



6º CONGRESO FORESTAL ESPAÑOL

6CFE01-194

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

Esclareciendo la variación adaptativa entre subespecies y procedencias de *Pinus nigra* Arnold

CLIMENT, J.^{1,2}, CHAMBEL, M.R.¹, SANTOS DEL BLANCO, L.^{1,2}, MARTÍNEZ VALCUENDE, L. y ALÍA, R.^{1,2}

¹ Departamento de Ecología y Genética Forestal, INIA-CIFOR

² Instituto Universitario de Gestión Forestal Sostenible UVa-INIA

Resumen

Pinus nigra Arn. es una de las coníferas europeas menos estudiadas pese a su relevancia económica y ecológica. Ampliamente utilizada en reforestación durante más de un siglo, actualmente subespecies y/o poblaciones alóctonas conviven y se hibridan con las poblaciones autóctonas, sin que conozcamos las consecuencias para su adaptación futura. Los estudios de variación genética, tanto cuantitativa como molecular en esta especie son escasos e incompletos y se desconoce la variación entre y dentro de subespecies en caracteres adaptativos clave, tales como los caracteres de historia vital. Buscando paliar esta carencia hemos analizado varios caracteres clave de historia vital en un ensayo de subespecies-procedencias de 17 años de edad: crecimiento, reproducción masculina y femenina, alometría altura /diámetro y patrón de ramificación. Los resultados indican una marcada diferenciación genética entre y dentro de subespecies, coherente con una especialización ecológica basada en distintos compromisos entre crecimiento y reproducción. En particular, las procedencias de la subespecie *salzmannii*, endémica de la Península Ibérica y Sur de Francia mostraron una clara tendencia a la reproducción masculina precoz, mayor diámetro normal en relación a la altura y ramas más gruesas con menores ángulos de inserción. Por otra parte, las poblaciones italianas de la subespecie *laricio* se comportaron de forma muy diferente a las de Córcega, apoyando la necesidad de su separación taxonómica.

Palabras clave

Variación adaptativa, diferenciación geográfica, historias vitales, pino laricio, pino cascalbo, pino salgareño, reproducción.

1. Introducción

Pinus nigra Arn. se extiende por más de 3,5 millones de hectáreas en Europa, Asia Menor y Norte de África. Debido a su distribución discontinua y amplia variación fenotípica se considera a *P. nigra* una especie colectiva. Si bien no hay un consenso sobre su taxonomía infra-específica, se suelen reconocer seis subespecies: *P. nigra mauretanic* (Maire et Peyerimh.), con una presencia relictica en las montañas de Marruecos y Argelia; *P. nigra salzmannii* (Dunal) Franco ocupa unas 350.000 ha desde los Pirineos a Andalucía en España y con unas pocas poblaciones aisladas en los Pirineos y Cévennes en Francia. *P. nigra laricio* (Poiret), ocupa unas 22.000 ha en Córcega, en Calabria (a veces separado como *P.n.l. calabrica*) y en Sicilia. *P. nigra nigra* (syn: *P.n. austriaca* Höss,) se distribuye desde los Apeninos italianos al norte de Grecia a través de los Alpes Julianos y los Balcanes, cubriendo más de 800.000 ha; *P. nigra dalmatica* (Vis.) Franco se encuentra en unas pocas islas de la costa croata y en las laderas meridionales de los Alpes Dináricos, y finalmente *P. nigra pallasiana* (Lamb.) Holmboe cubre extensas áreas en Bulgaria, Grecia oriental y Turquía (2.5 millones de ha) y también está presente en Chipre y Crimea (ISAJEV et al. 2004).

