



2025 | 16-20
GIJÓN | JUNIO

9º CONGRESO FORESTAL ESPAÑOL

9CFE-1544

Actas del Noveno Congreso Forestal Español
Edita: **Sociedad Española de Ciencias Forestales. 2025.**
ISBN: **978-84-941695-7-1**

Organiza





Correlaciones y compromisos genéticas entre caracteres de adaptación al fuego en *Pinus halepensis*: clave para conseguir estrategias de gestión más resilientes

MARTÍN-SANZ, R.C.(1), CIPRA-RODRIGUEZ, J.A.(1), BRAVO, F.(1) y CLIMENT, J.(2)

(1) SMART Ecosystems Group. Departamento de Producción Vegetal y Recursos Forestales. Instituto Universitario de Investigación en Gestión Forestal Sostenible (iuFOR), ETS Ingenierías Agrarias, Universidad de Valladolid, Avda. de Madrid 57, 34004 Palencia, España

(2) ICIFOR-INIA, CSIC. Unidad Asociada de I+D+i al CSIC (Gestión Forestal Sostenible). Ctra. A Coruña Km 7.5, 28040 Madrid, España

Resumen

La teoría de historia vital asume que existen *trade-offs* entre funciones vitales (supervivencia, crecimiento y reproducción). La aptitud de los árboles y las poblaciones depende de las interacciones entre caracteres, que también dependen del ambiente. Existe un creciente interés en los rasgos de adaptación al fuego de los pinos, principalmente debido a los nuevos regímenes de incendios. Nuestro objetivo es determinar los parámetros genéticos entre rasgos de adaptación al fuego y otros rasgos vitales en *Pinus halepensis*, mediante un ensayo de procedencias-progenies. Se empleó el *animal model* para el cálculo de heredabilidades y correlaciones genéticas. En general, las heredabilidades de los rasgos de adaptación al fuego oscilaron entre 0.08 a 0.53, y de los rasgos vitales entre 0.08 y 0.28. Las correlaciones genéticas resultaron variables entre rasgos y aunque con tendencia crecientes (producción de conos y diámetros) o decrecientes (alturas) con el transcurrir de la edad. Estos resultados permiten comprender la arquitectura genética de la especie y considerar los rasgos adaptativos en la gestión y conservación forestal.

Palabras clave

Caracteres de historia vital, ecosistemas mediterráneos, genética cuantitativa, heredabilidad, procedencias-progenies

1. Introducción

Las consecuencias del cambio climático se han observado de forma continua en las últimas décadas, manifestándose en cambios abruptos en los regímenes de sequías e incendios, los cuales afectan profundamente a las comunidades vegetales, especialmente en los de climas mediterráneos (FERNÁNDEZ-MANSO et al., 2019; ELVIRA et al., 2021; RICCI et al., 2024). Aunque los ecosistemas mediterráneos poseen una notable resiliencia frente a los incendios, el aumento en la frecuencia e intensidad de estos eventos está sobrepasando la capacidad adaptativa de la vegetación (RICCI et al., 2024).

Los pinos de la cuenca mediterránea han desarrollado estrategias específicas para enfrentar las principales perturbaciones en esta región: sequías e incendios (GRIVET et al., 2013). Entre estas especies, *Pinus halepensis* destaca por su alta adaptabilidad a estos eventos (ELVIRA et al., 2021; VEUILLEN et al., 2023). Su distribución abarca desde el oeste (España, Marruecos) hasta el este (Líbano) de la cuenca mediterránea (MAURI et al., 2016), siendo más abundante en áreas termo y mesomediterráneas, aunque también habita en regiones montañosas cercanas a la costa, donde aparece a altitudes más bajas (CHAMBEL et al., 2013).

