

EVALUACIÓN GENÉTICA DE LA PLANTA FORESTAL: CONCEPTO Y RESULTADOS DISPONIBLES PARA RODALES DE PINOS ESPAÑOLES

Climent, J.^{1*}, Chambel, R.¹, Barba, D.¹, Voltas, J.², Alía, R.¹

¹ Centro de Investigación Forestal, INIA, Ctra. A Coruña Km 7,500, Madrid 28040.

² Departamento de Producción Vegetal y Ciencia Forestal, Universidad de Lleida.

Autor para la correspondencia: climent@inia.es

Boletín del CIDEU 6-7: 69-82 (2008)
ISSN 1885-5237

Resumen

Presentamos una revisión de conceptos y resultados relacionados con la evaluación genética de los pinos españoles, centrada en los patrones de variación geográfica entre poblaciones. Tras describir someramente los principales mecanismos genéticos que explican esta variación, se comentan los distintos tipos de ensayos, a la luz de la legislación vigente sobre materiales de reproducción. Hemos elegido los principales resultados obtenidos hasta la fecha, con un grado de divulgación muy diverso: desde tesis doctorales y trabajos fin de carrera hasta comunicaciones en congresos y artículos científicos en revistas indexadas. Nuestro principal objetivo es dar a conocer la gran potencialidad de la variación intraespecífica de nuestras principales especies forestales de forma que se pueda sacar el máximo partido de ella dentro de una gestión forestal sostenible.

Palabras clave: Ensayos genéticos, supervivencia, crecimiento, biomasa, reproducción, plasticidad fenotípica.

Summary

Genetic evaluation of plant stock: concept and available results on stands of Spanish pines

We are presenting a revision of concepts and results related to the genetic evaluation of Spanish pines, focused on geographical variation patterns among populations. After describing briefly the main genetic mechanisms underlying this variation, we comment the different types of genetic trials, at the light of the current legislation on FRM. We chose the main results obtained up till now, yet with a diverse divulgation level: from doctoral Thesis and Master reports up to congress proceedings and papers on the scientific citation index. Our main goal is highlighting the wide potential of intraspecific variation of our main forest species such that it can be optimally used in the framework of a sustainable forest management.

Keywords: Genetic tests, survival, growth, biomass.

I. Introducción

Podemos definir calidad genética de una planta forestal como la capacidad de ésta para cumplir unos determinados objetivos inherentes al genotipo y a su interacción con el ambiente. El desarrollo de una política forestal sostenible en el actual contexto de cambio global y teniendo en cuenta los nuevos retos a los que se enfrenta el sector forestal y los sistemas forestales en general, implica necesariamente la disponibilidad de material forestal de reproducción de calidad genética y externa adecuada. Ello exige la puesta en práctica, en un tiempo breve, de un amplio abanico de recursos tecnológicos y científicos y su transferencia a los usuarios.

La Agenda Estratégica de Investigación de la Plataforma Tecnológica Europea del Sector Forestal (PTF) establece entre sus fines el reforzar la disponibilidad y el uso de la biomasa forestal para crear productos y energía. Concretamente, su punto 3.1 (“Árboles para el Futuro”) tiene como objetivo convertir a Europa en líder mundial en investigación en genética cuantitativa y biotecnología, presentando ambas disciplinas relación con la mejora de los árboles. Para lograr este objetivo, es oportuno que el sector forestal entienda plenamente cómo se pueden utilizar las modernas técnicas de reproducción para mejorar las características de la madera, la producción de biomasa forestal e incluso todas las propiedades de los árboles en crecimiento. Se pretende, además, mejorar la resistencia y tolerancia de los árboles frente a las restricciones bióticas y abióticas.

En el caso concreto de España, nos encontramos con especies forestales (caso de las frondosas productoras de maderas de calidad, *Pinus pinaster* y *Pinus radiata* en el Norte) en las que la mejora genética

