

Selección de clones de pino piñonero sobresalientes en la producción de piña

S. Mutke Regneri^{1,2}, S. Iglesias Sauce³ y L. Gil Sánchez^{1*}

¹ ETSI Montes. UPM. Ciudad Universitaria. 28040 Madrid. España

² CIFOR-INIA. Ctra de A Coruña, km 7,5. 28040 Madrid. España

³ Servicio de Material Genético. DGB-MMA. Gran Vía de San Francisco, 4. 28005 Madrid. España

Resumen

El potencial uso del pino piñonero como cultivo frutal injertado para la producción de piñón justifica su mejora genética clonal (selección varietal), estableciéndose en los años noventa diversos bancos clonales partiendo de la prospección de árboles sobresalientes en las principales regiones de procedencia españolas. Este trabajo estudia y compara la entrada en producción de cuatro bancos clonales situados en Madrid. Aunque de diferentes edades, muestran un carácter vecero sincronizado entre ellos. Para evitar sesgos ambientales en la estimación del grado de determinación genética de la productividad individual de piña y de los valores de mejora clonales, se ajustaron como covariables las diferencias ambientales de tamaño de árbol y las autocorrelaciones espaciales entre árboles vecinos, que juntos aportaron un coeficiente de determinación mucho mayor que las diferencias entre clones. El grado de determinación genética H^2 de la producción individual de piña, estimado en menos de 20% sin ajustar por estas variables ambientales, subió hasta un 30-38% al incluir en el modelo la variación ambiental del tamaño de árbol, hasta un 45-73% tras el ajuste espacial iterativo, incrementándose en paralelo la estimación de los valores de mejora clonal y de la ganancia genética esperada. Estos resultados permiten depurar las colecciones para avanzar en la domesticación de la especie.

Palabras clave: *Pinus pinea* L., plantaciones injertadas, mejora genética, selección clonal, correlaciones espaciales.

Abstract

Selection of Mediterranean stone pine clones for cone production

Though stone pine is currently a genuine forest tree of Mediterranean ecosystems, its use as grafted orchards crop for its edible pine nuts is potentially feasible. Therefore, genetic improvement of the species has been undertaken by several Spanish forest administrations, establishing in the Nineties experimental clonal orchards by grafting scions from plus trees, selected for their outstanding cone yield in pine forests of the main Spanish provenance regions. This paper analyses the coming into production of four clonal trials located at the National Forest Breeding Centre «Puerta de Hierro», Madrid. The four different-aged orchards showed a strong, synchronized masting habit. Estimations are given for the degree of genetic determination of cone production and for clonal improvement values. Due to the presence of strong size-yield correlations and spatial autocorrelations, genetic parameters were estimated by an individual tree cone-yield model adjusted for environmental tree size differences and for correlations between nearest neighbours (NN). The degree of genetic determination H^2 , estimated in less than 20% without adjustments, reached 30-38% adjusting for environmental size variation and 45-73% after spatial adjustment, with parallel increments in clonal improvement values and expected genetic gain. The results allow rogueing the four clone banks, progressing in the domestication of the stone pine as nut crop.

Key words: Mediterranean stone pine (*Pinus pinea* L.), grafted orchards, clonal selection, spatial analysis, nearest-neighbours adjustment.

* Autor para la correspondencia: luis.gil@upm.es

Recibido: 06-10-06; Aceptado: 27-02-07.

Introducción

El principal aprovechamiento comercial de los pinares de piñonero es el apeo de la piña para extraer su piñón, apreciado fruto seco. Aun siendo un árbol forestal plenamente integrado en la dinámica de los ecosistemas mediterráneos, esta especie puede llegar a utilizarse como cultivo frutal injertado sobre patrones de la misma u otra especie de pino, justificándose para ello su mejora genética clonal o selección varietal ante la ausencia actual de cultivares definidos para tal fin (Catalán, 1990). La Junta de Castilla y León y la actual Dirección para la Biodiversidad del Ministerio de Medio Ambiente han desarrollado en colaboración con la Universidad Politécnica de Madrid en las últimas dos décadas sendos Programas de Mejora Genética de *P. pinea* que avanzan en esta línea (Iglesias, 1997; Gordo *et al.*, 2000), con iniciativas similares de las administraciones de Andalucía y Comunidad Valenciana (Abellanas *et al.*, 2000; Escrich, 2001; Castaño *et al.*, 2004).

Para ello, la primera tarea fue la prospección masal de árboles grandes productores de piña en las principales regiones de procedencia de la especie, abordada a finales de los años ochenta y principios de los noventa del siglo pasado. Como resultado, varios cientos de árboles candidatos seleccionados por su fructificación sobresaliente en monte se propagaron mediante su injertado en parcelas específicas, los bancos clonales. Estos bancos, normalmente separados por región de procedencia, sirven tanto de ensayo del material propagado bajo un ambiente común como de reserva de dicho material para futuras campañas de propagación (Abellanas *et al.*, 1997; Prada *et al.*, 1997; Gordo, 1998). La evaluación de estas parcelas injertadas se ha centrado en su viabilidad económica (Abellanas *et al.*, 2000; Mutke *et al.*, 2000) y en la estimación del grado de determinación genética, del valor de mejora de cada clon y de la ganancia genética esperada según la intensidad de selección (Mutke *et al.*, 2005a). En este contexto, el presente trabajo revisa y compara los datos de producción actualizados de cuatro bancos clonales de la especie situados en el Centro Nacional de Mejora Genética Forestal «Puerta de Hierro» de la Dirección General para la Biodiversidad.

Material y Métodos

Los Bancos Clonales de Puerta de Hierro

En el Centro de Puerta de Hierro existen cuatro Bancos Clonales de *Pinus pinea*, injertados en los años

1991, 1992, 1994 y 1998 respectivamente, a partir de colecciones de clones seleccionados en monte correspondientes a las regiones de procedencia *Cataluña Litoral* (Banco B23PH1), *Valles del Tiétar y del Alberche* (B23PH2), *La Mancha* (B23PH3) y *Meseta Norte* (B23PH4), denominados en lo sucesivo Bancos 1 a 4. Los tres primeros bancos se plantaron a marco real de 3 × 3 metros, el último a 5 × 5 m.

Diseño experimental inicial y correlaciones espaciales

Aunque los bancos se establecieron sobre antiguas eras de vivero, desde sus primeros años de desarrollo se observó que su diseño por bloques completos al azar o bloques generalizados, con hasta 180 árboles por bloque en un diseño monoárbol, no fueron capaces de reflejar correctamente la variación espacial presente. Ésta se debía tanto a la heterogeneidad en mosaico del propio terreno a una resolución mucho menor que el tamaño de bloque, cuyo patrón se observa incluso en las fotos aéreas del vivero disponibles de los últimos años (<http://sigpac.mapa.es/fega/visor/>, <http://www.trescantossa.com/navegar/>, UTM ED-50 X 436160-436500 Y 4478730-4479260, Huso 30), como también a un efecto lateral por la cercanía de arbolado adulto (Mutke *et al.*, 2003b).

La evaluación insesgada de los genotipos en un ensayo de campo presenta dificultades cuando aparecen fuertes diferencias entre zonas de la parcela que repercuten en los rasgos estudiados: Si no se cumple la supuesta homogeneidad de cada bloque en la que se basa el diseño original del ensayo, se invalidan las hipótesis de base para su correcto análisis estadístico según este *pre-blocking*, al atribuirse las diferencias ambientales dentro del bloque a un efecto inflado del genotipo o a una interacción incongruente de genotipo por bloque (Loo-Dinkins, 1992; Hamann *et al.*, 2002; Zas, 2006).

