

Capacidad reproductiva de *Pinus nigra* subsp. *salzmannii* en relación con la edad de la planta madre

P.A. Tíscar Oliver

Centro de Capacitación y Experimentación Forestal. C/ Vadillo-Castril s/n 23470 Cazorla (Jaén)
ccef.vadillo@cma.junta-andalucia.es

RESUMEN

Este trabajo analiza la posible reducción de la fertilidad del pino salgareño (*Pinus nigra* subsp. *salzmannii*) conforme los árboles envejecen. La fertilidad se estimó mediante la evaluación combinada de la frecuencia de semillas vanas y la capacidad para germinar de las semillas llenas procedentes de árboles menores de 120 años de edad (la duración del turno de corta en el área de estudio) y de otros de hasta más de 1.000 años. Los ensayos de germinación se realizaron en invernadero y en armario germinador. Los árboles más viejos tendieron a producir una mayor cantidad de piñones vanos, así como unas semillas llenas de menor peso y menor velocidad de germinación. No obstante, la diferencia de estos parámetros entre los distintos árboles estudiados no resultó lo bastante grande como para establecer, desde el punto de vista de la gestión forestal, que los pinos salgareños de edades avanzadas sean inadecuados para regenerar las masas explotadas de esta especie. El crecimiento de los brinzales durante el primer año se correlacionó positivamente con el peso de los piñones de que procedían y, por tanto, negativamente con la edad de las plantas madre. Sin embargo, estos factores sólo pudieron explicar una pequeña proporción de la variabilidad en el tamaño de los brinzales. En definitiva, los resultados sugirieron que la capacidad reproductiva se mantiene con normalidad en los pinos salgareños senescentes, siendo este aspecto importante para el mantenimiento de la biodiversidad en los bosques de montaña del sur de Europa.

Palabras clave: *Pinus nigra*, fertilidad, senescencia de las plantas, tamaño de las semillas, biodiversidad.

INTRODUCCIÓN

Este artículo examina el comportamiento de la germinación en invernadero y en armario germinador de piñones de pino salgareño (*Pinus nigra* Arnold subsp. *salzmannii* (Dunal) Franco) procedentes de plantas madre de distinta edad, y el posterior crecimiento de los brinzales en vivero durante un período vegetativo. El objetivo principal ha sido determinar si el ciclo de vida del pino salgareño se ajusta al modelo ideal propuesto por

Recibido: 22-10-01

Aceptado para su publicación: 14-2-02

Harper (1977). Según este modelo, la capacidad reproductiva de una planta iterópara perenne aumenta progresivamente hasta un máximo, que se mantiene por unos años, para, a continuación, descender y desaparecer por completo durante una etapa de vida senescente. A lo largo de este trabajo, se entiende por capacidad reproductiva la aptitud de un árbol para producir plántulas capaces de sobrevivir en el campo.

El tema de estudio debe relacionarse también con la importancia que la conservación de la biodiversidad tiene en la gestión forestal actual (Tiscar y Ruiz, 2001). Varias de las medidas propuestas para fomentar la biodiversidad en los bosques explotados consideran el mantenimiento de una determinada cantidad de árboles de grandes dimensiones, incluidos los senescentes y muertos, como un factor clave (Oria de Rueda y de Zavala, 1993; Ferris y Pritchard, 2000; Curtis, 1997; Franklin *et al.*, 1997). Por dicha razón, cabría preguntarse si la persistencia de estos montes «envejecidos» podría estar comprometida por la presencia de árboles con poca capacidad reproductiva.

La fertilidad de las plantas, entendiéndola como la capacidad para producir semillas capaces de germinar en condiciones adecuadas, se ha relacionado habitualmente con factores tales como la carga genética, las condiciones meteorológicas y la disponibilidad de recursos (Stephenson, 1981; van Andel, 1998; González-Martínez y Bravo, 1999; Karkkainen *et al.*, 1999), pero la relación con la edad de la planta madre ha sido menos estudiada (Goodrum *et al.*, 1971; Klekowski y Godfrey, 1989; Herrera, 1991) y no siempre se ha encontrado una relación directa. Por ejemplo, Goodrum *et al.* (1971) encontraron que los robles de más edad producen menos bellotas, aunque esto se debió a la pudrición con el tiempo de parte de las ramas y a la consiguiente disminución del tamaño de la copa.

En un monte ordenado, la edad máxima a la que un árbol puede reproducirse viene determinada por la duración del turno. Esta edad es importante para la gestión forestal, entre otras razones, porque, si el turno se alarga en exceso, los árboles pueden perder su capacidad reproductiva (Madrigal, 1994). Este inconveniente, que supondría un riesgo cierto para la persistencia de la masa arbolada, constituye por otro lado una ventaja insustituible para mantener la biodiversidad de los ecosistemas forestales. La diversidad de muchos grupos de animales y plantas está relacionada directamente con la permanencia en el bosque de árboles de gran tamaño, y con la presencia de madera muerta de grandes dimensiones (Hansen *et al.*, 1991; Swanson y Franklin, 1992). De este modo, la aplicación de tratamientos de masa con reserva (Franklin *et al.*, 1997), la extensión de los turnos de corta (Curtis, 1997) y el mantenimiento en el bosque de una cierta cantidad de madera muerta (Oria de Rueda y de Zavala, 1993; Ferris y Pritchard, 2000) se proponen como medidas para incorporar el criterio de mantenimiento de la biodiversidad a los objetivos de la gestión forestal. La aplicación de estas prácticas debería generalizarse en el bosque mediterráneo, ya que su principal valor no reside en la producción maderera, sino en los beneficios ambientales y sociales que proporciona (Scarascia-Mugnozza *et al.*, 2000), aunque con la prevención que la pérdida de fertilidad de los árboles viejos imponga.

Los factores que se oponen a la regeneración de las especies forestales son muchos y variados (Serrada, 1999; Alejano *et al.*, 1997). Por esta razón, la producción de semillas fértiles no es la única condición para garantizar el éxito reproductivo. En primer lugar, las semillas tienen que dispersarse a un sitio adecuado para germinar y, allí, permanecer ocultas a los depredadores hasta el momento de la germinación. Por otro lado, el establecimiento definitivo de un brinzal depende de su propia capacidad competitiva, pues, una

vez nacido, tiene que buscar su hueco compitiendo por la luz y el agua con otros individuos de la misma o diferente especie. El tamaño de las semillas y de las plántulas puede considerarse como una expresión de la capacidad competitiva (Silvertown, 1987; Leishman *et al.*, 2000), siendo esta aproximación teórica la utilizada en el presente trabajo para establecer las posibilidades de asentamiento en el campo de los brinzales procedentes de plantas madre de distinta edad.