tradicional debe dar respuesta a una demanda creciente, en regiones específicas, de Materiales Forestales de Reproducción (MFRs) pertenecientes a la categoría de mayor excelencia genética desde la óptica productiva, la denominada categoría controlada. Para el resto de especies y territorios, no obstante, los programas de Mejora Genética persiguen básicamente asegurar la adaptabilidad de las reforestaciones y su capacidad de auto-sostenerse y regenerarse. Si bien estos programas se conocen como de Baja Intensidad, plantean importantes retos científicos, dada la complejidad de las interacciones genético-ambientales de las especies arbóreas y sus ciclos vitales. En ambos casos, la demanda de material de reproducción adecuado supera a menudo la capacidad de los proveedores tanto públicos como privados para satisfacerla, y esta situación se acentúa cuando concurren sucesos catastróficos, agravados frecuentemente por alteraciones climáticas. El reciente auge y uso de las técnicas basadas en marcadores moleculares hace posible disponer de unas herramientas valiosas para el conocimiento de las relaciones genéticas de los individuos dentro y entre poblaciones pero, hoy por hoy, éstas son insuficientes para evaluar la variación genética adaptativa, así como la interacción con el ambiente o plasticidad fenotípica. En particular, las determinaciones de la diversidad genética basadas en marcadores neutros no pueden sustituir a las medidas directas de variación cuantitativa en caracteres adaptativos, necesarias para la mejora y la conservación de los recursos genéticos forestales (González Martínez *et al.* 2002).

Actualmente, tanto la variación ligada al origen geográfico (procedencias) en materiales de reproducción identificados o selectos como la posible ganancia genética derivada del uso de materiales cualificados

o controlados no se están aprovechando en todo su potencial en la práctica forestal, debido a un complejo conjunto de causas. De ahí que, dentro de la Estrategia Española para la Conservación y el Uso Sostenible de los Recursos Genéticos Forestales (ECRGF), se reconozca la necesidad de implementar un plan de Mejora Genética capaz de integrar los esfuerzos de distintas instituciones estatales y autonómicas, con objeto de asegurar la coordinación y continuidad de los programas a corto, medio y largo plazo y la transferencia eficaz de los resultados a los usuarios.

II. Causas de variación genética intraespecífica

La posibilidad de definir unos estándares de calidad genética en los materiales forestales de reproducción se basa en la existencia de variación genética dentro de una especie, tanto entre poblaciones (procedencias) como dentro de ellas. Los procesos genéticos básicos que originan esta variabilidad son la mutación (como fuente de nuevas variantes), la selección natural (que opera sobre el conjunto de variantes en función de su adecuación al medio) y la migración o flujo genético (que permite incorporar nuevas variantes geográficamente alejadas). Otros procesos, como la deriva genética, pueden ocasionar la fijación de variantes (alelos) fundamentalmente no adaptativos debido a procesos aleatorios si el número de individuos reproductores en una población se reduce drásticamente. Por último, la plasticidad fenotípica (capacidad de un individuo de mostrar distintas expresiones externas, *fenotipos*, como respuesta al ambiente) puede interactuar de una forma compleja y aún poco conocida con los procesos anteriores, por ejemplo, al moderar o facilitar los procesos de selección natural (Chambel *et al.* 2005).

En especial, si un carácter es realmente adaptativo (lo que implicaría que es objeto de selección natural) podría esperarse una gran diferenciación entre poblaciones (adaptadas a ambientes específicos), pero no una gran variabilidad individual dentro de la población. Por el contrario, el flujo genético vía semillas o polen contrarresta la posibilidad de diferenciación poblacional, pero incrementa la variabilidad dentro de las mismas al incorporar constantemente nuevos genes que no han sido sometidos a selección en cada ambiente.

Por último, además de la mencionada plasticidad, existen otras fuentes de variación aún poco conocidas, pero constatadas de forma clara en algunas especies forestales. El caso más llamativo es el de los efectos maternos epigenéticos, ocasionados por el ambiente en el que se desarrolla la semilla (Lopez *et al.* 2003). Lo más interesante es que, en algunos casos, estos efectos parecen ir ligados a un pre-acondicionamiento de las progenies de modo que pueden comportarse favorablemente en edades tempranas en condiciones parecidas a las embrionales y viceversa (Johnsen *et al.* 2005; Johnsen and Skroppa 1996).

III. ¿Cómo evaluamos la calidad genética?

3.1 Tipos de ensayos

En función del **material utilizado**, la legislación actual contempla dos tipos de ensayos que *evalúan los componentes de los materiales de base* o bien *comparan los materiales de reproducción* obtenidos a partir de los materiales de base. En el primer tipo, se evalúan cada uno de los componentes del material de base. Es decir, los componentes de huertos semilleros, progenitores de familia y mezclas de clones. El valor de los materiales de reproducción se estima a partir del valor de