Debido al observado patrón espacial de las diferencias en desarrollo vegetativo y producción de piña entre los pinos ensayados, fue necesario recurrir a un método de análisis espacial *a posteriori*, basado en la autocorrelación de los residuos del modelo no corregido, para interpolar el componente espacial de la variación ambiental y reducir así los residuos del modelo a un término de error realmente aleatorio e independiente. Existen diferentes técnicas alternativas para este ajuste espacial, basadas en *post-blocking*,

en un análisis por filas y columnas, en ajustar una superficie de respuesta por ejemplo polinómica, en bloques móviles de árboles vecinos (*moving average*, MA) (Papadakis, 1937, cit. en Bartlett, 1978; Bartlett, 1978; Wilkinson *et al.*, 1983; Loo-Dinkins, 1992), en modelos de autorregresión espacial (AR) (Costa-Silva *et al.*, 2001; Dutkowski *et al.*, 2002) o mediante kriging (Hamann *et al.*, 2002; Zas, 2006). La ventaja de este último método geoestadístico consiste en que permite estimar y representar gráficamente una predicción bidimensional continua del efecto espacial, mientras que las interpolaciones por MA y/o AR se limitan al espacio discreto dado por el marco de plantación. Sin embargo, también estas dos técnicas se han mostrado suficientes y eficientes cuando el objetivo no es un estudio descriptivo del medio, sino la estimación de un factor de corrección para rescatar un ensayo de campo a marco regular con diseño fallido por no recoger adecuadamente la variación espacial presente (Anekonda y Libby, 1996; Costa-Silva *et al.*, 2001; Joyce *et al.*, 2002; Dutkowski *et al.*, 2002).

Cuando el número de niveles del tratamiento a estimar es elevado (en este caso, el número de clones evaluados fue entre 63 y 90 en cada banco) y el número de réplicas de cada tratamiento es de al menos 3 (aquí, inicialmente fueron 4-8, aunque la presencia de marras redujo el número de ramets de muchos clones), el ajuste por las autocorrelaciones locales no parece sesgar la estimación de las medias del tratamiento (Bartlett, 1978). Loo-Dinkins (1992) recomienda el ajuste con datos de los vecinos más próximos cuando la correlación de los datos brutos supere 0,15 (umbral ampliamente superado por los valores encontrados en los cuatro bancos estudiados de 0,61-0,68, respectivamente). En consecuencia, en el presente trabajo se utilizó un proceso reiterativo, introduciendo en cada paso la media móvil de los residuos del ajuste anterior entre los vecinos más cercanos como covariable adicional en el modelo. En los Bancos 1 y 4, el bloque móvil abarcó las ocho posiciones vecinas directas, en los Bancos 2 y 3 el rombo de las doce posiciones más cercanas, ya que el mayor número de marras en estos dos bancos obligó a estimar la media local sobre un bloque móvil más amplio. El criterio de parada del ajuste reiterativo fue la falta de significación de la siguiente media móvil de residuos (prueba F para su cuadrado medio), la aparición de colinealidad múltiple entre los coeficientes del modelo (factores de inflación de la varianza VIF > 10) o un aumento marginal del coeficiente de determinación del modelo ($\Delta R^2 < 1\%$), en

analogía con el criterio umbral de Kaiser para limitar discrecionalmente el número de componentes principales a retener para caracterizar un conjunto de datos multivariantes (StatSoft, 2006).

Datos de producción y su correlación con el tamaño del árbol

En un primer paso, este trabajo compara la entrada en producción de los cuatro bancos a escala global, estudiando la pauta de sus cosechas hasta la actualidad. Se contó también con el registro termopluviométrico del centro durante los años del estudio. Para establecer un modelo individual de producción en los Bancos 2 y 3 se han utilizado los datos de cosecha en kilogramos de piña verde, sumando las ocho y siete cosechas disponibles hasta la campaña 2005/06. En el caso del Banco 1, el análisis se limita a las seis cosechas hasta 2002/03, momento en el cual se realizaron clareos selectivos que desequilibraron la presentación de los genotipos en el ensayo. En el Banco 4 más reciente, se han completado las tres cosechas ya realizadas hasta 2005/06 con estimaciones basadas en conteos en este último año de las piñas inmaduras de cada árbol para las dos cosechas siguientes. Para estas estimaciones de las dos cosechas adicionales, se asignaron un peso final medio de 250 g a cada futura piña y coeficientes de supervivencia de 0,9 y 0,8 para las dos cohortes. Esta probabilidad de mortalidad anual de piña en desarrollo de 10% se basa en los promedios observados en las cosechas anteriores y es similar a los datos por Castaño *et al.* (2004) para otro banco clonal de la especie e implica también cierta aminoración por la correlación imperfecta entre los valores de cosecha en número o en peso de piña de cada pie (r 0,93-0,95 en las tres cosechas apeadas).

Aparte de las correlaciones espaciales, la producción individual de piña depende del tamaño del árbol (Mutke *et al.*, 2005a; Calama y Montero, 2007). Así, en una evaluación anterior del Banco 1 se incluyó en el modelo de producción individual de piña como covariable la sección de fuste, para descontar el efecto del muy desigual tamaño de los árboles sobre la producción (Mutke *et al.*, 2003b). Este planteamiento de evaluar la *productividad relativa a un árbol de tamaño medio* presupone la ausencia de correlación genéticas entre producción y tamaño del árbol (Kjaer y Wellendorf, 1997). Si existen estas correlaciones, el hecho de no tener en cuenta las diferencias de tamaño medio

entre clones produciría un sesgo en contra de los genotipos de mayor vigor vegetativo al descontar también el componente genético de su mayor tamaño (y de la producción correlacionada).

Por esta posible correlación fenotípica y genética entre el tamaño de cada árbol y su producción de piña, en el presente análisis se han segregado previamente los componentes ambiental y genético del tamaño para usar posteriormente como covariable del modelo de producción de piña el componente ambiental (*i.e.*, restando del valor fenotípico de cada pie la media ajustada de su genotipo). Como variables de tamaño se midieron en 2001 los diámetros sobre corteza del tronco a nivel del suelo y por encima del punto de injerto, repitiendo la segunda medición en 2003. No obstante, se usó en cada banco como covariable de la producción de piña la variable de tamaño de mayor correlación lineal con la misma: la sección del injerto en 2003 (Banco 3), su logaritmo (Banco 4) o el primer componente principal (el único significativo) de los tres valores de sección (Bancos 1 y 2). Fue necesario recurrir en los dos bancos más antiguos a esta variable sintética por el coeficiente de forma (conicidad) heterogéneo de sus fustes basales, resultado del retraso en la poda para eliminar las ramas del patrón portainjerto (Mutke *et al.*, 2003b).

Al descontar el efecto de esta variable, se evaluó la *productividad ajustada a las diferencias ambientales en el tamaño*, obteniendo así un valor de mejora para cada genotipo que integra su superioridad productiva, tanto si se debe a un tamaño medio mayor de sus ramets o a que estos asignen a igual tamaño más recursos a las estructuras reproductivas que otros clones (Mutke *et al.*, 2005a). Del análisis se excluyeron finalmente aquellos injertos que por su muy reducido desarrollo no habían producido piña en ningún año, ya que sus datos no se ajustan al patrón del resto de árboles (puntos aberrantes muy influyentes en el ajuste del modelo): en los cuatro bancos fueron respectivamente 11 (9 de ellos prácticamente contiguos en la peor zona del Banco 1), 16 (13 agrupados en la peor zona), 5 y 4 (en los Bancos 3 y 4 más repartidos). Igualmente, en el Banco 3 se excluyeron *a posteriori* del ajuste del modelo cuatro datos correspondientes a tres clones que habrían obtenido una estimación de su valor clonal muy baja, lejos del rango de los demás, posiblemente como artefacto de su reducida representación (de 1 ó 2 ramets cada uno) que hiciese atribuir parte de la variación ambiental al efecto aditivo de estos genotipos.

