



6º CONGRESO FORESTAL ESPAÑOL

6CFE01-192

Montes: Servicios y desarrollo rural
10-14 junio 2013
Vitoria-Gasteiz



Edita: Sociedad Española de Ciencias Forestales
Vitoria-Gasteiz, 10-14 junio de 2013
ISBN: 978-84-937964-9-5
© Sociedad Española de Ciencias Forestales

Ecología evolutiva de la reproducción en dos pinos mediterráneos: *Pinus pinaster* y *Pinus halepensis*

SANTOS DEL BLANCO, L.^{1,2}, CHAMBEL, R.¹, NOTIVOL, E.³, ALÍA, R.^{1,2} y CLIMENT, J.^{1,2}

¹ Departamento de Ecología y Genética Forestal, INIA-CIFOR,

² Instituto Universitario de Gestión Forestal Sostenible Uva-INIA

³ Unidad de Recursos Forestales, Centro de Investigación y Tecnología Alimentaria de Aragón

Resumen

La adaptación de los árboles a su entorno está ligada a una adecuada programación de la reproducción, que a su vez está interrelacionada con el crecimiento y mantenimiento. Los ensayos genéticos forestales permiten testar las hipótesis de diferenciación y plasticidad para caracteres adaptativos tan relevantes como el tamaño umbral de reproducción y la alometría de la reproducción. Los resultados de varios ensayos de *Pinus pinaster* y *P. halepensis* en condiciones ambientales contrastadas corroboran una diferenciación entre procedencias y la existencia de variabilidad genética para caracteres reproductivos en ambas especies. En general, los ambientes de origen con un alto grado de continentalidad se relacionaron con una reproducción femenina precoz y más intensa en relación al tamaño. A su vez, unas condiciones más limitantes del ambiente de ensayo también tendieron a acelerar la reproducción. En *P. pinaster*, además, encontramos marcadas diferencias en la asignación sexual entre procedencias. Estos resultados demuestran compromisos entre crecimiento y reproducción, constatados a nivel genético mediante correlaciones genéticas negativas y a nivel fisiológico mediante experimentos de retirada de conos. Esta información es clave para entender la adaptación local y orientar el uso y conservación de los recursos genéticos de ambas especies.

Palabras clave

Genética forestal, diversidad genética, asignación reproductiva, adaptación local, caracteres de historia vital.

1. Introducción

Los caracteres de historia vital son aquellos que definen los patrones de desarrollo en cuanto a crecimiento, reproducción y supervivencia de un organismo (ROFF 1992). Estos caracteres están estrechamente ligados a la adaptación de los organismos al medio, principal materia de estudio de la ecología evolutiva y de gran relevancia en la gestión forestal sostenible. En el caso de especies de árboles forestales, existe un patrón general de ciclo vital definido por altas tasas de mortalidad juvenil, edad de reproducción tardía y alta longevidad, pero dentro de este patrón, existe un amplio abanico de variaciones íntimamente ligado con el ambiente (THOMAS 2011).

Los pinos mediterráneos, y especialmente *Pinus halepensis* Mill. y *P. pinaster* Ait., constituyen un modelo de estudio muy adecuado tanto desde puntos de vista teóricos como aplicados, de cara a conocer los procesos de adaptación al medio, pasados y futuros, de las especies forestales en España (LEV-YADUN & SEDEROFF 2000). Ello

se debe a una serie de características de la biología de estas especies (NE'EMAN et al. 2004, 2011): edad temprana de reproducción, que permite evaluar caracteres reproductivos de forma relativamente precoz; asignación reproductiva elevada, que facilita la detección de costes de reproducción; escasa variabilidad interanual de la reproducción en comparación con otras especies más veceras, lo que posibilita hacer seguimientos con series de datos más continuas y con mejores propiedades estadísticas; mantenimiento variable de los conos femeninos cerrados (serotinia), lo que posibilita la reconstrucción de la reproducción en temporadas pasadas; separación entre reproducción masculina (estróbilos productores de polen) y femenina (conos o estróbilos), lo que hace posible testar hipótesis específicas respecto al papel de la reproducción masculina o femenina en estas especies; reproducción obligatoria por semillas, y no vegetativa, lo que facilita la asociación entre partes del árbol y funciones, e incrementando el valor adaptativo de la reproducción sexual; arquitectura de copa simple y por último, baja longevidad en comparación con otras especies forestales, mejorando las correlaciones entre la inversión reproductiva real a lo largo de toda la vida de un individuo y la estimada en una serie menor de años.

También son destacables las características ecológicas de estas especies, como su amplio nicho ecológico, sobre todo en *P. pinaster* (FADY 2012), que se traduce en un amplio rango de distribución y la posibilidad de testar la relación entre caracteres fenotípicos y ambientales. Otro factor importante de la ecología de estas especies es su relación con regímenes de perturbaciones, específicamente incendios forestales, que han dejado su impronta en adaptaciones como el espesor de corteza o la serotinia (KEELEY 2012).