dichos componentes y del modelo genético implicado en la obtención de los materiales de reproducción a partir de ellos. Por ejemplo, la superioridad de la semilla producida por un huerto semillero se estima a partir del valor de cada uno de sus componentes en ensayos de progenie o clonales y asumiendo que la semilla se obtiene por panmixia (cruzamientos equiprobables entre todos los genotipos) y con una misma contribución a la cosecha de todos los componentes. De igual forma se evaluarían cada uno de los componentes de los progenitores de familia (el parental femenino y cada uno de los masculinos), deduciéndose la superioridad de la semilla a partir del sistema de cruzamiento aprobado. El segundo tipo de pruebas genéticas (comparativas) evalúan la superioridad del material de reproducción obtenido a partir del material de base frente al comportamiento de materiales testigo. Para aprobar un rodal, un huerto semillero, o un progenitor de familia se evaluaría el comportamiento de un lote de semilla representativo obtenido del rodal, huerto o progenitor. En el caso de una mezcla de clones, se evaluaría un lote de la mezcla tal como se pretende comercializar.

En función del **grado de parentesco** del material, podemos distinguir entre: a) ensayos de procedencias, en los que se evalúan muestras aleatorias representativas de distintas poblaciones (rodales, por ejemplo), con objeto de estimar los efectos poblacionales en la variación de los caracteres de interés; b) ensayos de progenies, en los que se evalúa el valor de un parental (madre si es de polinización abierta) o de los dos (padre y madre si se ha utilizado un esquema de polinización controlada); y c) ensayos clonales, si los árboles se propagan vegetativamente, pudiéndose ordenar por el comportamiento de los *ramets* (copias clonales) en ensayos. Podremos realizar ensayos combinados

entre estos tres tipos básicos, los cuales permiten combinar en un único ensayo procedencias y progenies (y/o clones), utilizando familias individualizadas correspondientes a cada procedencia. A partir de ellos podremos estimar el valor de cada procedencia (rodales o fuentes semilleras), cada clon, o familia; o bien la variabilidad inter- e intra-poblacional, parámetros genéticos como la heredabilidad o correlaciones genéticas entre caracteres, con el objeto de definir estrategias de selección y uso de familias o poblaciones.

También, atendiendo a su **duración** los ensayos pueden clasificarse en ensayos precoces y de largo plazo. Los primeros son aquéllos en los que se evalúan plantas durante su fase juvenil, y en caracteres cuyo control genético puede diferir respecto al de árboles adultos. Así, podemos evaluar la resistencia a la sequía mediante ensayos de riego controlado, como estimador de la tolerancia a la sequía en condiciones naturales. Estos ensayos pueden utilizarse con cualquiera de los dos tipos de pruebas antes mencionadas (comparativas o de evaluación) y se pueden realizar en vivero, invernadero o cámara de cultivo. Los ensayos de largo plazo se corresponden con condiciones de cultivo establecidas para evaluar plantas a edades más cercanas al turno de aprovechamiento y en características relacionadas con la productividad de los árboles (en madera, rendimiento en celulosa, etc.). La duración de estos ensayos dependerá de la especie y del carácter evaluado.

3.2 Diseños experimentales

La posibilidad de detectar diferencias de comportamiento (que, si son de naturaleza productiva, se corresponden con distintos estándares de calidad genética, distinguibles en diferentes categorías de MFRs) va ligada indisolublemente al empleo de un diseño experimental adecuado tanto al tipo de material como al carácter o caracteres

objeto de la comparación. Así, raramente el mismo tipo de diseño será igualmente válido para una evaluación eficiente de caracteres diferentes (por ejemplo, crecimiento o supervivencia) o bien para la comparación de un número muy distinto de entidades genéticas o tratamientos.

En general, el diseño experimental clásico por excelencia que incorpora control local (o diseño en bloques completos al azar, BCA) suele considerarse adecuado cuando el nº de tratamientos (t) a comparar es bajo, no excediendo de 10-12. Esta consideración se debe a que el error experimental y, con ello, la capacidad del ensayo para detectar diferencias significativas entre tratamientos, va a depender del grado de heterogeneidad ambiental (variabilidad intra-repetición) presente en el ensayo, que suele incrementar a medida que t aumenta. Cuando el nº de tratamientos se incrementa es recomendable utilizar diseños que permiten un control más eficiente de la variación local (como, por ejemplo, los diseños látice). De entre éstos, la familia de diseños 'resolubles' (donde cada repetición completa está compuesta de bloques *incompletos* de pequeño tamaño, sin restricciones en el número de tratamientos) es la opción más generalizada en ensayos con $t > 10-12$. Estos diseños pueden clasificarse en función de la eficiencia (de menor a mayor) en el control estadístico de la variación local: diseños alpha (α -látice), fila-columna, y fila-columna latinizados. Por este orden, resultan sucesivamente más exigentes con relación a las dimensiones y forma del ensayo. Todos ellos se basan en la recuperación de la denominada 'información inter-bloque', consistente en establecer comparaciones indirectas entre entradas incluidas en bloques incompletos distintos.