Pinus nigra es una de las coníferas con mayor relevancia económica en el sur de Europa debido a la elevada calidad de su madera (MERINO et al. 2006) a la que no es ajena la favorable arquitectura de fuste y copa en varias de sus procedencias. Sin embargo, pese a su gran relevancia ecológica y económica, *Pinus nigra* es todavía una de las coníferas europeas menos estudiadas. Ampliamente utilizada en reforestación desde el siglo XIX en España, Francia, Gran Bretaña e incluso EEUU, actualmente subespecies y/o orígenes alóctonos conviven y se hibridan con las poblaciones autóctonas, sin que conozcamos las consecuencias para su adaptación futura (ISAJEV et al. 2004, ARIAS et al. 2011). Los estudios de variación genética, tanto cuantitativa como molecular en esta especie son aún escasos (AFZAL-RAFI et al. 2007; SOTO et al. 2010; RUBIO-MORAGA et al. 2012) y se desconoce la variación entre y dentro de subespecies para caracteres adaptativos clave, y en particular para caracteres reproductivos y otros rasgos de historia vital. Los estudios sobre caracteres reproductivos en poblaciones naturales contribuyen a paliar en parte esta carencia de información (TAPIAS et al. 2001; TÍSCAR 2002; TÍSCAR & LUCAS 2010), pero para la conservación y uso de los recursos genéticos de esta especie necesitamos conocer mejor la diferenciación genética entre poblaciones y subespecies además de los efectos ambientales.

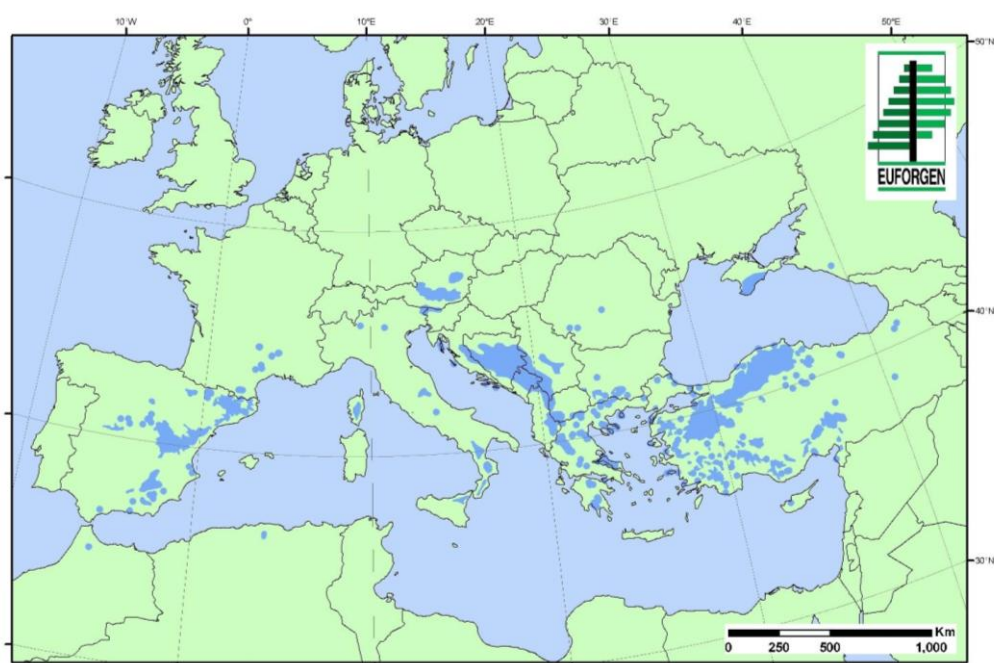


Figura 1. Distribución de *Pinus nigra* Arnold (EUFORGEN)

Pinus nigra es una de las especies forestales europeas de mayor talla, con ejemplares de más de 50 metros de altura, y también una de las más longevas, alcanzando edades de hasta 900 años (CREUS 1998). En consonancia con la elevada esperanza de vida, su estrategia de historia vital tiende claramente a la reproducción tardía, a diferencia de los pinos mediterráneos más adaptados a las perturbaciones, como *P. halepensis*, *P. brutia* o *P. pinaster* (TAPIAS et al. 2004; GRIVET et al. enviado). Pero este patrón general podría presentar variaciones intraespecíficas como las encontradas en las especies mencionadas en cuanto a edad o tamaño umbral para la reproducción, asignación reproductiva (esto es, la relación entre recursos destinados a la reproducción o al cuerpo vegetativo), la asignación sexual, etc. (CLIMENT et al. 2008, SANTOS DEL BLANCO et al. 2010, 2012) o en otros caracteres de historia vital (TAPIAS et al. 2004). Estos caracteres son además clave para entender los

patrones de adaptación local y la resiliencia de las poblaciones frente a los retos de un clima cambiante y un aumento de las perturbaciones, sobre todo los incendios forestales en las áreas de clima mediterráneo.