El fuego desempeña un papel fundamental en el ciclo de vida de *Pinus halepensis*,



actuando como catalizador para la liberación de semillas de los conos y el establecimiento de la próxima generación (KEELEY & PAUSAS, 2022) gracias a la serotinia. Las adaptaciones genéticas y fenotípicas de esta especie, como la longitud de acícula, la altura, el espesor de corteza y la serotinia (MARTÍN-SANZ et al., 2019; WANG et al., 2024), son cruciales para mitigar los impactos negativos de las condiciones ambientales severas de verano. Estas adaptaciones no solo incrementan la capacidad de los supervivientes para crecer y reproducirse (SCARASCIA-MUGNOZZA et al., 2000), sino que también les permiten enfrentar su riesgo de mortalidad ante el constante cambio de temperatura y precipitación (MARTÍN-SANZ et al., 2019; ELVIRA et al., 2021).

La variabilidad genética y la asignación diferencial de recursos en el árbol para la reproducción, almacenamiento, defensa y crecimiento a lo largo del proceso ontogénico constituyen una estrategia clave de supervivencia en *Pinus halepensis* (CLIMENT et al., 2008). Sin embargo, los factores ambientales también desempeñan un papel fundamental en la expresión de los rasgos fenotípicos, evidenciándose diferencias significativas entre las poblaciones de esta especie (ELVIRA et al., 2021).

El factor geográfico influye directamente en la disponibilidad de recursos, promoviendo una especialización ecotípica dentro de las poblaciones de *Pinus halepensis*. En hábitats con recursos limitados, se prioriza la reproducción temprana, mientras que en entornos con mayores recursos, se favorece el crecimiento vegetativo (CLIMENT et al., 2008). La procedencia geográfica de las poblaciones de *Pinus halepensis* ha sido objeto de numerosos estudios, donde se destaca cómo las condiciones ambientales moldean sus estrategias adaptativas (CLIMENT et al., 2008; SANTOS-DEL-BLANCO et al., 2013).

Además, se han identificado variaciones genéticas significativas dentro de las poblaciones de esta especie, atribuibles a factores climáticos como la abundancia de precipitaciones, frecuencia de incendios, severidad de sequías, etc. Estas variaciones se reflejan en rasgos fenotípicos como el espesor de corteza (MARTÍN-SANZ et al., 2019). La amplitud de bioclimas en los que prospera esta especie fomenta la variabilidad genética y fenotípica dentro de sus poblaciones (VEUILLEN et al., 2023).

La heredabilidad y las correlaciones genéticas son parámetros fundamentales para describir la arquitectura genética de los rasgos cuantitativos (FALCONER & MACKAY, 1996). Demostrar que los rasgos expresados son heredables permite establecer procesos de selección genética más efectivos (HERNÁNDEZ-SERRANO et al., 2014), especialmente cuando aún se desconoce los genes involucrados en la adaptación de muchas especies forestales (GRIVET et al., 2013).

En el caso de los pinos mejor adaptados al fuego, se han identificado características como acículas más largas, cortezas más gruesas, mayor nivel de serotinia, capacidad de brotación y mayor altura (GRIVET et al., 2013; WANG et al., 2024). Concretamente, en *Pinus halepensis* se han reportado niveles altos de serotinia, mantenimiento de ramas bajas, una elevada y temprana reproducción y un espesor de corteza relativamente delgado (GRIVET et al., 2013). Uno de los rasgos adaptativos más importantes al fuego es la producción de un banco aéreo de semillas en conos serotinos, que asegura una dispersión eficiente tras un incendio (GRIVET et al., 2013). Para garantizar la persistencia de la población después de un evento de fuego, *Pinus halepensis* necesita entre 15 y 20 años para acumular un banco suficiente de semillas maduras en piñas serotinas (CLIMENT et al., 2008; MOREIRA et al., 2011). La serotinia es un rasgo hereditario que permite a esta