Como se ha comentado, la diferencia entre diseños látice radica en el nivel progresivamente superior de control local

que ejercen; así, mientras que un α -látice ejerce un control unidireccional (al estilo del BCA), los diseños en fila-columna y fila-columna latinizados incorporan un control bidireccional, siendo casi-óptimo el control de la variación ejercido por estos últimos. Existe software existente, de fácil uso, para generar estos modelos (ALPHA+, CycDesigN, GENDEX) y su análisis se puede realizar fácilmente con cualquier programa estadístico que incorpore análisis de modelos lineales mixtos (SAS, GenStat, SPSS, ASReml). La implementación de este tipo de diseños debiera exigirse en ensayos forestales, muy costosos y establecidos a largo plazo, en los que pueden presentarse un elevado número de tratamientos (como es el caso de los ensayos de material genético). Además, y debido a que los diseños *látice* representan modelos anidados al más general de BCA, siempre sería posible su análisis con dicha estructura, más simple, en la disposición de tratamientos.

Como alternativa a los diseños *látice* resolubles para incrementar la eficiencia del clásico BCA, existe la posibilidad de implementar *a posteriori* un ajuste espacial a los datos del ensayo. Esta metodología se basa en las comparaciones de las respuestas de elementos adyacentes para extraer un patrón discontinuo e irregular de variación micro-ambiental gracias al uso de técnicas de análisis geo-estadístico (Zas 2006).

Por último, la utilización óptima de cualquiera de los diseños anteriores (salvo en el caso del ajuste espacial) aconseja cumplir ciertos requisitos en la constitución y disposición de algunos de sus elementos (unidad experimental, bloque incompleto o repetición-bloques completo) en relación a los gradientes ambientales, si bien éstos no son necesariamente obvios *a priori* en los ensayos en monte.

3.3. La Red Nacional de Ensayos Genéticos

La idea de construir un sistema informático que compendiasse todos o, al menos, la mayor parte de los ensayos genéticos realizados en España surgió de la colaboración INIA-DGB a partir del año 2000. Los objetivos de la red surgida de dicha colaboración fueron: mejorar el intercambio de información sobre ensayos, facilitar el desarrollo de protocolos comunes, favorecer la utilización común de los datos generados en cada ensayo por parte de distintas instituciones e investigadores y, en última instancia, aumentar la visibilidad de los resultados. Actualmente, el germen de esta red consiste en un servidor Web en fase de construcción en el CIFOR-INIA, en el que se han incorporado los ensayos gestionados (en términos científico-técnico) por esta institución. Mediante su divulgación al máximo alcance posible se pretende animar a otras personas e instituciones para que incorporen su información de forma paulatina. Esta red está prevista en la Estrategia Nacional de Conservación y uso sostenible de los recursos genéticos forestales como una de las herramientas para el desarrollo de los Planes nacionales contemplados en ella.

IV. Resultados aplicables sobre calidad genética de rodales y fuentes semilleras.

En la descripción de algunos resultados sobre diferenciación genética aplicable a calidad genética se diferenciará entre estudios comparativos entre procedencias, que podríamos entender como una parte de las actividades de mejora de Baja Intensidad, de aquéllos que se refieren a la evaluación de familias surgidas tras la selección de fenotipos sobresalientes en monte (“árboles plus”). Se ha evitado realizar mención explícita a los nombres

concretos de las procedencias, dado que nuestra principal intención no es la recomendación de uso de unos determinados materiales, sino constatar las diferencias en comportamiento entre materiales genéticos.

4.1. Supervivencia

En todos los ensayos instalados se realizan rutinariamente conteos de marras para conocer las plantas faltantes, pero esta medida raras veces constituye una estimación válida de las diferencias en supervivencia entre procedencias frente a factores limitantes del medio. La principal razón es la elección de los sitios de ensayo. Si el ambiente es razonablemente favorable, lo que es habitual si buscamos que los resultados deriven en recomendaciones de uso de los materiales para distintas zonas de reforestación, la supervivencia suele ser demasiado elevada para permitir una buena discriminación entre procedencias. Sin embargo, en unos pocos casos la mortalidad obtenida en ensayos de campo ha resultado suficientemente alta y contrastada como para permitir detectar diferencias notables entre materiales.

