

Ensayos de procedencias de *Pinus pinaster* Ait. en el centro de España: resultados a la edad de 32 años

R. Alía Miranda ¹ *, J. Moro Serrano ¹, J.-B. Denis ².

¹ CIFOR-INIA, Madrid. Crtra. La Coruña km 7,5. 28040 Madrid

² Dpto. Biométrie. INRA, Jouy-en-Josas, F78352 Francia.

RESUMEN

Una nueva medición a la edad de 32 años de un ensayo de 52 procedencias de *Pinus pinaster* Ait. en varias localidades en el centro de España ha permitido revisar resultados previos. Se ha dispuesto de datos de una localidad, *Peñas Negrillas* (CR), no medida en ocasiones anteriores. Se han considerado 11 variables que describen el crecimiento y la forma de los árboles. Circunstancias inevitables ante duraciones tan largas de un ensayo han hecho que los datos sean incompletos, lo que requiere un análisis estadístico elaborado, que se ha orientado a estimar la adaptabilidad media de las procedencias. Los resultados corroboran, en sus líneas generales, los obtenidos de la medición anterior realizada a los 18 años. El crecimiento y la forma de las procedencias de cada uno de los distintos grupos geográficos tradicionalmente diferenciados mediante marcadores genéticos es similar. Las procedencias del NO de la península presentan un crecimiento mediocre pero con fustes bien conformados. Se exceptúa la procedencia de Leiría que, junto a la de Arenas de San Pedro, son líderes en crecimiento y forma. Las procedencias del Sistema Ibérico, provincia de Cuenca, tienen también buenos resultados en crecimiento y forma. Las procedencias de la meseta castellano-leonesa tienen la peor calidad de fuste con un crecimiento medio, mientras que las de las montañas del litoral mediterráneo español aparecen mediocres en ambas características. Los orígenes norteafricanos y de Córcega tienen crecimiento muy lento pero con excelentes fustes.

PALABRAS CLAVE: Procedencias
Variación genética
Pinus pinaster

INTRODUCCIÓN

Pinus pinaster Ait. es una especie en la que se ha estudiado con bastante detalle el comportamiento de sus poblaciones, analizando aspectos relacionados con su creci-

* Autor para correspondencia
Recibido: 8-2-01
Aceptado para su publicación: 3-7-01

miento, resistencia a factores ambientales y variabilidad geográfica de la especie. Se ha utilizado ampliamente en programas de reforestación y de mejora en diversos países, entre los que destacan España, Francia, Portugal y Australia. Hay actualmente un gran interés en la conservación de los recursos genéticos de algunas de sus poblaciones. Este nuevo interés obliga a tener estimaciones sobre la variabilidad genética de algunos caracteres que influyen en la adaptación y supervivencia de la especie (Kremer, 1994). Los estudios existentes están centrados principalmente en el comportamiento a edades jóvenes. Atendiendo a la altura media, varias procedencias mantuvieron aproximadamente el mismo orden a edades de 10, 20 y 36 años al ensayarlas en condiciones atlánticas (Danjon, 1994), y el valor del coeficiente de predicción genética de la altura, respecto el valor final a los 36 años, aumentó en gran medida a partir de los 10-15 años (Kremer, 1992). Estos resultados son similares a los obtenidos en condiciones nemoromediterráneas (Alía *et al.*, 1991) o en otras zonas como Australia (Kusnandar *et al.*, 1998) y en otras especies del género (Eriksson *et al.*, 1993; Jonsson *et al.*, 1992; Namkoong *et al.*, 1992).

A partir de estos resultados se puede suponer que la selección o evaluación del comportamiento de las procedencias a edades relativamente jóvenes es bastante eficaz. Sin embargo, no se ha analizado el comportamiento de las procedencias a edades adultas en medios mediterráneos, donde factores relacionados con la compensación entre los componentes del crecimiento y la resistencia a la sequía son muy importantes, y se ha mostrado la diferente susceptibilidad de las poblaciones de la especie, así como su incidencia en el crecimiento final (Alía *et al.*, 1995; Alía y Moro, 1996; Alía *et al.*, 1997). Estas diferencias parecen deberse, principalmente, a las distintas adaptaciones de la especie a los factores de sequía (Guyon y Kremer, 1982; Loustau *et al.*, 1995; Nguyen y Lamant, 1989) o plagas (Harfouche *et al.*, 1995).

El objetivo del presente trabajo es analizar el comportamiento y adaptabilidad general de las procedencias en el centro de España a la edad de 32 años y comprobar la estabilidad del crecimiento con la edad. El ensayo de procedencias de *P. pinaster* utilizado ha sido descrito con detalle en publicaciones anteriores que complementan estas líneas (Alía y Moro, 1996). Debe indicarse, no obstante, que se han incluido datos del ensayo en la localidad de *Peñas Negrillas* (Ciudad Real), no considerada anteriormente. Las incidencias más importantes ocurridas durante el período transcurrido desde la anterior medición comprenden un incendio en *Acebo* y un reciente aclareo en *Miravete*.

MATERIAL Y MÉTODOS

En 1967 se plantaron 54 procedencias en 6 localidades que han sido medidas en varias ocasiones. La última medición se hizo en 1998-9, a los 32 años de la plantación, y es objeto del presente estudio. La campaña anterior es de 1984-85 y no incluyó la localidad denominada *Peñas Negrillas*. La localización e identificación de las poblaciones y de los sitios de ensayo se recoge en la Figura 1. Siguiendo con la codificación usada en Alía y Moro (1996) se identifica una localidad por tres letras minúsculas extraídas de su nombre y a una procedencia por un código de una o dos letras relacionadas con su origen (provincia española o país) más un dígito opcional.

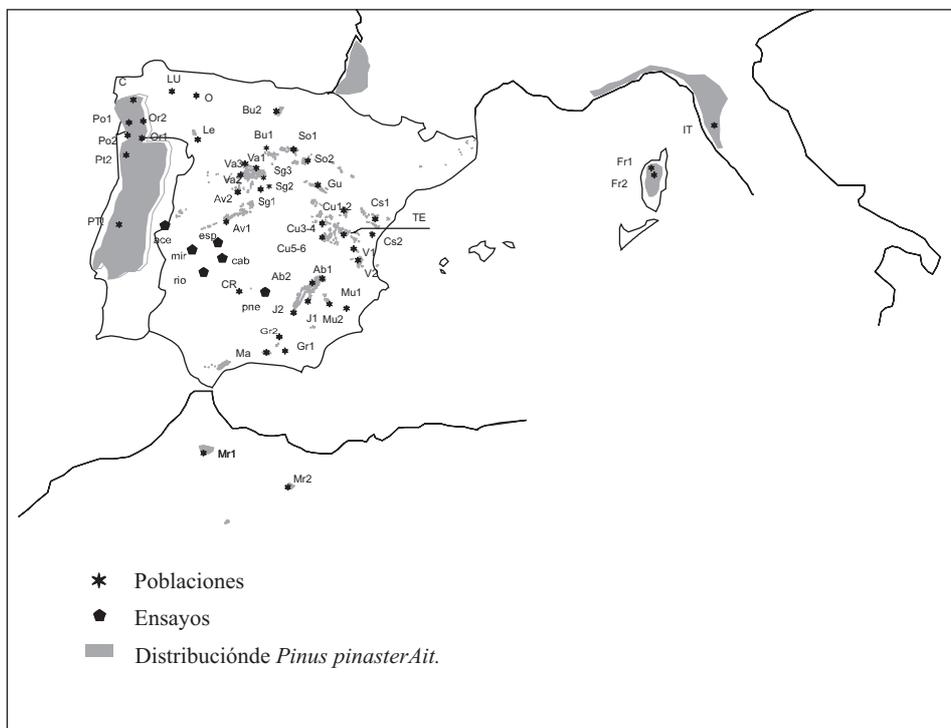


Fig. 1.—Localización de ensayos y de orígenes de las procedencias. Localidades: *ace* = Acebo; *cab* = Cabañeros; *esp* = Espinoso; *mir* = Miravete; *neg* = Peñas Negrillas; *rio* = Riofrío.

La Tabla 1 presenta los valores de algunos parámetros de estos ensayos, que siguen un diseño en Bloques Completos al Azar con 4 repeticiones. La unidad experimental es una parcela cuadrada con 4×4 árboles, distantes $2,5 \text{ m} \times 2,5 \text{ m}$, excepto en *Peñas Negrillas* donde es una línea con 16 árboles distantes $2,5 \text{ m}$. No se instalaron plantas de borde ni como límites de parcela ni de bloque.

Las habituales operaciones de filtraje de los datos detectaron algunas observaciones con medidas de alguna variable fuera de los límites admisibles. Estos límites se establecieron discrecionalmente teniendo en cuenta los valores medios y variabilidad en cada sitio. Las medidas fuera de límites se consideraron no válidas y los árboles correspondientes se excluyeron del análisis.

En *Miravete* se ha efectuado una clara que redujo el número de árboles por parcela a un promedio aproximado de 3 con un mínimo de 1 y máximo de 6. En *Cabañeros* y *Riofrío* tuvieron supervivencia nula o casi nula dos procedencias argelinas, que se han excluido del análisis.

En *Acebo* se produjeron incendios en 1978 y 1990, cuya principal consecuencia es que los bloques 3 y 4 han sido casi totalmente destruidos, así como una buena parte del bloque 2. En la Figura 2a se presenta la distribución espacial de los árboles vivos cuando

Tabla 1
Resumen del número de medidas en cada sitio

	ace	cab	esp	mir	neg	rio
Número de parcelas con datos	110	197	177	198	183	199
N. árboles con medidas completas y válidas	1.094	2.215	1.998	667	1.514	1.788
N. árboles con medidas no válidas	7	6	0	0	0	23
N. procedencias con datos	52	51	45	52	49	50
N. medio de réplicas ¹	2,12	3,86	3,93	3,81	3,73	3,98

¹ Media simple

Nombre de localidades según Figura 1.

se realizó la última medición y se aprecian los daños producidos. Una situación más típica es la de la Figura 2b que corresponde al sitio de *Cabañeros*. Puede apreciarse, incidentalmente, una mortalidad más acusada en la decimosexta columna de parcelas, a la derecha del bloque 4, posiblemente por un efecto de borde. Las parcelas vacías o casi vacías corresponden en todos los bloques a las procedencias argelinas. Otras parcelas sin datos corresponden a las procedencias *PO2* y *CS2*.