especie retener las semillas maduras en conos cerrados hasta que el fuego provoca la dehiscencia (ELVIRA et al., 2021, HERNÁNDEZ-SERRANO et al., 2014; MARTÍN-SANZ et al., 2016). Este rasgo está sujeto a selección natural, lo que genera niveles contrastantes de serotinia entre poblaciones dependiendo del régimen de incendios. Esto refuerza el papel del fuego como un factor clave en la divergencia genética y la evolución de rasgos adaptativos (HERNÁNDEZ-SERRANO et al., 2014). Otro rasgo relevante es el espesor de corteza, ampliamente estudiado por su capacidad aislante y protectora frente a los incendios en diferentes especies. Sin embargo, es un carácter que se ha estudiado muy recientemente en *P. halepensis* (MARTÍN-SANZ et al., 2019) debido a que la estrategia de esta especie no es la supervivencia del adulto frente al fuego sino la liberación de semillas para la persistencia de la población. Estos autores demostraron que el espesor de corteza en *P. halepensis* es muy variable en función de las poblaciones y también entre la altura del pecho y la base del árbol (MARTÍN-SANZ et al., 2019). Que haya poblaciones que alcancen un espesor crítico de corteza en la base del árbol que les permita sobrevivir a cierto tipo de incendios superficiales y de intensidad baja-moderada, indica que este carácter es más importante de lo que se pensaba para la supervivencia y persistencia de esta especie, ya que reduce el riesgo de inmadurez (muerte por fuego antes de alcanzar un banco aéreo de semillas suficiente que permita la persistencia de la población) (MARTÍN-SANZ et al., 2019).

Entre los rasgos de adaptación al fuego y el resto de caracteres vitales en cualquier especie, existen *trade-offs*, es decir, compensaciones que obligan a repartir los recursos entre las distintas funciones vitales. Por ello, la expresión de un carácter puede limitar el desarrollo de otro. Por ejemplo, es común observar compensaciones entre el crecimiento del árbol y los rasgos reproductivos (GRIVET et al., 2013). En los pinos mediterráneos, existen correlaciones negativas entre la anemocoria (dispersión por viento) y el espesor de corteza, así como entre la serotinia y la esperanza de vida máxima. En contraste, se han reportado correlaciones positivas entre la serotinia y la dispersión de semillas, lo que resalta la complejidad de las estrategias adaptativas en este grupo de especies (GRIVET et al., 2013). Además, aunque muy poco estudiado, se espera que el desarrollo de una corteza gruesa implique un *trade-off* con otros caracteres de historia vital debido al costo energético que conlleva en las diferentes etapas de desarrollo de las plantas (ontogenia) (SCHWILK & ACKERLY, 2001).

Las parcelas de ensayos genéticos en árboles forestales son espacios ideales para analizar parámetros genéticos, ya que permiten evaluar el potencial evolutivo de las especies (CLIMENT et al., 2008). La uniformidad de las condiciones ambientales en estas parcelas facilita la identificación de diferencias genéticas en los caracteres evaluados, minimizando el efecto de factores externos. En particular, los ensayos de procedencia-progenie son herramientas clave para cuantificar la variación genética de los caracteres fenotípicos tanto entre poblaciones como dentro de ellas (HERNÁNDEZ-SERRANO et al., 2014).

En estos estudios, se ha empleado con éxito el *animal model* como una metodología robusta para analizar los componentes genéticos de la variación fenotípica (LEE et al., 2024). Este modelo, basado en efectos mixtos, permite estimar parámetros genéticos clave, como la heredabilidad de un rasgo o la correlación genética entre diferentes rasgos, a partir de datos recolectados en campo (WILSON et al., 2010).

Una de las principales ventajas de los *animal models* es su capacidad para manejar datos de relaciones complejas dentro de pedigríes desbalanceados, una



característica común en las poblaciones naturales. Además, su flexibilidad permite trabajar con conjuntos de datos incompletos, aunque esto puede reducir la precisión de las estimaciones (WILSON et al., 2010). Esta adaptabilidad lo convierte en una herramienta valiosa para estudiar la dinámica genética en poblaciones forestales, donde los desafíos asociados con datos faltantes y estructuras genéticas complejas son frecuentes.