Este es el caso de un ensayo de procedencias de *Pinus canariensis* que incluyó dos parcelas en zonas especialmente áridas en las que sobrevivieron menos del 60% de las plantas a los seis años tras la plantación (Climent *et al.* 2006; López *et al.* 2007). Se evidenció un comportamiento muy diverso entre procedencias, con diferencias de hasta el 30% en supervivencia. Este resultado concuerda con el de otro ensayo, con evaluación tras el primer verano (Climent *et al.* 2002). En todos los casos, se observó una correlación negativa entre la calidad de estación de origen y la supervivencia en campo; es decir, cuanto más favorable eran las condiciones de origen de los materiales, su supervivencia fue menor.

En otras especies, la diferenciación en supervivencia en sitios suficientemente desfavorables también ha sido muy importante. Por ejemplo, en ensayos de largo plazo de *Pinus pinaster* se han detectado, a los 35 años, diferencias entre procedencias hasta del 80%. Asimismo, en; *Pinus sylvestris* este valor alcanza el 70% a los 8 años; en *P. halepensis*, el 70% a los 6 años (Chambel 2006). En *Pinus nigra* subsp. *salzmannii*, las diferencias entre procedencias extremas alcanzaron el 40 % tanto en ensayos precoces como de largo plazo (Pérez *et al.* 2005).

4.2 Crecimiento

Entre todos los pinos españoles, nos encontramos claramente dos grupos de especies: aquéllas con diferencias entre procedencias muy escasas (incluso no significativas estadísticamente) para el crecimiento, y otras con diferencias muy marcadas. En el primero se encuentra el ya comentado pino canario (*P. canariensis*) (Climent *et al.* 2006; López *et al.* 2007), el pino carrasco (*P. halepensis*) (Chambel *et al.* 2004; Climent *et al.* 2008) y sobre todo, el pino piñonero (*P. pinea*) (Gordo *et al.* 2007; Mutke *et al.* 2005). La explicación podría estar en un escaso valor adaptativo (en sentido evolutivo) del crecimiento *per se* en estas especies adaptadas a las condiciones limitantes propias del medio Mediterráneo seco. Sin embargo, mientras la ausencia de diferenciación entre poblaciones en el pino piñonero parece ampliamente constada, los resultados para el pino carrasco son dispares. Mientras que la escasa diferenciación en crecimiento predomina en los ensayos localizados en condiciones próximas a las de su área natural (Chambel and Alía 2002; Climent *et al.* 2008; Voltas *et al.* 2008), muy recientemente se ha detectado una importante diferenciación entre poblaciones ($Q_{st} = 43\%$) en un ensayo localizado en una condiciones extremas para la especie en

la meseta castellana. Esta disparidad es coherente con la idea de que las condiciones nuevas o extremas pueden poner de manifiesto una combinación oculta de variación genética y plasticidad fenotípica que no se aprecia en el rango ambiental natural de la especie (Schlichting 2002).

El segundo grupo está claramente encabezado por el pino negral (*P. pinaster*) (Alía *et al.* 1995), y le siguen las especies euro-siberianas *P. sylvestris* (Alía *et al.* 2001) y *P. nigra* (Pérez *et al.* 2005). En el pino negral se manifestaron diferencias superiores al 60% en el crecimiento en altura en uno de los sitios de ensayo de un ensayo multi-localidad medido a los 32 años. Por otra parte, una procedencia (Sierra de Gredos) mostró un comportamiento general muy favorable en el conjunto del ensayo (Alía *et al.* 1997; Chambel 2006). En *P. sylvestris* las diferencias alcanzan el 42% y en *P. nigra* el 55% en los ambientes más discriminantes.

4.3. Forma

La forma de los pinos incluye distintas variables con importancia en la producción de madera y en la distinta asignación de recursos entre los distintos compartimentos. Así, podemos distinguir algunos caracteres relacionados con el tronco (rectitud, verticalidad), otros con la copa (tamaño de copa, grosor de ramas, longitud de ramas, presencia de ahorquillamiento, ramicornes, etc), o en el sistema radical (tamaño, regularidad). Muchos de estos caracteres son habitualmente evaluados en los ensayos genéticos, bien mediante el uso de escalas subjetivas (teniendo en cuenta el diseño para reducir el error de medición) o mediante mediciones directas para algunos de los caracteres.

