

VARIABILIDAD DE PARÁMETROS DE CALIDAD DE MADERA ENTRE Y DENTRO DE PROCEDENCIAS DE *PSEUDOTSUGA MENZIESII*

Esther Merlo Sánchez¹, Rafael Zas Arregui², Gonzalo Piñeiro Veigas¹ y Francisco Pedras Saavedra²

¹ Centro de Innovación y Servicios Tecnológicos de la Madera. Consellería de Innovación e Industria. Xunta de Galicia. Avda Galicia 5, Parque Tecnológico-San Cibrao das Viñas. 32901-OURENSE (España). Correo electrónico: emerlo@cismadeira.com

² Centro de Investigaciones Ambientales. CINAM-Lourizán. Apdo. correos 127. 36080-PONTEVEDRA (España)

Resumen

Se presentan los resultados de un estudio de calidad de la madera mediante métodos no destructivos sobre 12 procedencias de *Pseudotsuga menziesii* representadas en un ensayo de procedencias localizado en la provincia de Ourense. Las procedencias estudiadas representan una selección de aquellas con un crecimiento en diámetro superior a la media y dentro de éstas sobre aquellos árboles seleccionados fenotípicamente por crecimiento y forma. Se presentan los resultados de variabilidad encontrados en densidad de la madera, porcentaje de albura, velocidad de transmisión de sonido y resistencia a la penetración, obtenidos sobre árboles en pie. Se han observado diferencias significativas entre procedencias para todas las variables de estudio, si bien la mayor parte de la variación se encuentra dentro de las procedencias. Tratándose de caracteres altamente heredables, la selección individual se recomienda como estrategia de mejora para parámetros de calidad de madera. Se discute la relevancia de utilización de métodos no destructivos y su uso para la selección de genotipos en monte.

Palabras clave: *Martillo sónico, Resistógrafo, Densidad, Variación poblacional, Mejora genética, Abeto Douglas*

INTRODUCCIÓN

Los programas de mejora deben responder a las demandas del sector forestal, incluyendo caracteres de interés económico y reduciendo los costes operacionales. Las características tecnológicas de la madera determinan, en gran medida, las posibilidades de uso del recurso y, por tanto, la rentabilidad de las plantaciones. Así, la inclusión de parámetros de calidad de madera en los programas de mejora de especies forestales productivas es considerada fundamental por numerosos autores (eg. ROZENBERG et al., 2001).

La madera de *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco es muy apreciada por la industria internacionalmente y satisface las necesidades de material de alta calidad. Es una de las maderas con mejores propiedades físicas, con durabilidad moderada del duramen y una excelente uniformidad dimensional, lo que facilita su manejo. Su principal uso es estructural, siendo la densidad y la rigidez los parámetros más importantes que definen la calidad para este uso. La densidad o peso específico definido en kg.m⁻³, es considerada una característica clave con una fuerte correlación con las propiedades finales de

muchos productos derivados (ZOBEL & VAN BUIJTENEN, 1989). Otra de las principales propiedades mecánicas es el módulo de elasticidad, que refleja la rigidez de la madera ante la aplicación de una carga. Ambos parámetros se han introducido en los principales programas de mejora de otros países (e.g. JONSON & GARTNER, 2006). La información actual del control genético de estas variables es escasa dada la dificultad, hasta hace poco, de la evaluación de estos caracteres, que obligaba al apeo de los árboles para ensayos en laboratorio. Actualmente los métodos no destructivos son cada vez más utilizados, destacando entre ellos el Resistógrafo®, IML Hammer®, Pilodyn, SilviScan-2®, HITMAN®, espectroscopía de infrarojo cercano (NIR), y densitometría de rayos X.

El programa de mejora de *P. menziesii* se inició en España en 1978 con la instalación de una red de ensayos de procedencias para definir el área de origen óptima en nuestro país (TOVAL et al., 1993). La evaluación de parámetros de crecimiento a distintas edades (5, 10, 16) en dichas parcelas ha permitido caracterizar el comportamiento de las procedencias de esta especie en nuestro país y recomendar procedencias para la importación de semilla (TOVAL et al., 1993; MERLO, 2002; ZAS et al., 2003). Estudios de correlación juvenil-adulto a nivel poblacional han mostrado que es posible realizar una selección temprana de las procedencias por caracteres de crecimiento sin pérdida de ganancia (MERLO, 2002; ZAS et al., 2004). A su vez, la evaluación conjunta de los ensayos revela una alta interacción procedencia x sitio, sin que exista una pauta geográfica que permita dividir el área de mejora, y que ha llevado a proponer una selección de procedencias por crecimiento y estabilidad de comportamiento para la importación de semillas (ZAS et al., 2003). No existe, sin embargo, información de la calidad de madera sobre las procedencias más productivas en crecimiento.