2. Objetivos

Los objetivos de este trabajo fueron determinar los parámetros genéticos clave, como la heredabilidad y las correlaciones genéticas, entre rasgos de adaptación al fuego y otros caracteres de historia vital en *Pinus halepensis*, utilizando datos de ensayos de procedencias-progenies. Los resultados no ayudarán a identificar estrategias que contribuyan a la resiliencia de los ecosistemas mediterráneos, en concreto a las poblaciones de *P. halepensis*, frente al cambio climático.

3. Metodología

Área de estudio

El estudio se realizó en una parcela de ensayos genéticos de procedencias y progenies de *Pinus halepensis* (Pino carrasco) establecida en 1995 en un área fuera de su distribución geográfica natural en el interior de España (Megeces, Valladolid, 4°33'30" O, 41°25'18" N). Las plántulas de un año de edad se plantaron a 2.5 m x 2.0 m, similar a los marcos de plantación de otros estudios de pinos (ARREGUI et al., 1999; ESCOBAR-SANDOVAL et al., 2018; BRAGA et al., 2020; FABIÁN-PLESNÍKOVÁ et al., 2020), con el fin de evitar la competencia a edades tempranas (ARREGUI et al., 1999). El diseño experimental aplicado fue el diseño de bloques completos al azar con siete bloques, también empleado en diversos estudios de ensayos genéticos (ARREGUI et al., 1999; HAYATGHEIBI et al., 2019; FABIÁN-PLESNÍKOVÁ et al., 2020).

Se incluyeron 145 familias (progenies) de polinización abierta para obtener una mayor variación por la mayor probabilidad subyacente de polinización por árboles vecinos, aunque también la probabilidad de autofecundación está presente (SORENSEN & MILES, 1974; SQUILLACE, 1974). En ese sentido, se considera que en cada familia se tienen medios hermanos (HAYATGHEIBI et al., 2019; RICCI et al., 2024). Estas familias se agrupan en 29 procedencias distribuidas en la Península Ibérica y las Islas Baleares. Para garantizar la representación no dirigida de la población, es decir, sin sesgo genético, la selección de árboles madre fue aleatoria (HERNÁNDEZ-SERRANO et al., 2014).

Cuantificación de rasgo fenotípicos y procesamiento de datos

Las variables consideradas para este estudio, detalladas en la Tabla 1, incluyeron rasgos vitales y adaptativos al fuego de *Pinus halepensis*. Entre los rasgos vitales, se evaluaron la altura total (H) y el diámetro, tanto basal (DB) como a la altura del pecho (DBH) medidos en tres etapas claves del crecimiento. El área de proyección de copa (CPA) se estimó únicamente para un año, utilizando los radios de la copa (EASTR, WESTR, NORTH, SOUTHR) mediante la interpolación numérica basada en polinomios cúbicos de Hermite preservadores de forma (PCHIP), según lo propuesto por Zhang et al. (2024).

Por otro lado, se analizaron los rasgos relacionados con la adaptación al fuego. El espesor de corteza, tanto a la altura del pecho (BT) como basal (BTb), fue medido únicamente en la última evaluación. La evaluación del espesor de corteza en la base del fuste es ecológicamente relevante debido al anillamiento causado por



incendios superficiales (JONES et al., 2004). La producción de conos femeninos (CON: número total de conos; FF: número de conos contados en 15s) se registró en siete años distintos para analizar patrones reproductivos. La serotinia (SERO), evaluada también solamente en el último año, se estimó como la proporción de conos cerradas después de la maduración completa con respecto al total de conos completamente maduras, que incluyen abiertas y cerradas (HERNÁNDEZ-SERRANO et al., 2014).

Adicionalmente, se cuantificó en años puntuales la producción de conos masculinos (FMT: número de ramitas con conos masculinos contadas en 15s), la altura de copa viva (HLC), y la altura mínima de cono o flor (HCON).