Análisis estadístico y formulación del modelo de producción individual

La construcción del modelo para estimar el valor de mejora de cada clon consistió en dos ajustes consecutivos para cada banco clonal. Primero, se descompuso el tamaño fenotípico de cada árbol en tres componentes: la media ajustada de su clon, un efecto espacial estimado de forma reiterada por la correlación con el residuo medio de los vecinos más próximos y un valor aleatorio o residual. Usando estos resultados, se ajustó el modelo para la productividad fenotípica del árbol individual, estimando la media de su clon en presencia del componente ambiental de su tamaño como covariable y realizando otra vez un ajuste espacial reiterativo entre los vecinos más próximos [ec. 1]. La transformación logarítmica de la variable de producción logró la normalidad y homocedasticidad exigida para ajustar el modelo general lineal, dada la naturaleza multiplicativa de los fenómenos estudiados a escala real.

$$\ln(P_{j(i)}+1) = \mu + g_{CLONi} + \alpha D_{Ej(i)} + \sum^k \gamma_k MA_{kj(i)} + \varepsilon_{j(i)} \quad [1]$$

donde:

$P_{j(i)}$ = producción de piña del ramet j del clon i [g]

μ = media general

g_{CLONi} = efecto del clon i

α = efecto lineal del componente ambiental del tamaño D_E del ramet $j(i)$

γ_k = efecto lineal de la covariable $MA_{kj(i)}$, la media móvil de los k -ésimos residuos

$\varepsilon_{j(i)}$ = error residual

La integración tanto de la variación ambiental del tamaño como de las correlaciones espaciales en el modelo de producción reduce la varianza ambiental no explicada por el modelo, aumentando así la estimación del grado de determinación genética ajustado H_{aj}^2 de la producción de piña como componente de la varianza atribuido al efecto clonal considerándolo variable aleatoria. Es decir, la eliminación del ruido ambiental asociado al tamaño del árbol o su posición en la parcela permite una estimación más precisa e insesgada de los parámetros genéticos, especialmente del valor clonal g_{CLON} .

Multiplicando el coeficiente clonal g_{CLON} de cada genotipo por el grado de determinación genética H^2 , se obtiene su valor de mejora en comparación con la media de su banco, cuantificando así para la selección de los clones más prometedores su *respuesta a la selección clonal o ganancia genética esperada* como el

promedio de sus valores de mejora (Hodge y White, 1992). No obstante, igual que los valores ajustados de H^2_{aj} correspondientes a la variable *productividad ajustada a las diferencias ambientales del tamaño y a los efectos locales*, muy superiores al H^2 de la *producción de piña* bruta (sin descontar la variación ambiental ajustada), la ganancia genética estimada también se referiría sólo a la productividad ajustada, información de menor interés práctico mientras no se reduzca en futuras parcelas injertadas la variación en el tamaño del árbol y del terreno y su impacto sobre la producción de piña: como en la propagación de una selección de clones se capta sólo la proporción de su superioridad debida al genotipo, se mantendrá la variación ambiental entre los ramets de cada clon (Van Vleck, 1999), en este caso incluida aquélla atribuida a las dos fuentes de variación ambientales del modelo.

Por ello, para acotar el rango de ganancia genética que cabe esperar en producción de piña se ha repetido su cálculo en cada banco con tres valores de grado de determinación genética diferentes: el componente de la varianza correspondiente al las diferencias entre clones previo al ajuste de las covariables ambientales (ganancia mínima para el caso que no se consiguiese reducir la variación ambiental en futuras parcelas injertadas), ajustado por la variación ambiental del tamaño del árbol o ajustado para tamaño y posición en la parcela (ganancia máxima al expresarse la superioridad genética de los clones más productivos de manera más homogénea). Dado que la producción de piña siguió una distribución lognormal, es decir, la variable estudiada con distribución normal y modelo de respuestas aditivas y lineales fue el logaritmo de la producción de piña, se presentan los valores retransformados de los valores de mejora clonales, aplicando el factor de corrección del sesgo $\exp(s^2/2)$ propuesta por Flewelling y Pienaar (1981) para casos con más de 30 grados de libertad de error y una varianza residual inferior a 0,5 (ambos criterios ampliamente cumplidos en los cuatro análisis).

Peso medio de piña

Para estimar el efecto clonal sobre el peso medio de piña en cada árbol y cosecha, se ha ajustado un modelo aditivo anidado que lo evaluase contra la media de su banco y año, considerando el año (y su interacción con el banco) y el clon como efectos aleatorios, que computan con su componente de la varianza en la

estimación del grado de determinación genética de este rasgo, y el efecto del banco como efecto fijo. El contraste del peso medio ajustado de piña para cada clon con su valor de mejora obtenido en el ajuste del modelo de producción de piña ha permitido estimar la correlación genética de estos dos rasgos, ambos de gran interés al caracterizar la cosecha de piña en cantidad y calidad, al estar el tamaño de la piña positivamente relacionado con el tamaño medio de su piñón y con su rendimiento en proporción de peso piñón/piña (Mutke *et al.*, 2005a).

Resultados

Datos de producción

La entrada en producción de los cuatro bancos a partir de los 4-6 años sobre injerto mostró un incremento medio de una piña cada dos años (Fig. 1), no difiriendo las tendencias entre bancos significativamente, aunque esta tendencia lineal fue fuertemente enmascarada por una variación interanual muy sincronizada entre bancos: desde 1999, las diferencias entre la producción media por árbol de cada año fueron mínimas entre los tres bancos más antiguos injertados. Las cuatro series mostraron coeficientes de variación entre 91 y 183%, sobre todo por el impacto de dos cosechas ca-

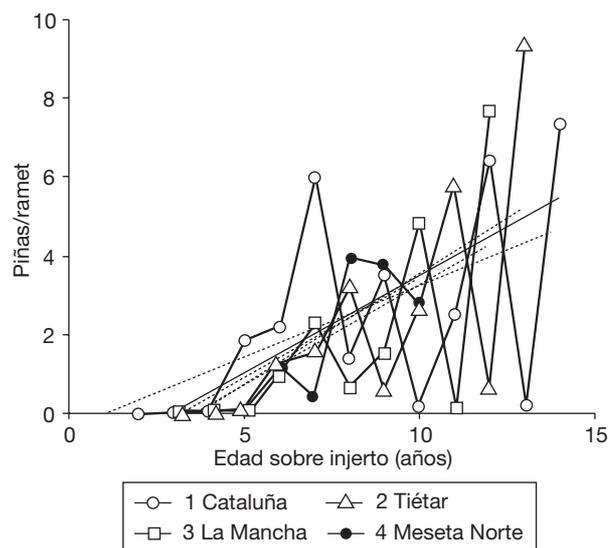


Figura 1. Producción media anual (N - número de piñas por árbol) según la edad sobre injerto E en los cuatro bancos clonales de *Pinus pinea* en Puerta de Hierro (tendencias lineales en trazado discontinuo; tendencia media en rojo $N = 0,5 * E - 1,5$).