El interés reciente de incluir parámetros de calidad de madera en el programa de mejora de esta especie hace necesaria la evaluación de dichos caracteres a nivel procedencia y determinar si es necesario incluirlo en el primer paso de selección de las mismas. Los patrones de variación son buenos indicadores de posibles ganancias genéticas y sirven para delinear posibles

estrategias de selección. Al amparo de un proyecto autonómico del Plan Gallego de I+D, coordinado por el Centro Tecnológico CIS Madera y el Centro de investigaciones ambientales CINAM Lourizán, se ha iniciado la evaluación de estos parámetros de calidad de madera. Al mismo tiempo se está realizando la puesta a punto de métodos no destructivos para evaluar la calidad mecánica de la madera de esta especie y permitir la inclusión de dicho objetivo en el programa de mejora. En este trabajo se presentan los resultados preliminares para conocer la variabilidad existente en caracteres de calidad de madera entre y dentro de procedencias de *P. menziesii* y sus implicaciones en el programa de selección y mejora.

MATERIAL Y MÉTODOS

Para el presente trabajo se han utilizado datos de la plantación de Bande (Ourense), perteneciente a la colección de ensayos de procedencias IUFRO, e instalada en 1979. La parcela se encuentra a una altitud media de 900 m (42° 02' N, 07° 57' W), con una precipitación anual de 1300 mm y una temperatura media anual de 10,2°C. El diseño de la parcela es de bloques completos al azar con 22 procedencias y 3 repeticiones, siendo la unidad experimental de 81 plantas. Este estudio se centra en las 12 mejores procedencias, seleccionadas por crecimiento, y en concreto, sobre una selección fenotípica individual por crecimiento y forma de 20 individuos de los 81 inicialmente instalados en cada unidad experimental. Se muestrearon un total de 720 árboles (20 árboles x 12 procedencias x 3 bloques).

VARIABLES EVALUADAS

Velocidad de transmisión de sonido a lo largo del fuste mediante el martillo sónico IML® (Figura 1a). La velocidad acústica es considerada una medida indirecta de la calidad mecánica de la madera y refleja otras propiedades referentes a la estructura celular (MATHESON et al., 2002). Las mediciones se realizaron en la dirección longitudinal del tronco, sobre una distancia de 1 m centradas a la altura 1,30 m del árbol, siguiendo la metodología propuesta por KNOWLES et al. (2004).

Resistencia a la penetración de una microaguja introducida en dirección diametral con velocidad constante utilizando el Resistograph Decon-professional 3500 de la casa RIN TECH (Figura 1b). El funcionamiento del equipo se basa en determinar la resistencia de penetración en la madera de una microaguja de 1,5 mm de diámetro. Los valores de resistencia, que se registran cada 0,01 mm, vienen dados por la potencia eléctrica consumida para la penetración de la broca. Se realizaron mediciones en la orientación N-S en dirección hacia la médula a la altura de 1,30 m según metodología de ISIK & LI (2003). Para la evaluación de los datos se consideró la media de los valores de resistencia de los 15 últimos anillos.

Densidad básica. Se realizó la extracción de testigos de madera con barrena de Pressler con un diámetro interior de 5 mm. La extracción se realizó de forma estandarizada a una altura de 1,30 m y siempre en orientación N-S. Para el cálculo de la densidad básica se utilizó el método empírico que considera cada muestra como un cilindro perfecto. Relacionando los datos del peso seco y volumen se calculó el valor de la densidad media o básica de la madera.

Porcentaje de albura. La zona de albura se distinguió por un claro cambio de color respecto del duramen en el cilindro extraído con la barrena de Pressler. Para el cálculo del porcentaje albura se relacionó la longitud de albura con la longitud total hasta la médula del árbol. En aquellas muestras que no pasaban por la médula, se utilizó la metodología de corrección de

arcos para estimar la distancia de desviación de la muestra respecto de la médula (ROZAS, 2003).

Análisis estadístico de las variables estudiadas

Se llevó a cabo un análisis de varianza utilizando el procedimiento GLM del paquete estadístico SAS 9.1 y el siguiente modelo de análisis lineal:

$$y = \mu + P + B + P*B + E$$

Siendo y el valor de la variable medida, μ el valor medio de la variable en el ensayo, P efecto de la procedencia sobre la variable, B el efecto del bloque, $P*B$ el efecto de la interacción procedencia x bloque y E el error experimental.

Posteriormente se realizó un test de comparación de medias LSD para determinar las diferencias entre procedencias. El cálculo de los componentes de la varianza se estimó a partir de las ecuaciones de los cuadrados medios esperados y el coeficiente de variación dentro de procedencias se obtuvo con la ecuación:

$$CV\%_{ap} = \frac{(\sigma_e^2)^{1/2}}{\mu} \times 100$$

siendo σ_e^2 la varianza del error del modelo y μ la media de la variable en la parcela

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Se observó un efecto significativo de la procedencia en todas las variables de estudio (Tabla 1). La comparación de procedencias para las



Figura 1. a) Martillo sónico IML utilizado para estimar la velocidad de transmisión de sonido sobre el árbol en pie. b) Resistógrafo, 3500 utilizado para estimar la resistencia a la penetración de una microaguja en dirección transversal a la madera