Tabla 1. Cronograma de medición de rasgos fenotípicos en parcela de ensayo genético de *Pinus halepensis*.

Edad (año)	9	10	11	13	14	15	17	27
Año de medición	2003	2004	2005	2007	2008	2009	2011	2021
Altura	X	X				X		
Diámetro basal	X	X				X		
Diámetro a la altura del pecho	X				X			
Área de proyección de copa				X				
Espesor de corteza				X				
Producción de conos	X	X	X	X	X	X		X
Serotinia				X				

La codificación de las variables proviene de la combinación del rasgo fenotípico y los dos últimos dígitos del año de medición, por ejemplo, DBH05 refiere a la medición del diámetro a la altura del pecho en el año 2005.

Análisis de datos

Los datos de los árboles de *Pinus halepensis* se han analizado utilizando el paquete estadístico “breedR” (MUÑOZ & SÁNCHEZ, 2017) del software R (versión 4.4.2; R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2019), mediante *animal model* (WILSON et al., 2010) o el modelo lineal de efectos mixtos con estructura autorregresiva espacial bidimensional, empleado en otros estudios similares para el género *Pinus* (BRAGA et al., 2020; LEE et al., 2024):

Donde es el vector de las observaciones (variable respuesta), es la matriz de diseño



para los efectos fijos, es el vector de parámetros para los efectos fijos, es la matriz de diseño para los efectos aleatorios, es el vector de efectos aleatorios, es la matriz de diseño para los efectos genéticos aditivos, es el vector de efectos genéticos aditivos, es la matriz de diseño para los efectos espaciales, es el vector de efectos espaciales, y es el vector de residuos.

Para el modelo de heredabilidad (), el factor aleatorio empleado fue el árbol madre por el bloque (GENREP: ID madre x número de bloque), mientras que los factores fijos fueron el árbol madre (GEN), el bloque (REP), el número planta dentro de la unidad experimental (POS). Solamente en los casos de producción de cono, se consideraron como covariables el diámetro basal o diámetro a la altura del pecho como factores aleatorios. Los factores genético aditivo (pedigrí) y espacial (coordenadas X e Y) también fueron incluidos en el modelo. Por otro lado, para la correlación genética (), se usó un modelo similar, pero considerando pares de rasgos como matriz de respuesta ().

Para la selección del modelo de heredabilidad y correlación genética se siguió el Criterio de Información de Akaike (AIC), priorizando los modelos con menor valor para garantizar el balance entre ajuste y parsimonia (menor cantidad de parámetros en el modelo) (MARTÍN-SANZ et al., 2019).

Parámetros genéticos

La heredabilidad fue calculada a partir de las estimaciones de las variancias de los componentes genéticos (), espaciales () y aleatorios (), junto con la variancia residual () las cuales conforman la variancia fenotípica () empleando la ecuación descrita por FALCONER & MACKAY (1996).

La correlación genética entre caracteres fue estimada a partir de la covariancia entre los rasgos (); la variancia genotípica del rasgo X (); y la variancia genotípica del rasgo Y () (HAYATGHEIBI et al., 2019; BRAGA et al., 2020).

Cabe mencionar que ante la ausencia de mediciones de diámetro correspondientes la producción de conos, se emparejaron las variables de producción de conos con la medición de diámetro del año próximo superior para el cálculo de correlaciones genéticas.

4. Resultados

Este estudio calculó la heredabilidad y las correlaciones genéticas de los rasgos fenotípicos de *Pinus halepensis*.

Heredabilidad

La heredabilidad de *Pinus halepensis* mostró variabilidad entre los rasgos evaluados (Tabla 2). En los rasgos vitales, la heredabilidad promedio de altura y diámetro resultaron 0.23 y 0.20 respectivamente. En el caso de la altura, su heredabilidad disminuyó con el tiempo, lo que podría atribuirse a la competencia entre árboles. El diseño de plantación, con un área disponible de 5 m² por árbol (2 m x 2.5 m), y el área promedio de proyección de copa a los 17 años (10 años antes de la última evaluación), estimada en 4.64 m², sugieren que las copas comenzaron a solaparse.