La replicación media de una procedencia en cada sitio, teniendo en cuenta las parcelas sin datos, es inferior a 4 (ver Tabla 1). Como replicación media global se toma la media armónica de la media de réplicas en cada sitio, que resulta igual a 3,4.

Variables observadas y derivadas

La relación de variables se recoge en la Tabla 2. Se distingue entre variable observada directamente en cada árbol y variable derivada, cuyo valor se obtiene mediante una transformación funcional de las observadas en un árbol individual o en el conjunto de árboles de la parcela. Se clasifican, por otra parte, en básicas, secundarias y auxiliares. Las primeras son objeto de atención preferente y han sido analizadas con el mayor cuidado, usando para ello, eventualmente, de las variables auxiliares. Las variables secundarias complementan la información proporcionada por las básicas pero, al considerarse de menor importancia, han sido analizadas con menor detalle.

La ramosidad del árbol ha sido apreciada por un mismo evaluador en todos los sitios del ensayo. Siguiendo la propuesta de Williams y Lambeth (1989) y Cotterill *et al.* (1987), se ha usado una escala subjetiva variando de 1 a 6. El valor 1 denota ramosidad gruesa abundante mientras que 6 indica ramas finas y numerosas por verticilo. La rectitud del fuste también ha sido evaluada de la misma forma, desde 1 denotando un fuste tortuoso a 6 que indica un fuste recto.

El volumen de madera del árbol ha sido calculado con la misma ecuación que en Alía y Moro (1996). El crecimiento medio anual en altura, *dlt*, se ha obtenido por diferencia con el valor de la variable correspondiente a la campaña de 1984, en todos los sitios excepto en *Peñas Negrillas*, donde no se pudo evaluar por no disponer de medidas de ese año.

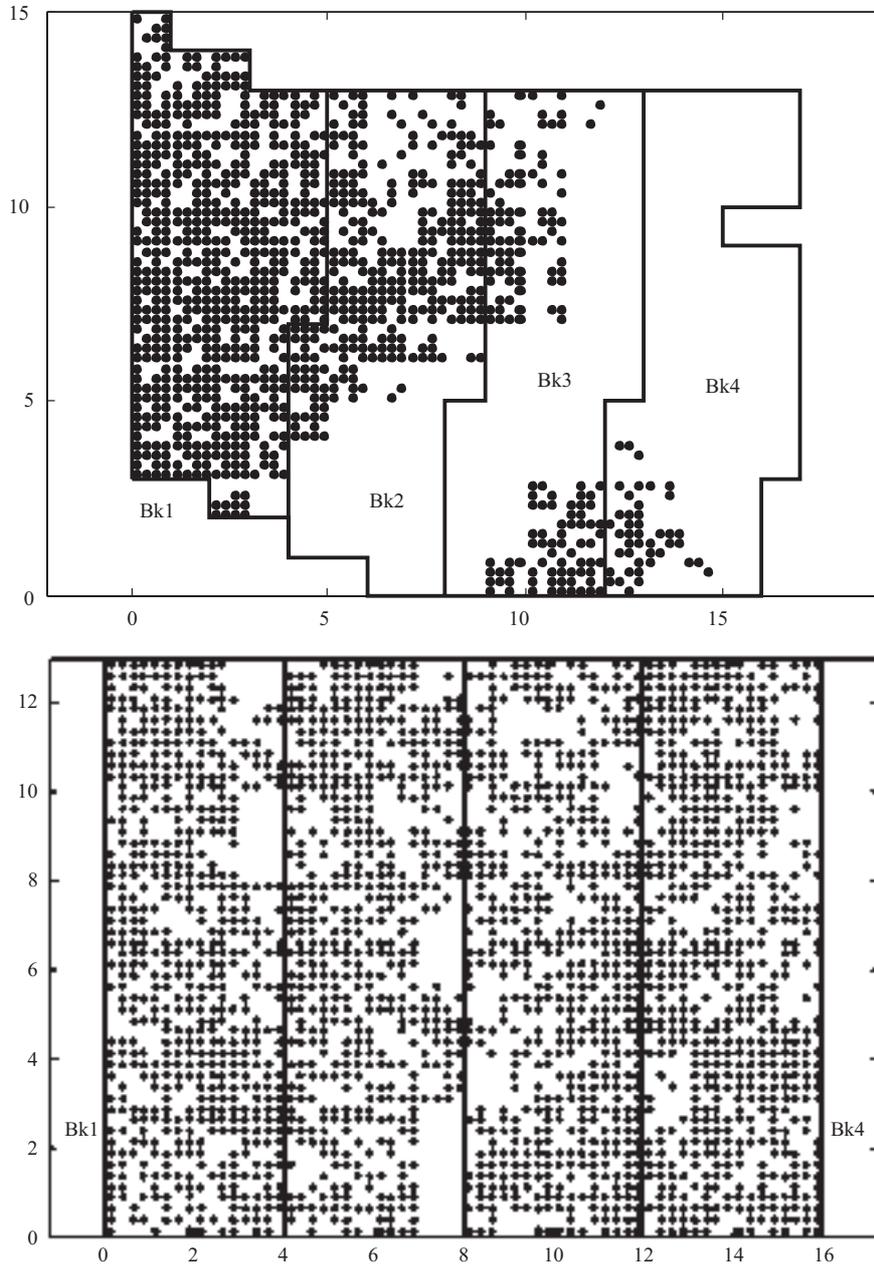


Fig. 2.—Distribución de los árboles vivos en los ensayos de *Acebo* y *Cabañeros*. Cada árbol vivo se indica por un pequeño círculo. Las líneas continuas indican los límites de los bloques. Las procedencias argelinas, *PO2*, *CS2* han producido fallos completos en los primeros bloques.

Tabla 2
Descripción de las variables utilizadas en los análisis

Variable	Símbolo	Tipo
Diámetro normal(cm)	<i>d</i>	observada, básica
Ramosidad (Nota de 1, peor, a 6, mejor)	<i>r</i>	observada, básica
Rectitud del fuste (Nota de 1 a 6)	<i>q</i>	observada, básica
Altura total (m)	<i>h</i>	observada, básica
Altura total máxima (m)	<i>hmx</i>	derivada, secundaria
Volumen (log dm ³)	<i>lvol</i>	derivada, básica
Crecimiento anual en altura(m)	<i>dlth</i>	derivada, básica
Desviación típica de d (cm)	<i>sd</i>	derivada, secundaria
Desviación típica de r	<i>sr</i>	derivada, secundaria
Desviación típica de q	<i>sq</i>	derivada, secundaria
Desviación típica de h (m)	<i>sh</i>	derivada, secundaria
Número de árboles	<i>nt</i>	derivada, auxiliar

Para aceptar los valores de un árbol se exigió que: $5,9 < d < 40$, $3,9 < h < 25$, así como que el valor absoluto de la diferencia de las dos medidas, en posiciones perpendiculares, del diámetro normal no superara el 25 % de la mayor. En los pocos casos en que se produjo, el árbol fue examinado en su conjunto, considerado anómalo y excluido del análisis.

El análisis de un ensayo de procedencias se realiza normalmente a partir de los valores medios por parcela. Se tiene así la ventaja de una mayor regularidad, pero se pierde la información de cada árbol individual, que permite evaluar la dispersión intraparcela y describir la estabilidad o uniformidad de la procedencia. Las variables *hmx* y las correspondientes a las desviaciones típicas de las variables básicas intentan conservar esta información bajo la suposición de escasas diferencias microambientales y de la densidad a la actual edad de la masa y forma de la parcela. Los valores correspondientes a la variación intraparcela, indicarían la adaptación de las procedencias a largo plazo (Kremer, 1994).

MÉTODOS

Análisis individual

El habitual ajuste del modelo derivado del diseño en Bloques Completos al Azar a los datos de cada sitio tropieza en este ensayo con varias dificultades por las vicisitudes que suelen acompañar a experiencias de tan larga duración. Los principales aspectos que es conveniente resaltar son los siguientes:

1. Las réplicas inicialmente completas se han hecho incompletas por la destrucción de algunas parcelas, llegando en *Acebo* a la casi total desaparición de bloques enteros. El análisis debe, por tanto, enfocarse a unos bloques incompletos y desequilibrados.