La masa de una semilla representa la cantidad de recursos disponibles para la plántula en los primeros momentos de su vida e, indirectamente, sus opciones de supervivencia. De hecho, diversos estudios han encontrado que las plántulas sobreviven mejor cuando proceden de semillas más pesadas (Kang *et al.*, 1992; Wang *et al.*, 1994; Ke y Werger, 1999), probablemente porque las semillas más grandes dan lugar a brinzales de mayor tamaño, que tienen un gasto respiratorio más bajo, y que acceden más deprisa a la luz y al agua contenida en las capas profundas del suelo (Leishman *et al.*, 2000).

La especie estudiada (*Pinus nigra* subsp. *salzmannii*) se regenera con dificultad dentro del plazo impuesto por los tratamientos selvícolas tradicionales (Serrada *et al.*, 1994, Alejano, 1997), al tiempo que se trata de la especie principal en las zonas mejor conservadas del Parque Natural de Cazorla, Segura y Las Villas, lugar en el que se desarrolló el presente estudio. De esta forma, tanto la especie como el lugar de estudio, un espacio natural protegido de gran relevancia para la biodiversidad, resultaron particularmente adecuados para la realización de este trabajo cuyos objetivos específicos fueron: (i) establecer si existe variabilidad de la fertilidad (frecuencia de semillas vanas y viabilidad de las semillas llenas) en pies de *Pinus nigra* subsp. *salzmannii* de distinta edad, (ii) y determinar si la posible variabilidad está influida por las condiciones ambientales de la estación.

MATERIAL Y MÉTODOS

Especie y lugar de estudio

En este trabajo se han utilizado piñones de pino salgareño (*Pinus nigra* Arnold subsp. *salzmannii* (Dunal) Franco) de la sierra de Cazorla, provincia de Jaén, sureste de España.

Pinus nigra subsp. *salzmannii* es la conífera más extendida por las montañas calizas orientales de la península Ibérica. Requiere un mínimo de 500 mm de precipitación anual media y una lluvia estival de al menos 100 mm. Se trata de una especie muy longeva, pues alcanza con facilidad los 500 años de edad (Ramos, 1979). Aunque *Pinus nigra* subsp. *salzmannii* también se encuentra en otras montañas más meridionales (Alejano y Martínez, 1996), la sierra de Cazorla alberga el núcleo principal situado más al sur dentro del área de distribución de la especie.

En la sierra de Cazorla, *Pinus nigra* vive sobre suelos calizos, preferiblemente entre los 1.200 y los 1.800 metros sobre el nivel del mar. Luque (1995) ha realizado una descripción exhaustiva de la vegetación de la zona. La polinización de la cosecha de semillas analizada ocurrió a finales de mayo y la dispersión de los piñones se inició en enero del segundo año (año 2000), durante este tiempo los valores de las variables meteorológicas estuvieron en torno a la media, aunque los veranos fueron particularmente secos.

Diseño experimental

El material vegetal se recogió en tres situaciones altitudinales diferentes, para cubrir la variabilidad ecológica del pino salgareño en el área de estudio (Alejano y Martínez, 1999): en adelante, hábitat de baja montaña (1.200-1.400 m.s.n.m.), hábitat de media montaña (1.500-1.600 m.s.n.m.) y hábitat de alta montaña (1.800-1.900 m.s.n.m.). Se utilizaron piñas procedentes de 30 árboles dominantes cortados por su madera en diciembre de 1999 y de cuatro árboles en pie.

La edad aproximada de los árboles cortados se estableció contando el número de anillos de crecimiento en el tocón y, la de los árboles en pie, extrayendo un tarugo de madera con una barrena de Pressler lo más cerca posible del suelo. Gracias a un trabajo anterior (Creus, 1998), la edad de dos de los árboles en pie ya se conocía.

Según el número de anillos de crecimiento, cada árbol se asignó a una de las siguientes clases de edad:

- A) *Maduros*. Árboles de hasta 120 años de edad. Ésta es la duración del turno de corta en el área de estudio, establecido según un criterio de cortabilidad de máxima renta en volumen.
- B) *Viejos*. Árboles de 121 a 200 años de edad. Parece que 200 años sería el límite máximo a extender el turno de corta, si se utilizara un criterio de cortabilidad de máxima renta en valor económico de la madera (Montero, 1994; Gómez, 1996).
- C) *Muy viejos*. Árboles de más de 200 años. Esta clase incluyó 13 árboles con las edades aproximadas siguientes: 204, 210, 225, 253, 263, 297, 327, 396, 441, 503, 535, >900 y >1.000. Las dos últimas edades según Creus (1998). Todos los pinos de esta clase presentaban, en mayor o menor medida, el aspecto típico de los individuos senescentes en esta especie: pérdida de la dominancia apical, copas coronadas, ramas tendidas, señales de pudrición en el tronco y corteza lisa de color gris ceniciento.

Como resultado, cada árbol quedó identificado por su lugar de procedencia (tipo de hábitat) y clase de edad. Debido a que la recolección de las piñas se adaptó al ritmo de trabajo de la empresa maderera, las proporciones en la muestra de cada clase de edad y tipo de hábitat utilizados resultaron desequilibradas (Tabla 1).