Por otro lado, los diámetros basal y a la altura del pecho presentaron valores de

heredabilidad similares, lo que puede explicarse por su estrecha relación debido a la forma del fuste (FABIÁN-PLESNÍKOVÁ et al., 2020). Sin embargo, las heredabilidades de ambos diámetros aumentaron con el tiempo. A los 27 años, el diámetro basal mostró un mayor valor de heredabilidad (0.28) en comparación con el diámetro a la altura del pecho (0.19).

El área de proyección de copa presentó una heredabilidad de 0.15, un valor similar al de los radios de la copa, lo que podría atribuirse a que el área fue calculada a partir de estos radios. En contraste, la altura de la copa viva a los 17 años mostró una de las heredabilidades más bajas (0.08). Esto puede deberse a que este rasgo refleja de manera más directa la influencia de la competencia por luz, un factor ambiental que obliga a las copas a desplazarse hacia mayores alturas debido la sombra generada por los árboles vecinos (PRETZSCH, 2009), generando la acumulación de ramas inferiores y biomasa muerta, típica de *Pinus halepensis* (ELVIRA et al., 2021).

En cuanto a los rasgos de adaptación al fuego, el espesor de corteza presentó una heredabilidad promedio de 0.19. Este rasgo presenta variabilidad genética por lo cual es heredable y está estrechamente relacionado con la tolerancia al fuego característica de *Pinus halepensis* (MARTÍN-SANZ et al., 2019).

La producción de conos mostró un aumento significativo en su heredabilidad, pasando de 0.08 a los 9 años a 0.53 a los 27 años. Este incremento sugiere que, con la madurez del árbol, el factor genético desempeña un papel predominante en la producción de conos (KEELEY & PAUSAS, 2022). En línea con esto, la heredabilidad de la serotinia, evaluada en el último año, alcanzó un valor considerable de 0.30, consistente con la mayor influencia genética observada en la producción de conos. La serotinia es un rasgo relacionado con las precipitaciones, especialmente en verano, y los regímenes de incendios de la procedencia de la población, donde las pocas lluvias y la mayor recurrencia de incendios genera poblaciones más serotinias (HERNÁNDEZ-SERRANO et al., 2013).

Además, la altura mínima de cono o flor, medida a los 11 años, y la producción de conos masculinos, evaluada a los 16 años, registraron los valores de heredabilidad más altos del estudio (0.71 y 0.48, respectivamente). Estos resultados destacan que los rasgos reproductivos están fuertemente influenciados por la genética de los individuos en estas etapas de desarrollo.

Tabla 2: Heredabilidad de los rasgos de *Pinus halepensis* en la parcela de ensayo genético.

Tipo de rasgo	Variable	Edad	Unidad	Media	Heredabilidad
Crecimiento	H05	11	cm	218.30	0.26
	H09	15	cm	380.10	0.24
	H11	17	cm	423.90	0.19
	DB05	11	mm	65.34	0.17
	DB09	15	mm	101.50	0.19
	DB21	27	mm	176.30	0.28

MT 6: FUEGO Y OTROS RIESGOS ABIÓTICOS



DBH05	11	mm	18.42	0.15	
DBH21	27	mm	118.30	0.19	
CPA11	17	m	4.64	0.15	
EASTR11	17	m	1.20	0.10	
WESTR11	17	m	1.12	0.16	
NORTHR11	17	m	1.18	0.12	
SOUTHR11	17	m	1.19	0.14	
HLC11	17	cm	72.85	0.08	
Adaptación al fuego y reproducción	BTb21	27	cm	2.14	0.17
BT21	27	cm	0.95	0.20	
CON03	9	N° conos	1.04	0.08	
CON04	10	N° conos	1.92	0.08	
CON05	11	N° conos	1.49	0.13	
CON07	13	N° conos	5.03	0.38	
CON08	14	N° conos	3.92	0.42	
CON09	15	N° conos	2.18	0.16	
FF21	27	N° conos en 15s	38.85	0.53	
SERO21	27	%	25.31	0.30	
FMT10	16	N° ramas en 15s	17.73	0.48	
HCON05	11	cm	147.70	0.71	

