertenecen la mayor parte de los cultivares australianos, a la brusquedad de nuestros cambios meteorológicos (MONTROYA, 1977). Las semillas duras son un mecanismo importante de persistencia, pero los cultivares australianos en uso, al margen de sus cua-

lidades genéticas, tienden a producir escaso porcentaje de semillas duras en nuestras condiciones ambientales (MONTROYA, 1977) y, además, estas semillas se reblandecen rápidamente con nuestras bruscas variaciones diarias de temperatura (QUINLLIVAN, 1962), especialmente cuando durante el verano se alcanzan elevadas temperaturas máximas (QUINLLIVAN y MILLINGTON, 1962).

La escasa diversidad de los cultivares australianos, los capacita para resistir sólo algunos tipos de cursos meteorológicos anuales entre los posibles de España, lo que a la larga conduce a su desaparición. Por otra parte, han sido seleccionados en y para lugares en los que la agresividad de otras especies del pastizal, en condiciones de pastoreo intenso, es reducida, lo que no sucede en nuestra patria. Recordemos aquí que la vegetación herbácea hoy presente en el mediterráneo occidental, ha tenido que adaptarse a siglos de pastoreo, y este pastoreo es un factor ecológico de primer orden, y muy reciente en los nuevos mundos.

Ante la falta de persistencia de las siembras de cultivares australianos, se ha recurrido en la práctica a la siembra de mezclas de éstos, lo que en definitiva es una forma de aumentar la diversidad interior de las poblaciones introducidas para garantizar la persistencia. A este respecto es interesante destacar la constante presencia en estas mezclas del cultivar «CLARE», único *brachycalycinum* comercializado, *lo que ratifica* (MONTROYA, 1977) *la necesidad de los brachycalycinum en España*, bien entendido que este aumento de la diversidad de la población por mezcla no la capacita para autoreconstruirse tras años críticos, en el caso de que alguna parte de la población introducida desaparezca totalmente, lo que es posible dada su probable no completa adaptación.

Si observamos los trebolares viejos, veremos que éstos se encuentran normalmente invadidos por los tréboles autóctonos (competencia), desapareciendo a la larga y como era de esperar los cultivares introducidos. La función, pues, de la siembra es preparar las condiciones edáficas (fósforo) y pastorales (cargas altas) precisas para la invasión del autóctono.

Una siembra fracasa cuando el trébol introducido y como consecuencia la alta carga que su producción permite, desaparecen antes de la invasión del autóctono y es errónea cuando la invasión del autóctono se puede provocar sin necesidad de siembra (fósforo + carga).

Así la siembra, o no es precisa, o basta con que persistan un cierto número de años. Para esta persistencia es precisa una población introducida *adaptada y diversa*; estas son además las condiciones de las poblaciones productivas. La producción en sí de cualquier trébol es ya muy alta y lo indispensable es su persistencia.

Parece conveniente, a la vista de la práctica de campo y de la experimentación realizada, utilizar poblaciones adaptadas (y para ello nada mejor que los ecotipos autóctonos) y diversificadas (y para ello nada mejor que la no selección de líneas más o menos puras, e incluso la mezcla de ecotipos). Podrá alegarse que la selección ha alcanzado éxitos brillantes en Australia, pero debe comprenderse que la selección y consiguiente reducción de diversidad y aumento de producción, es posible cuando la especie se introduce en ambientes mejores y menos irregulares, es decir, cuando se va de España a Australia, pero el proceso contrario es impo-

sible, pues fracasaríamos, y hemos fracasado y fracasamos por falta de persistencia; es decir, *por falta de diversidad suficiente para hacer frente a los limitantes ecológicos*.

4. Aplicaciones prácticas.

Desde un punto de vista práctico sería urgente la comercialización de los productivos, diversificados y persistentes ecotipos españoles brachycalicinum I.F.I.E. para sustituir al «CLARE» en las actuales *sopas de leguminosa*, así como sustituir en ellas la fracción *subterránea* (útil en las áreas en que ésta aparece de forma natural), por ecotipos españoles subterráneos bien diversificados, o, lo que es lo mismo, poco seleccionados, es decir, con alta variabilidad genética. Una elevada variabilidad es una condición previa a toda selección productiva, pero es indispensable para la persistencia. La alta variabilidad de nuestros ecotipos debe interpretarse como herramienta adaptativa, y no como posibilidad de selección.