Tabla 1
Número de árboles por clase de edad y tipo de hábitats utilizados en el experimento

	Hábitat bajo (1.100-1.200 m.s.n.m.)	Hábitat medio (1.500-1.600 m.s.n.m.)	Hábitat alto (1.800-1.900 m.s.n.m.)
Clase maduros	6	2	4
Clase viejos	3	5	1
Clase muy viejos	3	2	8
TOTAL = 34			

A cada árbol se le recogieron al menos 30 piñas repartidas por toda la copa (utilizando una pértiga de 7 m en el caso de los árboles en pie). Las piñas se mantuvieron en un horno a 40 °C durante 24 horas para extraer los piñones. Por cada árbol, se prepararon 6 réplicas de 25 semillas. El peso de cada réplica se calculó con una precisión de 2 miligramos. Con el objetivo de analizar el comportamiento de las semillas en dos ambientes diferentes, se realizaron por separado dos ensayos de germinación:

(A) Invernadero. Dos réplicas de semillas se sembraron en el interior de un invernadero utilizando bandejas de 48 alveolos de 450 cm³ (18 cm. en altura). El sustrato utilizado fue un preparado comercial a base de turba (Vapo Peat XL-Kekkilä). El lugar de siembra de cada réplica dentro del invernadero se asignó al azar (Potvin, 93). Los piñones se sembraron el 29 de febrero de 2000, y la emergencia de las plántulas se siguió periódicamente. Las bandejas se sacaron a un vivero dos semanas después de completarse la nacencia de las plántulas. Mientras que permanecieron en el vivero, las bandejas se regaron regularmente pero no recibieron ningún fertilizante. Las semillas que no habían germinado se desenterraron para clasificarlas como vanas o llenas no germinadas.

Seis meses después de realizarse la siembra, aproximadamente la duración media de una estación de crecimiento en el área de estudio, se eligió al azar una bandeja por cada planta madre y 10 brinzales dentro de ésta. Este procedimiento se utilizó para poder correlacionar el peso medio de los piñones de cada réplica con los valores medios de las variables medidas en los brinzales. Estas variables fueron las longitudes de las partes subterránea (raíz + hipocotilo, debido a la dificultad para determinar la posición del cuello de la raíz) y aérea (epicotilo + 1.º tallo), y los pesos en materia seca (biomasa) de ambas, manteniéndolas en una estufa a 70 °C durante 48 horas.

(B) Germinadora. Cuatro réplicas se sembraron en sendas cajas de Petri de 9 cm de diámetro sobre dos capas de papel de filtro humedecido con una solución acuosa de agua desionizada y fungicida (20 mgrl⁻¹ de polioxina). Las condiciones de germinación fueron 30 °C (día)/ 20 °C (noche) con un fotoperíodo de 8 horas. Se consideró que una semilla había germinado cuando su radícula podía observarse claramente por fuera del tegumento (Habrouk *et al.*, 1999). Las semillas germinadas se contaron y retiraron cada 3 días durante un mes para calcular el tiempo medio de germinación como: $TMG = \sum(n_i * i)/N$, en donde n_i es el número de semillas germinadas al día i y N es el número total de semillas germinadas a lo largo del período de estudio (Habrouk *et al.*, 1999). Las semillas no germinadas se abrieron al final del ensayo y se clasificaron como vanas o como llenas no germinadas.

Análisis de datos

La frecuencia de semillas vanas se analizó sobre las seis réplicas. Los porcentajes de germinación del invernadero y del armario germinador resultaron homogéneos entre sí ($\chi^2 = 91,52$; g.l. = 182; p-valor = 0,01), por lo que se agruparon a efectos de análisis.

Todas las variables estudiadas se analizaron mediante análisis de varianza, utilizando una suma de cuadrados Tipo III debido a la naturaleza desequilibrada de los datos (Shaw y Mitchell-Olds, 1993). La edad y el hábitat se consideraron factores fijos en los análisis factoriales. Las comparaciones múltiples a posteriori se realizaron con el test de Scheffé. Las asunciones de normalidad y homocedasticidad se comprobaron mediante análisis de residuos. Cuando fue necesario, los datos se transformaron siguiendo a Zar (1984).

Tabla 2

Análisis de varianza sobre los distintos parámetros consideradas para los factores fijos clase de edad y tipo de hábitat

Variable	Fuente variación	G.L.	Suma cuadrados	Cuadrados medios	F	p-valor
Fertilidad (%)	E	2	1.108,06	554,03	7,29	<0,001
	H	2	848,62	424,31	5,58	<0,01
	ExH	4	1.128,23	282,06	3,71	<0,01
	Residual	189	14.363,00			
Piñones vanos (%)	E	2	843,07	421,54	5,77	<0,01
	H	2	828,51	414,26	5,67	<0,01
	ExH	4	1.206,92	301,73	4,13	<0,01
	Residual	189	13.807,20			
TMG (días)	E	2	11,45	5,73	6,81	0,001
	H	2	8,52	4,26	5,06	<0,01
	ExH	4	15,67	3,92	4,65	0,001
	Residual	120	101,01			
Peso medio piñón (mgr)	E	2	264,44	132,22	22,90	<0,001
	H	2	57,84	28,92	5,01	<0,01
	ExH	4	99,84	24,96	4,32	<0,01
	Residual	179	1.033,48			
Longitud raíz (mm)	E	2	3.625,58	1.812,79	1,04	n.s.
	H	2	21.627,50	10.813,80	6,23	<0,01
	ExH	4	2.783,90	695,97	0,40	n.s.
	Residual	291	504.914,00	1.735,10		
Longitud tallo (mm)	E	2	0,033	0,016	2,73	n.s.
	H	2	0,054	0,027	4,52	0,01
	ExH	4	0,025	0,006	1,05	n.s.
	Residual	291	1,754	0,006		
Biomasa aérea (mgr)	E	2	7.701,15	3.850,58	4,92	<0,01
	H	2	6.375,19	3.187,60	4,07	0,01
	ExH	4	17.938,80	4.484,70	5,72	<0,001
	Residual	314	245.994,00			
Biomasa subterránea (mgr)	E	2	557,23	278,61	1,99	n.s.
	H	2	3.048,26	1.524,13	3,90	<0,05
	ExH	4	523,41	130,85	0,33	n.s.
	Residual	241	9.383,60			

E: clase de edad; H: tipo de hábitat; TMG: Tiempo medio de germinación. Los datos en porcentajes han sido transformados angularmente y la longitud del tallo logarítmicamente.

El peso medio de cada réplica de semillas (considerando nada más que las semillas llenas) se correlacionó mediante el coeficiente de Pearson con diferentes valores morfo-métricos medios de los brinzales. La relación entre el peso medio y el porcentaje final de germinación se analizó mediante el coeficiente de correlación de rangos de Spearman.

Todos los análisis se realizaron con el programa informático de estadística Statgraphics versión 1.4 (Pérez, 1998).