2. El número de árboles de cada parcela, $nt = \{n_{ij}\}$, inicialmente 16, varía considerablemente por incidencia de las marras y la mortalidad, ofreciendo una diferente precisión de las medias, que son las principales variables modelizadas. Un procedimiento para tratar de corregir esta perturbación es la ponderación por la inversa de la varianza. Asumiendo incorrelación dentro de la parcela y una varianza por árbol constante equivale a ponderar por n_{ij} . Además, puesto que estamos interesados en comparar procedencias en condiciones de crecimiento homogéneas, conviene examinar la posible influencia del efecto de la densidad (expresada por n_{ij} como covariable) sobre las variables estudiadas para, en su caso, tratar de eliminarlo ajustándolas a una densidad constante.
3. Los residuos del ajuste ponderado por el número de árboles de la parcela de un modelo de diseño en Bloques llevados al croquis de campo muestran con frecuencia conglomerados de parcelas correlacionadas. Por ejemplo, se observan parcelas con residuos en su mayoría negativos en la parte central del bloque 2 en *Cabañeros* o en alguna línea de parcelas en *Espinoso* o *Riofrío* (ver Fig. 3a), mientras que otras partes muestran residuos predominantemente positivos. Parecen existir, por tanto, dentro de los sitios de ensayo áreas de diferente fertilidad que no coinciden con los bloques. Conviene intentar eliminar estas diferencias ambientales, e incluir en el modelo nuevos factores de diseño. La disposición rectangular de la mayoría de los sitios permite introducir los factores filas y columnas de parcelas, las primeras cruzadas y las últimas jerarquizadas en los bloques. Se exceptúan: *Acebo*, en el que los incendios han alterado radicalmente el dispositivo, *Espinoso* en que se introducen sólo las filas, pues las columnas jerarquizadas no son ventajosas por la forma de los bloques, y *Peñas Negrillas* en que la implantación en campo no presenta suficiente regularidad para poder incluir líneas de parcelas. Es, por otra parte, ventajoso considerar las filas y columnas como efectos aleatorios. La ventaja del modelo mixto resultante es que las estimas de los efectos fijos (Procedencias) resultan algo más precisas y no están afectadas por la significatividad de los factores de diseño (ver por ej. Williams y Matheson, 1994).
4. Los grados de libertad de la suma de cuadrados de los bloques son muy pocos, por lo que el análisis tratando el factor Bloque como aleatorio es arriesgado. Además, la quasiortogonalidad de bloques y procedencias (salvo en *Acebo*) asegura una escasa información recuperable entre bloques. Preferimos, por tanto, considerar los bloques como factor fijo.

De acuerdo con estas consideraciones, para las variables básicas, según el sitio, se postulan los modelos (M1), (M2) y (M3) de la Tabla 3. Las variables secundarias se analizan en todos los sitios mediante el ajuste ponderado con n_{ij} de un simple modelo de Bloques, es decir, el modelo (M0) de la Tabla 3.

El modelo (M1), postulado en *Acebo* y *Peñas Negrillas* para la variable d , incluye n_{ij} como covariable con coeficiente de regresión γ constante. Esta covariable no resultó significativa en otros casos.

Como ilustración de la ventaja de introducir los factores de líneas de parcelas se presenta la Figura 3. Se han representado los residuos del ajuste de h en *Riofrío*, primero en 3(a), de un modelo simple de bloques y luego en 3(b) del mismo modelo aumentado con los efectos de filas y columnas de parcelas, que habían resultado significativos según el contraste F habitual. Se aprecia en 3(b) que el rango de residuos se reduce en el conjunto

Tabla 3
Modelos utilizados para el análisis individual de las distintas variables

Variable	Sitios	Modelo
(M0) Secundarias†	Todos	$y_{ij} = \beta_j + \tau_i + e_{ij}$, $E(e_{ij}) = 0$, $\text{Var}(e_{ij}) = \sigma^2/n_{ij}$ $\text{Cov}(y_{ij}, y_{i'j'}) = 0$, $i \neq i'$ o $j \neq j'$
(M1) <i>d</i>	<i>ace, neg</i>	$y_{ij} = \beta_j + \tau_i + \gamma n_{ij} + e_{ij}$, $E(e_{ij}) = 0$, $\text{Var}(e_{ij}) = \sigma^2/n_{ij}$ $\text{Cov}(y_{ij}, y_{i'j'}) = 0$, $i \neq i'$ o $j \neq j'$
(M2) Básicas	<i>cab, mir, rio</i>	$y_{ijkl} = \beta_j + \tau_i + c_{kj} + f_l + e_{ijkl}$, $E(e_{ijkl}) = E(f_l) = E(c_{kj}) = 0$ $\text{Var}(y_{ijkl}) = \sigma_f^2 + \sigma_c^2 + \sigma^2/n_{ij}$; $\text{Cov}(y_{ijkl}, y_{i'j'k'l'}) = \begin{cases} \sigma_f^2 + \sigma_c^2 & \text{si } k = k', l = l'; \\ \sigma_f^2 & \text{si } l = l', k \neq k'; \\ \sigma_c^2 & \text{si } k = k', l \neq l'; \\ 0, & \text{en otro caso} \end{cases}$
(M3) Básicas	<i>esp</i>	$y_{ijl} = \beta_j + \tau_i + f_l + e_{ijl}$, $E(e_{ijl}) = E(f_l) = 0$ $\text{Var}(y_{ijl}) = \sigma_f^2 + \sigma^2/n_{ij}$; $\text{Cov}(y_{ijl}, y_{i'j'l'}) = \begin{cases} \sigma_f^2 & \text{si } l = l' \\ 0, & \text{en otro caso} \end{cases}$

† Variables secundarias en todos los sitios y las variables básicas, excepto *d*, en *ace y neg*.

Notación

y_{ij} es el valor de la variable promedio de la parcela ocupada por la procedencia *i* en el bloque *j* (de la localidad considerada); y_{ijkl} (y_{ijl}) es el valor de la variable promedio de la parcela situada en la fila *l* y columna *k* dentro del bloque *j*; β_j es el efecto fijo y diferencial respecto a la media general del bloque *j*; τ_i es el efecto fijo de la procedencia *i*, estos dos últimos factores son comunes a todos los modelos; γ es el coeficiente de regresión con n_{ij} el número de árboles vivos en la parcela; c_{kj} es el efecto de la columna *k* anidada en el bloque *j*; f_l es el efecto de la fila *l*. Estos dos efectos se consideran aleatorios con distribución normal de esperanza nula, covarianzas nulas y varianzas constantes σ_c^2 y σ_f^2 , respectivamente. e_{ij} es el error en cualquiera de los modelos, que se supone con distribución normal de esperanza nula, varianza σ^2/n_{ij} , e independiente de $e_{i'j'}$ y de otros posibles efectos aleatorios como *f* y *c*.

Los modelos se ajustan independientemente en cada sitio, aunque por simplicidad se ha omitido un índice de sitio en las diferentes variables.

del sitio, distribuyéndose con mayor aleatoriedad. Se observa, por ejemplo, que las tres filas inferiores aparecen en 3(a) con grupos de parcelas de color ocre indicando grandes residuos positivos mientras que en 3(b) la tonalidad es más suave incluyendo el verde denotando menores residuos, que varían aleatoriamente alrededor de 0.

La estima de la matriz de varianzas-covarianzas del residuo, se denota por \hat{V} y se ha obtenido a partir de las estimas de los componentes de la varianza tras el ajuste de los modelos de la Tabla 3. Con \hat{V} se obtienen por Mínimos Cuadrados Generalizados las llamadas estimas empíricas de los efectos de las procedencias en cada localidad. Puesto que no hay ortogonalidad entre los factores de diseño y la componente del error varía según n_{ij} , la varianza de un contraste simple *k*, diferencia entre un par de procedencias, no es constan-

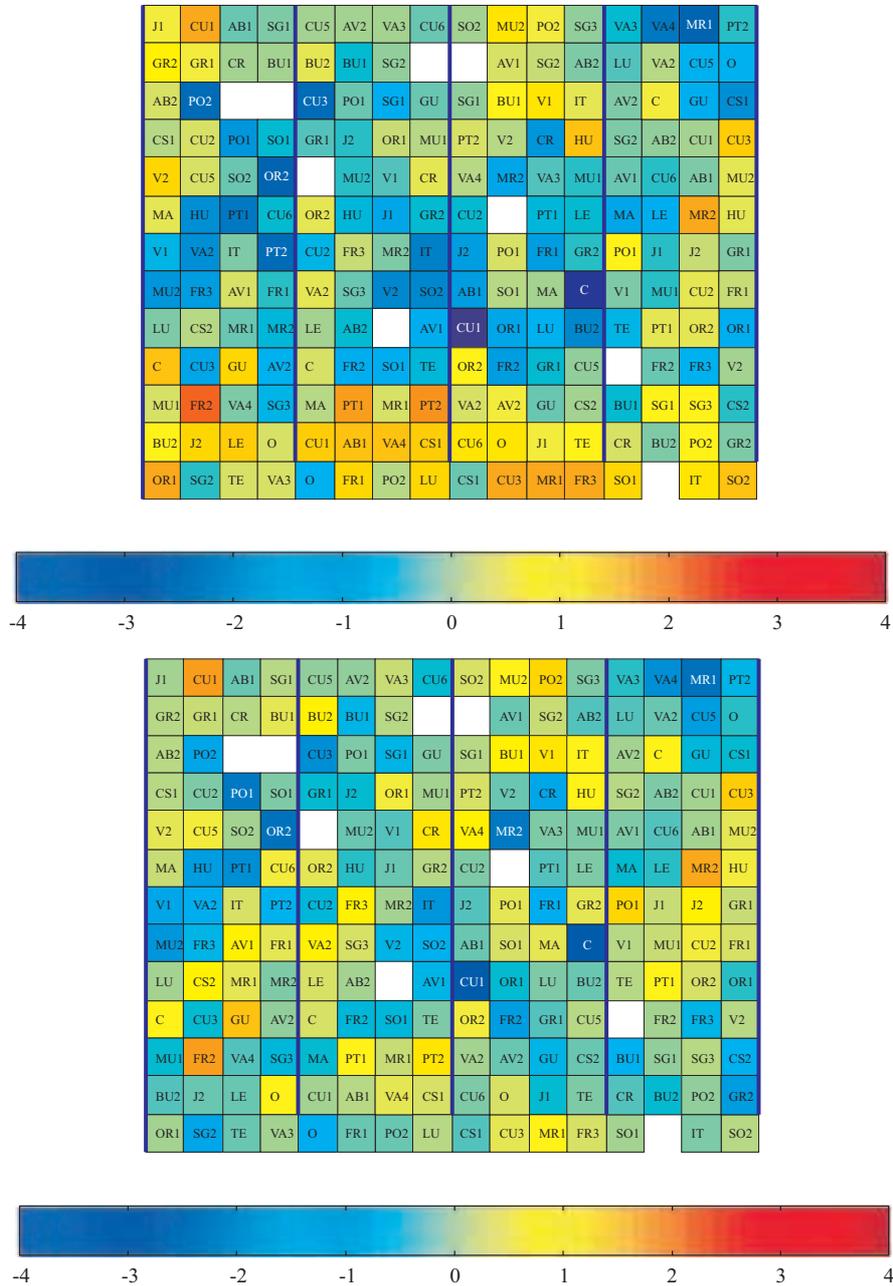


Fig. 3.—Representación sobre el croquis de campo de los residuos del ajuste de la altura total *h* en *Riofrío*, según la escala de color al pie. Ausentes las procedencias argelinas. (a) Modelo M0. (b) Modelo M2.

te. Se toma como única estima aproximada el promedio de $k'(X'\hat{V}^{-1}X)^{-1}k$, para todas las comparaciones k , siendo X la matriz de diseño de los efectos fijos en el modelo lineal correspondiente y $(\)^{-1}$ cualquier inversa generalizada de la matriz dentro del paréntesis (ver por ej. Searle, 1971).