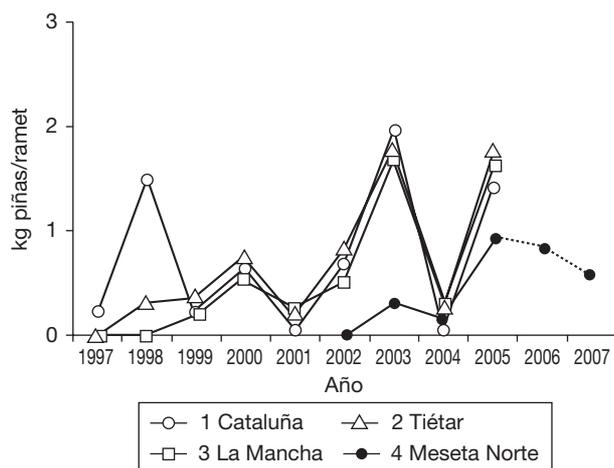


Figura 2. Producción media en peso de los cuatro bancos clonales por años (estimaciones para el Banco 4 en 2006/07 y 2007/08 a partir de la muestra de piña inmadura en 2005).

si nulas en 2001 y 2004 (Fig. 2). La variación entre cosechas se debió principalmente al desigual número de estróbilos femeninos formados y polinizados, siendo la tasa de supervivencia hasta la cosecha como piña madura siempre superior al 80%, al menos en las seis cohortes que cuentan con conteos anuales de sus estróbilos (datos no incluidos).

Los tres bancos superaron en la última cosecha 2005/06 las 7 piñas por árbol, el Banco 4 más reciente las 4 piñas. Sin embargo, la maduración de esta última cosecha, la mayor hasta el momento, coincidió con el año meteorológico extremadamente caluroso y seco 2005, el cual causó en muchos de los pinos injertados una serie de anomalías, desde una cohorte de acículas de 2-8 cm de longitud frente a 12-15 cm en años normales hasta una ausencia total de acículas nuevas en muchos brotes, los cuales se secaron posteriormente durante el estío (Mutke *et al.*, 2006). El resultado de esta sequía fue una considerable reducción del peso medio de piña en 2005, casi la mitad comparado con el año anterior lluvioso y muy por debajo de años normales: de hecho, exceptuando las primeras cosechas post-plantación de cada banco, el peso medio de piña en cada cosecha invernal guardó una relación lineal directa con la precipitación del año forestal anterior ($r = 0,98$ para el peso medio de piña de los tres primeros bancos entre 2001-2005; Fig. 3). Por último, según los conteos en el Banco 4 (Fig. 2) y una estimación visual en los otros tres bancos, la muestra en árbol para la cosecha 2006/07 se asemeja en número de piña a la cosecha anterior, pero recuperando un tamaño medio de piña normal, con una muestra algo menor para 2007/08.

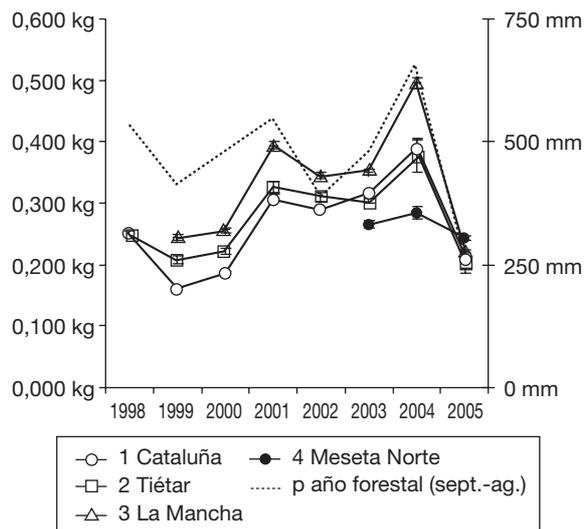


Figura 3. Variación interanual del peso medio de piña (\pm SE) de los cuatro bancos y de la precipitación acumulada de septiembre a agosto anterior a cada cosecha.

Modelos de producción individual

Respecto a la variable de tamaño del árbol, las diferencias entre las medias ajustadas de los clones de cada banco fueron altamente significativas, aportando entre el 14 y 30% de la variación fenotípica observada (proporción de las sumas de cuadrados) frente al 40-69% debido a las correlaciones espaciales, lo que resalta la heterogeneidad de las parcelas respecto al desarrollo de los árboles. De hecho, sin ajustar por las correlaciones entre vecinos, en dos de los bancos las diferencias entre genotipos ni siquiera se habrían estimado significativas por la fuerte variación entre ramets (que además no cumpliría la hipótesis de independencia), que tras extraer su componente espacial se redujo a una variación residual $1-R^2$ de 10-30% para los modelos ajustados (Tabla 1). El grado de determinación genética ajustado se situó para el tamaño del árbol en el 34% en tres de los bancos, en el Banco 2 en el 68% por la menor variación residual.

A su vez, el modelo de producción individual de piña alcanzó tras el ajuste por la covariable ambiental de tamaño y por las correlaciones entre vecinos unos R^2 de 81-92% en los cuatro bancos, frente a sólo 24-37% para el modelo sin ajustar (*i.e.* sesgado) en los Bancos 1-3 y un efecto clonal estimado no significativo en el Banco 4. Las diferencias ambientales en el tamaño de árbol fueron la fuente de variación más influyente (36-46%), por delante del factor clonal (22-32%) y las correlaciones espaciales (8-20%; Fig. 4). El grado de determinación genética H^2 de la producción individual de piña,

Tabla 1. Efecto del ajuste por la variación ambiental del tamaño (D_E) y por correlaciones espaciales (MA) sobre el coeficiente de determinación del modelo R^2 y sobre el grado de determinación genética H^2 para las variables de tamaño y de la producción de piña de los cuatro bancos clonales estudiados

Banco	Tamaño				Producción			
	1	2	3	4	1	2	3	4
Nº de observaciones	593	473	254	263	582	457	245	259
Nº de clones	90	86	63	73	90	86	60	73
R^2 sin ajustar	N.S.	28%	30%	N.S.	25%	24%	37%	N.S.
R^2 modelo ajustado	83%	90%	70%	79%	81%	92%	81%	83%
%SC D_E	—	—	—	—	45%	46%	36%	44%
%SC Clon	14%	28%	30%	27%	22%	26%	32%	31%
%SC MA	69%	62%	40%	52%	14%	20%	12%	8%
Nº de iteraciones	3	6	2	3	2	3	1	2
H^2 sin ajustar	N.S.	12%	9%	N.S.	11%	7%	18%	N.S.
H^2 ajustado por MA	34%	68%	34%	34%	—	—	—	—
H^2 ajustado por D_E	—	—	—	—	30%	37%	35%	38%
H^2 ajust. por D_E y MA	—	—	—	—	45%	73%	51%	51%

%SC: proporción de las sumas de cuadrado tipo I atribuidas a las diferentes fuentes de variación. i.e.: incremento del R^2 al introducir las en el orden dado en el modelo.