RESULTADOS

Los árboles de la clase de edad muy viejos presentaron una fertilidad inferior en un 7,5 % a la de los árboles maduros. No obstante, los árboles muy viejos todavía presentaron un valor de fertilidad mayor del 81 % (Tabla 3). La variable fertilidad también estuvo afectada por el hábitat de procedencia de las plantas madre (Tabla 3), encontrándose que la proporción de semillas fértiles (capaces de germinar en condiciones adecuadas) fue menor en el hábitat de baja montaña. El porcentaje final de semillas llenas germinadas fue muy alto en todos los casos (> 96 %) y no estuvo afectado por la edad de la planta madre o el tipo de hábitat ($F_{2, 195} = 0,30$; p-valor = 0,74 para ambos factores).

Los árboles de más edad tendieron a producir una mayor cantidad de semillas vanas (Tabla 3), pero este efecto de la edad estuvo claramente influido por el hábitat de procedencia (Fig. 1). Cuando los árboles del hábitat baja montaña se sustrajeron del análisis de varianza, la proporción media de semillas vanas no varió entre las tres clases de edad o los dos tipos de hábitat considerados.

El tiempo medio de germinación (ensayado en armario germinador) dependió de la edad de la planta madre (Tabla 2 y Fig. 2). La diferencia se encontró entre los árboles muy viejos y los árboles de las otras dos clases de edad (Tabla 3). El TMG igualmente varió entre hábitats (Tabla 2). Las semillas del hábitat de media montaña germinaron apro-

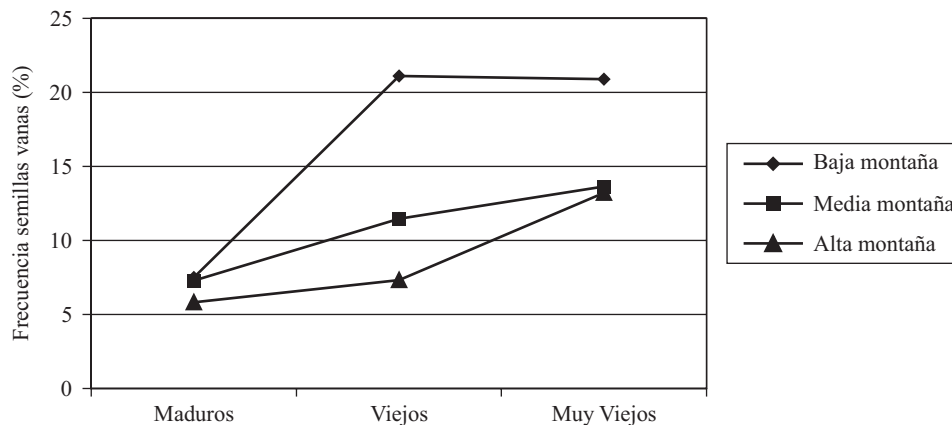


Fig. 1.—Frecuencia de semillas vacías (%) por cada clase de edad y tipo de hábitat considerados

Tabla 3
Media \pm error estándar de las distintas variables analizadas para cada clase de edad y tipo de hábitat

	VARIABLE								
	Fertilidad (%)	Piñones vanos (%)	TMG (días)	Peso piñones (mgr)	Longitud raíz (mm)	Longitud tallo (mm)	Biomasa aérea (mgr)	Biomasa subt. (mgr)	
Edad									
Maduros	89,21 \pm 1,04(a) n = 66	6,88 \pm 0,77(a) n = 68	4,57 \pm 0,14(a) n = 46	18,81 \pm 0,32(a) n = 65	248,55 \pm 4,20(a) n = 120	34,98 \pm 0,63(a) n = 120	101,16 \pm 2,82(a) n = 120	65,82 \pm 6,31(a) n = 12	
Viejos	82,59 \pm 1,87(ab) n = 54	14,22 \pm 1,74(ab) n = 54	4,50 \pm 0,19(a) n = 32	19,31 \pm 0,36(a) n = 50	258,51 \pm 5,72(a) n = 80	37,25 \pm 0,86(a) n = 80	103,86 \pm 3,85(a) n = 70	69,44 \pm 8,59(a) n = 8	
Muy viejos	81,74 \pm 1,25(b) n = 78	15,39 \pm 1,22(b) n = 65	5,24 \pm 0,15(b) n = 51	15,61 \pm 0,30(b) n = 73	249,81 \pm 5,37(a) n = 100	34,28 \pm 0,81(a) n = 100	90,16 \pm 3,13(b) n = 124	50,93 \pm 6,45(a) n = 13	
Hábitat									
Baja montaña	82,84 \pm 1,48(a) n = 69	14,55 \pm 1,36(a) n = 69	4,59 \pm 0,14(a) n = 46	17,47 \pm 0,36(a) n = 65	245,20 \pm 4,39(a) n = 110	36,34 \pm 0,66(a) n = 110	95,01 \pm 2,95(a) n = 110	56,77 \pm 6,59(a) n = 11	
Media montaña	85,58 \pm 1,72(b) n = 53	11,09 \pm 1,46(b) n = 53	5,21 \pm 0,17(b) n = 32	19,21 \pm 0,41(b) n = 50	244,55 \pm 5,72(a) n = 80	36,30 \pm 0,86(a) n = 80	93,90 \pm 3,45(a) n = 84	50,61 \pm 7,22(a) n = 9	
Alta montaña	85,16 \pm 1,16(b) n = 76	10,00 \pm 1,10(b) n = 66	4,52 \pm 0,17(a) n = 51	16,87 \pm 0,34(a) n = 73	267,13 \pm 5,22(b) n = 110	33,80 \pm 0,79(b) n = 110	106,27 \pm 3,46(b) n = 129	78,82 \pm 7,72(b) n = 13	

Las letras entre paréntesis indican los resultados del test de Scheffé para comparaciones múltiples *a posteriori*. Las letras distintas significan que hay diferencias significativas entre esos grupos (p-valor= 0,05).

ximadamente 0,7 días después que las del hábitat de alta montaña (Tabla 3). No obstante, el tiempo necesario para que una semilla germinara fue menor de 6 días en todos los casos.