2. Objetivos

El objetivo de este trabajo es conocer la variación entre subespecies y procedencias dentro de subespecies para caracteres de historia vital en *Pinus nigra* Arnold.

En esta comunicación presentamos resultados basados en crecimiento, alometría altura-diámetro, tipo de ramificación y reproducción femenina y masculina.

3. Metodología

3.1 Descripción del ensayo

El sitio de ensayo P25GRA, perteneciente a la red de ensayos Genfored (www.genfored.es) está localizada a 1.150 m de altitud en las coordenadas 40° 54' 41,22" N y 4° 0' 55,16", entre San Ildefonso y el Embalse del Pontón Alto en la provincia de Segovia. La parcela tiene una orientación norte-noroeste y una pendiente del 5-7%. La parcela de ensayo incluye aproximadamente 800 individuos que fueron plantados en el año 1996 tras una savia en vivero. Los árboles se distribuyen en 12 bloques, dentro de cada uno de los cuales se distribuyen las procedencias de forma aleatoria. Cada procedencia está representada en cada bloque por cuatro árboles plantados a marco real.

Tabla 1 Procedencias (por subespecie) ensayadas en el sitio P25GRA

Cod	Nombre	Subespecie	País	Región de Procedencia	Tº Municipal
1	Ena	<i>salzmannii</i>	ES	1 Prepireneo Aragónés W	Bailo
3	Solsonés	<i>salzmannii</i>	ES	3 Prepireneo Catalán	Lladurs y Castellar
71	Cuenca	<i>salzmannii</i>	ES	7a Sist. Ibérico S	Cuenca
72	Los Palancares	<i>salzmannii</i>	ES	7a Sist. Ibérico S	Cuenca
73	Los Cadorzos	<i>salzmannii</i>	ES	7a Sist. Ibérico S	Cuenca
81	Navahondona	<i>salzmannii</i>	ES	8a Cord. Béticas	Cazorla
82	Paterna del Madera	<i>salzmannii</i>	ES	8a Cord. Béticas	Paterna del Madera
83	Cazorla-Alcaraz	<i>salzmannii</i>	ES	8a Cord. Béticas	Segura de la Sierra
84	Huescar	<i>salzmannii</i>	ES	8a Cord. Béticas	Hués-car
150	Gagnières	<i>salzmannii</i>	FR	--	--
201	Grancia	<i>laricio</i>	IT	--	--
202	Machia della Tavolla	<i>laricio</i>	IT	--	--
302	Noceta	<i>laricio</i>	FR	--	--
303	Sorba	<i>laricio</i>	FR	--	--
304	Ghisoni N.62492	<i>laricio</i>	FR	--	--
402	Parabluberg	<i>nigra</i>	AU	--	--
405	Milea	<i>nigra</i>	GR	--	--
407	Villeta Berrea	<i>nigra</i>	IT	--	--
601	Rumania	<i>dalmática?</i>	RU	--	--

El ensayo comprende 19 procedencias de *Pinus nigra* generadas con semillas de poblaciones naturales de España, Francia, Italia, Austria, Grecia y Rumanía, clasificadas *a priori* en cuatro subespecies (*salzmannii*, *laricio*, *nigra* y *dalmatica*) (Tabla 1). Sin embargo, la localización geográfica de la población rumana (601) es poco precisa, por lo que existen dudas de su adscripción taxonómica entre *dalmática*, *nigra* o incluso *pallasiana*.

3.1 Toma de datos y explicación de las variables

En invierno de 2011-2012, a los 17 años de edad de las plantas, se midieron alturas totales (H) y diámetros normales (DBH). Asimismo, se registró el tipo de ramificación principal mediante una escala categórica subjetiva (BH, de 6 valores, correspondiendo el 1 a ramas más delgadas de inserción horizontal y el 6 al fenotipo opuesto). En primavera de 2012 se contaron los conos femeninos recién formados en el extremo de los brotes en elongación y se anotó la presencia o ausencia de conos del año anterior (distinguibles por su color verde, mayor tamaño y posición al final de la metida de 2011). La reproducción masculina se evaluó mediante el conteo de grupos de conos masculinos en 10 segundos (KNOPS et al. 2007). Sin embargo, dado el número aún escaso de individuos con conos femeninos, preferimos analizar la reproducción de ambos sexos mediante dos variables categóricas: FR (femenina) y MR (masculina) con valores 0 o 1 (0 sin conos de ese sexo; 1 con conos). En el caso del estado reproductor femenino, se consideraron como reproductores los individuos que hubiesen presentado conos en 2011, en 2012 o en ambos años, con la intención de no descartar individuos que hubiesen alcanzado su capacidad reproductiva por edad y/o tamaño pero no la expresaran en alguno de los dos períodos por el fenómeno de vecería (TAPIAS et al. 2004; KELLY & SORK 2002).