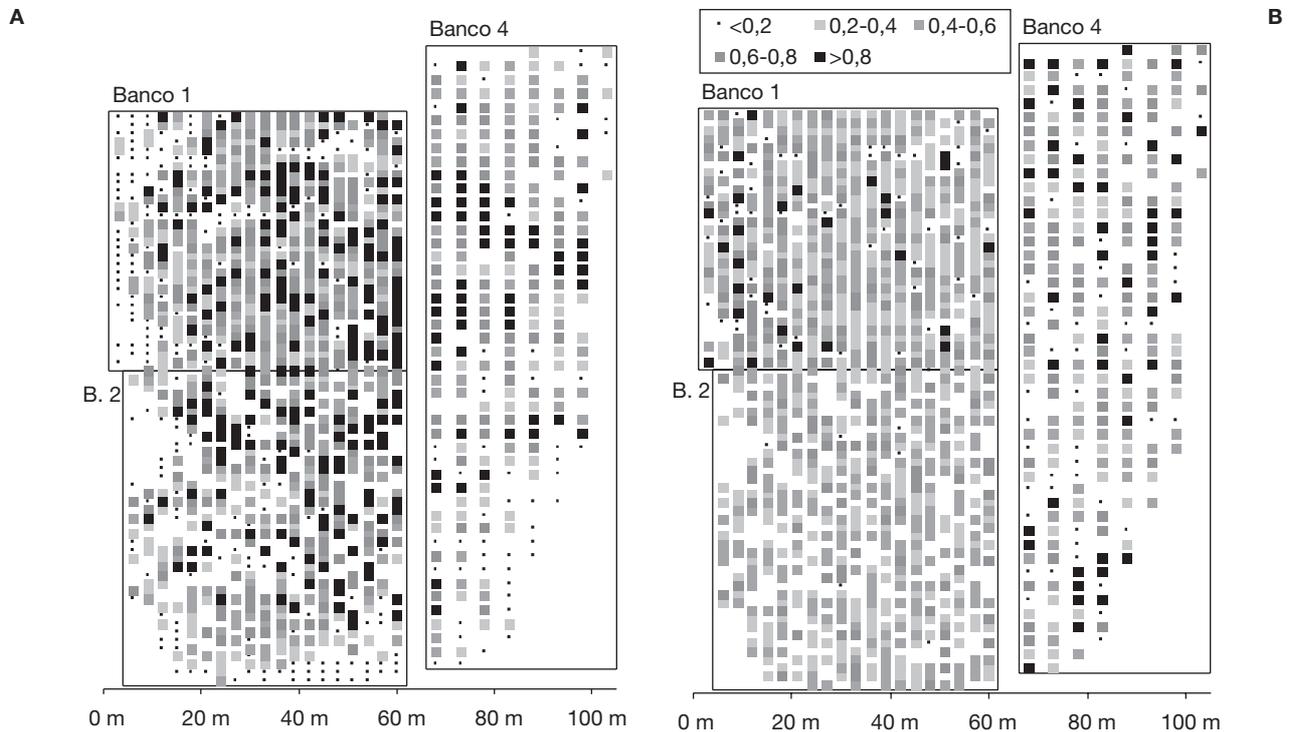


Figura 4. Representación espacial de los valores residuales de los modelos de producción individual de piña en los tres Bancos 1, 2 y 4 colindantes, estimando los valores clonales sin ajustar por la variación ambiental del tamaño del árbol o por su posición en la parcela, apreciándose zonas de muy baja producción (sobre todo en los bordes izquierdo e inferior colindantes con arbolado adulto y un efecto borde para la última fila (derecha) del Banco 1 que linda al camino central y tuvo un desarrollo sin competencia de este lado hasta plantarse el Banco 4 seis años más tarde (A), y de los modelos ajustados por ambas fuentes de variación ambiental (B), agrupados por percentiles de 20% del rango de los residuos de aquellos.

estimado como componente de la varianza, fue de 7-18% (en los tres primeros bancos) sin ajustar por tamaño y posición del árbol, de 30-38% (en los cuatro bancos) incluyendo en el modelo la covariable de tamaño y de 45-73% tras el ajuste espacial iterativo (Tabla 1).

A partir de los valores de mejora clonales calculados con el H^2 sin descontar la variación ambiental atribuida a las dos covariables, para la selección del 10% de clones más productivos de cada uno de los tres primeros bancos se estimaría una ganancia genética media tras la retransformación a escala real de 6-18% por encima de la de producción media en peso de piña, mientras que para la producción del árbol de tamaño medio de cada clon se esperarían una ganancia genética de 18-39% para la misma selección del 10% superior de los cuatro bancos, pa-

ra la producción ajustada por variación en tamaño y por correlaciones espaciales incluso 29-88% (Tabla 2).

Si para el establecimiento de futuros ensayos se excluyera de cada colección solamente la mitad peor clasificada de sus clones, la ganancia genética esperada respectiva en los cuatro bancos sería todavía de 9-20% para la producción ajustada por la covariable de tamaño (Fig. 5), de 14-45% para la producción ajustada por ambas fuentes de variación ambiental.

Correlación genética con el peso medio de piña

La correlación genética del peso medio ajustado de piña de cada clon, estimado para los cuatro bancos en

Tabla 2. Rango de los tres valores de mejora relativos por encima de la producción media en peso de piña de su banco clonal

Banco	Clon	Valor de mejora clonal de la producción de piña			Ortet	T.º municipal
		a	b	c		
B23PH1	CAT62	9%	27%	45%	B04-10	Dosrrius (peso medio de piña 193 g)
B23PH1	CAT22	9%	27%	43%	GE17-03	Torroella de Montgri
B23PH1	CAT69	6%	18%	29%	B13-05	Dosrrius
B23PH1	CAT15	6%	17%	27%	GE16-04	Llagostera
B23PH1	CAT55	6%	17%	26%	B03-10	Dosrrius
B23PH1	CAT21	5%	16%	25%	GE17-01	Torroella de Montgri
B23PH1	CAT59	5%	15%	24%	B04-06	Dosrrius
B23PH1	CAT70	5%	15%	24%	B13-06	Dosrrius
B23PH1	CAT36	5%	14%	23%	GE19-01	Fontcoberta
B23PH2	VTA85	8%	55%	139%	M02-06	Navas del Rey
B23PH2	VTA41	7%	43%	104%	M04-03	San Martín de Valdeiglesias
B23PH2	VTA22	7%	43%	103%	TO02-08	Almorox (peso medio de piña 238 g)
B23PH2	VTA51	6%	39%	91%	TO02-04	Almorox
B23PH2	VTA68	5%	35%	80%	M05-06	San Martín de Valdeiglesias
B23PH2	VTA4	5%	33%	77%	AV08-05	Hoyo de Pinares
B23PH2	VTA65	5%	31%	71%	M01-09	Navas del Rey
B23PH2	VTA90	5%	29%	65%	AV12-06	Hoyo de Pinares
B23PH2	VTA39	4%	27%	61%	M03-08	S. Martín de V. (peso piña 180 g)
B23PH3	LM29	21%	47%	75%	CU08-11	El Prosenicio
B23PH3	LM18	21%	45%	72%	AB03-12	Tarazona de la Mancha
B23PH3	LM57	18%	40%	63%	CU09-07	Casas de Haro
B23PH3	LM56	18%	38%	59%	CU09-13	Casas de Haro
B23PH3	LM65	15%	32%	50%	CU04-13	Casasimarro
B23PH3	LM63	15%	32%	50%	CU06-10	El Picazo
B23PH4	MN30	5%	65%	99%	VA-CR47-30	Camporredondo (peso piña 182 g)
B23PH4	MN71	5%	57%	87%	VA-TO68-71	Tordesillas
B23PH4	MN61	4%	40%	60%	VA-TO68-61	Tordesillas
B23PH4	MN73	3%	32%	48%	VA-TO68-73	Tordesillas
B23PH4	MN48	2%	25%	39%	VA-IC32-48	Iscar
B23PH4	MN121	2%	25%	38%	VA-IC30-121	Iscar
B23PH4	MN98	2%	22%	33%	VA-QO110-98	Quintanilla de Onésimo

a: sin ajustar por diferencias en tamaño o por posición. b: ajustado sólo para diferencias ambientales de tamaño. c: ajustado para tamaño y posición) para el 10% de clones más productivos de cada uno de los cuatro bancos de *Pinus pinea*, con código de identificación y localización del ortet. Se indican 4 clones con un reducido tamaño medio ajustado de piña (Fig. 6).