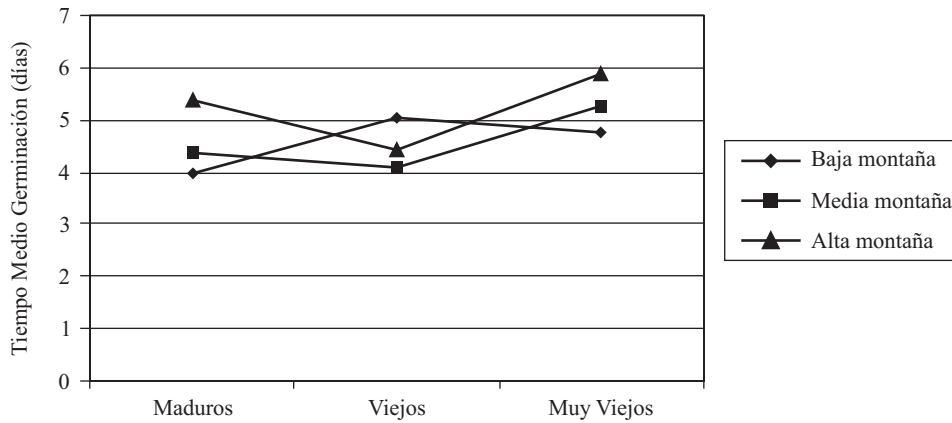


Fig. 2.—Tiempo medio de germinación (días) por cada clase de edad y tipo de hábitat considerados

El peso medio de los piñones varió entre clases de edad y entre tipos de hábitat. Concretamente, el peso medio de los piñones disminuyó con la edad, la masa media más baja correspondió a las semillas de la clase muy viejos (Tabla 3), y, entre hábitats, los piñones más gruesos fueron los procedentes de árboles creciendo en el hábitat de media montaña (Tabla 3 y Fig. 3).

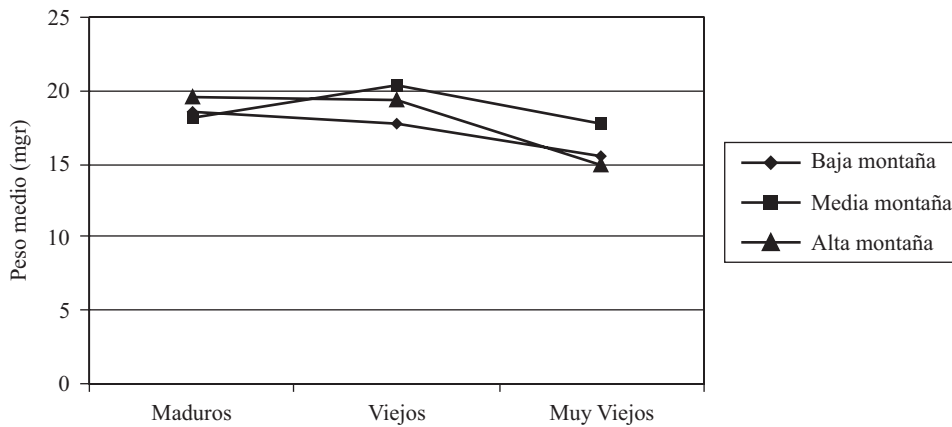


Fig. 3.—Media de los pesos medios (mgr) por cada clase de edad y tipo de hábitat considerados

Las diferencias en el crecimiento de los brinzales (longitud de las raíces y del tallo) dependieron del hábitat, pero no de la clase de edad (Tabla 2). Los análisis de varianza sobre la variable biomasa resultaron significativos para los factores edad y hábitat en el caso de la parte aérea, pero nada más que para el hábitat en el caso de la biomasa subterránea (Tabla 2). En general, se observa que los brinzales de la clase muy viejos son menos pesados que el resto, y que, entre hábitats, los más grandes están en la alta montaña (Tabla 3).

El peso medio de los piñones se correlacionó positivamente con todas las variables analizadas, salvo con el TMG (Tabla 4). Estos resultados indican que los piñones más pesados germinan antes y dan lugar a brinzales de mayor tamaño. No se encontró una correlación significativa entre el peso medio de los piñones y la probabilidad de germinar (Tabla 4).

Tabla 4

Correlaciones entre el peso medio de las réplicas de piñones y los valores medios de los parámetros de crecimiento y porcentajes de germinación

Análisis	Variables	Coefficiente R	R ²	p-valor
Correlación Pearson (n = 34)	Peso × longitud raíz	0,293	8,58 %	0,092
	Peso × longitud tallo	0,690	47,61 %	<0,001
	Peso × biomasa aérea	0,652	42,51 %	<0,001
	Peso × biomasa subterr.	0,447	19,98 %	<0,01
	Peso × TMG	-0,300	9,00 %	<0,001
Correlación Spearman (n = 34)	Peso × % germinación semillas llenas	-0,189	3,57 %	0,279

DISCUSIÓN

Harper (1977) propuso un modelo ideal de fertilidad, según el cual la capacidad reproductiva de las plantas iteróparas perennes disminuiría a partir de una determinada edad, para desaparecer por completo en una etapa de vida postreproductiva. Los resultados del presente estudio parecen ajustarse a ese modelo, pues se aprecia un retroceso paulatino de la fertilidad a medida que los pinos salgareños envejecen. No obstante, el descenso de fertilidad observado (-7,5 %) no fue drástico y los pinos de la clase muy viejos tuvieron todavía una fertilidad superior al 81 %, sugiriendo, en principio, que *Pinus nigra* subsp. *salzmannii* puede reproducirse hasta el final de su longevidad natural.

El porcentaje de semillas llenas germinadas al final del experimento fue muy elevado en todos los casos (> 96 %), indicando que los valores de fertilidad dependieron básicamente del número de semillas vanas producidas. Los piñones vacíos son el resultado de óvulos polinizados y abortados durante el desarrollo de la semilla. Estos abortos pueden tener una causa genética, ya esté presente en el embrión o en la planta madre (Stephenson,

1981; Bishir y Namkoong, 1987; Charlesworth y Charlesworth, 1987; Karkkainen *et al.*, 1999), o producirse como consecuencia de una falta de recursos mientras que se completa el desarrollo de los embriones viables (Harper, 1977; Stephenson, 1981; Bishir y Namkoong, 1987).