La rectitud e inclinación es de gran importancia en *Pinus pinaster*. En esta especie se encuentran notables diferencias

entre procedencias y familias, y una reducida interacción genotipo-ambiente (Alía *et al.* 1995, Sierra de Grado *et al.* 1999). Destacan por su rectitud algunas procedencias de montaña, frente a las de llanura. En general, las procedencias con fustes más rectos tienen mayor capacidad de enderezamiento que las más tortuosas, debido a una madera de reacción más eficiente y a un proceso más pronunciado de enderezamiento debido al crecimiento secundario (Sierra de Grado *et al.* 2008). En otras especies de pinos (silvestre, halepensis, nigra) estas diferencias no son tan importantes.

También existen diferencias marcadas en caracteres relacionados con la forma de la copa (grosor y longitud de ramas), y por tanto varían entre zonas con condiciones climatológicas muy distintas. Así, las procedencias españolas de pino silvestre (y muchas de las de pino pinaster) destacan frente a las del centro de Europa por sus copas con ramas más gruesas y largas (Alía, 1989; Agundez *et al.* 1992). También es importante el número de entrenudos (policiclismo) con las procedencias españolas, y las de climas más secos, con entrenudos más cortos y menor presencia de brotes policíclicos. En pinos como el silvestre, los brotes policíclicos solo se producen durante los primeros años, y limitados a algunas procedencias centroeuropeas (Agundez *et al.* 1992).

4.4 Caracteres reproductivos y estrategias de historia vital

Existe una constatación clara de la existencia de diferencias entre procedencias en el esfuerzo reproductor y la precocidad en la producción de conos en dos especies: el pino carrasco (Climent *et al.* 2008) y el pino negral (Tapias *et al.* 2004). Estos dos pinos tienen en común una marcada precocidad en la floración y la tendencia a acumular un banco aéreo de semillas en sucesivas cosechas de piñas cerradas en la

copa (conos seróticos). En el pino carrasco, la primera reproducción se produjo como promedio entre los 4 y los 7 años y entre 0.98 y 2.45 m de altura del árbol según las procedencias. La relación entre biomasa reproductiva y total, estimada a partir de la relación entre el número de piñas inmaduras (2-4 cohortes) y el volumen del tronco varió entre 0.14 y 2.47 conos/dm³ (Figura 2). Estos valores implicarían unas diferencias entre procedencias para el banco aéreo de semillas a los 9 años entre 477.900 y 3.110.400 semillas/ha (cálculos a partir de los datos de (Climent *et al.* 2008) y (Tapias *et al.* 2001).

En el pino negral (*P. pinaster*), la combinación de caracteres reproductivos, espesor de corteza, crecimiento, etc. define claramente tres grupos de procedencias que se corresponden con otras tantas estrategias alternativas frente a regímenes de incendios de distinta intensidad y frecuencia (Tapias *et al.* 2001).

5. Nuevos retos: caracteres emergentes

En los últimos años se ha visto la necesidad de abrir el abanico de caracteres objeto de selección. Entre éstos, cabe destacar la resistencia a enfermedades y plagas (por ejemplo *Fusarium circinatum*, la nueva amenaza del nematodo del pino, *Bursaphelenchus xylophilus*, etc.), la calidad de la madera y la resistencia al frío y a la sequía.

La ya mencionada plasticidad fenotípica es también objeto de creciente interés, en especial cuando los mecanismos pueden incluir respuestas adaptativas, por ejemplo mediante la asignación óptima de biomasa al órgano captador del recurso más escaso (Bloom *et al.* 1985; Chambel *et al.* 2007). Esta cualidad, que aún estamos lejos de cuantificar convenientemente en especies tan longevas como los árboles forestales, debería ser el principal mecanismo de

respuesta de las poblaciones forestales frente a cambios climáticos tan rápidos como los que se están dando en el marco del Cambio Global. Para ser capaces de predecir los fenotipos en nuevos ambientes, es interesante modelizar las respuestas de los genotipos (en sentido amplio) por *normas de reacción* que podemos definir como funciones fenotípicas de los gradientes ambientales (Gavrilets and Scheiner 1993).

Otro hito fundamental es conocer como la ontogenia (esto es, la sucesión de cambios morfológicos que experimenta el organismo) puede condicionar o facilitar los procesos adaptativos via plasticidad fenotípica. En algunas especies, como los pinos mediterráneos, las diferencias ligadas al ritmo de desarrollo parecen constituir un mecanismo adaptativo fundamental (Climent *et al.* 2006; Climent *et al.* 2009; Pardos *et al.* 2008).

