

EL PIÑONERO, UN PINO ATÍPICO

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

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

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

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

Resumen

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

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

EXPERIENCIAS EN ENSAYOS DE CAMPO

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

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

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

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

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

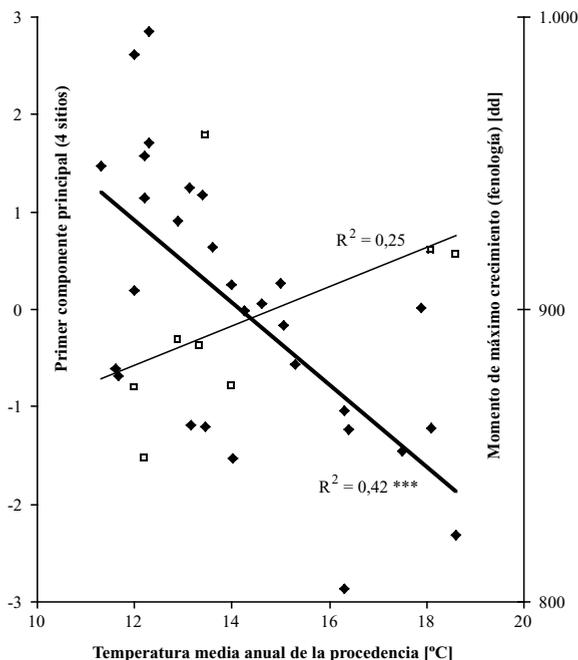


Figura 1. Primer componente principal, obtenido por PCA entre los valores genéticos de crecimiento en altura de 23 procedencias internacionales en 4 sitios de ensayo (eje izquierdo, rombos rellenos) y momento de máximo crecimiento en primavera de seis procedencias (eje derecha, a escala grados día por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

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

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

ANÁLISIS DE VARIACIÓN NEUTRA MOLECULAR

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

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

DISCUSIÓN

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

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

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

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

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

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

BIBLIOGRAFÍA

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

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