Los modelos propuestos incluyen la normalidad. El hecho de que las variables básicas sean medias de hasta 16 observaciones apoya, aunque solo sea de forma aproximada, esta suposición. Histogramas de frecuencias de las variables secundarias, centradas al nivel de parcela, no mostraron desviaciones llamativas respecto a una curva normal sobreajustada y dado el carácter sumario de su análisis no se consideró la conveniencia de posibles transformaciones.

Análisis combinado

Los efectos de las procedencias sobre una variable cualquiera en el conjunto de los sitios de ensayo se estiman mediante el llamado análisis combinado de la correspondiente tabla de medias ajustadas en cada análisis individual. La entrada genérica en esta tabla se denota en lo que sigue por Y_{il} , conservando el primer subíndice para indicar la procedencia y usando el subíndice l para indicar una localidad específica. Bajo normalidad se postula el modelo mixto

$$(M4) \quad E(Y_{il}) = \tau_i, \text{Var}(Y_{il}) = \sigma_s^2 + \sigma_{ts}^2 + \sigma_1^2 / \bar{r}_l$$

siendo τ_i el efecto de la procedencia i . Su varianza se supone suma de las componentes de la localidad σ_s^2 e interacción σ_{ts}^2 , constantes para todas las procedencias y sitios, más la varianza del error en la localidad l dividida por el número medio de réplicas, \bar{r}_l (Ver Tabla 1). La distribución de Y_{il} se supone normal e independiente de la de $Y_{i'l'}$, pero con una covarianza intrasitio constante e igual a σ_s^2 para todas las procedencias.

El empleo de (M4), que considera aleatorio el factor Localidad, contradice la elección intencionada de los sitios de ensayo durante el planeamiento de la experiencia. Sin embargo, el marco inferencial que proporciona se considera más adecuado y flexible que el del modelo fijo equivalente. Por otra parte, como señalan Patterson y Silvey (1980) refiriéndose a los ensayos de variedades de plantas de cultivo, la varianza debida a localidades es con frecuencia sustancialmente mayor que la suma de la componente del error y la interacción, por lo que los resultados del análisis del modelo mixto resultan muy próximos a los de un modelo fijo con los mismos términos que (M4). En nuestro caso así sucede con algunas de las variables más importantes, pero no con todas. Una segunda imperfección de (M4) es que no recoge las diferencias posibles entre procedencias en su respuesta al medio al suponer constante la estabilidad de las procedencias reflejada en la componente σ_{ts}^2 . Sin embargo, una propuesta que incorpore diferentes varianzas-covarianzas aumenta considerablemente el número de parámetros a estimar. Teniendo en cuenta el reducido número de localidades es conveniente incluir un solo parámetro como promedio de las distintas varianzas posibles.

Para las comparaciones múltiples entre procedencias se aplica el método de Tukey usando un error estándar promedio.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Descripción de los sitios de ensayo

La Tabla 4 presenta algunos estadísticos elementales describiendo cada sitio después de eliminar los árboles con datos anómalos. El orden de los sitios por su crecimiento en altura sigue manteniéndose respecto a los resultados de mediciones anteriores. El grupo de *Acebo* y *Miravete*, que era el de mejor crecimiento, incluiría el nuevo sitio *Peñas Negrillas*, aunque con una calidad algo inferior. El aclareo en *Miravete* hace que sea el sitio de mayor diámetro medio, pero su efecto sobre *h* no parece apreciable. La desviación típica intrasitio de *d* es casi tan grande como en *Acebo*, cuando podía esperarse una mayor homogeneidad tras el aclareo. Tampoco se aprecian diferencias notables en la amplitud de las distribuciones de frecuencias de las restantes variables básicas en *Miravete* respecto al promedio de los demás sitios. Continúa *Cabañeros* en una posición intermedia, mostrando *Riofrío* y *Espinoso* un crecimiento inferior. La relación entre las alturas medias es de 1:2 entre el mejor y el peor sitio. Las diferencias son menores en los otros caracteres, menos influidos por la calidad de estación, como el diámetro, la rectitud o la ramosidad, lo que concuerda con los resultados obtenidos para este tipo de caracteres (Morris *et al.*, 1992; Raymond y Cotterill, 1989).

Tabla 4

Estadísticos elementales de las variables observadas en cada sitio de ensayo

	d				r				q				h			
	Min	Max	Med	d.t.	Min	Max	Med	d.t.	Min	Max	Med	d.t.	Min	ax	Med	d.t
ace	8,0	38,1	20,5	5,5	1,0	6,0	4,7	1,3	1,0	6,0	4,2	1,3	6,5	4,0	15,1	2,1
cab	8,1	36,1	19,7	4,9	1,0	6,0	3,5	1,2	1,0	6,0	4,7	1,3	4,0	6,0	11,1	1,8
esp	6,0	32,0	17,1	4,9	1,0	6,0	4,6	1,1	1,0	6,0	3,8	1,1	4,0	4,2	8,8	1,6
mir	7,5	36,4	23,8	5,2	1,0	6,0	4,3	1,2	1,0	6,0	4,5	1,3	5,0	8,9	12,9	1,9
neg	6,0	36,6	21,6	5,0	1,0	6,0	4,1	1,2	1,0	6,0	4,0	1,3	5,0	9,1	13,2	2,4
rio	8,0	33,9	18,5	4,5	1,0	6,0	3,7	1,3	1,0	6,0	4,4	1,3	4,0	4,9	9,9	1,9

Min = Mínimo; Max = Máximo; Med = Media simple; d.t. = desviación típica.

Análisis de la competencia entre parcelas

Se sabe que en *Pinus pinaster* la competencia puede modificar el valor de la heredabilidad para la altura de los árboles (Von Euler *et al.*, 1992). Cinco de los ensayos analizados no han sido objeto de clareos desde su instalación hasta la última medición. Por tanto, es necesario tener en cuenta el efecto que la competencia intra e interparcela puede tener en las estimas de los valores medios de las procedencias. El ajuste de un modelo de diseño en bloques a las diferencias entre el promedio de los árboles que ocupan el centro de la parcela (hasta 4) y de los periféricos (hasta 12) mostró que no hay un efecto significativo de las procedencias ni de los bloques, para las variables *h* y *d* en *Acebo*, *Cabañeros*, *Miravete*, y *Riofrío* pero sí para las diferencias en *d* en *Espinoso* ($P = 0,01$). Se trata del sitio de peor crecimiento, con una distribución heterogénea del número de árboles en las

parcelas de la parte inferior de los bloques, así como en las de otra zona del Bloque 1. La significatividad podría deberse a la propia heterogeneidad del sitio o bien a efectos de competencia entre parcelas. Sin embargo, cuando se consideraron exclusivamente las parcelas de *Espinoso* con más de 2 árboles en el centro y en la periferia se redujo la variabilidad debida a Procedencias, dada por su cuadrado medio, de 17,4 a 9,6, resultando no significativa ($P = 0,73$; media general = 0,03 cm). La significatividad, encontrada en el primer análisis, resultaba del efecto de unas pocas parcelas consideradas anómalas por la intensidad y distribución de la mortalidad. Por tanto, al no encontrarse diferencias entre el análisis de los árboles centrales respecto a los periféricos, en los que se espera la mayor influencia de las parcelas vecinas, parece razonable concluir que los efectos de competencia entre parcelas no merecen ser tenidos en cuenta en estos ensayos para ninguna de las variables, todavía a la edad de la medición analizada, que es próxima al límite de validez del ensayo. Para masas de esta especie, con calidad de estación similar, se recomienda a los 30 años una espesura mitad de la actualmente existente en estos ensayos (García Abejón y Gómez Loranca, 1989), lo que obligaría a reducir a la mitad el número de árboles.

Análisis individual

El ajuste de los modelos en la Tabla 3 proporcionó las medias ajustadas de las procedencias y la estima de su error estándar medio en cada sitio.

Las varianzas del error estimadas en cada sitio, al nivel de la parcela, con un promedio de grados de libertad igual a 125, se presentan en las primeras seis columnas de la Tabla 5. La heteroscedasticidad aparece tolerable, pues el cociente de varianzas máxima a mínima oscila entre 4 para *sq* y 1,7 para *lvol*, siendo alrededor de tres para *d* y *h*. Algunas de las mayores varianzas ocurren en *Miravete*, debido al menor número de árboles por parcela. Las menores ocurren en *Espinoso* como reflejo de su menor crecimiento.