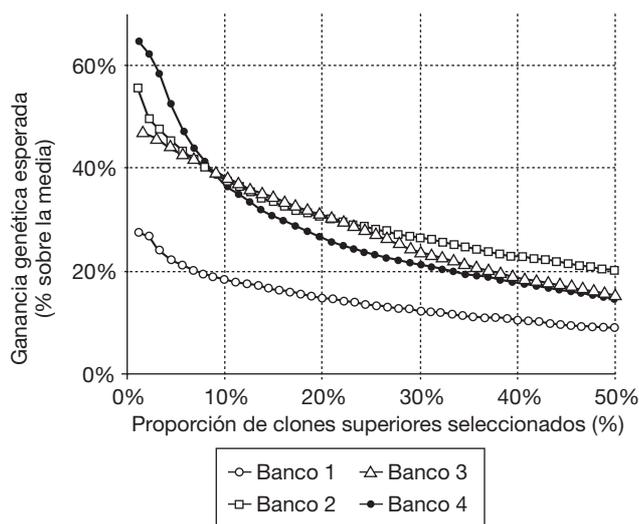


Figura 5. Ganancia genética esperada en tanto por cien de la producción media en peso de piña, ajustada al árbol de tamaño medio del clon, en dependencia de la proporción de clones retenidos en la selección.

un modelo conjunto (R^2 0,59; H^2 10% frente al 41% atribuido al efecto principal del año de cosecha), con el valor de mejora clonal de productividad ajustada fue positiva (Fig. 6): en los tres primeros bancos r 0,33-

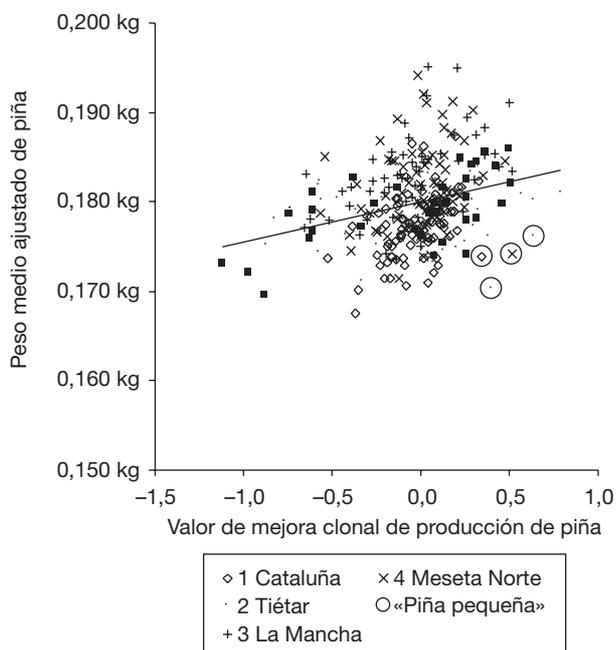


Figura 6. Relación entre el valor de mejora clonal para la producción individual de piña de cada clon y el peso medio de su piña (correlación genética r 0,28). Se resaltan con círculos cuatro clones que aún siendo de los más productivos de su respectivo banco, tienen piñas más pequeñas que la media (Tabla 2).

0,47, en el cuarto menor, r 0,18, al basarse el valor de mejora clonal no sólo en datos reales de piña cosechada, sino en parte en conteos de piña inmadura con peso medio fijo asignado. En muestras anuales para extraer el piñón, el peso de la piña mostró también correlaciones fenotípicas positivas con el peso medio de su piñón (r 0,7-0,9) y el rendimiento proporcional en piñón (r 0,5-0,6; datos no incluidos).

Discusión

Los variación anual de la producción de piña muestra la fuerte vecería característica en especies leñosas forestales (Koenig y Knops, 1998). En este caso, la variación interanual del esfuerzo reproductor está claramente sincronizada entre los cuatro bancos (Fig. 2), presumiblemente en relación con las condiciones meteorológicas durante la inducción y el desarrollo de cada cohorte de estróbilos (Mutke *et al.*, 2003a; Mutke *et al.*, 2005b). Esta hipótesis de una vecería pasiva o exógena por limitaciones del medio o escasez de recursos, normalmente correlacionada entre años con variables meteorológicas, más que un ciclo endógeno como hipotética estrategia ecológico-evolutiva (*resource matching, wind pollination efficiency, predator swamping, disperser attraction, etc.*), tópico ampliamente tratado en la ecología teórica (Foster, 1986; Isagi *et al.*, 1997; Herrera *et al.*, 1998; Kelly *et al.*, 2001; Obeso, 2002), se ve reforzada en este caso por la concordancia elevada del patrón de vecería con otro banco clonal de la especie, situado en otra cuenca hidrográfica a más de 130 km de distancia y casi 900 m de altitud (Mutke *et al.*, 2005a). En muchas especies policárpicas se ha descrito una vecería sincronizada a escala regional e incluso continental, por factores meteorológicos (Forcella, 1981; Koenig y Knops, 1998; Schaubert *et al.*, 2002).

Todo parece indicar que los ensayos injertados se ven afectados por los mismos factores causantes de la vecería observada en los pinares de piñonero en el interior de la Península (Mutke *et al.*, 2005b), vecería que contrasta con la producción regular y a nivel muy superior en los pinares portugueses bajo un clima oceánico más favorable y menos errático entre años (M.A.V. Carvalho, com. pers.). Para las poblaciones más continentales de la especie, se han señalado como causas directas de cosechas malas o nulas tanto los daños por heladas extremas o tardías como el déficit hídrico o temperaturas excesivas en ciertos momentos claves del

desarrollo trienal de la piña, que junto con la autocorrelación negativa con cosechas anteriores pueden llegar a explicar hasta un 75% de la variación interanual a escala regional (Mutke *et al.*, 2005a, b). En este contexto, para las series de producción aún muy cortas y no estacionarias de los cuatro bancos estudiados se cuenta de momento solamente con evidencias puntuales como que la cosecha excepcional de 1998 se corresponde con la antesis en la primavera más húmeda de la serie (1996: 290 mm entre enero y mayo) y la mínima en 2001 con la primavera seca de 1999 (120 mm ene-mayo), lo que concordaría con una de las principales variables pluviométricas encontradas en aquel trabajo. También se observa una relación muy fuerte del peso medio de piña con la precipitación del último año forestal de su desarrollo (r 0,98; Fig. 7), lo que parece indicar cierto potencial de aumentarlo por la aplicación de riegos.

Si los fallos de cosecha como 2001 ó 2004 (Fig. 2) persistiesen, implicarían una reducción considerable de la producción promedia y una entrada en producción más lenta de las parcelas desde el momento del injerto que las previsiones anteriores más optimistas de las perspectivas para este cultivo leñoso en tierras agrarias de secano (Mutke *et al.*, 2000). Éstas se basaron en series de datos de injertos realizados en monte sobre repoblaciones, es decir, sobre patrones de mayor edad y tamaño en el momento del injerto que inducen un desarrollo de la copa más rápido que a partir de plántones injertados a corta edad en vivero. También los datos de otros ensayos clonales plantados con injertos realizados en vivero indican que una cosecha de más de 3 kg de piña por pie es la excepción durante los quin-

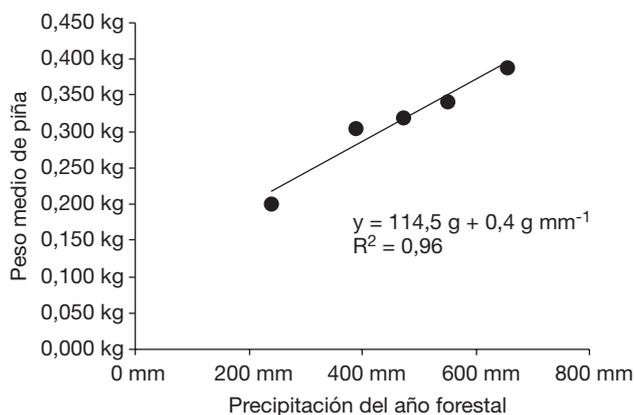


Figura 7. Dependencia del peso medio de piña en los tres bancos clonales más antiguos de Puerta de Hierro de la lluvia acumulada entre septiembre y agosto del último año de su desarrollo.

ce primeros años y que el aumento de la producción con la edad es atenuado por su fuerte variación interanual y por el desigual desarrollo vegetativo de los árboles (Castaño *et al.*, 2004; Mutke *et al.*, 2005a), por mucho que los mejores árboles de Puerta de Hierro rindan en los años buenos cosechas de 12-15 kg.