	IML		Db		LAlb		PAalb		Res	
	MS	P<F	MS	P<F	MS	P<F	MS	P<F	MS	P<F
Procedencia	0,157	**	0,0069	**	577,1	**	265,3	**	25837	**
Bloque	2,879	**	0,0265	**	2805,8	**	925,4	**	118286	**
PxB	0,192	**	0,0049	**	351,9	**	321,6	**	19412	**
Residual	0,046		0,0015		96,4		48,2		235	
V _p	0		0,00003		3,7		0		107	
V _{bxp}	0,007		0,00017		12,7		13,67		335	
H _p ²	0		0,28		0,39		0		0,24	
%CV _{ep}	7,92		18,34		32,97		7,92		15,7	

Tabla 1. Resultados del ANOVA para las variables de estudio¹, indicando el valor de los cuadrados medios y el grado de significación. En la parte inferior de la tabla se presentan los componentes de la varianza, la heredabilidad en sentido amplio de la procedencia y el coeficiente de variación dentro de procedencias. Nivel de significación: ** $P < 0,001$. ¹IML = Velocidad de transmisión de sonido a lo largo del fuste; Db: densidad básica; LAlb: Longitud de albura a 1,30m; PAalb: Porcentaje de albura a 1,30m; Res: Resistencia de penetración de microaguja

variables estudiadas se muestra en la figura 2. Se observó, asimismo, un importante efecto del bloque y de la interacción procedencia x bloque, que podrían estar indicando un efecto microsítio dentro de los bloques (con 1,6 ha aproximadamente).

El control a nivel poblacional, dado por el porcentaje de varianza que explica la procedencia, fue muy pequeño (en algunos casos nulo), aunque probablemente esté subestimado dada la alta interacción y el posible efecto espacial mencionado (ZAS, 2006) y sería necesario realizar un análisis espacial de los datos para una estimación más correcta. Este resultado indicaría que los caracteres de madera son rasgos fundamentales de la especie y que la presión selectiva

sobre ellos no difiere entre poblaciones. Sin embargo, dado que la muestra por procedencia no fue al azar, sino sesgada por una selección por crecimiento, este hecho podría estar interfiriendo en la falta de control poblacional y baja diferenciación observada entre procedencias para calidad de madera, a diferencia del elevado control poblacional en las variables de crecimiento (MERLO et al., 2004). Bajo estas circunstancias y siempre que se haga una selección previa por crecimiento se sugiere que no es necesario incluir la calidad de madera en el primer paso de selección de procedencias.

La variación dentro de procedencias fue muy alta indicando una gran variabilidad entre

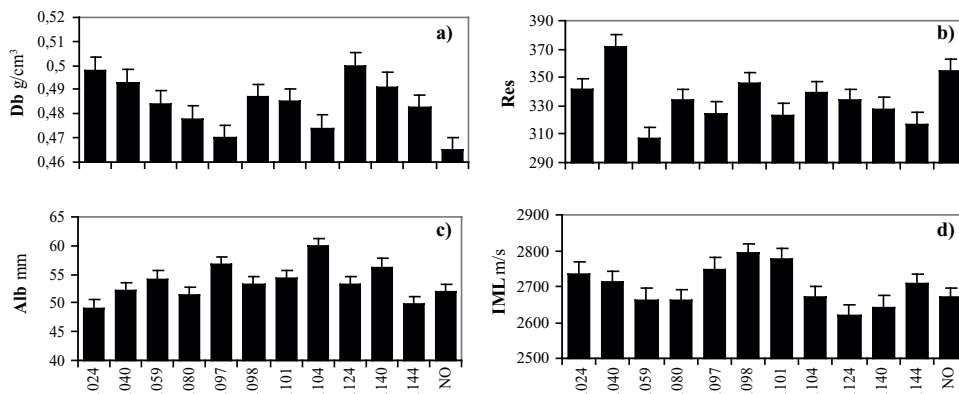


Figura 2. Comparación de medias (Test LSD) para las variables de estudio entre las distintas procedencias: Densidad básica (a), albura (b), resistencia a la penetración (c) y velocidad de transmisión de onda (d). Las barras representan los errores estándar

árboles dentro de la misma procedencia. KNOWLES *et al.* (2004), muestran que gran parte de la variación de la rigidez de la madera de Douglas puede atribuirse a diferencias entre árboles individuales más que entre procedencias. Los valores de heredabilidad en sentido estricto para densidad de madera y velocidad de transmisión del sonido en *P. menziesii* son muy altos (0,59 y 0,48 respectivamente) y superiores a los obtenidos para las variables de crecimiento (JOHNSON & GARTNER, 2006). En el caso de la variable obtenida con el resistógrafo, estudios en *Pinus taeda* muestran valores de heredabilidad familiar de 0,85 (ISIK & LI, 2003). No ha sido posible conocer el grado de control genético intrapoblacional en nuestro ensayo, dada la ausencia de estructura familiar. Sin embargo, en base a la bibliografía existente, se prevé una alta posibilidad de mejora por selección individual y cruzamiento en dichos caracteres.