Figura 2. Ejemplar del ensayo con abundantes conos masculinos y algunos conos femeninos.

3.3 Análisis de datos

La hipótesis de diferenciación entre procedencias para los caracteres de interés se evaluó mediante modelos lineales generales para las variables continuas (altura total, diámetro normal y relación H/D) y mediante modelos mixtos generalizados para las discontinuas (con

función de enlace *logit*): binomial para la reproducción masculina o femenina y multinomial ordinal para el patrón de ramificación. A partir de estos modelos obtuvimos las estimaciones medias por procedencia para el análisis multivariante. La subespecie no se incorporó como factor de clasificación en los análisis, sino solo cada procedencia de forma independiente. A diferencia de otros trabajos previos (SANTOS DEL BLANCO et al. 2010, 2012), el número aún escaso de individuos reproductores en varias procedencias nos previno por el momento de obtener modelos de tamaño umbral para la reproducción por el mal ajuste de los modelos.

Intencionadamente, no aplicamos ninguna corrección de la variación micro-espacial dentro de la parcela de ensayo, ya que dicho efecto queda ya recogido por la relación alométrica del tamaño (H o DBH) con las restantes variables.

Con las estimaciones medias por procedencia para las seis variables de estudio (H, DBH, H/D, BH, FR y MR) realizamos una matriz de correlaciones de Pearson y se aplicó un análisis de componentes principales para conocer cómo se distribuían las variables y las procedencias en los dos ejes significativos.

4. Resultados

4.1 Análisis univariantes

Las seis variables analizadas mostraron efectos muy significativos de la procedencia ($p < 0.0001$, datos no mostrados). Los efectos del bloque fueron significativos para la altura y diámetro, pero no para el resto de variables.

4.2 Correlaciones y PCA

Entre procedencias, en primer lugar llama la atención la ausencia de correlación entre tamaño medio (H o DBH) y probabilidad de reproducción femenina o masculina (FR y MR). En cambio, el patrón de ramificación BH sí se mostró positivamente correlacionado con la reproducción masculina, es decir, las procedencias con ramas gruesas de inserción menos horizontal tuvieron mayor tendencia a la reproducción masculina precoz. Por su parte, la reproducción femenina se correlacionó positiva y significativamente con la masculina, de forma que no se aprecia por el momento un compromiso entre ambas a nivel de procedencia. Por último, se aprecia una tendencia a que las procedencias de fuste esbelto presenten también copas de ramas delgadas e inserción horizontal.

Tabla 2 Matriz de coeficientes de correlación de Pearson (sobre la diagonal) y sus niveles de significación (bajo la diagonal) entre las seis variables estudiadas por procedencia. En negrita se destacan las correlaciones con $p < 0.05$.

	H	DBH	H/D	BH	FR	MR
H		0.588	-0.002	-0.324	-0.271	-0.254
DBH	0.008		-0.804	0.446	-0.102	0.130
H/D	0.993	0.000		-0.801	-0.081	-0.369
BH	0.177	0.055	0.000		0.204	0.601
FR	0.262	0.677	0.740	0.403		0.558
MR	0.294	0.595	0.120	0.007	0.013	

El análisis de componentes principales a partir de las medias y valores ajustados por población mostró sólo dos ejes con autovalor mayor de uno, que acumularon el 77% de la variación (45,1 y 31,9%, respectivamente). El primer eje está muy correlacionado positivamente con el patrón de ramificación ($r=0.91$), la probabilidad de reproducción masculina ($r=0.70$) y diámetro normal ($r=0.66$), y negativamente con la esbeltez del tronco ($r=-0.90$). Por su parte, el segundo eje se relacionó positivamente con la reproducción femenina ($r=0.61$) y negativamente con la altura y diámetro normal ($r=-0.82$ y $r=-0.72$ respectivamente)(Figura 3A).