Por último, la gran superficie ocupada por estas especies en España tanto de forma natural como por reforestación, pone de manifiesto su importancia ecológica. Estas masas, sin embargo, se ven afectadas por incendios forestales cada vez más virulentos y frecuentes lo que precisamente ha motivado varios estudios científicos sobre la ecología reproductiva de *P. halepensis* (DE LAS HERAS et al. 2007, ESPELTA et al. 2008, GONZALEZ-OCHOA et al. 2004, IRAIMA y ESPELTA 2004, MOYA et al. 2007, ORTIZ et al. 2011, VERKAIK y ESPELTA 2006). Desde el punto de vista de la gestión forestal, se pretenden conocer los tratamientos selvícolas y condiciones en las que se produce una mayor cantidad de piñas de forma más precoz. De esta forma, asumiendo que una gran proporción de piñas en edades jóvenes son serótinas, se construye un banco de semillas aéreo suficiente para garantizar la regeneración post-incendio en caso de corto periodo de recurrencia del fuego. Las principales conclusiones de estos estudios son que las condiciones que aceleran el crecimiento de los árboles como clareos o podas (DE LAS HERAS et al. 2007, MOYA et al. 2007), fertilización artificial o alta calidad de estación (MOYA et al. 2007, ORTIZ et al. 2011), aceleran también la producción de piñas. Sin embargo, una producción de piñas mayor por árbol en masas poco densas, puede verse compensada por un mayor número de pies en masas más densas (MATYAS & VARGA 2000).

A pesar del indudable valor para la gestión forestal proporcionado por los citados estudios, su aportación al campo de la ecología se ve limitado por varios factores. En primer lugar, se considera la producción de piñas en valor absoluto por árbol o por superficie independientemente del tamaño del árbol. Así los árboles de mayor tamaño son los que normalmente producen más piñas, sin embargo la producción de piñas por unidad

de biomasa es mayor en árboles pequeños (ORTIZ et al. 2011). El segundo problema se da en estudios que comparan diferentes procedencias de regeneración natural. En este caso, no es posible discriminar entre causas genéticas y/o ambientales que expliquen las correlaciones de la reproducción con variables climáticas. Para conocer de forma sistemática si existe variación genética entre procedencias en caracteres reproductivos, una muestra representativa de árboles de las procedencias a comparar deben crecer en condiciones ambientales lo más homogéneas posible.

Los ensayos genéticos forestales de ambiente común (*common gardens*) cumplen precisamente la función de proporcionar condiciones ambientales homogéneas, bajo las que se comparan entradas genéticas que pueden ser de rango poblacional (ensayo de procedencias), familiar (ensayo de progenies) o individual (ensayo clonal). Estos ensayos pueden llevarse a cabo en condiciones de campo o de invernadero. Los ensayos de progenies, además, permiten el cálculo de parámetros de genética cuantitativa que describan la arquitectura y grado de determinación genéticos de los caracteres estudiados.

Los caracteres más comúnmente estudiados en pinos mediterráneos en ensayos de ambiente común han sido por un lado el crecimiento (ALÍA et al. 1995, CHAMBEL et al. 2007) y por otro, caracteres fisiológicos de valor adaptativo, como la resistencia al frío (CLIMENT et al. 2009), a la sequía (ARANDA et al. 2010, VOLTAS et al. 2008) o fenología (CODESIDO y FERNANDEZ-LOPEZ 2009). Desde un punto de vista evolutivo, un carácter se considera adaptativo si tiene una influencia positiva en el número de descendientes producidos por un organismo. De ello se deriva la gran importancia de cuantificar también los caracteres reproductivos, situados de esta forma en un nivel jerárquico superior de relevancia.

La evidencia empírica sobre la estrecha relación entre condiciones ambientales naturales o influidas por el hombre y caracteres reproductivos es abundante en numerosos tipos de organismos (ROFF 1992, STEARNS 1992). Los pinos mediterráneos *P. pinaster* y *P. halepensis*, no parecen ser una excepción, y varios trabajos describen caracteres reproductivos de historia vital en ambas especies (CLIMENT et al. 2008, SANTOS-DEL-BLANCO et al. 2010, 2012, TAPIAS et al. 2004).

2. Objetivos

Los objetivos del presente trabajo son testar las hipótesis básicas de la teoría de historia vital aplicadas al caso de especies mediterráneas forestales como son *P. pinaster* y *P. halepensis* y hacer una lectura práctica de los resultados de cara a la gestión forestal. En concreto, pretendemos (1) cuantificar la diferenciación entre procedencias para caracteres de historia vital relacionados con la reproducción (tamaño umbral de reproducción, alometría reproductiva, esfuerzo reproductor), (2) comprobar la relación entre los citados caracteres y variables ambientales en términos de variación, (3) cuantificar la existencia de variación genética aditiva dentro de procedencias para caracteres de historia vital mediante herramientas de genética cuantitativa y (4) estudiar patrones de compensación (*tradeoffs*) entre caracteres de historia vital reproductivos y caracteres de crecimiento vegetativo