Conscientemente no se han incluido en este trabajo los valores clonales o rangos obtenidos por un análisis según el diseño original de cada ensayo por bloques aleatorizados y sin ajustar por las correlaciones ambientales para compararlos con aquellos resultado del modelo ajustado, como es habitual en otros trabajos de enfoque más metodológico (Costa-Silva *et al.*, 2001; Hamann *et al.*, 2002; Dutkowski *et al.*, 2002; Zas, 2006): el primero de estos análisis, denominado modelo normal, estándar o clásico, no sería solamente más impreciso por una mayor variación residual no explicada, sino simplemente incorrecto al violar los hipótesis de base de normalidad, homocedasticidad e independencia de los residuos, incluida la falta de autocorrelación. De hecho, si se mantuviese en el modelo el efecto aditivo de los bloques iniciales, se asumiría un modelo de calidad de sitio «escalonado» con una media local estacionaria a lo largo de cada bloque y como únicas diferencias espaciales relevantes aquellas entre estas medias ajustadas para los bloques, atribuyendo toda desviación individual de las mismas al genotipo o la interacción genotipo por bloque. En su caso, incluso se estaría convirtiendo un gradiente continuo del terreno a lo largo de bloques colindantes en *fallas* (discontinuidades) del modelo por ajustar el valor de árboles vecinos contra diferentes supuestas medias locales, de interpretación harto difícil.

La magnitud de los parámetros genéticos obtenidos y su correlación entre la productividad en cantidad y el tamaño medio de la piña, igual que su relevancia menor frente a una predominancia de la plasticidad fenotípica como respuesta a variaciones ambientales, son similares a los resultados de otros ensayos clonales de la especie (Mutke, 2005; Mutke *et al.*, 2005a). También la dependencia del peso medio de la piña de la precipitación anual coincide con observaciones en otras tres parcelas injertadas del interior peninsular donde el peso medio de piña también aumenta en 0,3-0,4 g por mm de lluvia adicional (r 0,8-0,9; Mutke *et al.*, 2005a; J. Gordo, datos sin publicar).

Por otra parte, las correlaciones positivas del peso de piña con su rendimiento en piñón y con el peso medio de éste fueron similares o mayores a los encontrados en muestreos anuales del banco B23MN1 de Quin-

tanilla (r 0,4-0,9 con el peso medio de piñón, r 0,3-0,5 con el rendimiento en piñón; datos sin publicar). En aquel banco, se estimaron unas correlaciones genéticas positivas débiles aunque significativas entre el valor de mejora en productividad de piña de un clon, el tamaño medio de su piña, su rendimiento proporcional en piñón y el tamaño de éste, siendo los últimos tres unos importantes parámetros de la calidad del producto. Esto indica que una selección genética en base a la productividad en cantidad no parece estar reñida con ganancias en calidad, siendo factibles criterios de selección combinados (Mutke *et al.*, 2005a), por ejemplo excluyendo de la selección de clones más productivos aquellos de un peso medio de piña muy por debajo de la media de su banco (Fig. 6, Tabla 2).

Por otra parte, los valores genéticos obtenidos para cada clon se deben tomar con cautela por corresponder a unas condiciones locales concretas, como pone de manifiesto una comparación de los valores de mejora estimados independientemente en diferentes sitios de ensayo para aquellos 38 clones del Banco 4 de Puerta de Hierro presentes también en dos bancos clonales del Programa de Mejora de la Junta de Castilla y León en la provincia de Valladolid (Mutke, 2005). Las interacciones de genotipo por sitio provocan una casi perfecta ortogonalidad (r 0,04) entre los valores clonales estimados en el Banco 4 de Puerta de Hierro, situado en la vega del río Manzanares en Madrid a 600 m de altitud en un clima mediterráneo genuino, y en el banco B23MN1, localizado a casi 900 m sobre regosol de un páramo calizo en Quintanilla de Onésimo. Los valores clonales estimados en el tercer banco, en condiciones ambientales intermedias en la vega del río Duero en Tordesillas a 670 m de altitud, guardaron débiles correlaciones positivas con los de cada uno de los dos bancos anteriores (r 0,22 y 0,24). Estos resultados indican la necesidad de ensayar en futuros ensayos multi-localidad una colección amplia de clones candidatos. Como además los resultados aquí presentados se basan en series de producción aún cortas y no estacionarias (especialmente en el caso del Banco 4 más reciente), servirán más para depurar aquellos clones manifiestamente por debajo de la media de cada colección que para restringir la selección a un número reducido de los clones aparentemente más productivos.

Pero aparte de la incertidumbre del potencial de ganancia genética, parece evidente que no tendría sentido insistir en la mejora genética si no fuese acompañada en paralelo por una puesta a punto de las técnicas de cultivo. Más allá de los requerimientos básicos de

cualquier cultivo leñoso —producción de plántones de primera calidad, preparación del terreno, control de la vegetación competidora y de plagas del árbol y del producto—, las cuestiones pendientes van desde una caracterización de las clases de territorio aptas para las plantaciones injertadas de carácter comercial, la definición del espaciamiento correcto para evitar efectos de sombreo que desencadenen el desarrollo de ramas dominadas sin floración femenina (Mutke *et al.*, 2005c), la aplicación de podas de aclareo para equilibrar el interior de la copa y evitar precisamente estas ramas de sombra, hasta la necesidad de ensayar fertilizaciones para garantizar el estado nutricional óptimo del arbolado, influyendo todas ellas muy posiblemente en la moderación del carácter vecero (Baldini, 1986). A escala experimental cabe plantearse incluso el riego, aunque como remarcan Castaño *et al.* (2004) su aplicación encarecería en demasía una explotación que en tierras de regadío difícilmente podrá competir con otros cultivos o con usos de suelo más rentables. De hecho, todos los programas de mejora mencionados de la especie han dirigido sus esfuerzos hacia la definición de esta fruticultura del piñonero en terrenos agrícolas en secano, descartando tanto el regadío como, por el otro extremo, la sustitución de masas forestales por injertos, dada la multifuncionalidad de aquéllas y la escasa rentabilidad que de éstos cabría esperar en terrenos de vocación meramente forestal.

El siguiente paso en el camino de la domesticación de este pino frutal, al menos para la colección de la Meseta Norte contrastada ya en tres sitios de ensayo, será la inclusión de aquellos clones más interesantes en el Registro Nacional de Materiales de Base para obtención de material forestal de reproducción vegetativo de la categoría controlada, tras su previa caracterización por marcadores que permitan su identificación distintiva, requisito exigido por el RD 289/2003 en su Anexo IV.3.a.

Agradecimientos

Los bancos analizados forman parte del programa de mejora genética desarrollado por la Dirección General para la Biodiversidad. Los autores agradecen la dedicación del personal del Centro Nacional de Mejora Genética Forestal Puerta de Hierro encargado de la gestión de los bancos clonales. La contribución de SMR se financió por el proyecto CPE03-001-C5 del Plan Estratégico del INIA. Lo comentarios y sugerencias

cias de dos revisores han ayudado a mejorar el trabajo considerablemente.