Tabla 5

Estimas de la varianza del error en cada localidad, de la varianza media ponderada («pooled») del error con 747 grados de libertad y de la varianza media del error a nivel de la media de bloques ($\hat{\sigma}_{yij}^2$) obtenida dividiendo la anterior por la replicación efectiva

	ace	cab	esp	mir	neg	rio	«pooled»	$\hat{\sigma}_{yij}^2$
d	6,306	3,194	2,700	7,885	5,737	2,554	4,564	1,339
r	0,209	0,175	0,131	0,495	0,397	0,344	0,303	0,089
q	0,507	0,163	0,174	0,398	0,271	0,264	0,275	0,081
h	1,619	1,068	0,549	1,349	1,339	1,066	1,122	0,329
sd	1,755	1,090	0,930	3,250	1,697	0,989	1,613	0,473
sr	0,108	0,054	0,049	0,157	0,106	0,072	0,090	0,026
sq	0,083	0,089	0,047	0,200	0,081	0,089	0,101	0,030
sh	0,370	0,145	0,092	0,313	0,284	0,208	0,222	0,065
hmx	2,903	1,280	1,040	1,767	1,851	1,526	1,604	0,471
lvol	0,090	0,071	0,062	0,101	0,077	0,063	0,076	0,022
dlth	0,0040	0,0009	0,0010	0,0028	–	0,0024	0,0020	0,0006

La varianza media del error, ponderando según los grados de libertad del residuo en cada ensayo, se presenta en la columna «pooled». Asimismo, se incluye en la Tabla 5 la varianza promedio de la media del conjunto usando el número efectivo de réplicas.

Análisis combinado

Un primer ajuste del modelo (M4), mediante el método de Máxima Verosimilitud Residual, proporciona estimas de los componentes de la varianza en la Tabla 6. Las estimas de las componentes de *h*, *d* y *lvol* son comparables a las presentadas en la Tabla 3 de Alía y Moro (1996) en las columnas σ_L^2 y σ_{VL}^2 , sin haber diferencias notables entre los dos períodos.

Tabla 6
Estima de los componentes de la varianza

	Localidades	Error *	Interacción **
d	5,8260	1,339	0,951
r	0,2947	0,089	0,071
q	0,1156	0,081	0,109
h	5,6733	0,329	0,241
sd	0,0701	0,473	0,157
sr	0,0080	0,026	0,016
sq	0,0056	0,030	0,010
sh	0,0295	0,065	0,018
hmx	6,1440	0,471	0,255
lvol	0,1685	0,022	0,015
dlth	0,0019	0,0006	0,0004

* Promedio de las localidades (de última columna de Tabla 5).

** Obtenida por diferencia

La componente debida a Localidad comparada con la suma de las componentes de la interacción más el error, domina para las variables basadas en *d* y *h*. No ocurre lo mismo con las variables que expresan la forma del fuste y las relacionadas con la dispersión intraparcela. Los valores de ramosidad y rectitud presentan una menor influencia ambiental, como es de esperar en este tipo de ensayos (Cotterill, 1981).

Las estimas obtenidas se emplean en el ajuste por Mínimos Cuadrados Generalizados de (M4) para obtener las medias ajustadas de todas las variables consideradas recogidas en la Tabla 7. Se incluye también la media general y el error estándar promedio de la diferencia entre cualquier par de procedencias.

Para examinar la magnitud de las correcciones introducidas por el ajuste del modelo con relación a las medias simples se considera solamente la variable altura. En un modelo mixto como (M4) si se asume una tabla completa y una varianza del error constante el efecto de las procedencias se estimaría por la media marginal simple. Pero la ponderación asumida por el modelo es esencialmente la inversa de la varianza en cada sitio (ver Ane-

Tabla 7

Estimas de los efectos de las procedencias según el análisis combinado (M4) y del error estándar medio de una diferencia

	d	r	q	h	sd	sr	sq	sh	hmx	lvol	Vol *	dlth
AB1	20,75	4,08	4,24	11,68	5,06	0,96	0,91	1,28	13,66	5,02	150	0,34
AB2	22,01	4,56	4,69	12,09	4,37	0,91	0,86	1,16	13,88	5,19	177	0,34
AV1	22,76	4,50	4,83	13,17	4,13	0,86	0,89	1,10	14,55	5,37	213	0,36
AV2	20,77	3,77	3,66	11,49	4,14	0,93	0,95	1,36	13,27	5,04	152	0,33
BU1	20,17	3,43	3,53	11,44	4,09	0,91	0,91	1,14	13,37	4,98	143	0,33
BU2	20,54	3,42	3,28	11,29	3,64	0,92	1,04	1,07	12,77	5,00	147	0,30
CS1	20,09	4,36	4,88	11,95	3,48	0,67	0,90	1,02	13,34	5,04	152	0,34
CS2	20,20	3,58	3,58	10,67	4,59	0,81	0,87	1,41	12,61	4,92	135	0,30
C	19,07	4,34	4,35	11,95	3,60	0,84	1,03	1,36	13,78	4,90	132	0,33
CU1	21,23	4,47	4,69	12,66	3,87	0,93	0,93	1,26	14,59	5,20	179	0,36
CU2	21,64	4,67	4,70	12,98	4,16	0,82	0,97	1,21	14,55	5,24	187	0,35
CU3	20,88	4,21	4,27	12,13	4,13	0,89	0,83	1,25	13,99	5,13	166	0,34
CU4	20,89	4,40	5,06	12,12	3,80	0,87	0,80	0,98	13,55	5,10	163	0,34
CU5	20,96	4,60	5,15	12,25	4,41	0,99	0,64	1,29	14,37	5,12	165	0,34
CU6	21,07	4,18	4,23	12,26	4,31	0,83	1,00	1,23	14,01	5,13	167	0,35
GR1	21,25	3,77	3,87	11,12	4,60	0,97	1,05	1,13	12,79	5,05	154	0,32
GU	19,41	4,33	4,52	11,70	3,50	0,88	0,89	1,09	13,47	4,92	136	0,33
HU	18,67	4,34	4,34	11,68	3,78	0,81	0,97	1,25	13,49	4,82	122	0,33
J1	21,54	3,89	3,91	11,58	4,18	1,03	0,97	1,00	13,00	5,13	167	0,31
J2	21,40	3,92	4,09	11,66	4,32	0,89	0,99	1,19	13,53	5,11	164	0,33
LE	19,19	4,11	3,88	11,17	3,42	0,89	0,97	1,00	12,45	4,84	125	0,28
LU	18,79	4,31	4,57	12,28	3,70	0,68	0,82	1,44	14,26	4,94	138	0,35
MA	20,30	3,60	3,64	11,06	4,16	0,95	1,03	1,00	12,55	4,94	138	0,30
O	19,72	4,33	4,67	12,85	4,10	0,92	0,80	1,35	14,64	5,06	155	0,34
OR1	19,79	4,36	4,58	12,68	3,97	0,89	0,92	1,38	14,51	5,04	153	0,33
OR2	19,86	4,39	4,63	12,45	3,51	0,84	1,03	1,30	14,34	5,05	153	0,35
PO1	19,95	4,22	4,50	12,66	3,75	0,80	0,92	1,38	14,71	5,09	159	0,34
PO2	18,40	4,13	4,37	11,71	3,76	0,79	1,01	1,37	13,78	4,82	122	0,31
SG1	21,39	3,89	3,80	11,57	4,12	0,94	0,87	1,09	13,28	5,11	163	0,33
SG2	20,69	3,97	3,81	11,76	3,95	0,82	0,85	1,18	13,53	5,05	154	0,34
SG3	21,80	3,70	3,66	11,81	4,17	0,77	0,91	1,19	13,74	5,19	176	0,33
SO1	20,70	4,47	4,80	12,47	4,02	0,87	0,88	1,15	14,20	5,10	163	0,32
SO2	20,33	3,49	3,20	11,47	4,02	0,93	0,97	1,19	13,40	5,00	146	0,31
TE	20,48	4,01	4,13	11,51	4,73	0,91	0,88	1,37	13,48	5,00	147	0,33
V1	20,41	4,28	4,36	11,65	3,91	0,92	0,81	1,10	13,35	5,02	149	0,32
V2	21,35	3,94	3,92	11,73	3,97	0,91	1,01	1,22	13,67	5,11	163	0,35
VA1	20,49	3,52	3,30	11,32	3,63	1,19	1,00	1,20	13,36	5,01	148	0,29
VA2	21,44	3,71	3,81	11,86	4,16	0,95	0,93	1,19	13,47	5,13	167	0,32
VA3	21,16	3,60	3,48	11,44	3,96	0,88	0,94	1,19	13,22	5,07	158	0,32
VA4	20,52	3,67	3,77	11,44	3,93	1,00	1,11	1,12	13,29	5,02	148	0,33
IT	19,11	4,11	4,17	11,54	3,50	0,86	0,84	1,23	13,12	4,87	129	0,31
FR1	18,49	4,21	4,08	12,23	3,86	0,69	0,83	1,16	13,81	4,88	130	0,31
FR2	19,86	4,88	5,04	11,98	4,90	0,82	0,84	1,38	14,12	4,97	142	0,34
FR3	19,57	4,79	5,18	11,84	4,73	0,88	0,79	1,45	13,90	4,93	136	0,35
MR1	19,05	4,48	5,02	11,12	4,13	0,88	0,72	1,36	13,09	4,80	120	0,32
MR2	19,51	4,70	4,82	11,71	3,96	0,74	0,65	1,09	13,24	4,92	136	0,34
PT1	21,23	4,73	4,96	13,51	3,60	0,73	0,66	1,21	14,98	5,27	191	0,36
PT2	19,13	4,40	4,60	12,69	3,78	0,84	0,86	1,35	14,53	4,99	144	0,35
MU1	21,09	4,41	4,63	11,94	4,16	0,92	0,88	1,16	13,58	5,11	163	0,34
MU2	21,86	4,24	4,52	11,74	4,40	0,94	1,02	1,18	13,65	5,15	170	0,32
CR	20,61	4,29	4,40	12,57	3,75	0,77	0,85	1,07	14,14	5,14	168	0,32
GR2	21,83	4,10	4,23	12,90	4,12	0,99	1,00	1,36	14,93	5,25	188	0,34
Mean	20,45	4,16	4,27	11,93	4,03	0,88	0,90	1,21	13,71	0,04	155	0,33
sde	0,834	0,218	0,229	0,422	0,435	0,115	0,116	0,154	0,465	0,114		0,017

sde es el error estándar medio de una diferencia entre medias de un par de procedencias (242 grados de libertad).