3. Metodología

3.1 Ensayos de campo

Para *Pinus halepensis* utilizamos un ensayo de procedencias y otro de procedencias-progenies. El ensayo de procedencias fue instalado en 1997, estando replicado en seis localidades, dos de las cuales se incluyen en este trabajo (Valdeolmos, Madrid –P24OLM- y Rincón de Ademuz, Valencia-P24ADE-). En ellos están representadas 52 procedencias nativas de la especie a lo largo de todo su rango de distribución en España continental, Islas Baleares, Italia, Francia, Túnez y Grecia. (ver CLIMENT et al. 2008 para más detalles). Los sitios elegidos presentan condiciones ambientales contrastadas. El sitio de ensayo OLM tiene veranos cálidos e inviernos suaves, siendo el suelo arenoso y profundo. Por el contrario, en ADE los inviernos son fríos y el suelo es rocoso y poco profundo. Debido a la combinación de factores climáticos y edáficos, el sitio de ensayo de ADE es mucho más limitante para el crecimiento vegetativo que OLM.

El ensayo de procedencias-progenies fue instalado en 1995, estando replicado en dos localidades, ambas incluidas en este trabajo (Megeces, Valladolid —F24MEG—, y Montañana, Zaragoza —F24MON—). En ellos están representadas 148 familias de polinización abierta de 32 procedencias repartidas por el rango de distribución de la especie en la Península Ibérica e Islas Baleares. Aquí también existen diferencias entre ambos sitios: F24MEG está situado en un suelo calizo poco profundo y en ligera pendiente, mientras que F24MON está situado en un valle aluvial fértil y con disponibilidad hídrica durante el verano (ver SANTOS-DEL-BLANCO et al. 2010 para más detalles). Adicionalmente tanto en el ensayo de procedencias como en el de procedencias-progenies, se incluyeron progenies de tres rodales de origen desconocido plantados en la provincia de Valladolid que no han sido considerados en el presente trabajo.

Para *Pinus pinaster* hicimos uso de un ensayo de procedencias-progenies instalado en 2005 y replicado en cinco sitios de ensayo, utilizando uno de ellos en este trabajo (A Merca, Orense –F26MER). El ensayo contiene 194 familias de polinización abierta de 23 procedencias naturales distribuidas sobre gran parte del rango de la especie, incluyendo Península Ibérica Atlántica, Francia Atlántica, Córcega, España Mediterránea y Marruecos. Las condiciones ambientales del ensayo se consideran intermedias respecto al nicho ecológico de la especie, pues se sitúa en una zona de transición entre clima Mediterráneo y Atlántico (ver SANTOS-DEL-BLANCO et al. 2012 para más detalles). Todos los ensayos utilizados en este trabajo pertenecen a la red nacional de ensayos genéticos forestales GENFORED.

3.2 Toma de datos

Se tomaron datos de variables representativas del crecimiento vegetativo (altura total, diámetro normal) y reproductivas en los diferentes ensayos de campo a edades que variaron entre los 5 y los 15 años (Tabla 1). La altura total se midió con pértiga telescópica y el diámetro normal con forcípula. Dependiendo del ensayo, se discriminaron las piñas por cohortes en función de su tamaño y color: los estróbilos

femeninos formados en la primavera del año en curso son de color rojo y de pequeño tamaño (aprox. 1 cm), al comienzo de la primavera siguiente aumentan su tamaño y toman un color verde (aprox 2-3 cm) y al final de la segunda primavera han completado su desarrollo final pero conservan el color verde, que perderán poco a poco para ser color marrón brillante al comienzo de la tercera primavera. A partir de entonces, las zonas de las piñas más expuestas al sol irán degradando su color tomando colores grisáceos cada vez más claros (GIL et al. 2009). Dado el aún limitado desarrollo de los árboles en la mayoría de los ensayos (F26MER, F24MEG, P24OLM, P24ADE), fue posible distinguir las piñas por cohortes. En MON, sin embargo, el elevado porte y las copas adyacentes de los árboles impidieron distinguir entre cohortes y se estimó el número total de piñas por árbol contadas en 15 segundos (KNOPS & KOENIG 2012). La reproducción masculina sucede a la femenina en el desarrollo de *Pinus halepensis* (NE'EMAN et al. 2004) pero no así en *P. pinaster* (SANTOS-DEL-BLANCO et al. 2012), indicando un mayor interés de la reproducción masculina precoz en esta última especie. Se recogieron datos semi-cuantitativos de reproducción masculina en los ensayos F26MER y F24MEG. El método aplicado fue el conteo de agrupaciones de conos masculinos en 15 segundos y paralelamente aplicar una escala cuantitativa con valores del 1 al 5 dependiendo del tamaño y densidad de dichas agrupaciones. Esta valoración cualitativa se utilizó para ponderar los datos cuantitativos.