En el presente estudio, la frecuencia de semillas vanas no debe explicarse en función de la disponibilidad de recursos. Ciertamente, el emplazamiento de cada árbol determina la cantidad y calidad de los recursos que están a su disposición, pero, si las diferencias de disponibilidad de recursos entre los distintos árboles hubieran sido realmente importantes en el caso que se estudia, sería de esperar una elevada proporción de semillas vanas en algunos ejemplares de todas las clases de edad y no sólo en la clase de árboles muy viejos. Los aspectos genéticos, por su lado, pueden interpretarse en función de la edad de la planta madre, ya que los vegetales acumulan con los años una elevada cantidad de mutaciones (Klekowski y Godfrey, 1989). La probabilidad de que las semillas desarrollándose en pinos salgareños de edad avanzada posean mutaciones letales, capaces de provocar el aborto del embrión, es, pues, elevada. Sin embargo, debe recordarse que la proporción de semillas vanas no fue significativamente diferente entre las distintas clases de edad fuera del hábitat bajo, sugiriendo la influencia de otros factores diferentes a la acumulación de mutaciones, como, por ejemplo, los efectos maternos (Kärkkäinen *et al.*, 1999). Esta importancia de los factores genéticos puede observarse en los resultados del presente trabajo. En concreto, los brinzales de la alta montaña presentaron las raíces más largas a expensas de producir los tallos de menor estatura, mostrándose así una diferente asignación de recursos, seguramente controlada genéticamente, entre estos brinzales y los del resto de hábitats. Esta clase de diferente asignación de recursos guarda relación con la climatología y es de esperar en las zonas más secas (Villar *et al.*, 1998), lo que coincide con las características de los tres hábitats considerados para este trabajo.

Consecuentemente, los resultados anteriores indicarían que el genotipo y los mecanismos de división meiótica permanecen estables en *Pinus nigra* subsp. *salzmannii* hasta edades muy avanzadas, con salvedad de los efectos que la dotación genética de las plantas madre pueda introducir y que podrían explicar la variación interindividual observada en el presente estudio.

Un aspecto no cuantificado en este trabajo ha sido el tamaño de la cosecha producida por cada árbol. El establecimiento exitoso de una semilla en las difíciles condiciones mediterráneas depende mucho del micrositio a que es dispersada (Hartgerink y Bazzaz, 1984; Andersen, 1989; García *et al.*, 1999) y, por tanto, la probabilidad de regeneración de una especie con dispersión anemófila es mayor cuando más grande es su cosecha de semillas, aunque dentro de un límite (Leishman *et al.*, 2000). A este respecto, Tíscar (datos no publicados), expresando el tamaño de la cosecha como la densidad de semillas dispersadas sobre el suelo dividida por la densidad de pinos, ha encontrado que no existe relación entre dichos parámetros. Estos resultados deben entenderse dentro de las limitaciones del propio diseño experimental, con datos de una sola población y una única fructificación. No obstante, debe notarse que otras plantas policárpicas, incluido el género *Pinus*, mantienen su rango de fertilidad a lo largo de diferentes años de cosecha (Herrera, 1991; Castro, 1999). Otro tanto puede decirse de la vecería, pues la sincronía de la fructificación es muy alta entre los pinos salgareños del área de estudio independientemente de la edad de los árboles, y, fuera de los años de abundante fructificación, las pocas piñas que se encuentran suelen contener muchísimos piñones vanos por lo que carecen de interés para la reproducción (Tíscar, *observación personal*).

El árbol más fértil no será el que deje mayor número de descendientes si sus brinzales no son capaces de sobrevivir a las condiciones ambientales. Recientemente, Leishman *et al.* (2000) han revisado el papel del peso de las semillas en el establecimiento de las plántulas a que dan lugar. En general, se acepta que las semillas grandes germinan a mayor velocidad (Dunlap y Barnett, 1982), y dan lugar a brinzales más competitivos que las pequeñas (Kang *et al.*, 1992; Wang *et al.*, 1994; Ke y Werger, 1999). Los resultados de este trabajo confirman esas observaciones, pues las semillas menos pesadas germinaron más lentamente y dieron lugar a brinzales con menor biomasa. Los piñones más ligeros procedieron precisamente de las plantas madre de más edad.

Sin embargo, la influencia real que estos hallazgos pueden tener sobre las probabilidades de supervivencia de los brinzales en el campo, y, por tanto, en la capacidad reproductiva de los árboles muy viejos, permanece oscura.

Sin ir más lejos, las plántulas de mayor biomasa procedieron de los piñones de menos peso cuando el factor considerado fue el hábitat en lugar de la edad y, aunque el peso de las semillas se correlacionó positivamente con todas las variables morfométricas de los brinzales, el factor peso sólo alcanzó a explicar, como máximo, el 47,61 % de la variabilidad observada. Por otro lado, el peso de las semillas depende de la calidad de estación (la diferencia de peso observada entre hábitats se ajustaría a este hecho) y puede variar entre años de distinta climatología (Castro, 1999), por tanto, el peso de los piñones no debe tener una influencia definitiva sobre la probabilidad de establecimiento de las plántulas, o los pinos no tendrían ningún control sobre su capacidad de regeneración.

Finalmente, la propia estrategia reproductiva de *Pinus nigra* en el área de estudio puede restar importancia al efecto del peso de las semillas sobre el éxito de la reproducción. La regeneración de esta especie sólo es posible cuando coinciden años de abundante fructificación con veranos de cierta precipitación (Alejano, 1997), pero, en esta circunstancia climática, las probabilidades de supervivencia de cualquier brinzal deberán de ser mayores independientemente de cuál sea su biomasa, al menos dentro de un límite (Stanton, 1984).

CONCLUSIONES

Los resultados sugieren que, al contrario de otras especies forestales (Goodrum *et al.*, 1971; Klekowski y Godfrey, 1989; Herrera, 1991; González-Martínez y Bravo, 1999), las funciones reproductivas de *Pinus nigra* subsp. *salzmannii* no desaparecen en la senescencia y que los árboles viejos pueden contribuir tanto como los jóvenes al proceso de la regeneración, aunque determinadas dudas sobre la supervivencia de los brinzales en el campo deberán ser investigadas en el futuro.