* Vol = volumen en dm^3 obtenido de la estimación de lvol.

xo) e implica dar un mayor peso al dato de *Espinoso*, el menor a *Acebo* e intermedios, casi iguales, a las restantes localidades. Así, por ejemplo, *AVI* tiene una media ajustada algo superior a la simple (13,17 contra 12,94 m con una corrección de 0,23) debido al menor peso del valor en *Acebo*, sitio en que creció por debajo de la media, mientras que *PTI*, con el mayor crecimiento en *Acebo*, recibe una corrección negativa (-0,28), con una media ajustada inferior a la simple (13,51 contra 13,80 m). La asignación de un menor peso a los datos en *Acebo* se debe al menor número de repeticiones en que se basan, que disminuye su precisión. Consiguientemente, se reduce el efecto de la mejor calidad del sitio pero esta menor influencia se compensa por una representatividad geográfica también menor de *Acebo* en la región estudiada. La conclusión contraria se aplica a *Espinoso*.

Correcciones más importantes reciben las procedencias que no fueron ensayadas en todas las localidades. Así, la procedencia *VA1* ha sido ensayada en *Acebo* y *Miravete* faltando en los sitios restantes. Puesto que ambos sitios son más productivos que el promedio, la corrección debe ser negativa. La media ajustada es 11,32 con la mayor corrección igual a -2,0 respecto a una media simple de 13,30 m. La procedencia *CU5*, que falta en *Espinoso* y *Peñas Negrillas*, sitios de calidad menor y mayor que la media, respectivamente, recibe como compensación una menor corrección igual a -0,28 sobre una media simple de 12,53 m.

La Figura 4 es la representación gráfica de las comparaciones múltiples respecto *h* según el método de Tukey. El intervalo de confianza más estrecho se basa en la *t* de Student y es válido para alguna comparación prefijada.

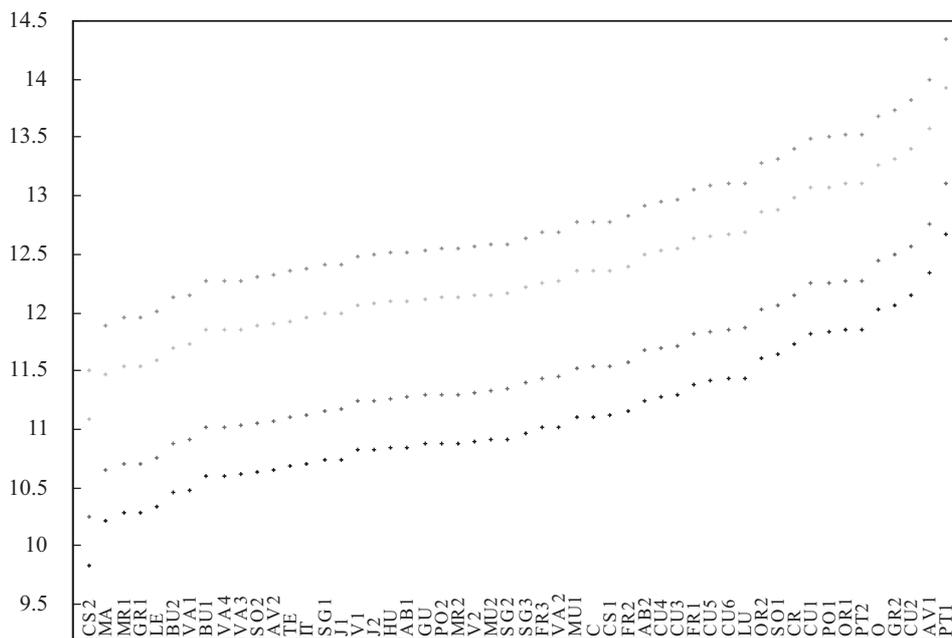


Fig. 4.—Comparación de las procedencias por su altura total, *h*. El intervalo exterior se basa en el método de Tukey y permite comparar la significatividad de la diferencia entre cualquier par de procedencias. El intervalo interior en la Mínima Diferencia Significativa (*MDS* de Fisher) y es válido para comparar algún par de procedencias fijado de antemano. Coeficiente de confianza del 95 %.

En general, aparecieron diferencias muy significativas entre procedencias para todas las variables básicas. No ocurrió lo mismo para las variables secundarias, pues sólo aparecieron diferencias significativas (5 %) para *sq*, resultando no significativas en las tres restantes. No puede excluirse, sin embargo, que alguna comparación individual aparezca significativamente distinta, a un nivel convenientemente ajustado, y haya resultado oculta al promediar la correspondiente suma de cuadrados de desviaciones.

Al comparar el orden de las procedencias con el que tenían en 1984 (Fig. 5 en Alía y Moro, 1996) debe tenerse presente que no se disponía de datos de *Peñas Negrillas* en la campaña anterior, por lo que la localidad conceptual promedio es diferente. La aplicación del mismo análisis excluyendo los datos de *Peñas Negrillas* produce una ordenación de las procedencias con escasos cambios sobre la Tabla 7. Así, por ejemplo, en *h* un 50 % de las procedencias se desvían menos de dos puestos en su número de orden (media del valor absoluto de las diferencias de rango igual a 2,4).

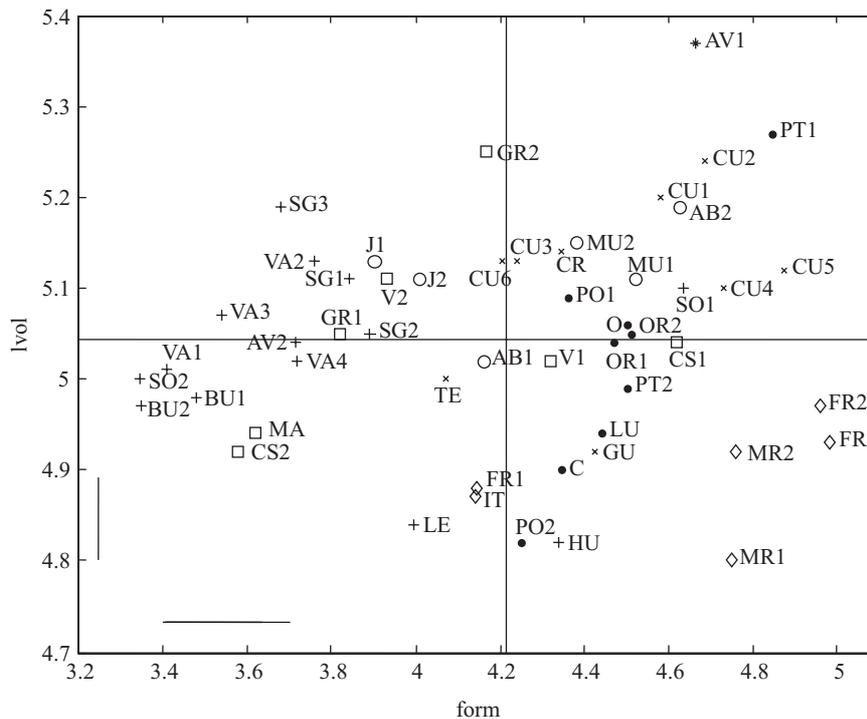


Fig. 5.—Representación de las procedencias, indicando grupos geográficos, según *ivol* y la media de *q* y *r*. Los dos segmentos representan los errores estándar de las variables en abscisas y ordenadas. (. Atlántica; + Meseta; * Arenas de San Pedro; x S. Ibérico; o Cazorla-Segura; ◇ Lit. Mediterráneo; □ N. África-Córcega)

Se describen a continuación los cambios más notables entre las ordenaciones según las medias de la Tabla 7 respecto a los resultados de 1984. Han ganado posiciones pasando a estar entre las 10 primeras en altura total algunas procedencias de Cuenca mientras que retroceden *SO1*, *AB2* y *FRI*. *GR2* la de mayor crecimiento hasta 1984 ha pasado a cuarta posición mostrando *PTI* y *AVI* los mayores crecimientos en *h*. En el otro extremo, *CS2* continúa siendo la de menor crecimiento, pero las de Córcega y la marroquí *MR2* muestran una recuperación notable dejando de estar entre las diez últimas, habiendo sido sustituidas por procedencias castellano-leonesas.

Los cambios respecto a 1984 de la ordenación según el diámetro normal han sido menores (media del valor absoluto de la variación en rango de 5,8 en *d* contra 7,7 en *h*). Continúa siendo líder *AVI*, mejoran su crecimiento las de Segovia, y algunas de Cuenca. Disminuyen, por el contrario, su crecimiento *SO1*, *CR* y *LE*, continuando las atlánticas con el crecimiento más lento con la excepción de *PTI* que acelera notablemente su desarrollo ocupando puesto entre las 15 mejores. La otra procedencia portuguesa *PT2* que también muestra un buen crecimiento en altura tiene crecimientos en diámetro inferiores.

Todavía son menores los cambios en la ordenación según la forma del árbol estimada por el promedio de la calidad del fuste y la ramosidad cuando se compara con la proporcionada por Alía *et al.* (1995). El promedio se justifica por la elevada correlación lineal (0,95) existente entre los efectos de las procedencias para las dos variables *q* y *r*, de varianzas similares (Ver Tabla 7). La media del valor absoluto de la variación en rango es 3,3. La variación más importante corresponde a la procedencia de Leiría que asciende del puesto vigésimo al cuarto. Entre las diez primeras continúan estando las procedencias de Córcega, marroquíes, *AVI* y algunas de Cuenca y Albacete. Las peor conformadas siguen siendo las castellano-leonesas y de las montañas del litoral mediterráneo.