Correlaciones genéticas

Las correlaciones genéticas obtenidas incluyeron tanto valores positivos como negativos (Tabla 3). Entre los rasgos de altura y diámetro, se encontraron correlaciones genéticas positivas altas (0.89), consistentes con lo observado en otras especies de pino. Esta relación refleja la interdependencia estructural entre altura y diámetro, ya que un mayor diámetro proporciona la estabilidad mecánica necesaria para sostener una mayor altura, especialmente bajo condiciones ambientales adversas como viento o competencia por recursos (PRETZSCH, 2009). Asimismo, se identificaron altas correlaciones genéticas entre el área proyectada de la copa, la altura total del árbol y la altura de copa viva, con un promedio de 0.84.

Por otro lado, se observó una baja correlación genética entre la altura total del árbol y la altura mínima de cono o flor a los 11 años. Esto podría deberse a la



inmadurez del árbol en esta etapa de desarrollo, donde los recursos están mayormente destinados al crecimiento vegetativo en lugar de la reproducción. Este resultado sugiere que, en etapas tempranas, la expresión de rasgos reproductivos está menos influenciada por la genética y más condicionada por factores ambientales o fisiológicos (VALENCIA-MANZO & VARGAS-HERNÁNDEZ, 2001; VIVEROS-VIVEROS et al., 2005).

Las correlaciones genéticas entre la producción de conos y el diámetro basal fueron muy bajas (0.04 en promedio) hasta los 13 años, incrementando ligeramente en etapas posteriores, aunque permanecieron bajas (0.26 en promedio). Por su parte, la correlación genética con el diámetro a la altura del pecho fue negativa y baja (-0.18 en promedio) hasta los 11 años, pero se tornó positiva y baja (0.23) en la última evaluación.

En cuanto a la producción de conos masculinos, se observó una correlación genética negativa y baja con el diámetro basal a los 16 años (-0.11). Esto contrasta con la correlación genética positiva y baja entre el diámetro basal y la producción de conos femeninos (0.30) a la misma edad. Estos resultados sugieren que el crecimiento diamétrico del árbol comparte una base genética más fuerte con la producción de conos femeninos, mientras que la producción de conos masculinos parece estar menos influenciada por los mismos factores genéticos (GONZÁLEZ-ÁVALOS et al., 2006; RAMÍREZ-GARCÍA et al., 2007).

A los 11 años, se encontró una correlación genética negativa y fuerte entre la producción de conos y la altura mínima de cono o flor (-0.78). Esto indica que, a menor altura mínima de cono o flor, mayor será la proporción de la copa dedicada a la producción de conos, lo que podría ser una estrategia adaptativa para maximizar la reproducción en etapas tempranas. Aunque la correlación entre la producción de conos y la altura total del árbol fue negativa, esta relación fue menos pronunciada (-0.14), posiblemente debido a la influencia de otros factores ambientales o genéticos.

Las correlaciones genéticas entre el diámetro y el espesor de corteza fueron positivas y altas a los 27 años (diámetro basal: 0.62; diámetro a la altura del pecho: 0.77). Esto se debe al crecimiento diamétrico del árbol, que afecta simultáneamente a ambos rasgos. El aumento en el diámetro y el espesor de corteza refleja la maduración del individuo y su capacidad para adaptarse a condiciones ambientales adversas, como incendios (KEELEY & PAUSAS, 2022).