La propuesta de utilizar los ensayos de procedencias como material de base para la obtención de material forestal de reproducción mediante una selección individual, explotando la alta variabilidad intrapoblacional existente (MERLO *et al.*, 2004), debería ahora incluir también parámetros de calidad de madera estimados por métodos no destructivos. La selección individual en dichos ensayos incluyendo parámetros de calidad de madera se ha propuesto también para realizar el cruzamiento de distintos individuos de distintas procedencias y crear una población híbrida artificial como base para seleccionar el material sobre el que podremos desarrollar nuestro programa de mejora (MERLO *et al.*, 2006).

Actualmente se está llevando a cabo el estudio de correlación de los métodos no destructivos con los valores reales obtenidos en ensayos con vigas extraídas de dichos árboles. Esto permitirá corroborar los resultados y confirmar el uso de dichos métodos en los procesos de selección del programa de mejora. Este primer estudio abre paso a estudios de calidad de madera con otras especies de interés como *Pinus pinaster*.

CONCLUSIONES

La varianza debida a la procedencia en los parámetros de calidad de madera resultó muy

baja, no siendo recomendable, con estos datos incluir estos parámetros en la primera fase de selección de procedencias.

La alta variabilidad observada dentro de las procedencias orienta hacia una estrategia de selección individual sobre procedencias previamente seleccionadas por crecimiento.

Es necesario conocer la correlación de los métodos no destructivos con los valores reales de calidad de madera sobre vigas extraídas de dichos árboles y poder confirmar el uso de estas técnicas en los procesos de selección de los programas de mejora.

Agradecimientos

Este trabajo ha sido financiado por la Xunta de Galicia dentro del proyecto PGDIT05RFO00301CT. Agradecemos a Elena Soto y José Ramón Silva su colaboración en el trabajo de campo y obtención de datos, así como a todo el personal de CINAM-Lourizán y CIS Madera que ha participado.

BIBLIOGRAFÍA

- ISIK, F. & LI, B.; 2003. Rapid assessment of wood density of live trees using the Resistograph for selection in tree improvement programs. *Can. J. For. Res.* 33: 2426-2435.
- JOHNSON, R.G. & GARTNER, L.B.; 2006. Genetic variation in basic density and modulus of elasticity of coastal Douglas-fir. *Tree Genetics & Genomes* 3: 25-33.
- KNOWLES, L.R.; HANSEN, L.W.; WEDDING, A. & DOWNES, G.; 2004. Evaluation of non destructive methods for assessing stiffness of Douglas fir trees. *N.Z.J. For. Sci.* 34: 87-101.
- LINDSTRÖM, H.; EVANS, R. & REALE, M.; 2005. Implications of selecting tree clones with high modulus of elasticity. *N.Z.J. For. Sci.* 35: 50-71.
- MATHESON, A.C.; DICKSON, R.L.; SPENCER, D.J.; JOE, B. & ILLIC, J.; 2002. Acoustic segregation of *Pinus radiata* logs according to stiffness. *Ann. For. Sci.* 59: 471-477.
- MERLO, E., 2002. *Optimización del proceso de obtención de semilla y su aplicación en el*

- ciclo de mejora genética de Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco. Tesis Doctoral. Universidad Politécnica de Madrid. Madrid.
- MERLO, E.; DÍAZ, R.; ZAS, R. Y FERNÁNDEZ-LÓPEZ, J.; 2004. Propuesta de utilización de ensayos de procedencias de *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco como material de base para la obtención de material forestal de reproducción. *Inv. Agrar.; Ser. Rec. For.* 13: 492- 505.
- MERLO, E.; SHELBORNE, T. & GEA, L.; 2006. Breeding Strategy for Douglas-fir in Spain. In: F. Isik (ed.), *Proceedings of the IUFRO Division 2 Joint Conference: Low Input Breeding and Conservation of Forest Genetic Resources*: 145. Antalya, Turkey. <http://www.akdeniz.edu.tr/english/iufro>.
- ROZAS, V.; 2003. Tree age estimates in *Fagus sylvatica* and *Quercus robur*: testing previous and improved methods. *Plant Ecol.* 167: 193-212.
- ROZENBERG, PH.; FRANC, A. & CAHALAN, C.; 2001. Incorporating Wood density in Breeding Programs for Softwoods in Europe: a Strategy and Associated Methods. *Silvae Genet.* 50: 1-7.
- TOVAL, G.; VEGA, G.; PUERTO & JENKINSON, J.L.; 1993. Screening Douglas-fir for rapid early growth in common-garden tests in Spain. *General Technical Report Pacific Southwest Research Station* 146: 1-43.
- ZAS, R.; MERLO, E.; DÍAZ, R. & FERNÁNDEZ-LÓPEZ, J.; 2003. Stability across sites of Douglas-fir provenances in northern Spain. *Forest. Genet.* 10: 71-82.
- ZAS, R.; MERLO, E.; DÍAZ, R. & FERNÁNDEZ-LÓPEZ, J.; 2004. Relative growth trend as an early selection parameter in a Douglas-fir provenance test. *For. Sci.* 54: 518-526.
- ZAS, R. 2006. Iterative kriging for removing spatial autocorrelation in analysis of forest genetic trials. *Tree Genet. & Genomics* 2: 177-186.
- ZOBEL, B.J. & BUIJTENEN V.; 1989. *Wood variation its causes and control*. Springer-Verlag. New York Inc. New York.