La altura máxima de las procedencias supera en un 10,5 a 18,1 % a su altura media. Las procedencias de mayor altura media *PTI* y *AVI* ocupan primeras posiciones en la ordenación según *hmx*, presentando al mismo tiempo la menor relación *hmx/h* ($\approx 1,105$). Con el mayor crecimiento potencial de la especie en las condiciones del ensayo las poblaciones de ambas procedencias tienen uniformemente un excelente crecimiento medio.

Tomando como ordenada la estima del volumen de madera (logaritmo natural, *lvol*) y como abscisa la media de las estimas de *q* y *r* se representan en la Figura 5 las procedencias, indicando sus principales grupos geográficos. Si el origen se traslada a la media general, las procedencias de mayor interés se encuentran en el primer cuadrante. De nuevo *PTI* y *AVI* a las que se suman algunas de Cuenca resultan las de mayor interés. *SG3* aparece con un buen crecimiento, pero ramosa y con fuste de mala calidad. La procedencia de Lanjarón, *GR2*, continúa mostrando un buen crecimiento en *h* y *d*, junto a una excelente *hmx*, si bien con forma mediocre. Sus estimas para las variables derivadas muestran una heterogeneidad superior al promedio. Las restantes procedencias castellano-leonesas junto con *CS2*, *SO2*, *MA* se clasifican como las de menor crecimiento y peor calidad de fuste.

La procedencia de Leiría, *PTI*, ha recuperado su retraso inicial en desarrollo diamétrico y se ha constituido en líder no sólo en altura sino también, con *AVI*, en forma del fuste y en volumen de madera. No ha ocurrido lo mismo con la mayor parte de las procedencias atlánticas con un crecimiento en altura, que si se compara sus valores de *sh* con los de *PTI* o *AVI* (de mayor altura), resulta internamente heterogéneo y un mediocre desarrollo en volumen. La selección juvenil según la altura, al fin de la campaña anterior, no hubiese proporcionado siempre buenos resultados.

Pinus pinaster presenta una clara división en razas geográficas, como indican los estudios mediante marcadores genéticos. Basándose en la composición terpénica se han establecido 18 grupos geográficos (Baradat y Marpeau, 1988) entre los que están representados en estos ensayos los siguientes: Leiría, Córcega, Italia, Marruecos, Landas. Hay que añadir los grupos españoles diferenciados por estos autores: Galicia, Castilla, España E-SE, Sierra de Ronda. Esta división puede ser mejorada teniendo en cuenta las 22 regiones de procedencia de la especie (Alía *et al.*, 1996) y los resultados de los análisis de isoenzimas (González Martínez *et al.*, 2001). Así, pueden establecerse los grandes grupos siguientes: Galicia, Meseta castellana, Sierra de Gredos y Gata, Sistema Ibérico Central, Sistema Ibérico Oriental, y Sudeste (incluyendo Cazorla y Segura). Las procedencias marginales como Tabuyo y otras no representadas en los ensayos, no se incluirían en los grupos anteriores.

Las procedencias dentro de cada grupo muestran comportamientos similares pero los resultados evidencian ciertas diferencias. Por ejemplo, dentro de los grupos atlánticos, la procedencia de Leiría se comporta como líder respecto al resto, lo que puede estar relacionado con la mayor domesticación de la especie en esta zona (Ribeiro *et al.*, 2000). Las procedencias de la meseta Castellana, presentan una cierta heterogeneidad, principalmente en la rectitud del fuste. Dentro del Sistema Ibérico, se encuentran procedencias con una adaptación general buena y otras con peores resultados. Esta heterogeneidad así como la gran variación detectada entre procedencias de grupos geográficos próximos (por ej. *AVI* y *SGL*) indicaría que los distintos factores selectivos o neutrales han jugado papeles importantes en la diferenciación de la especie, como se ha demostrado en otros casos (Lynch *et al.*, 1999).

Factores ambientales determinantes de la adaptación y competencia ocasionan diferencias de crecimiento entre las procedencias. Los presentes resultados identifican dentro de estos grupos las poblaciones más adaptadas (Alía y Moro, 1996; Alía *et al.*, 1997; Danjon, 1994; Butcher y Hopkins, 1993; Hopkins y Butcher, 1993).

Entre los factores ecológicos más importantes en el comportamiento de la especie, la sequía marca claramente las diferencias entre los sitios y procedencias desde edades tempranas. Las procedencias ensayadas en vivero bajo distintas condiciones de riego (Arenas, *AVI*; Oña, *BU2*; Soria, *SOI*; Almería, *GRI*), presentan una ordenación similar (Fernández *et al.*, 1996) a la obtenida de la Tabla 7.

La gran variación de la forma del fuste entre procedencias relativamente próximas, y su estabilidad en el tiempo, parece ser debida a su elevado control genético y a su rápida respuesta a la selección, bien natural o artificial. Además, una mayor calidad del fuste aparece correlacionada negativamente con su dispersión intraparcela (-0,62) indicando mayor homogeneidad.

CONCLUSIONES

La considerable duración de los ensayos de procedencias forestales hace que se acumulen incidencias a lo largo del tiempo que rompen la inicial sencillez del diseño experimental. El análisis expuesto intenta obtener resultados precisos con razonable rigor estadístico.

Aún añadiendo los datos de un sitio de ensayo más, los resultados expuestos confirman otros anteriores sobre el comportamiento de las procedencias, la importancia de la

variación genética de la especie en caracteres de crecimiento y forma y la existencia de diferencias entre las poblaciones de las distintas regiones de procedencia delimitadas en España. En términos generales, los cambios en la selección de las procedencias, al basarse en un comportamiento medio a la edad de 32 años, son pequeños. No debe olvidarse, sin embargo, que el cuadro inferencial del presente estudio considera «rendimientos» medios respecto a la región de ensayo y no específicos de cada localidad. Resultados no publicados obtenidos con esta medición parecen indicar, no obstante, que los efectos de la interacción genotipo x ambiente se han aminorado al aumentar la edad.

SUMMARY

Provenance test of *Pinus pinaster* Ait. in Central Spain: Results at age 32

A remeasurement at the age of 32 years of a multisite trial of provenances of *Pinus pinaster* in Central Spain, allows revising earlier results. Data from a new site, *Peñas Negrillas* (CR), are available. The analysis considers 11 variables related to growth and form of the trees. A trial with such a long duration suffers from events that cause the data to be incomplete. This requires a more involved statistical analysis that has been oriented to estimate the general adaptability of the individual provenances. In general, results confirm the conclusions obtained from a former measurement at the age of 18 years. Sources from the NW of Iberia show a mediocre growth but with well formed stems. An exception is the provenance from Leiria, that together with that from Arenas de San Pedro, are leaders in growth and form. Provenances from the Sistema Iberico (Cuenca), present good results in growth and form. Those from the Castilian meseta show the worse form, with an average growth, whereas provenances from the Mediterranean littoral appear mediocre on both. Northafrican and Corsican sources show slow growth but an excellent form.

KEY WORDS: Provenances
Genetic variability
Pinus pinaster

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALÍA R., GIL L., PARDOS J.A., CATALÁN G., 1991. Interacción procedencia-edad en 52 procedencias de *Pinus pinaster* Ait. en España. *Inv. Agraria: Sist. Rec. For.* 0: 11-24.
- ALÍA R., GIL L., PARDOS J.A., 1995. Performance of 43 *Pinus pinaster* Ait. Provenances on 5 locations in central Spain. *Silv. Genet.* 44 (2-3): 75-81.
- ALÍA R., MARTÍN S., DE MIGUEL J., GALERA R., AGÚNDEZ D., GORDO J., SALVADOR L., CATALÁN G., GIL L., 1996. Las regiones de procedencia de *Pinus pinaster* Ait. DGCONA. Madrid.
- ALÍA R., MORO J., 1996. Comportamiento de procedencias de *Pinus pinaster* en el centro de España. *Inv. Agraria: Sist. Rec. For.* 5 (1): 57-75.
- ALÍA R., MORO J., DENIS J.B., 1997. Performance of *Pinus pinaster* provenances in Spain: interpretation of the genotype by environment interaction. *Can. J. For. Res.* 27 (10): 1548-1559.
- BARADAT P., MARPEAU A., 1988. Le pin maritime *Pinus pinaster* Ait.: Biologie et génétique des terpènes pour la connaissance et l'amélioration de l'espèce. Thesis, Université Bordeaux I (no publicada).
- BUTCHER T.B., HOPKINS E.R., 1993. Realised gains from breeding *Pinus pinaster*. *Forest Ecology and Management* 58: 211-231.
- COTTERILL P.P., 1981. A method of evaluating crown form. Proc. Research Working Group 1 of the Australian Forestry Council. CSIRO. Division of Forestry and Forest Products. Canberra.
- COTTERILL P.P., DEAN C.A., VAN WIJK G., 1987. Additive and dominance genetic effects in *Pinus pinaster*, *Pinus radiata* and *Pinus elliottii* and some implications for breeding strategy. *Silv. Genet.* 36: 221-232.
- DANJON F., 1994. Stand features and height growth in a 36-year-old maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) provenance test. *Silv. Genet.* 43 (1): 52-62.