A partir de las coordenadas geográficas de las procedencias incluidas en los ensayos, se obtuvieron variables climáticas de temperatura mediante los modelos de clima de GONZALO-JIMÉNEZ (2010) para procedencias de España Peninsular y de HIJMANS et al. (2005) para el resto de procedencias.

Tabla 1. Ensayos de campo de *Pinus pinaster* y *P. halepensis* utilizados en este trabajo, y caracteres medidos con edad de medición entre paréntesis

Especie	Ensayo	Variables medidas (edad)
<i>Pinus pinaster</i>	F26MER	Altura total (6), diámetro normal (6), reproducción masculina (5) y femenina anuales cuantitativas (5)
<i>Pinus halepensis</i>	F24MEG	Altura total (15), diámetro normal (15), reproducción femenina anual cuantitativa (15)
<i>Pinus halepensis</i>	F24MON	Altura total (15), diámetro normal (15), reproducción femenina total cuantitativa (15)
<i>Pinus halepensis</i>	P24OLM	Altura total (13), diámetro normal (13), reproducción femenina anual cuantitativa (13)
<i>Pinus halepensis</i>	P24ADE	Altura total (12), diámetro normal (12), reproducción femenina anual cuantitativa (12)

La biomasa total de los árboles se calculó a partir de ecuaciones alométricas (MONTERO et al. 2005). El tamaño umbral de reproducción a nivel de procedencia se derivó combinando medidas de crecimiento vegetativo y presencia o ausencia de reproducción masculina o femenina en modelos binomiales (SANTOS-DEL-BLANCO et al. 2010, 2012).

3.3 Análisis de datos

Para testar la hipótesis de diferenciación entre procedencias para los caracteres de interés, ajustamos modelos mixtos generales para las variables continuas (altura total y diámetro normal) y generalizados para las discontinuas (binomial para reproducción en

forma categórica; Poisson para reproducción en forma cuantitativa). De estos modelos se extrajeron las estimaciones medias por procedencia y/o familia para el cálculo de correlaciones ambientales y entre caracteres.

La relación entre valores fenotípicos medios por procedencia y variables climáticas propias de las zonas de origen se comprobó mediante correlaciones de Pearson. Como variable integradora de las condiciones ambientales, se eligió el índice de continentalidad o rango anual de temperaturas (temperaturas máximas – temperaturas mínimas). Un índice de continentalidad alto está asociado a un periodo de crecimiento vegetativo corto y viceversa (SANTOS-DEL-BLANCO et al. 2012).

En aquellos ensayos con representación de progenies (familias), se cuantificó la existencia de varianza genética aditiva dentro de procedencias incluyendo en modelos mixtos el factor familiar además de corregir por las posibles diferencias medias entre procedencias. Para los caracteres de crecimiento se incluyó en la parte fija la estructura de bloques del diseño para reducir el ruido ambiental. Este factor fue eliminado para el cálculo de parámetros genéticos para tener estimaciones más cercanas a las que serían observables en la naturaleza. Para caracteres reproductivos se incluyó como covariable la biomasa de los árboles. De esta forma los modelos reflejan la variación en reproducción entre familias y procedencias debidas a causas diferentes a la variación en tamaño. A partir de los componentes de varianza de modelos mixtos aplicados a datos de procedencias-progenies se calculó la heredabilidad en sentido estricto (h^2), diferenciación entre procedencias (Q_{ST}) y coeficiente de variación de varianza genética aditiva (CV_A) (FALCONER 1989).

La compensación a nivel fisiológico y genético entre caracteres de crecimiento vegetativo y reproductivos (*tradeoffs*) se calculó a tres niveles: individual dentro de procedencias y familias (correlaciones fenotípicas), familiar dentro de procedencias (correlaciones genéticas) y a nivel de procedencia mediante modelos mixtos y correlaciones de Pearson.

4. Resultados

4.1. Diferenciación entre procedencias

Tanto los caracteres de crecimiento como los reproductivos mostraron diferencias generalizadas entre procedencias para ambas especies, aunque estas diferencias fueron algo menores para caracteres de crecimiento en *P. halepensis* (Tabla 2).

4.2. Correlaciones ambientales

Los caracteres reproductivos, en especial el tamaño umbral de reproducción femenino, mostraron correlaciones positivas con el índice de continentalidad mientras que en los caracteres de crecimiento vegetativo las correlaciones fueron negativas en *P. pinaster* y en el ensayo de *P. halepensis* con los árboles más desarrollados (P24MON). En el resto de ensayos de *P. halepensis*, las correlaciones no fueron significativas. En resumen, valores crecientes del índice de continentalidad se relacionaron con menor crecimiento vegetativo y mayor inversión en reproducción femenina (Tabla 3).

4.3. Parámetros genéticos

Se hallaron valores altos de heredabilidad para caracteres de crecimiento y reproductivos en el ensayo de *P. pinaster*, mientras que para el ensayo menos desarrollado de procedencias-progenies de *P. halepensis* (F24MEG), los valores fueron moderados. En el ensayo más desarrollado (F24MON), la variación sólo fue significativa entre procedencias y no entre familias de una misma procedencia (Tabla 4).