Esta conclusión es lógica si consideramos (i) que la incorporación de nuevos individuos a la masa está controlada por la presencia de los pies adultos, (ii) que las masas de pino salgareño no están adaptadas para soportar grandes perturbaciones cíclicas, como grandes incendios (Trabaud y Campant, 1991; López-Soria y Castell, 1992; Escudero *et al.*, 1997) (iii) y que, en dichas circunstancias, la regeneración de las masas de pino salgareño debe producirse frecuentemente en pequeños huecos abiertos por la muerte de uno o unos pocos árboles. De este modo, el valor reproductivo de un individuo de *Pinus nigra* subsp. *salzmannii*, es decir, la contribución que puede hacer a las próximas generaciones

antes de morir (*sensu* Silvertown, 1987), no se hará efectivo hasta el final de su vida, necesitando mantener su capacidad reproductiva hasta ese momento.

Consecuentemente, es posible y deseable mantener masas envejecidas de *Pinus nigra* subsp. *salzmannii* con una elevada cantidad de pies extramaduros para beneficio de la biodiversidad y sin que ello suponga, por si solo, una amenaza para la persistencia de dichas masas.

AGRADECIMIENTOS

La idea original para la realización de este trabajo corresponde a Jose Antonio Gómez Loranca del INIA (Madrid). Me gustaría dar las gracias a Pedro Jordano de la Estación Biológica de Doñana (CSIC-Sevilla) por sus provechosos comentarios, a Miguel Ángel Tiscar por sus consejos en el uso de los análisis estadísticos, a José Creus del IPE-CSIC de Jaca por su información y a la Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía por facilitar los medios para la realización de esta investigación

SUMMARY

Reproductive capacity of *Pinus nigra* ssp. *salzmannii* in relation to mother plant age

This paper analyses the possible reduction of fertility in *Pinus nigra* ssp. *salzmannii* as trees age in the managed forests of Cazorla mountain range (Southern Spain). Fertility was assessed by the combined values: frequency of empty seeds and viability of full seeds. Performance of one year seedlings was also evaluated. Plant material came from reproductive trees of up to 120 years old (the rotation period in the study area), and from older trees of over 1000 years old. The older tended to produce larger quantities of empty seeds than the younger ones, and their filled seeds tended to be lighter and slower to germinate. Nevertheless, the difference in these parameters shown by the trees studied was not so great so as to establish that ageing Salzman pines are unable to regenerate managed forests. The growth of first year seedlings was positively correlated to seed weight and, therefore, negatively correlated to mother plant age. However, these factors could only account for a small amount of the variability in the size of first-year seedlings.

Results suggest that reproductive function works normally in the very old (senescing) Salzman pines, this being important in relation to the maintenance of biodiversity in the managed mountain forests of Southern Europe.

Key words: *Pinus nigra*, seed viability, seed size, senescence in plants, biodiversity

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALEJANO R., 1997. Regeneración de *Pinus nigra* ssp. *salzmannii* en las Sierras Béticas. Tesis Doctoral, ETSI de Montes de Madrid, Universidad Politécnica de Madrid.
- ALEJANO R., MARTÍNEZ E., 1996. Distribución de *Pinus nigra* Arn. subsp. *salzmannii* en las sierras Béticas. *Ecología* 10, 231-241.
- ALEJANO R., MARTÍNEZ E., 1999. Síntesis de situaciones ecológicas diferenciadoras del temperamento de *Pinus nigra* Arn. ssp. *salzmannii* en el núcleo de sierras de Cazorla y Segura. *Montes* 58, 17-24.
- ALEJANO R., ÁLVAREZ L., MADRIGAL A., MARTÍNEZ E., 1997. Regeneración de *Pinus nigra* ssp. *salzmannii* en las Sierras Béticas. I Congreso Forestal Hispano-Luso, Pamplona. Mesa 4, pp. 15-20.
- ANDERSEN A.N., 1989. How important is seed predation to recruitment in stable populations of long-lived perennials? *Oecologia* 81, 310-315.