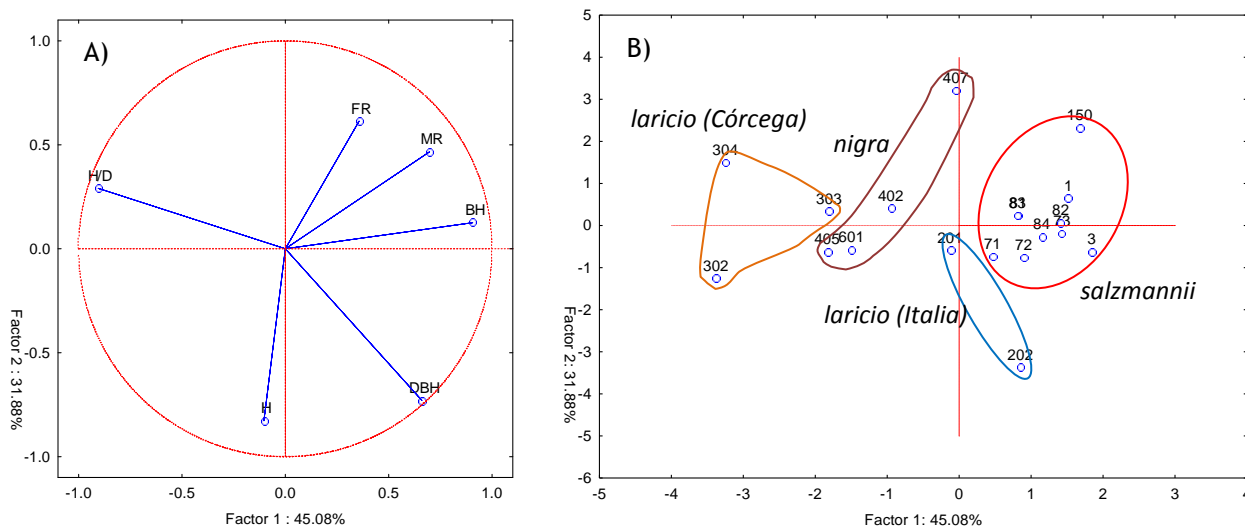


Figura 3. Biplots derivados del análisis de componentes principales con las seis variables de estudio. A) Representación de las variables en los dos ejes significativos. B) Representación de las procedencias en los dos ejes significativos. Las líneas envolventes agrupan a las procedencias por su asignación subspecífica actual, pero distinguiendo entre las de *P.n. laricio* de Córcega y Sur de Italia.

Este análisis mostró en general una clara segregación de las procedencias atendiendo a su asignación taxonómica actual, con una importante salvedad: la marcada separación entre las procedencias corsas e italianas de *P.n. laricio* (Figura 3B). Las subespecies *salzmannii* y *laricio* se muestran como las más alejadas según el primer eje de variación, mientras que las dos procedencias italianas de *laricio* se mostraron más próximas a las de *salzmannii*. La procedencia italiana n° 202 (Machia della Tavolla) fue la de mayor crecimiento tanto en diámetro como en altura, pero con una reproducción menor que las de *salzmannii*. La subespecie *salzmannii* en conjunto mostró claramente una tendencia a la reproducción precoz, tronco grueso en relación a la altura total y ramas gruesas con ángulo de inserción bajo. La única procedencia de *salzmannii* del Sur de Francia evaluada en el ensayo (n° 150, Gagnières) mostró la mayor asignación a la reproducción, tanto masculina como femenina entre las de esta subespecie y la reproducción masculina más intensa de todas las 19 procedencias ensayadas.

Por último, las procedencias de la subespecie *nigra* se mostraron como intermedias entre las de *P.n. salzmannii* y las de *P.n. laricio* italianas por un extremo y las de *P.n. laricio* corsas por otro. La procedencia n° 407 (Villeta Berrea, Italia) se destacó por su reproducción femenina precoz e intensa.