Habida cuenta de que las alteraciones climáticas llevarán aparejada en muchos casos una disminución de la disponibilidad

de agua para las plantas, en los últimos años ha suscitado un gran interés la eficiencia en el uso del agua, esto es, la cantidad de biomasa que puede producirse con una determinada cantidad de agua consumida o transpirada. Recientemente se ha demostrado, a través del análisis de un parámetro integrador como la composición isotópica del carbono ($\delta^{13}\text{C}$), la relevancia adaptativa de la eficiencia en el uso del agua en dos especies peninsulares con características ecológicas contrastadas: el pino carrasco (Volts *et al.* 2008) y el nogal común (*Juglans regia*; (Aletà 2008)). En ambos casos se hallaron diferencias en $\delta^{13}\text{C}$, con materiales de elevada EUAi (hasta un 15% (nogal) o un 20% superiores (pino carrasco)) asociados en general a bajos crecimientos. Así, las poblaciones de ambas especies originarias del este peninsular, de bajo crecimiento y típicas de ambientes secos, mostraron una estrategia más conservadora en el uso del agua que sus homólogas mesófilas y procedentes de otras zonas peninsulares.

Referencias Bibliográficas

- Aletà, N. 2008. Breeding and selection strategies in *Juglans regia* L. for timber production. Tesis Doctoral. Departament de Producció Vegetal i Ciència Forestal. Universitat de Lleida, Lleida (España).
- Alía, R.; Gil, L. y Pardos, J.A. 1995. Performance of 43 *Pinus pinaster* Ait. Provenances on 5 locations in central Spain. *Silvae Genetica* 44:75-81.
- Alia, R.; Moro, J. y Denis, J.B. 1997. Performance of *Pinus pinaster* provenances in Spain: interpretation of the genotype by environment interaction. *Canadian Journal of Forest Research* 27:1548-1559.
- Alía, R.; Moro, J. y Notivol, E. 2001. Genetic variability of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) provenances in Spain: Growth traits and survival. *Silva Fennica* 35:27-38.
- Bloom, A.J.; Chapin, F.S. y Mooney, H.A. 1985. Resource limitation in plants - an economic analogy. *Annual Review of Ecology & Systematics* 16:363-392.
- Chambel, M.R. 2006. Variabilidad adaptativa y plasticidad fenotípica en procedencias de pinos ibéricos. Tesis Doctoral. Dep. Silvopascicultura. Universidad Politécnica de Madrid, Madrid. 118 p.
- Chambel, M.R. y Alía, R. 2002. Phenotypic plasticity in mediterranean pines (*Pinus pinaster*, *Pinus halepensis* and *Pinus nigra*). *En Medpine2- International meeting on Mediterranean pines*, Chania (Greece).
- Chambel, M.R.; Climent, J. y Alía, R. 2007. Divergence among species and populations of Mediterranean pines in biomass allocation of seedlings grown under two watering regimes. *Annals of Forest Science* 64:87-97.
- Chambel, M.R.; Climent, J.; Alía, R. y Valladares, F. 2005. Phenotypic plasticity: a useful framework for understanding adaptation in forest species. *Investigacion Agraria, Sistemas y Recursos Forestales*. 14:334-344.
- Chambel, M.R.; Soto, A.; Gómez, A.; Álvarez, A.; Climent, J. y Alía, R. 2004. Genetic diversity of Mediterranean pines. *En Plant Evolution in Mediterranean Climate Zones*, Valencia, España.
- Climent, J.; Chambel, M.R.; López, R.; Mutke, S.; Alía, R. y Gil, L. 2006. Population divergence for heteroblasty in the Canary Islands pine (*Pinus canariensis*, Pinaceae). *American Journal of Botany* 93:840-848.
- Climent, J.; Costa e Silva, F.; Chambel, M.R.; Pardos, M. y Almeida, H. 2009. Freezing injury in primary and secondary needles of Mediterranean pine species of contrasting ecological niches. *Annals of Forest Science* en prensa
- Climent, J.; Gil, L.; Pérez, E. y Pardos, J. 2002. Efecto de la procedencia en la supervivencia de plántulas de *Pinus canariensis* Sm. en medio árido. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales* 11:171-180.
- Climent, J.; Prada, M.A.; Calama, R.; Sánchez de Ron, D.; Chambel, M.R. y Alía, R. 2008. To grow or to seed: ecotypic variation in reproductive allocation and cone production by young female Aleppo pine (*Pinus halepensis*, Pinaceae). *American Journal of Botany* 94 1316-1320.
- Gavrilets, S. y Scheiner, S. 1993. The genetics of phenotypic plasticity. V. Evolution of reaction norm shape. *Journal of Evolutionary Biology* 6:31-48.
- González Martínez, S.C.; Alía, R. y Gil, L. 2002. Population genetic structure in a Mediterranean pine (*Pinus pinaster* Ait.): a comparison of allozyme markers and quantitative traits. *Heredity* 89:199-206.