EL PIÑONERO, UN PINO ATÍPICO

Sven Mutke Regneri ^{1*}, Santiago C. González-Martínez¹, Álvaro Soto de Viana², Javier Gordo Alonso³ y Luis Gil Sánchez²

¹ CIFOR-INIA. Crta. La Coruña km 7,5. 28040-MADRID (España). * Correo electrónico: mutke@inia.es

² ETS Ingenieros de Montes. UPM. Ciudad Universitaria s/n. 28040-MADRID (España)

³ Junta de Castilla y León. Duque de la Victoria 5. 47071-VALLADOLID (España).

Resumen

Se hace balance de dos décadas de trabajos de genética forestal de *Pinus pinea* L., desde la definición de rodales selectos en diferentes regiones de procedencia españolas y el establecimiento de un ensayo comparativo multisitio, hasta un ensayo internacional de procedencias o la prospección de grandes productores de piña en los pinares de la especie para su propagación en ensayos clonales, con el objetivo último de seleccionar y caracterizar los genotipos más prometedores para su cultivo frutícola. Se ha observado en los diferentes ensayos de campo una muy baja diferenciación entre procedencias y poblaciones de pino piñonero en cuanto a caracteres relacionados con el crecimiento, enmascarada además por una plasticidad fenotípica muy elevada, con la que las poblaciones responden al unísono a variaciones ambientales tanto entre sitios de ensayo como dentro de una misma parcela o incluso entre años sucesivos. Al descontar covariables o efectos principales ambientales, el grado de determinación genética de los diferentes rasgos estudiados aumentó considerablemente. Los estudios de genética molecular, por otra parte, muestran para el pino piñonero una ausencia casi completa de variación genética intrapoblacional respecto a marcadores neutros (isoenzimas, cpSSRs). Esta falta de variación, si también sucediera en zonas del genoma con significación adaptativa, podría estar compensada por su ya mencionada elevada plasticidad fenotípica y valencia ecológica que le permiten mantenerse en aquellos lugares de escasa calidad de estación y clima extremo donde supera la competencia de otras especies. Otras características de su ciclo de vida (diszocoria obligada y dispersa, gran rusticidad para el establecimiento, fuerte sensibilidad a la competencia intra o interespecífica en cuanto a la posibilidad de formar su copa globosa-aparadolada que permita una elevada producción de semilla que a su vez atraiga y sacie sus predadores-dispersores), le distancian de otros pinos mediterráneos cuya estrategia vital se basa en la dispersión anemócora, frecuentemente con regeneración de cohorte única tras perturbaciones intensas como los incendios forestales.

Palabras clave: *Pinus pinea*, Diversidad genética, Plasticidad fenotípica

EXPERIENCIAS EN ENSAYOS DE CAMPO

El pino piñonero, *Pinus pinea* L., es una de las especies arbóreas más emblemáticas de nuestro paisaje mediterráneo. Representa por su rusticidad una de las herramientas más útiles en la restauración de la cubierta vegetal en suelos

degradados, especialmente para la fijación de arenas móviles donde es capaz de establecer un primer dosel arbóreo aún en ambientes relativamente xéricos. A su vez, destaca por su producción de piñón comestible que permite obtener unas rentas de terrenos muy pobres que difícilmente rinden otros ingresos directos al propieta-

rio. Por estos motivos, ha sido desde 1989 objeto de sendos programas de mejora desarrollados en la ETSI Montes (UPM) para la Dirección General para la Biodiversidad (Ministerio de Medio Ambiente) y la Consejería de Medio Ambiente (Junta de Castilla y León), con acciones paralelas por la Generalitat Valenciana, la Junta de Andalucía o el CIFOR-INIA. Se distinguen dos líneas de trabajo, que son la selección de materiales de base para obtener material forestal de reproducción de calidad genética satisfactoria por un lado y la selección clonal para su puesta en cultivo en plantaciones injertadas por otro. Han dado lugar a la catalogación de rodales selectos en diferentes regiones de procedencia y el establecimiento de un ensayo comparativo multisitio de estos materiales de base, así como a ensayos clonales de grandes productores de piña prospectados en los pinares de la especie para seleccionar y caracterizar los genotipos más prometedores para su cultivo frutícola. España también participa en un ensayo internacional de

procedencias promovido en 1994 en el seno del comité de la FAO *Silva mediterranea*.