Los ecotipos autóctonos de trébol subterráneo, y concretamente los brachycalicinum de la selección I.F.I.E. (ALLUE, 1966), como Alange, Grimaldo, Puebla de la Reina, Aliseda, etc., han demostrado ampliamente su producción y persistencia en numerosos sitios de ensayo (74), sometidos a distintas y variables condiciones ambientales.

Muy probablemente, una mezcla del brachycalicinum «Alange» (procedente de un clima de condiciones fitoclimáticas medias de tipo IV (III) de WALTER-ALLUE, 1966, mediterráneo, árido, cálido, de estíos muy secos, con aparición frecuente de los tipos IV₄ y IV₇; y del también brachycalicinum «Grimaldo» (procedente de un clima de condiciones fitoclimáticas medias de tipo IV (V), mediterráneo, subhúmedo, de tendencia atlántica, con aparición frecuente de ciclos anuales de tipo IV₄ y IV (VI), junto con algún ecotipo autóctono subterráneo, bien elegido pero no seleccionado, fuera capaz de garantizar, persistencia y alta producción en casi todos los ambientes y ante cualquiera de los ciclos meteorológicos anuales posibles en el S.O. español, reduciendo el gran número de fracasos que hoy se producen y que desaniman al ganadero, y simplificando el hoy difícil problema de la elección de los cultivares australianos adecuados.

La producción de semilla de ecotipos autóctonos reduciría nuestra importación y consiguiente gasto de divisas, e incluso podría permitir la exportación. Como evidentemente las semillas pascícolas de alta persistencia no atraen intereses comerciales, es responsabilidad de los organismos públicos su producción.

NOTAS.—Se utiliza el término taxones, en lugar de taxa, como plural de taxón, por ser más propio del idioma español.

En la denominación trébol subterráneo incluimos las tres especies o subespecies clásicas (brachycalicinum, yannicum, y subterráneum propiamente dicha).

BIBLIOGRAFIA

- ALLUE J. L., 1966. *Subregiones fitoclimáticas de España* I.F.I.E. Madrid.
- ALLUE J. L., 1967. Diseño experimental de las experiencias de Olivenza. *Archivos de la antigua Sección de Selvicultura y Pastizales. I.F.I.E. Madrid.*
- HAMRICK J. L., ALLARD R. W., 1972. Microgeographical variation in allozyme frequencies in Avena barbata. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.*
- MONTOYA J. M., 1977. Estudio comparativo de diez ecotipos españoles I.F.I.E. de trébol subterráneo y el cultivar Mount-Barker. *Rev. Pastos núm. 7.*
- QUINLLIVAN B. J., 1961. The effect of constante and fluctuating temperatures on the permeability of the hard seeds os some legume species. *Aust. J. agric. Res., 12.*
- QUINLLIVAN B. J., MILLINGTON A. J., 1962 The effect of a mediterranean summer environment on the permeability of hard seeds of subterranean clover. *Aust. J. agric. Res., 13.*
- WALTER H., 1977. *Zonas de vegetación y clima*. Omega. Barcelona.
- KATZNELSON J. S.M. 29740. Considerations of selection and breeding of improved clover cultivars.
- LATTER B. D. H., 1953. Physiologic races of subterranean clover rust. *J. Aust. Inst. Agric. Sci. - 19, 248-250.*
- MORLEY F. H. W., 1958. SM 8638. The inheritance and ecological significance of seed dormancy in subterranean cloner (Tr. subt.) *Aut. J. Biol. Sciences. Vol. II núm. 3. 261-274.*
- MORLEY, 1959. SM 12856. Natural selection among strains of Tr. sub. The evolution of Living Organism. 181-190.
- MORLEY, 1959. SM 8051. An ecogenetic research programe with introduced plants. *Biogeography and Ecology in Australia. VI. VIII. 517-586.*