- Gordo, J.; Mutke, S. y Gil, L. 2007. Ausencia de diferenciación ecotípica entre rodales selectos de pino piñonero en la cuenca del Duero. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales* 16:253-261.
- Johnsen, O.; Fossdal, C.G.; Nagy, N.; Molmann, J.; Daehlen, O.G. y Skroppa, T. 2005. Climatic adaptation in *Picea abies* progenies is affected by the temperature during zygotic embryogenesis and seed maturation. *Plant, Cell and Environment* 28:1090-1102. .
- Johnsen, O. y Skroppa, T. 1996. Adaptive properties of *Picea abies* progenies are influenced by environmental signals during sexual reproduction. *Euphytica* 92:67-71.
- Lopez, G.A.; Potts, B.M.; Vaillancourt, R.E. y Apiolaza, L.A. 2003. Maternal and carryover effects on early growth of *Eucalyptus globulus*. *Canadian Journal of Forest Research* 33:2108-2115.
- López, R.; Zehavi, A.; Climent, J. y Gil, L. 2007. Contrasting ecotypic differentiation for growth and survival in *Pinus canariensis*. *Australian Journal of Botany* en prensa
- Mutke, S.; Gordo, J.; Climent, J.; Gómez, R.; López, R. y Gil, L. 2005. Height growth and shoot phenology variability in a stone pine (*Pinus pinea* L.) provenance trial. *En Medpine 3: International Conference on Conservation, Regeneration and Restoration of Mediterranean Pines and their Ecosystems.*, Bari (Italia).
- Pardos, M.; Calama, R. y Climent, J. 2008. Difference in cuticular transpiration and sclerophylly in juvenile and adult pine needles relates to the species-specific rates of development. *Trees - Structure and Function* DOI : 10.1007/s00468-008-0296-6
- Pérez, M.; Del Caño, F.; Chambel, M.R. y Alía, R. 2005. Variabilidad intraespecífica del crecimiento y la supervivencia en *Pinus nigra* Arn. *En 4º Congreso Forestal Español. SECF, Zaragoza (España).*
- Tapias, R.; Climent, J.; Pardos, J.A. y Gil, L. 2004. Life histories of Mediterranean pines. *Plant Ecology* 171:53-68.
- Tapias, R.; Gil, L.; Fuentes-Utrilla, P. y Pardos, J.A. 2001. Canopy seed banks in Mediterranean pines of South-eastern Spain: a comparison between *Pinus halepensis* Mill., *P. pinaster* Ait., *P. nigra* Arn. and *P. pinea* L. *Journal of Ecology*. 89:629-638.
- Voltas, J.; Chambel, M.R.; Prada, M.A. y Ferrio, J.P. 2008. Climate-related variability in carbon and oxygen stable isotopes among populations of Aleppo pine grown in common-garden tests. *Trees – Structure and Function* DOI : 10.1007/s00468-008-0236-5
- Zas, R. 2006. Iterative kriging for removing spatial autocorrelation in analysis of forest genetic trials. *Tree Genetics & Genomics* 2:177-186.



Figura 1: Ensayo de progenies de *Pinus sylvestris* con 50 familias de árboles plus del Monte de Valsain (procedencia Sierra de Guadarrama).



Figura 2: En sitios de ensayo suficientemente extremos, se han logrado detectar diferencias notables en supervivencia entre procedencias. La foto corresponde a un sitio de ensayo de procedencias de *Pinus canariensis* en Fasnia (Tenerife).



Figura 3: El pino carrasco (*Pinus halepensis*) ha mostrado una notable diferenciación geográfica en caracteres reproductivos, contrastando con una baja diferenciación en crecimiento (excepto en sitios extremos). En la imagen, se compara una procedencia de reproducción femenina intensa y precoz, a expensas de un escaso crecimiento (Túnez) con otro que destina casi todos los recursos a crecimiento (Cataluña), sin piñas.



Figura 4: Los caracteres de forma en el pino negral (*Pinus pinaster*) presentan una elevadísima diferenciación entre procedencias. Este fenómeno, constatado en campo, se debe a una distinta capacidad de enderezamiento controlada endógenamente.