Tanto en esta última experiencia que en España cuenta con cuatro sitios de ensayo (MUTKE et al., 2005b), como en el ensayo comparativo regional de rodales selectos establecido en la Meseta Norte (GORDO et al., enviado), se ha observado una muy baja diferenciación entre procedencias o poblaciones de pino piñonero en cuanto a caracteres relacionados con el crecimiento, enmascarada además por una plasticidad fenotípica elevada, con la que las poblaciones responden al unísono tanto a las diferencias ambientales entre sitios de ensayo como a las variaciones dentro de una misma parcela o incluso entre años sucesivos. En el ensayo internacional, las diferencias entre procedencias aportaron un escueto 1% de la variación total observada (carácter evaluado: la altura a los 9 años), frente al 64% entre parcelas, otro 23% debido a los patrones espaciales en cada parcela y un 11% residual. Sin embargo, a pesar de la escasa dife-

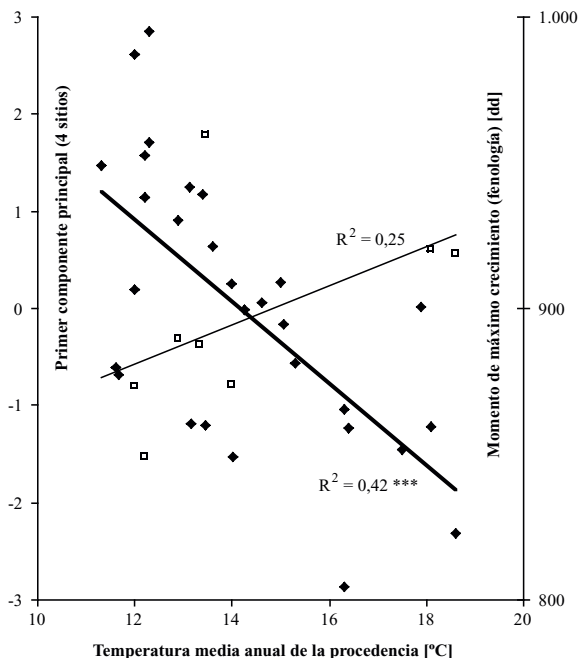


Figura 1. Primer componente principal, obtenido por PCA entre los valores genéticos de crecimiento en altura de 23 procedencias internacionales en 4 sitios de ensayo (eje izquierdo, rombos rellenos) y momento de máximo crecimiento en primavera de seis procedencias (eje derecha, a escala grados día por encima de 1°C después del 1 de marzo [dd], cuadrados abiertos) en relación con la temperatura media de la procedencia (MUTKE et al., 2007b)

renciación, existe un claro gradiente ecológico entre procedencias, en el sentido de que las procedencias más frías crecieron significativamente más, con una fenología primaveral ligeramente más temprana y una mayor tendencia al policiclismo (Figura 1; MUTKE et al., 2007b). En el ensayo comparativo regional, finalmente, las diferencias entre procedencias fueron nulas frente a la fuerte variación debida al sitio/micrositio (GORDO et al., enviado).

También en los ensayos clonales se observaron tanto en el crecimiento como en la producción de piña una preponderancia de efectos locales, que se manifestaron en forma de fuertes autocorrelaciones espaciales a lo largo de cada parcela de ensayo. Al descontar covariables o efectos principales ambientales, el grado de determinación genética de los diferentes rasgos estudiados aumentó considerablemente. En un futuro próximo, esperamos contar con materiales de base (clones) catalogados en la categoría controlado, regulada por el RD 289/2003 (BOE, 2003), seleccionados por su productividad superior de piña y piñón y por el mayor tamaño medio y rendimiento en piñón de su piña, rasgos cuyo grado de determinación genética se estimó en estos ensayos en 0,1-0,4 (MUTKE et al., 2005a; MUTKE et al., 2007a).

ANÁLISIS DE VARIACIÓN NEUTRA MOLECULAR

Los estudios de genética molecular, por otra parte, muestran para el pino piñonero una ausencia casi completa de variación genética respecto a marcadores neutros como isoenzimas o microsatélites de cloroplasto (FALLOUR et al., 1997; VENDRAMIN et al., enviado), que evidencian un cuello de botella muy drástico en un pasado remoto que habría convertido a la especie -al menos respecto a los marcadores estudiados- en algo similar a una línea pura. Este cataclismo poblacional debe haber ocurrido durante el Cuaternario, con toda probabilidad con anterioridad a la última glaciación, dada la existencia de fósiles en el sur de la Península Ibérica datados en el Paleolítico Superior, igual que en Líbano y el sureste francés (BADAL, 1998; VENDRAMIN, 2007; VENDRAMIN et al., enviado). Es importan-

te remarcar que después de un cuello de botella dramático, la variabilidad en caracteres cuantitativos, como el crecimiento, se recupera con mayor facilidad que la variabilidad en caracteres neutros, lo que explicaría la existencia de una cierta variabilidad de aquellos aún en ausencia de variabilidad en éstos. La falta de marcadores moleculares discriminantes constituye, de hecho, el principal escollo actual para la catalogación de los mejores clones obtenidos en los programas de mejora, al no contar todavía con marcadores capaces de discriminar cada genotipo, requisito indispensable para la trazabilidad en el futuro manejo de su material vegetativo.