5. Discusión

Presentamos por primera vez una evaluación de caracteres fenotípicos de historia vital en procedencias de *Pinus nigra* Arnold pertenecientes al menos a tres subespecies. Nuestros resultados se basan en un ambiente común, de forma que las diferencias observadas están a priori exentas de efecto ambiental. Los patrones de interacción procedencia x ambiente en varios de los caracteres son aún desconocidos, pero sabemos que para el crecimiento en altura son poco significativos en *P. nigra* (PÉREZ et al 2005; CHAMBEL & ALÍA 2002) y, en otras especies como *P. pinaster* y *P. halepensis*, los caracteres reproductivos han mostrado muy baja interacción (SANTOS DEL BLANCO et al. 2010 y enviado). Por ello, aunque sería deseable ampliar el estudio a otros sitios de ensayo en condiciones ambientales diferentes, no esperamos cambios sustanciales del ranking de procedencias para las variables analizadas.

Los resultados obtenidos confirman la gran relevancia de los caracteres reproductivos en la diferenciación entre poblaciones y subespecies, en consonancia con la proximidad de estos caracteres con la eficacia biológica. En conjunto, *Pinus nigra* parece iniciar su vida reproductiva a través de la función masculina, a semejanza de *P. pinaster* (SANTOS DEL BLANCO et al. 2012) y a diferencia de *P. halepensis* (CLIMENT et al. 2008 y datos no publicados). Este comportamiento parece darse también en otros ensayos independientes en Grecia (P. ALIZOTI, com. pers.) pero no se apreció en huertos semilleros con injertos de sustitución de yema terminal (CLIMENT et al. 1997).

El patrón de diferenciación entre procedencias y subespecies observado se basa sobre todo en la reproducción masculina, la arquitectura de la copa y la alometría entre altura total y diámetro normal. Así, la subespecie *salzmannii* mostró una clara tendencia a la reproducción masculina precoz, copas con ramas gruesas con ángulos de inserción bajos y mayor diámetro en proporción con su altura. Inesperadamente, este conjunto de caracteres se mostró más acentuado en las procedencias septentrionales de esta subespecie, en el pre-pirineo (Ena) y sobre todo en la población relíctica de Gagnières en Languedoc-Roussillon (Francia). La teoría de historia vital predice que la reproducción precoz se ve favorecida por la selección natural en ambientes que limitan las expectativas de vida, bien por stress o por perturbaciones (STEARNS 1977). Aparte de la posible existencia de procesos evolutivos no adaptativos (la deriva genética puede ser importante en poblaciones relícticas de reducido tamaño), sería interesante comparar las condiciones ambientales y la historia de incendios entre el Sur de Francia y las procedencias ibéricas que puedan explicar esta divergencia. En *Pinus pinaster*, por ejemplo se encontró una mayor tendencia a la reproducción precoz femenina en poblaciones más continentales, pero no diferenciación entre poblaciones en la reproducción masculina (SANTOS DEL BLANCO et al. 2012).

Las procedencias asignadas a la subespecie *P.n. nigra* y sobre todo las procedencias corsas de *P.n. laricio* (consideradas por algunos autores como *P.n.l. var. corsicana* o *P.n. subsp. corsicana*) presentaron el comportamiento opuesto, esto es, una elevada asignación al crecimiento en altura, a expensas de un menor diámetro, menor reproducción masculina y copas esquemáticas con ramas delgadas de inserción muy horizontal. Estas características fenotípicas son conocidas desde hace décadas, y buscadas como deseables para el aprovechamiento maderero (fustes rectos con nudos escasos y pequeños y poca madera de reacción) y fue probablemente una de las causas de la introducción de estas subespecies en amplias zonas de Francia y España (AUNÓS 2010). Sin embargo, en las condiciones del ensayo la producción de biomasa, y sobre todo la reproducción fue menor en *nigra* y *laricio*

de Córcega que en *salzmannii*, con la excepción de la procedencia del Norte de Italia nº 407 (Villeta Berrea) que presentó una reproducción femenina especialmente precoz.

Las procedencias de *P.n. laricio* del Sur de Italia (consideradas por algunos autores como *P.n.l. var. callabrica* o *Pinus nigra* subsp. *callabrica*) se diferenciaron claramente de las de Córcega por su menor esbeltez, mayor tasa de reproducción precoz y patrón de ramificación más semejante a *P.n. salzmannii*. En concreto, la procedencia nº 202 (Machia della Tavolla) alcanzó el mayor crecimiento en diámetro y altura entre las 19 ensayadas, si bien con una reproducción menor que las de *P.n. salzmannii*.