4.4 Compensación entre funciones (*tradeoffs*)

Las correlaciones entre crecimiento vegetativo y reproducción femenina en ambas especies fueron positivas a nivel fenotípico individual (r_{ph}) y negativas a nivel genético (r_a y r_{pr}). En éste último caso, la correlación a nivel de procedencia fue de mayor magnitud.

Tabla 2. Valores de significatividad del efecto de la procedencia sobre diferentes variables relacionadas con el crecimiento vegetativo y la reproducción masculina y femenina para *Pinus pinaster* y *P.halepensis* en varios sitios de ensayo. H, altura total; DBH, diámetro normal; biom, biomasa; TSRf, tamaño umbral de reproducción femenino; TSRm, tamaño umbral de reproducción masculino; Rep.f., reproducción femenina cuantitativa; Rep.m. reproducción masculina cuantitativa. n.d., dato no disponible

Especie	Ensayo	H	DBH	biom	TSRf	TSRm	Rep.f.
<i>P. pinaster</i>	F26MER	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
<i>P.halepensis</i>	F24MEG	<0.001	0.318	0.048	<0.001	0.004	<0.001
<i>P.halepensis</i>	F24MON	0.013	0.002	0.012	n.d.	n.d.	<0.001
<i>P.halepensis</i>	P24OLM	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	n.d.	<0.001
<i>P.halepensis</i>	P24ADE	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	n.d.	<0.001

Tabla 3. Coeficientes de correlación ente valores del índice de continentalidad y diferentes variables relacionadas con el crecimiento vegetativo y la reproducción masculina y femenina para *Pinus pinaster* y *P. halepensis* en varios sitios de ensayo. Valores en negrita indican correlaciones significativamente ($P < 0.05$) diferentes de 0. Ver abreviaturas en Tabla 2. n.d., dato no disponible

Especie	Ensayo	H	DBH	biom	TSRf	TSRm	Repf	Repm
<i>P. pinaster</i>	F26MER	-0.80	-0.65	-0.70	-0.71	0.00	0.40	-0.50
<i>P.halepensis</i>	F24MEG	0.09	-0.40	0.33	-0.51	-0.16	0.48	0.10
<i>P.halepensis</i>	F24MON	-0.37	-0.43	-0.41	n.d.	n.d.	0.45	n.d.
<i>P.halepensis</i>	P24OLM	0.03	0.01	-0.04	-0.53	n.d.	0.53	n.d.
<i>P.halepensis</i>	P24ADE	-0.02	0.02	0.06	-0.40	n.d.	0.33	n.d.

Tabla 4. Parámetros genéticos (h^2 , heredabilidad, Q_{ST} , diferenciación ente procedencias CV_A , coeficiente de varianza genética aditiva) para altura (H), biomasa (biom) y reproducción femenina (TSRf) para *Pinus pinaster* y *P. halepensis* en varios sitios de ensayo. Ver abreviaturas en Tabla 2. n.d., dato no disponible

Especie	Ensayo	H			biom			TSRf	
		h^2	Q_{ST}	CV_A	h^2	Q_{ST}	CV_A	h^2	Q_{ST}
<i>P. pinaster</i>	F26MER	0.60	0.08	3.56	0.61	0.05	0.43	0.69	0.13
<i>P.halepensis</i>	F24MEG	0.12	0.15	1.05	0.11	0.12	0.89	0.14	0.26
<i>P.halepensis</i>	F24MON	n.s.	n.s.	n.s.	0.05	0.19	0.05	n.d.	n.d.

Tabla 5. Correlaciones fenotípicas a nivel individual (r_{ph}) y genéticas a nivel familiar (r_a) y a nivel de procedencia (r_{pr}) entre valores de biomasa y reproducción femenina después de descontar el efecto del tamaño individual. n.d., dato no disponible

Especie	Ensayo	r_{ph}	p.valor	r_a	p.valor	r_{pr}	p.valor
<i>P. pinaster</i>	F26MER	0.23	<0.001	-0.14	0.047	-0.45	0.031
<i>P.halepensis</i>	F24MEG	0.46	<0.001	-0.15	0.073	0.14	0.468
<i>P.halepensis</i>	F24MON	0.31	<0.001	0.01	0.946	-0.46	0.011
<i>P.halepensis</i>	P24OLM	0.33	<0.001	n.d.	n.d.	-0.39	0.004
<i>P.halepensis</i>	P24ADE	0.36	<0.001	n.d.	n.d.	-0.12	0.375

5. Discusión

Los resultados basados en ensayos de campo para procedencias de todo el rango de distribución de *P. pinaster* (un ensayo) y *P. halepensis* (cuatro ensayos) demuestran una estrecha relación entre los caracteres reproductivos y el ambiente de origen de las procedencia así como ente caracteres reproductivos y de crecimiento entre sí.