Referencias bibliográficas

- ABELLANAS B., OLIET J.A., CUADROS S., NAVARRO R., BUTLER I., MONTEAGUDO F.J., BASTIDA F., LÓPEZ J., 1997. Selección clonal de *Pinus pinea* L. para la producción de piña: diseño preliminar de un método de selección. I Reunión del Grupo de Mejora Genética Forestal, Madrid 1996. Cuad Soc Esp Cien For 5, 157-168.
- ABELLANAS B., BUTLER I., MONTEAGUDO F.J., 2000. Estudio de la rentabilidad económica de una parcela de injertos de pino piñonero a los nueve años de su instalación. Actas (II) del Primer Simposio del Pino Piñonero (*Pinus pinea* L.), Valladolid, pp. 101-110.
- ANEKONDA T.S., LIBBY W.J., 1996. Effectiveness of nearest-neighbor data adjustment in a clonal test of redwood. *Silvae Genet* 45(1), 46-51.
- BALDINI E., 1986. *Arboricoltura generale*. Ed Clueb, Bologna.
- BARTLETT M.S., 1978. Nearest Neighbour models in the analysis of field experiments. *J R Statist Soc B* 40(2), 147-174.
- CALAMA R., MONTERO G., 2007. Cone and seed production from stone pine (*Pinus pinea* L.) stands in Central Range (Spain). *Eur J Forest Res* 126(1), 23-35.
- CASTAÑO J.R., OLIET M.E., ABELLANAS B., BUTLER I., COSANO I., LUENGO J., GARCÍA J., CANDELA J.A., 2004. Puesta en valor de los recursos forestales mediterráneos: el injerto de pino piñonero (*Pinus pinea* L.). *Manuales de restauración forestal* 9, Junta de Andalucía, Sevilla. 248 pp.
- CATALAN G., 1990. Plantaciones de *Pinus pinea* en zonas calizas para producción precoz de piñón. *Ecología* 4, 105-120.
- 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.
- DUTKOWSKI G.W., COSTA-SILVA J., GILMOUR A.R., LÓPEZ G.A., 2002. Spatial analysis methods for forest genetic trials. *Can J For Res* 32, 2201-2214.
- ESCRICH J., 2001. Estudio sobre la floración de los injertos de *Pinus pinea* sobre *Pinus halepensis* en la parcela «Peña de Águila» (Castellón). TFC EUITF-UPM, Madrid (sin publicar).
- FLEWELLING J.W., PIENAAR L.V., 1981. Multiplicative Regression with Lognormal Errors. *Forest Sci* 27(2), 281-289.
- FORCELLA F., 1981. Ovulate cone production in pinyon: negative exponential relationship with late summer temperature. *Ecology* 62(2), 488-491.
- FOSTER S.A., 1986. On the adaptative value of large seeds for tropical moist forest trees: a review and synthesis. *Bot Rev* 52(3), 260-299.
- GORDO J., 1998. Programa de mejora genética de *Pinus pinea* L. en Castilla y León. *Montes* 52, 71-84.
- GORDO J., MUTKE S., GIL L., 2000. La mejora genética de *Pinus pinea* L. en Castilla y León. Actas (II) del Primer Simposio del Pino Piñonero (*Pinus pinea* L.) Valladolid. pp. 21-32.
- HAMANN A., NAMKOONG G., KOSHY M.P., 2002. Improving Precision of Breeding Values by Removing Spatially Autocorrelated Variation in Forestry Field Experiments. *Silvae Genetica* 51(5-6), 210-215.
- HERRERA C.M., JORDANO P., GUITIÁN J., TRAVESET A., 1998. Annual variability in seed production by woody plants and the masting concept: reassessment of principles and relationship to pollination and seed dispersal. *Am Nat* 152(4), 576-594.
- HODGE G.R., WHITE T.L., 1992. Concepts of selection and gain prediction (Chap. 5). En: Fins L., Friedman S.T., Brotschol J.V. (eds): *Handbook of Quantitative Forest Genetics*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. pp. 140-194.
- IGLESIAS S., 1997. Programa de Mejora Genética de *Pinus pinea*. I Reunión del Grupo de Mejora Genética Forestal, Madrid 1996, Cuad Soc Esp Cien For 5, 217-224.
- ISAGI Y., SUGIMURA K., SUMIDA A., ITO H., 1997. How does masting happen and synchronize? *J Theor Biol* 187, 231-239.
- JOYCE D., FORD R., FUY 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., HART D.E., ALLEN R.B., 2001. Evaluating the wind-pollination benefits of mast seeding. *Ecology* 82(1), 117-126.
- KJAER E.D., WELLENDORF H., 1997. Variation in Flowering and Reproductive Success in a Danish *Picea abies* (Karst.) Seed Orchard. *Forest Genet* 4(4), 181-188.
- KOENIG W.D., KNOPS J.M.H., 1998. Scale of mast-seeding and tree-ring growth. *Nature* 396, 225-226.
- LOO-DINKINS J., 1992. Field Test Design. En: Fins L., Friedman S.T., Brotschol J.V. (eds), *Handbook of quantitative forest genetics*, Forestry Sciences 39, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. pp. 96-139.
- MUTKE S., 2005. Modelización de la arquitectura de copa y de la producción de piñón en plantaciones clonales de *Pinus pinea* L. Tesis Doctoral. Univ Politécnica de Madrid.
- MUTKE S., DÍAZ-BALTEIRO L., GORDO J., 2000. Análisis comparativo de la rentabilidad comercial privada de plantaciones de *Pinus pinea* L. en tierras agrarias de la provincia de Valladolid. *Invest Agrar: Sist Recur For* 9(2), 269-303.
- MUTKE S., GORDO J., CLIMENT J., GIL L., 2003a. Shoot Growth and Phenology Modelling of Grafted Stone Pine (*Pinus pinea* L.) in Inner Spain. *Ann For Sci* 60(6), 527-537.
- MUTKE S., SADA B., IGLESIAS S., GIL L., 2003b. Evaluación de la producción individual de piña en un banco clonal de pino piñonero (*Pinus pinea* L.) en Madrid. *Invest Agrar: Sist Recur For* 12(1), 149-157.

- 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., GIL L., 2005b. Variability of Mediterranean Stone pine cone yield: yield loss as response to climate change. *Agr Forest Meteorol* 132(3/4), 263-272.
- MUTKE S., SIEVÄNEN R., NIKINMAA E., PERTTUNEN J., GIL L., 2005c. Crown architecture of grafted Stone pine (*Pinus pinea* L.): shoot growth and bud differentiation. *Trees* 19(1), 15-25.
- MUTKE S., GORDO J., GIL L., 2006. Pérdida de producción de piña en los pinares de piñonero como consecuencia del cambio climático. *Foresta* 32, 34-38.
- OBESO J.R., 2002. The cost of reproduction in plants. *New Phytol* 155, 321-348.
- PRADA M.A., GORDO J., DE MIGUEL J., MUTKE S., CATALAN G., IGLESIAS S., GIL L., 1997. Las regiones de procedencia de *Pinus pinea* L. en España. Organismo Autónomo de Parques Nacionales, MAPA, Madrid.
- SCHAUBER E.M., KELLY D., TURCHIN P., SIMON C., LEE W.G., ALLEN R.B., PAYTON I.J., WILSON P.R., COWAN P.H.E., BROCKIE R.E., 2002. Masting by eighteen New Zealand plant species: the role of temperature as a synchronize cues. *Ecology* 83(5), 1214-1225.
- STATSOFT, 2006. Electronic Statistics Textbook. Tulsa. Disponible en <http://www.statsoft.com/textbook/stathome.html> [consulta 2 de enero de 2007].
- VAN VLECK L.D., 1999. Implications of cloning for breed improvement strategies: Are traditional methods of animal improvement obsolete? *J Anim. Sci* 77, Suppl. 2/J. Dairy Sci 82, Suppl. 2, 111-121.
- WILKINSON G.N., ECKERT S.R., HANCOCK T.W., MAYO O., 1983. Nearest Neighbour (NN) Analysis of Field Experiments. *J R Statist Soc B* 45(2), 151-211.
- ZAS R., 2006. Iterative kriging for removing spatial autocorrelation in analysis of forest genetic trials. *Tree Genet Genomes* 2(4), 177-185.