DISCUSIÓN

Aunque también se han observado autocorrelaciones espaciales para el crecimiento en ensayos de campo de otras especies forestales (cf. COSTA-SILVA et al., 2001; DUTKOWSKI et al., 2002; HAMANN et al., 2002; JOYCE et al., 2002; ZAS, 2006), destaca la magnitud de este fenómeno en el piñonero, que fue el responsable de hasta un 80% de la variación total observada en cada parcela. La respuesta tan homogénea a diferencias de sitio o micro-sitio, con plantas de menos de 70 cm de altura a los nueve años en algunas zonas de la misma parcela y otras de más de 3 metros, muestra la plasticidad fenotípica elevada de la especie. Sin embargo, parece tratarse de una plasticidad que más que como capacidad adaptativa hay que entenderla como resultado de una marcada sensibilidad común de todas las procedencias a los mismos factores ambientales, posiblemente edáficos, que puedan impedir o limitar el desarrollo y crecimiento del piñonero en algunos sitios o zonas de suelo más compacto. Esto nos lleva a postular que tal vez en aquel cuello de botella poblacional cuaternario, causante del empobrecimiento de la variabilidad neutra de la especie, también se habría reducido drásticamente su norma de reacción a ciertos factores edáficos, en un símil con la conocida sensibilidad con tendencia a clorosis férrica en suelos calizos del clon *Populus x euroamericana* cv I-214.

Aun así, su gran rusticidad le permite al piñonero mantener poblaciones estables en

aquellos lugares de escasa calidad de estación y clima extremo donde supera la competencia con otras especies. Siguiendo los conceptos de fuentes y sumideros poblacionales, estos continentes poblacionales como los arenales del bajo Guadalquivir o de la Tierra de Pinares de la Meseta Norte le permiten una dispersión azonal efectiva a teselas cercanas donde constituye un elemento acompañante y enriquecedor de la vegetación. En estas últimas áreas sumidero, el piñonero no pasa de meramente accesorio, formando pequeños grupos o árboles atalaya dispersos, que juegan un papel similar a *Pinus sabiniana* Douglas ex D. Don en los robledales abiertos del pie-de-monte alrededor del Valle Central Californiano (*blue oak woodlands*).

La dispersión efectiva de la semilla a distancias medias es facilitada por características del ciclo y estrategia vital de la especie. Sus piñones son unidades de dispersión muy costosas para el árbol, tanto por su gran tamaño individual y alto contenido proteico y por su agregación en piñas muy vulnerables a la pérdida completa por insectos perforadores, como por su estrategia de dispersión diszoocora que implica que la mayor parte sea consumida por los predadores dispersores y solamente en años veceros de gran cosecha una pequeña parte de las semillas escapen este destino, sea por no ser depredadas o por ser dispersadas por vertebrados, almacenadas en escondites y olvidadas posteriormente (KELLY & SORK, 2002). La apuesta del piñonero por un esfuerzo reproductor elevado, invirtiendo en semillas de muy fácil predación, obliga a asignar a la producción de piña una fracción de biomasa similar al crecimiento maderable del árbol (CABANETTES & RAPP, 1981), ratio muy por encima de la observada en otros pinos (*cf.* HELMISAARI *et al.*, 2002). Este esfuerzo sólo se verá compensado por una ventaja selectiva en entornos abiertos, donde los grandes y nutritivos piñones tienen mayor probabilidad de instalarse y prosperar. Por el contrario, en masas cerradas o bajo condiciones de competencia que limitan el desarrollo lateral de la copa, la producción de piña supondría el desvío de unos recursos limitados necesarios para el crecimiento en altura. En estas condiciones, de hecho, se modifica el patrón típico de crecimiento poliárquico de la especie hasta asemejarse al más común del

género, con fuste único de clara dominancia apical. También esta plasticidad de crecimiento y arquitectura de copa distancian al piñonero de otros pinos mediterráneos cuya estrategia vital se basa en la dispersión anemócora, frecuentemente con regeneración de cohorte única muy densa tras perturbaciones intensas como los incendios forestales.

Sinecológica y filogenéticamente, el piñonero se encuentra en un nicho o callejón evolutivo muy acotado por estas singularidades que ya casi le condenaron a 'morir de éxito' de esta estrategia diszoocora en un pasado lejano durante el cuello de botella cuaternario postulado por VENDRAMIN *et al.* (aceptado), tal vez por faltarle en aquel momento los dispersores animales obligatorios. Su expansión posterior por todo el Mediterráneo y el papel que pueden haber jugado en la misma las migraciones de los diferentes homínidos durante los últimos 50.000 años siguen siendo un enigma que no resta encanto a este pino mediterráneo atípico.