La existencia de variaciones para caracteres adaptativos a nivel de procedencia dentro de especies es un hecho admitido para aquellas especies en las que se reconocen subespecies (e.g. *Pinus nigra*) o para las que presentan amplia diferenciación genética neutral ente procedencias (*P. pinaster*), pero es menos conocido cuando se trata de especies que no cumplen estas condiciones (*P. halepensis*). Sin embargo, incluso en la Península Ibérica, donde la variación genética de *P. halepensis* es menor debido a la historia de migración de la especie (GRIVET et al. 2009), la diferenciación entre procedencias también está presente (Tabla 2). Así, salvo casos excepcionales como *P. pinea* (MUTKE et al. 2010), la variación intraespecífica es un hallazgo común. Este hecho pone de manifiesto la relevancia de los datos obtenidos en ensayos de ambiente común para caracterizar los materiales de base de cara a la gestión forestal sostenible.

La mencionada variación intraespecífica descrita tanto para caracteres de crecimiento como reproductivos en *P. pinaster* y *P. halepensis* no es aleatoria sino que está relacionada con las condiciones ambientales en las que las procedencias han evolucionado, sugiriendo que los caracteres estudiados tienen valor adaptativo y que se han producido (y/o están produciendo) fenómenos de adaptación local. Los resultados obtenidos concuerdan plenamente con las predicciones derivadas de la teoría de historia vital, que postulan un mayor tamaño umbral de reproducción en aquellos ambientes favorables para el crecimiento (ROFF 1992).

Sin embargo, a pesar de que exista abundante evidencia de la influencia del ambiente local, por un lado, éste no es estático (LINDNER et al. 2010) y por otro, los mecanismos de adaptación de las especies suelen estar desfasados respecto a los cambios ambientales (REHFELDT et al. 1999). La selección natural actúa sobre fenotipos, que son el resultado de la interacción del genotipo y el ambiente. La influencia del ambiente es variable para diferentes caracteres, estando el crecimiento vegetativo más influenciado por la heterogeneidad espacial a pequeña escala (ZAS 2006) que los caracteres alométricos de reproducción (SANTOS-DEL-BLANCO et al. 2012). Dado que sólo las diferencias genéticas pueden promover el cambio evolutivo, una mayor correlación entre genotipo y fenotipo implica una mayor eficiencia de los fenómenos de selección en la naturaleza. En el presente caso de estudio, las heredabilidades ligeramente superiores

para el tamaño umbral de reproducción femenino que para caracteres de crecimiento (altura, biomasa) hacen pensar en una selección más eficiente para caracteres reproductivos que de crecimiento, aunque el criterio de selección natural sea el número de descendientes de un individuo que llegan a edad adulta (*fitness*). La mayor diferenciación entre poblaciones encontrada para caracteres reproductivos encaja con esta visión.

Sin embargo, ambos conjuntos de caracteres no son independientes entre sí sino que su expresión en los organismos depende de unos recursos finitos por los que las funciones compiten. Estas restricciones se conocen como compensaciones o tradeoffs. Para un nivel de recursos fijo, un aumento en la inversión en reproducción suele implicar una menor inversión en crecimiento (ROFF 2000). A nivel individual, las compensaciones pueden no ser evidentes puesto que no todos los árboles tienen acceso al mismo nivel de recursos. Así dentro de una población, un árbol con acceso a más recursos puede alcanzar un mayor tamaño y al mismo tiempo producir un mayor número de conos que otro. Esto a su vez, produce una correlación positiva entre crecimiento y reproducción para el conjunto de la población (DE JONG & KLINKHAMER 2005). De hecho, los tratamientos encaminados a aumentar la producción de piñas en una masa (claras, podas, fertilización), explotan esta relación entre mayor tamaño y mayor producción de piñas (DE LAS HERAS et al. 2007, GONZALEZ-OCHOA et al. 2004, ORTIZ et al. 2011). Por el contrario, a nivel familiar o de poblaciones, una correlación negativa indica incompatibilidades más o menos fuertes entre funciones a nivel genético. De esta forma, una selección o mejora genética para crecimiento implica una menor inversión en reproducción; aunque, dado que la correlación no es perfecta (menor que |1|), sería posible la selección para el aumento en crecimiento y reproducción simultáneamente.

6. Conclusiones

Los datos sobre caracteres reproductivos en el inicio de la reproducción en poblaciones españolas y del resto del rango de distribución de *P. pinaster* y *P. halepensis* obtenidos en ensayos de ambiente común han permitido describir un importante grado de diferenciación entre poblaciones, normalmente ligada a las condiciones ambientales de origen y que ilustra la acción de procesos de selección natural. Bajo un nuevo paradigma de gestión enfocado a aumentar la resiliencia de las masas (DE LAS HERAS et al. 2007) tienen también cabida actuaciones por parte de la genética forestal, informando sobre las cualidades de los materiales de base, describiendo patrones ecotípicos y posibilitando la mejora genética para el aumento de la resiliencia (*breeding for resilience*).