Los resultados de estudios con marcadores moleculares neutros - esto es, no sometidos a selección natural- indicaron barreras bio-geográficas entre Córcega y Sur de Italia, lo que iría en consonancia con la diferenciación fenotípica mostrada entre estas procedencias (AFZAL-RAFII & DODD 2007). En contraste, nuestros resultados no corroboran una diferenciación entre las poblaciones ibéricas, como se ha mostrado en el trabajo mencionado y otros estudios moleculares (SOTO et al. 2010, RUBIO-MORAGA et al. 2012). Comparativamente, las procedencias ibéricas de *P.n. salzmannii* mostraron una notable homogeneidad en cuanto a los caracteres analizados, pero no podemos descartar que un análisis centrado en las poblaciones ibéricas con un mayor número de caracteres revele diferencias adaptativas entre grupos de poblaciones de los principales macizos montañosos ibéricos.

6. Conclusiones

Los resultados obtenidos, indican la existencia de una importante distancia en caracteres clave de historia vital entre la subespecie *salzmannii* y las subespecies *nigra* y sobre todo, *laricio* de Córcega. Las dos procedencias de *P.n. laricio* del Sur de Italia también se diferenciaron claramente de las de Córcega de la misma subespecie, lo que unido a los análisis moleculares podría sostener la diferenciación *callabrica/corsicana* como subespecies más que como variedades de la misma subespecie. La reproducción precoz en *P.n. salzmannii* podría tener relevancia adaptativa para afrontar situaciones de estrés y/o perturbaciones como las que se derivan del incremento de períodos secos. La incorporación de un mayor número de caracteres y la continuación del estudio en fases más avanzadas del desarrollo permitirá definir mejor la diferenciación entre procedencias ibéricas, con repercusiones directas para la conservación y uso de los recursos genéticos de *P.n. salzmannii* en nuestro país.

7. Agradecimientos

Los trabajos de campo han sido financiados por los proyectos RTA 2011-00016 Mitigenfor y AT10007 (INIA) y realizados por A. Piñera, M. Pérez (†), E. Ballesteros, F. del Caño, A. Blanco y N. Godoy (†) a los que agradecemos sinceramente su participación. Gracias a J.J. Robledo y a S.C. González por la lectura crítica del manuscrito. El mantenimiento de este sitio de ensayo ha estado a cargo de E. Sastre, bajo la supervisión de S. Martín, S. Iglesias, J. Broncano y F. Pérez. Los datos utilizados en este estudio son parte integrante de la Red Nacional de Ensayos Genéticos (GENFORED). Se agradece a todas las personas e instituciones involucradas en el establecimiento y medición de los ensayos de campo y el mantenimiento de la red.