- ERIKSSON G., JONSSON A., DORMLING I., NORELL L., STENER L. G., 1993. Retrospective early tests of *Pinus sylvestris* L. seedlings grown under five nutrient regimes. *For. Sci.* 39 (1): 95-117.
- FERNÁNDEZ M., GIL L., PARDOS J.A., 1996. Supervivencia y crecimiento en vivero de cinco procedencias de *Pinus pinaster* Ait. bajo diferentes regímenes hídricos. *Inv. Agraria: Sist. Rec. For.* 5 (1): 19-44.
- GARCÍA ABEJÓN, J. L., GÓMEZ LORANCA, J. A., 1989. Tablas de producción de densidad variable para *Pinus pinaster* Ait. en el Sistema Central. Comunicaciones INIA. Serie: Recursos Naturales, 45 pp.
- GONZÁLEZ-MARTÍNEZ S.C., AGÚNDEZ D., ALÍA R., SALVADOR L., GIL L., 2001. GEOGRAPHICAL VARIATION OF GENE DIVERSITY OF *Pinus pinaster* Ait. in the Iberian Peninsula. En Muller-Stark (ed) Genetic Response of forest systems to changing environment conditions. Kluwer Academic Press. (en prensa)
- GUYON J.P., KREMER A., 1982. Stabilité phénotypique de la croissance en hauteur et cinétique journalière de la pression de sève et de la transpiration chez le pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.). *Can. J. For. Res.* 12: 936-946.
- HARFOUCHE A., BARADAT P., DUREL C.E., 1995. Variabilité intraspécifique chez le pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) dans le sud-est de la France. I.- Variabilité des populations autochtones et des populations de l'ensemble de l'aire de l'espèce. *Ann. Sci. For.* 52 (4): 307-328.
- HOPKINS E.R., BUTCHER, T.B., 1993. Provenance comparisons of *Pinus pinaster* Ait. in Western Australia. *CALM Science* 1 (1): 55-105.
- JONSSON A., DORMLING I., ERIKSSON G., NORELL L., 1992. GCA variance components in 36 *Pinus sylvestris* L. full-sib families cultivated at five nutrient levels in a growth chamber. *For. Sci.* 38 (33): 575-593.
- KREMER A., 1992. Décomposition de la croissance en hauteur du pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.): architecture, génétique et application à la sélection précoce, Université de Paris XI. Centre d'Orsay, Paris.
- KREMER A., 1994. Diversité génétique et variabilité des caractères phénotypiques chez les arbres forestiers. *Genet. Sel. Evol.* 26 (1): 105-123.
- KUSNANDAR D., GALWEY N.W., HERTZLER G.L., BUTCHER T.B., 1998. Age trends in variances and heritabilities for diameter and height in maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) in Western Australia. *Silv. Genet.* 47 (2-3): 136-141.
- LOUSTAU D., CREPEAU S., GUYE M.G., SARTORE M., SAUR E., 1995. Growth and water relations of three geographically separate origins of maritime pine (*Pinus pinaster*) under saline conditions. *Tree Physiology* 15: 569-576.
- LYNCH M., PFRENDER M., SPITZE K., LEHMAN N., HICKS J., ALLEN D., LATTA L., OTTENE M., BOGUE F., COLBOURNE J., 1999. The quantitative and molecular genetic architecture of a subdivided species. *Evolution* 53 (1): 100-110.
- MORRIS D.M., PARKER W.H., SEABROOK R., 1992. Some considerations when selecting young jack pine families using growth and form traits. *Can. J. For. Res.* 22: 429-435.
- NAMKOONG G., JONSSON A., ERIKSSON G., 1992. Genetic variation in nutrient response functions. *Theor. Appl. Genet.* 85: 165-172.
- NGUYEN A., LAMANT A., 1989. Variation in growth and osmotic regulation of roots of water-stressed maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) provenances. *Tree Physiology* 5: 123-133.
- PATTERSON H.D., SILVEY V., 1980. Statutory and recommended list trials of crop varieties in the United Kingdom (with discussion). *J. Roy. Statist. Soc. A* 143: 219-252.
- RAYMOND C.A., COTTERILL P.P., 1989. Methods of assessing crown form of *Pinus radiata*. *Silv. Genet.* 39 (2): 67-71.
- RIBEIRO M.M., PLOMION C., PETIT R.J., VENDRAMIN G.G., SZMIDT A.E., 2000. VARIATION IN CHLOROPLAST SINGLE-SEQUENCE REPEATS IN PORTUGUESE MARITIME PINE (*Pinus pinaster* Ait.). *Theor Appl Genet*, in press.
- SEARLE S., 1971. *Linear Models*. Wiley, New York.
- VON EULER F., BARADAT P.H., LEMOINE B., 1992. Effects of plantation density and spacing on competitive interactions among half-sib families of Maritime Pine. *Can. J. For. Res.* 22: 482-489.
- WILLIAMS C.G., LAMBETH C.C., 1989. Bole straightness measurement for advanced-generation loblolly pine genetic test. *Silv. Genet.* 38 (5/6): 212-217.
- WILLIAMS E.R., MATHESON A.C., 1994. *Experimental design and analysis for use in tree improvement*. CSIRO, Canberra.

ANEXO

Se trata de mostrar que en las condiciones del ensayo, bajo un modelo (M4) equilibrado, se verifica que la estima del i-ésimo efecto fijo es aproximadamente la media ponderada de $Y_{i1}, \dots, Y_{i\bar{r}_1}, \dots, Y_{iL}$, con pesos inversos a las varianzas dentro de cada localidad.

El modelo (M4) escrito en forma vectorial, con las observaciones en Y ordenadas por procedencias dentro de las localidades, es

$$Y = X_\tau + Zs + e, \text{Var}(Y) = V = ZZ' \sigma_s^2 + \sum_l \tilde{\sigma}_l^2 I_{p_l},$$

siendo I_{p_l} la matriz identidad de orden p_l , número de procedencias en el sitio l , X , Z las matrices de diseño del factor Procedencia, fijo, y Localidad, aleatorio, cuyo efecto se indica por s , con varianza σ_s^2 . El efecto del error es e , independiente de s , de media cero y varianza $\tilde{\sigma}_l^2 = \sigma_{\tau s}^2 + \frac{\sigma_l^2}{\bar{r}_l}$. Se denota por \bar{r}_l la replicación media en el sitio l y por Σ^+ al operador de suma directa. Asumimos, que todas las procedencias están presentes en todos los centros, es decir que $p_1 = p_2 = \dots = p_L = p$. Entonces,

$$X = 1_L \otimes I_p, Z = I_L \otimes 1_p, V = \sum_{l=1}^L V_l, V_l = I_p \tilde{\sigma}_l^2 + J_{p,p} \sigma_s^2,$$

denotando por $J_{p,p}$ la matriz $p \times p$ con todos sus elementos iguales a 1 y por \otimes el producto de Kronecker. La estima de los efectos fijos viene dada por

$$\hat{\tau} = (X'V^{-1}X)^{-1} X'V^{-1}Y.$$

$$V^{-1} = \sum_{l=1}^L V_l^{-1}.$$

Usando el resultado $(aI+bJ_{p,p})^{-1} = \frac{1}{a} \left(I - \frac{b}{a+pb} J_{p,p} \right)$ se obtiene

$$V_l^{-1} = \frac{1}{\tilde{\sigma}_l^2} \left(I - \frac{\sigma_s^2}{\tilde{\sigma}_l^2 + p\sigma_s^2} J_{p,p} \right).$$

Poniendo, para simplificar la escritura, $k_l = \frac{1}{\tilde{\sigma}_l^2 (\tilde{\sigma}_l^2 + p\sigma_s^2)}$, $t_l = \tilde{\sigma}_l^2 k_l$.

$$B = (X'V^{-1}X)^{-1} X'V^{-1} = \left(\sum_l \frac{1}{\tilde{\sigma}_l^2} I + \frac{\sigma_s^2 \sum_l k_l}{\sum_l \tilde{\sigma}_l^2 + p\sigma_s^2 \sum_l k_l} J_{p,p} \right) [V_1^{-1}, V_2^{-1}, \dots, V_L^{-1}] =$$

$$= \left\{ \frac{1}{\sum_l \tilde{\sigma}_l^{-2}} \left[\tilde{\sigma}_l^{-2} I - \sigma_s^2 k_l \left(1 - \tilde{\sigma}_l^2 \frac{\sum_l k_l}{\sum_l t_l} \right) J_{p,p} \right] \right\}$$

Entonces,

$$\hat{\tau} = BY = \left\{ \frac{1}{\sum_1 \tilde{\sigma}_1^{-2}} \sum_1 \tilde{\sigma}_1^{-2} (y_{i1} - y_{.1}) + \Delta \right\}$$

$$\Delta = \frac{1}{\sum_1 \tilde{\sigma}_1^{-2}} \sum_1 \left(\tilde{\sigma}_1^{-2} + p\sigma_s^2 \frac{\sum_1 k_1}{\sum_1 t_1} t_1 - p\sigma_s^2 k_1 \right) y_{.1} = \frac{1}{\sum_1 t_1} y_{.1}$$

en que se ha usado que $t_1 = \tilde{\sigma}_1^{-2} - p\sigma_s^2 k_1$ y denotado la media aritmética respecto a un factor por un punto como subíndice en el lugar correspondiente. De donde,

$$\hat{\tau}_i = \frac{1}{\sum_1 \tilde{\sigma}_1^{-2}} \sum_1 \tilde{\sigma}_1^{-2} (y_{i1} - y_{.1}) + \frac{1}{\sum_1 \frac{1}{\tilde{\sigma}_1^{-2} + p\sigma_s^2}} \frac{1}{\tilde{\sigma}_1^{-2} + p\sigma_s^2} y_{.1}$$

Si, según la Tabla 6, $p\sigma_s^2 \gg \tilde{\sigma}_1^2$, el último término se aproxima a $y_{..} = \frac{\sum_1 y_{.1}}{L}$, obteniéndose, finalmente,

$$\hat{\tau}_i \cong y_{..} + \frac{1}{\sum_1 \tilde{\sigma}_1^{-2}} \sum_1 \tilde{\sigma}_1^{-2} (y_{i1} - y_{.1}).$$