7. Agradecimientos

Agradecemos la asistencia técnica de Fernando del Caño, Diana Barba, David Lafuente, Eduardo Ballesteros, Isabel Rodríguez, Abel Blanco, Elena Alamillo. Este trabajo ha sido financiado por los proyectos VAMPIRO (CGL2008-05289-C02-02), MITIGENFOR (RTA 2011-00016), TREESNIPS (QLK3-CT2002-01973), AT07-002 y AT10-007. Los datos usados en este trabajo forman parte de la red nacional de ensayos genéticos forestales GENFOR (www.genford.es).

8. Bibliografía

ALÍA, R.; GIL, L.; PARDOS, J.A.; 1995. Performance of 43 *Pinus pinaster* Ait. provenances on 5 locations in Central Spain. *Silvae Genet.* 44 75-81.

ARANDA, I.; ALÍA, R.; ORTEGA, U.; DANTAS, Â.K.; MAJADA, J.; 2010. Intra-specific variability in biomass partitioning and carbon isotopic discrimination under moderate drought stress in seedlings from four *Pinus pinaster* populations. *Tree Genet. Genomes.* 6 169-178.

CHAMBEL, M.R.; CLIMENT, J.; ALÍA, R.; 2007. Divergence among species and populations of Mediterranean pines in biomass allocation of seedlings grown under two watering regimes. *Ann For. Sci.* 64 87-97.

CLIMENT, J.; COSTA E SILVA, F.; CHAMBEL, M.R.; PARDOS, M.; ALMEIDA, M.H.; 2009. Freezing injury in primary and secondary needles of Mediterranean pine species of contrasting ecological niches. *Ann For. Sci.* 66 407-407.

CLIMENT, J.; PRADA, M.A.; CALAMA, R.; CHAMBEL, M.R.; DE RON, D.S.; ALÍA, R.; 2008. To grow or to seed: Ecotypic variation in reproductive allocation and cone production by young female Aleppo pine (*Pinus halepensis*, *Pinaceae*). *Am. J. Bot.* 95 833-842.

CODESIDO, V.; FERNANDEZ-LOPEZ, J.; 2009. Genetic variation in seasonal growth patterns in radiata pine in Galicia (northern Spain). *Forest Ecol. Manag.* 257 518-526.

DE JONG, T.J.; KLINKHAMER, P.G.L.; 2005. Evolutionary ecology of plant reproductive strategies. Cambridge University Press. Cambridge.

DE LAS HERAS, J.; MOYA, D.; LÓPEZ-SERRANO, F.R.; CONDÉS, S.; 2007. Reproduction of postfire *Pinus halepensis* Mill. stands six years after silvicultural treatments. *Ann For. Sci.* 64 59-66.

ESPELTA, J.M.; VERKAIK, I.; MÀRCIA, E.; LLORET, F.; 2008. Recurrent wildfires constrain long-term reproduction ability in *Pinus halepensis* Mill. *Int. J. Wildland Fire* 17 579-585.

FADY, B.; 2012. Biogeography of neutral genes and recent evolutionary history of pines in the Mediterranean Basin. *Ann For. Sci.* 421-428.

FALCONER, D.; 1989. Introduction to quantitative genetics. New York. Longman.

GIL, L.; LÓPEZ, R.; GARCÍA-MATEOS, A.A.; GONZÁLEZ-DONCEL, I.; 2009. Seed provenance and fire-related reproductive traits of *Pinus pinaster* in central Spain. *Int. J. Wildland Fire* 18 1003-1009.

GONZALEZ-OCHOA, A.I.; LÓPEZ-SERRANO, F.R.; DE LAS HERAS, J.; 2004. Does post-fire forest management increase tree growth and cone production in *Pinus halepensis*? *Forest Ecol. Manag.* 188 235-247.

GONZALO-JIMÉNEZ, J.; 2010. Diagnósis fitoclimática de la España Peninsular: hacia un modelo de clasificación funcional de la vegetación y de los ecosistemas peninsulares españoles. Organismo Autónomo de Parques Nacionales.

GRIVET, D.; SEBASTIANI, F.; GONZALÉZ-MARTÍNEZ, S.C.; VENDRAMIN, G.G.; 2009. Patterns of polymorphism resulting from long-range colonization in the Mediterranean conifer Aleppo pine. *New Phytol.* 184 1016-1028.

HIJMANS, R.J.; CAMERON, S.E.; PARRA, J.L.; JONES, P.G.; JARVIS, A.; 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int. J. Climatol.* 25 1965-1978.

IRAIMA, V.; ESPELTA, J.M.; 2004. Effect of thinning and post-fire regeneration age on the reproductive characteristics of *Pinus halepensis* Mill. forests. *J. Ecol.* 2 1-7.

KEELEY, J.E.; 2012. Ecology and evolution of pine life histories. *Ann For. Sci.* 445-453.
KNOPS, J.M.H.; KOENIG, W.D.; 2012. Sex allocation in california oaks: trade-offs or resource tracking? *PloS one* 7 e43492.