8. Bibliografía

- AFZAL-RAFII, Z.; DODD, R.S.; 2007. Chloroplast DNA supports a hypothesis of glacial refugia over postglacial recolonization in disjunct populations of black pine (*Pinus nigra*) in western Europe. *Mol. Ecol.* 16(4) 723–736.
- ARIAS, B.; CLIMENT, J.; DIAZ-FERNÁNDEZ, P.; 2011. Caracterización y diagnóstico de *Pinus nigra* en Navalacruz (Ávila). Estrategias para la conservación de recursos genéticos y propuestas de gestión y mejora. *Spanish Journal of Rural Development*, II (Special 3) 151–160.
- AUNÓS, A.; 2008. Selvicultura de *Pinus nigra* Arn. subsp. *laricio* (Poiret) Maire. In: *Compendio de Selvicultura Aplicada en España*. R. Serrada, R. Montero, J. Reque (eds). INIA-FUCOVASA. pp: 267-287.
- CEBALLOS, L.; RUIZ DE LA TORRE, J.; 1971. Árboles y arbustos de la España peninsular. Fundación Conde del Valle de Salazar, ETSI de Montes.
- CHAMBEL, M.R.; ALÍA, R.; 2002. Phenotypic plasticity in mediterranean pines (*Pinus pinaster*, *Pinus halepensis* and *Pinus nigra*). In: *Medpine2- International meeting on Mediterranean pines* (Vol. <http://ww>). Chania, Creta (Greece).
- CLIMENT, J.; PRADA, M.A.; GIL, L.; PARDOS, J.A.; 1997. Increase of flowering in *Pinus nigra* Arn. subsp. *salzmannii* (Dunal) Franco by means of heteroplasmic grafts. *Ann. For. Sci.* 54 145–153.
- CLIMENT, J.; PRADA, M.A.; CALAMA, R.; CHAMBEL, M.R.; SANCHEZ DE RON, D.; ; 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(7) 833–42.
- GÉNOVA, M.; FERNÁNDEZ, A.; CREUS, J.; 1993. Diez series medias de anillos de crecimiento en los sistemas Carpetano e Ibérico. *Inv. Agr. Sist. Rec. For.* 2(2) 151–172.
- ISAJEV, V.; FADY, B.; SEMERCI, H.; ANDONOVSKI, V.; 2004. EUFORGEN Technical Guidelines for genetic conservation and use for European black pine (*Pinus nigra*). IPGRI, Roma. 6 pp.
- KELLY, D.; SORK, V.; 2002. Mast seeding in perennial plants: Why, How, Where? *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 33 427–447.
- KNOPS, J.M.H.; KOENIG, W.D.; CARMEN, W.J.; 2007. Negative correlation does not imply a tradeoff between growth and reproduction in California oaks. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 104(43) 16982–16985.
- MERINO, A.; GUTIÉRREZ, A.; BAONZA, M.V.; SECO, J.I.; FERNÁNDEZ-GOLFÍN, J.; PRIETO, M.; CONDE, A.; et al.; 2006. Effect of growth conditions on wood density of Spanish *Pinus nigra*. *Wood Sci. Technol.* 40 190–204.

- PÉREZ, M.; DEL CAÑO, F.; CHAMBEL, M.R.; ALÍA, R.; 2005. Variabilidad intraespecífica del crecimiento y la supervivencia en *Pinus nigra* Arn. 4º Congreso Forestal Español. Zaragoza (España): SECF.
- RUBIO-MORAGA, A.; CANDEL-PEREZ, D.; LUCAS-BORJA, M.E.; TISCAR, P.A.; VIÑEGLA, B.; LINARES, J. C.; GÓMEZ-GÓMEZ, L.; et al.; 2012. Genetic diversity of *Pinus nigra* Arn. populations in southern Spain and northern Morocco revealed by inter-simple sequence repeat profiles. *Int. J. Mol. Sci.* 13(5) 5645–5658.
- SANTOS-DEL-BLANCO, L.; NOTIVOL, E.; ZAS, R.; CHAMBEL, M.R.; MAJADA, J.; CLIMENT, J.M.; 2010. Variation of early reproductive allocation in multi-site genetic trials of Maritime pine and Aleppo pine. *For. Syst.* 19(3) 381–392.
- 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(7) 1449–1460.
- SOTO, A.; ROBLEDO-ARNUNCIO, J.J.; GONZÁLEZ-MARTÍNEZ, S.C.; SMOUSE, P.E.; ALÍA, R.; 2010. Climatic niche and neutral genetic diversity of the six Iberian pine species: a retrospective and prospective view. *Mol. Ecol.* 19(7) 1396–409.
- STEARNS, S.C.; 1977. The Evolution of life histories traits: a critique of the theory and a review of the data. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 8 145–171.
- TAPIAS, R.; GIL, L.; FUENTES-UTRILLA, P.; 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. *J. Ecol.* 89(4) 629–638.
- TAPIAS, R.; CLIMENT, J.; PARDOS, J.A.; GIL, L.; 2004. Life histories of Mediterranean pines. *Plant Ecol.* 171(1-2) 53–68.
- TÍSCAR, P.A.; 2002. Capacidad reproductiva de *Pinus nigra* subsp. *salzmannii* en relación con la edad de la planta madre. *Inv. Agr. Sist. Rec. For.* 11(2) 358–371.
- TÍSCAR, P.A.; LUCAS, M.E.; 2010. Seed mass variation, germination time and seedling performance in a population of *Pinus nigra* subsp. *salzmannii*. *For. Syst.* 19(3), 344–353.