- BISHIR J., NAMKOONG G., 1987. Unsound seeds y conifers: estimation of numbers of lethal alleles and of magnitudes of effects associated with the maternal parent. *Silvae Genet.* 36, 180-185.
- CASTRO J., 1999. Seed mass versus seedling performance in Scots pine: a maternally dependent trait. *New Phytol.* 144, 153-161.
- CHARLESWORTH D., CHARLESWORTH B., 1987. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18, 237-268.
- CREUS J., 1998. A propósito de los árboles más viejos de la España peninsular: los *Pinus nigra* Arn. ssp. *salzmanii* (Dunal) Franco de Puertollano-Cabañas sierra de Cazorla, Jaén. *Montes* 54, 68-76.
- CURTIS R.O., 1997. The role of extended rotations. En: *Creating a forestry for the 21st century: the science of ecosystem management*, Franklin J.F., Kohm K.A. (Ed.), Island Press, Washington, pp. 165-170.
- DUNLAP J.R., BARNETT J.P., 1982. Influence of seed size on germination and early development of loblolly pine (*Pinus taeda* L.) germinants. *Can. J. For. Res.* 13, 40-44.
- ESCUADERO A., BARRERO S., PITA J.M., 1997. Effects of high temperatures and ash on seed germination of two Iberian pines (*Pinus nigra* ssp. *salzmanii*, *P. sylvestris* var. *iberica*). *Ann. Sci. For.* 54, 553-562.
- FERRIS R., PRITCHARD E.K., 2000. Risks associated with measures to enhance biodiversity in European Scots pine forests. *Invest. Agr.; Sist. Recur. For.: Fuera de Serie n.º 1*, 255-272.
- FRANKLIN J.F., BERG D.R., THORNBURGH D.A., TAPPEINER J.C., 1997. Alternative silvicultural approaches to timber harvesting: Variable Retention Harvest Systems. En: *Creating a forestry for the 21st century: the science of ecosystem management*, Franklin J.F., Kohm K.A. (Ed.), Island Press, Washington, 111-140.
- GARCÍA D., ZAMORA R., HÓDAR J.A., GÓMEZ J.M., 1999. Age structure of *Juniperus communis* L. in the Iberian peninsula: conservation of remnant populations in Mediterranean mountains. *Biol. Conserv.* 87, 215-220.
- GÓMEZ J.A., 1996. *Pinus nigra* Arnold en el sistema Ibérico: Tablas de crecimiento y producción. Monografía del INIA, n.º 93. MAPA. Madrid, 106 pp.
- GONZÁLEZ-MARTÍNEZ S.C., BRAVO F., 1999. Regeneración natural, establecimiento y primer desarrollo del pino silvestre (*Pinus sylvestris* L.). *Invest. Agr.; Sist. Recur. For.: Fuera de Serie n.º 1*, 225-247.
- GOODRUM P.D., REID U.H., BOYD C.E., 1971. Acorn yields, characteristics, and management criteria of oaks for wildlife. *J. Wildl. Manage.* 35, 520-532.
- HABROUK A., RETANA J., ESPELTA J.M., 1999. Role of heat tolerance and cone protection of seeds in the response of three pine species to wildfires. *Plant Ecol.* 145, 91-99.
- HANSEN A.J., SPIES T.A., SWANSON, F.J. OHMANN J.L., 1991. Conserving biodiversity in managed forests. *Lessons from natural forests.* *BioScience* 41, 382-392.
- HARPER J.L., 1977. *Population Biology of Plants*, Academic Press, London.
- HARTGERINK A.P., BAZZAZ F.A., 1984. Seedling-scale environmental heterogeneity influences individual fitness and population structure. *Ecology* 65, 198-206.
- HERRERA C.M., 1991. Dissecting factors responsible for individual variation in plant fecundity. *Ecology* 72, 1436-1448.
- KANG H., JASCHECK G., BAWA K.S., 1992. Variation in seed and seedling traits in *Pithecellobium pedicelare* a tropical rain-forest tree. *Oecologia* 91, 239-244.
- KARKKAINEN K., SAVOLAINEN K., KOSKI V., 1999. Why do plants abort so many developing seeds. Bad offspring or bad maternal genotypes. *Evol. Ecol.* 13, 305-317.
- KE G., WERGER M.J.A., 1999. Different responses to shade of evergreen and deciduous oak seedlings and the effect of acorn size. *Acta Oecol.* 20, 579-586.
- KLEKOWSKI E.J. JR, GODFREY P.J., 1989. Ageing and mutation in plants. *Nature* 340, 389-391.
- LEISHMAN M.R., WRIGHT I.J., MOLES A.T., WESTOBY M., 2000. The evolutionary ecology of seed size. En: *Seeds. The Ecology of Regeneration in Plant Communities.* Fenner, M., ed. CABI Publishing, Wallingford, pp. 31-57.
- LÓPEZ-SORIA L., CASTELL C., 1992. Comparative genet survival after fire in woody Mediterranean species. *Oecologia* 91, 493-499.
- LUQUE P., 1995. Memoria de vegetación del Parque Natural de las Sierras de Cazorla, Segura y Las Villas. Consejería de Medio Ambiente-Junta de Andalucía, 122 pp.
- MADRIGAL A., 1994. Ordenación de Montes Arbolados. MAPA-ICONA: Colección Técnica. Madrid, 375 pp.
- MONTERO G., 1994. Generalities on silviculture of *Pinus sylvestris* L. in Spain. *Invest. Agr.: Sist. Recur. For.: Fuera de Serie n.º 3*, 251-258.
- ORIA DE RUEDA J.A., DE ZAVALA M.A., 1993. Mantenimiento de la diversidad biológica en la gestión de ecosistemas forestales. I Congreso Forestal Español, Lourizán. Ponencias y comunicaciones, Tomo IV, pp. 59-62.
- PÉREZ C., 1998. Métodos estadísticos con Statgraphics para Windows. Editorial RA-MA, Madrid, 705 pp.

- POTVIN C., 1993. ANOVA: Experiments in controlled environments. En: Design and analysis of ecological experiments, Scheiner S.M., Gurevitch, J., ed. Chapman and Hall, New York, pp. 46-68.
- RAMOS J.L., 1979. Selvicultura. Sección de publicaciones. Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Montes, Universidad Politécnica de Madrid.
- SCARASCIA-MUGNOZZA G., OSWALD H., PIUSSI P., RADOGLU K., 2000. Forests of the Mediterranean region: gaps in knowledge and research needs. For. Ecol. Manage. 132, 97-109.
- SERRADA R., 1999. Avance apuntes de selvicultura. Servicio de Reprografía de la EUIT Forestal, Universidad Politécnica de Madrid, 440 pp.
- SERRADA R., LERENA S., RESCO M.I., RUIZ J., 1994. El problema de la regeneración natural de *Pinus nigra* Arn. Montes 36, 52-57.
- SHAW R.G., MITCHELL-OLDS T., 1993. Anova for unbalanced data: an overview. Ecology 74, 1638-1645
- SILVERTOWN J.W., 1987. Introduction to Plant Population Ecology. Longman, London.
- STANTON M.L., 1984. Seed variation in wild radish: effect of seed size in components of seedling and adult fitness. Ecology 65, 1105-1112.
- STEPHENSON A.G., 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. Ann. Rev. Ecol. Syst. 12, 253-279.
- SWANSON F.J., FRANKLIN J.F., 1992. New forestry principles from ecosystem analysis of Pacific Northwest forests. Ecol. Applications 2, 262-274.
- TÍSCAR P.A., RUIZ M.A., 2001. Evolución de la estructura de un monte de *Pinus nigra* de la sierra de Cazorla durante 100 años de ordenación. Actas del III Congreso Forestal Español, Granada. Tomos 1 y 2, pp 36-42.
- TRABAUD L., CAMPANT C., 1991. Difficulté de recolonisation naturelle du pin de Salzmann *Pinus nigra* Arn. ssp. *salzmannii* (Dunal) Franco après incendie. Biol. Conserv. 58, 329-343.
- VAN ANDEL J., 1998. Intraspecific variability in the context of ecological restoration projects. Persp. Plant Ecol. Syst. 1 y 2, 221-237.
- VILLAR R., VENEKLAAS E.J., JORDANO P., LAMBERS H., 1998. Relative growth rate and biomass allocation in 20 *Aegilops* (Poaceae) species. New Phytol. 140, 425-437.
- WANG Z.M., LECHOWICZ M.J., POTVIN C., 1994. Early selection of black spruce seedlings and global change, Which genotypes should we favor? Ecol. Applications 4, 604-616.
- ZAR J.H., 1984. Biostatistical analysis. Prentice-Hall, Inc. New Jersey, 718 pp.