LEV-YADUN, S.; SEDEROFF, R.; 2000. Pines as model gymnosperms to study evolution, wood formation, and perennial growth. *J. Plant Growth Regul.* 19 290-305.

LINDNER, M.; MAROSCHEK, M.; NETHERER, S.; KREMER, A.; BARBATI, A.; GARCIA-GONZALO, J.; SEIDL, R.; DELZON, S.; CORONA, P.; KOLSTRÖM, M.; LEXER, M.J.; MARCHETTI, M.; 2010. Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *Forest Ecol. Manag.* 259 698-709.

MATYAS, C.; VARGA, G.; 2000. Effect of intra-specific competition on tree architecture and aboveground dry matter allocation in Scots pine. *Forest Syst.* 9 111-119.

MONTERO, G.; RUIZ-PEINADO, R.; MUÑOZ, M.; 2005. Producción de biomasa y fijación de CO₂ por los bosques españoles. Instituto Nacional de Investigación y Tecnología Agraria y Alimentaria.

MOYA, D.; ESPELTA, J.M.; M VERKAIK, I.; LÓPEZ-SERRANO, F.R.; DE LAS HERAS, J.; 2007. Tree density and site quality influence on *Pinus halepensis* Mill. reproductive characteristics after large fires. *Ann For. Sci.* 64 649-656.

MUTKE, S.; GORDO, J.; CHAMBEL, M.R.; PRADA, M.A.; ÁLVAREZ, D.; IGLESIAS, S.; GIL, L.; 2010. Phenotypic plasticity is stronger than adaptive differentiation among Mediterranean stone pine provenances. *Forest Syst.* 19 354-366.

NE'EMAN, G.; GIDI GOUBITZ, S.; SHIRRINKA NATHAN, R.; 2004. Reproductive traits of *Pinus halepensis* in the light of fire—a critical review. *Plant Ecol.* 171 69-79.

NE'EMAN, G.; GOUBITZ, S.; WERGER, M.J.A.; SHMIDA, A.; 2011. Relationships between tree size, crown shape, gender segregation and sex allocation in *Pinus halepensis*, a Mediterranean pine tree. *Ann. Bot.* 108 197-206.

ORTIZ, O.; OJEDA, G.; ESPELTA, J.M.; ALCANIZ, J.M.; 2011. Improving substrate fertility to enhance growth and reproductive ability of a *Pinus halepensis* Mill. afforestation in a restored limestone quarry. *New Forest*. 43 365-381.

REHFELDT, G.E.; E.; YING, C.C.; C.; SPITTLEHOUSE, D.L.; L.; HAMILTON, D.A.; HAMILTON JR, D.A.; A; 1999. Genetic responses to climate in *Pinus contorta*: niche breadth, climate change, and reforestation. *Ecol. Monogr.* 69 375-407.

ROFF, D.A.; 1992. *The evolution of life histories: theory and analysis*. Chapman and Hall. New York.

ROFF, D.A.; 2000. Trade-offs between growth and reproduction: an analysis of the quantitative genetic evidence. *J. Evolution. Biol.* 13 434-445.

SANTOS-DEL-BLANCO, L.; CLIMENT, J.; GONZÁLEZ-MARTÍNEZ, S.C.; PANNELL, J.R.; 2012. Genetic differentiation for size at first reproduction through male versus female functions in the widespread Mediterranean tree *Pinus pinaster*. *Ann. Bot.* 110 1449-1460.

SANTOS-DEL-BLANCO, L.; NOTIVOL, E.; ZAS, R.; CHAMBEL, M.R.; MAJADA, J.; CLIMENT, J.; 2010. Variation of early reproductive allocation in multi-site genetic trials of Maritime pine and Aleppo pine. *Forest Syst.* 19 381-392.

STEARNS, S.C.; 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press.

TAPIAS, R.; CLIMENT, J.; PARDOS, J.A.; GIL, L.; 2004. Life histories of Mediterranean pines. *Plant Ecol.* 171 53-68.

THOMAS, S.C.; 2011. Age-related changes in tree growth and functional biology: the role of reproduction. *En* F.C. Meinzer, B. Lachenbruch & T.E. Dawson, eds. *Size- and Age-Related Changes in Tree Structure and Function*. p.33-64. Springer Netherlands.

VERKAIK, I.; ESPELTA, J.M.; 2006. Post-fire regeneration thinning, cone production, serotiny and regeneration age in *Pinus halepensis*. *Forest Ecol. Manag.* 231 155-163.

VOLTAS, J.; CHAMBEL, M.R.; PRADA, M.A.; FERRIO, J.P.; 2008. Climate-related variability in carbon and oxygen stable isotopes among populations of Aleppo pine grown in common-garden tests. *Trees-Struct. Funct.* 22 759-769.

ZAS, R.; 2006. Iterative kriging for removing spatial autocorrelation in analysis of forest genetic trials. *Tree Genet. Genomes.* 2 177-185.