BIBLIOGRAFÍA

- BADAL, E.; 1998. El interés económico del pino piñonero para los habitantes de la Cueva de Nerja. *En:* J.L. Sanchidrián & M.D. Simón (eds.), *Las culturas del Pleistoceno Superior en Andalucía: 287-300*. Patronato Cueva de Nerja. Málaga.
- BOLETÍN OFICIAL DEL ESTADO (BOE) 2003. Real Decreto 289/2003, de 7 de marzo, del Ministerio de la Presidencia sobre comercialización de los materiales forestales de reproducción. *BOE* 58, de 8 de marzo.
- CABANETTES, A. & RAPP, M.; 1981. Biomasse, minéralomasse et productivité d'un écosystème à Pins pignons *Pinus pinea* L. du littoral méditerranéen. IV.-Production. *Oecol. Plant.* 2(16) 4: 381-394.
- COSTA-SILVA, J.; DUTKOWSKI, G.W. & GILMOUR, A.R.; 2001. Analysis of early tree height in forest genetic trials is enhanced by including a spatially correlated residual. *Can. J. For. Res.* 31: 1887-1893.
- COURT-PICON, M.; GADBIN-HENRY, C.; GUIBAL, F. & ROUX, M.; 2004. Dendrometry and morphometry of *Pinus pinea* L. in Lower

- Provence (France): adaptability and variability of provenances. *Forest Ecol. Manage.* 194: 319-333.
- DUTKOWSKI, G.W.; COSTA-SILVA, J.; GILMOUR, A.R. & LOPEZ, G.A.; 2002. Spatial analysis methods for forest genetic trials. *Can. J. For. Res.* 32: 2201-2214.
- FALLOUR, D.; FADY, B. & LEFEVRE, F.; 1997. Study of isozyme variation in *Pinus pinea* L.: Evidence for low polymorphism. *Silvae Genet.* 46(4): 201-207.
- GORDO, J.; MUTKE, S. Y GIL, L. (enviado). Un ensayo comparativo de materiales forestales de reproducción seleccionados de *Pinus pinea* L. evaluado a los ocho años de edad. *Inv. Agrar.: Sist. Rec. For.* (enviado)
- HAMANN, A.; NAMKOONG, G. & KOSHY, M.P.; 2002. Improving precision of breeding values by removing spatially autocorrelated variation in forestry field experiments. *Silvae Genet.* 51(5-6): 210-215.
- HELMISAARI, H.S.; MAKKONEN, K.; KELLOMÄKI, S.; VALTONEN, E. & MÄLKÖNEN, E.; 2002. Below- and aboveground biomass, production and nitrogen use in Scots pine stands in eastern Finland. *Forest Ecol. Manage.* 165: 317-326.
- JOYCE, D.; FORD, R. & FU, Y.B.; 2002. Spatial patterns of tree height variations in a black spruce farm-field progeny test and neighbors-adjusted estimations of genetic parameters. *Silvae Genet.* 51(1): 13-18.
- KELLY, D. & SORK, V.L.; 2002. Mast seeding in perennial plants: why, how, where? *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33: 427-447.
- MUTKE, S.; GORDO, J. & GIL, L.; 2005a. Cone yield characterization of a Stone pine (*Pinus pinea* L.) clone bank. *Silvae Genet.* 54(4/5): 189-197.
- MUTKE, S.; GORDO, J.; CLIMENT, J.; GÓMEZ, E.; LÓPEZ, R. & GIL, L.; 2005b. Height growth and shoot phenology variability in a stone pine (*Pinus pinea* L.) provenance trial. In: *Medpine3, International Conference on Conservation, Regeneration and Restoration of Mediterranean Pines and their Ecosystem.* Bari.
- MUTKE, S.; IGLESIAS, S. Y GIL, L.; 2007a. Selección de clones de pino piñonero sobresalientes en la producción de piña. *Inv. Agrar.: Sist. Rec. For.* 16(1): 39-51.
- MUTKE, S.; GORDO, J.; PRADA, M.A.; IGLESIAS, S. & GIL, L.; 2007b. Stone pine provenances' performance in Inner Spain - Low differentiation in height growth and shoot phenology between provenances of Mediterranean stone pine (*Pinus pinea* L.). Country report. *Proceedings Joint FAO Silva Mediterranea-IUFRO WP 2.02.13 Expert Consultation "Raising awareness and promoting the utilization of the outputs of the Mediterranean Conifer provenance trials"*. (CD-ROM). Arezzo, Roma.
- VENDRAMIN, G.G.; 2007. An overview of phylogeography studies on forest trees, with particular emphasis on Mediterranean conifers. *Proceedings Joint FAO Silva Mediterranea-IUFRO WP 2.02.13 Expert Consultation "Raising awareness and promoting the utilization of the outputs of the Mediterranean Conifer provenance trials"* (CD-ROM). Arezzo, Roma.
- VENDRAMIN, G.G.; FADY, B.; GONZÁLEZ-MARTÍNEZ, S.C.; HU, F.S.; SCOTTI, I.; SEBASTIANI, F.; SOTO, A. & PETIT, R.J. (aceptado). Genetically depauperate but widespread: the case of an emblematic Mediterranean pine. *Evolution.*
- ZAS, R.; 2006. Iterative kriging for removing spatial autocorrelation in analysis of forest genetic trials. *Tree Genet. Genomics* 2(4): 177-185.