En el caso de la serotinia, las correlaciones genéticas fueron negativas. Los mayores valores de correlación genética se observaron entre la serotinia y el diámetro basal, así como entre la serotinia y el espesor de corteza a la altura del pecho. Estas correlaciones fueron mayores que las encontradas con el diámetro a la altura del pecho y el espesor de corteza basal. Esto podría deberse a que, en esta etapa del desarrollo del árbol, la priorización de ciertos rasgos adaptativos al fuego, como la serotinia, tiene un impacto más fuerte en la variabilidad genética de estos rasgos (MARTÍNEZ-VILALTA et al., 2006).

Tabla 3: Correlación genética de rasgos vitales y de adaptación al fuego de *Pinus halepensis* en una parcela de ensayo genético.



Rasgos	Crecimiento		Adaptación al fuego y Reproducción							
	DBH05	DB09	DB21	DBH21	H11	HLC11	CON05	HCON05	BTb21	BT21
DB05										
Crecimiento	H05	0.89	0.95	<u>-0.14</u>			0.42			
H09						0.82				
H11						0.76				
CPA11	0.88						0.87			
DB21						0.62				
DBH21						0.77				
Adaptación al fuego y Reproducción	CON03	<u>-0.03</u>	<u>-0.19</u>							
CON04	0.08	<u>-0.29</u>								
CON05	0.08	<u>-0.05</u>	<u>-0.78</u>							
CON07						0.02				
CON08						0.23				
CON09						0.30				
FF21	0.26						0.23			
HCON05							0.11			
FMT10	<u>-0.11</u>									
SERO21	<u>-0.23</u>	<u>-0.09</u>	0.00	<u>-0.33</u>						

5. Discusión

Pinus halepensis enfrenta desafíos significativos debido al cambio global, incluidos los cambios en los regímenes de sequías e incendios, que podrían reducir su distribución geográfica y comprometer su capacidad de regeneración. Una estrategia potencial para mitigar estos impactos es la migración asistida, que requiere un conocimiento detallado de la variabilidad genética y la heredabilidad de los rasgos clave de la especie. En este contexto, las parcelas de ensayos genéticos de procedencias y progenies representan una herramienta fundamental para recopilar esta información, permitiendo evaluar la heredabilidad y las correlaciones genéticas tanto de rasgos vitales como de adaptación al fuego.

Los resultados muestran que la heredabilidad de los rasgos vitales varía con el tiempo: la altura presentó una tendencia decreciente, mientras que el diámetro incrementó con el desarrollo del árbol (ESCOBAR-SANDOVAL et al., 2018; FABIÁN-PLSNÍKOVÁ et al., 2020; LEE et al., 2024). En general, las heredabilidades de rasgos de crecimiento han presentado valores de bajos a moderados (0.08 – 0.28) para



Pinus halepensis, rango similar a lo reportado para *Pinus patula* (ESCOBAR-SANDOVAL et al., 2018). En cuanto a los rasgos de adaptación al fuego, la producción de conos mostró una heredabilidad creciente con la madurez del árbol. La serotinia, evaluada en una única ocasión, presentó una heredabilidad moderada, al igual que el espesor de corteza.

Las correlaciones genéticas entre los rasgos vitales, como altura y diámetro, fueron altas y positivas, consistentes con lo esperado debido a su relación estructural. Por otro lado, la producción de conos mostró correlaciones genéticas variables con los diámetros: negativas en etapas iniciales y positivas en etapas avanzadas, reflejando cambios en la asignación de recursos con la madurez del árbol. En cuanto a otros rasgos adaptativos, la serotinia y el espesor de corteza a la altura del pecho mostraron una correlación genética negativa y baja, al igual que la serotinia con el diámetro basal, sugiriendo una posible priorización de ciertos rasgos adaptativos en respuesta a las condiciones ambientales.

Las heredabilidades de la altura encontradas entre los 11 y 17 años para *Pinus halepensis* (0.23) fueron inferiores a las reportadas en otro estudio para la misma especie a los 9 y 10 años (0.42-0.57; MATZIRIS, 2000). Sin embargo, superaron los valores de 0.15 registrados para *Pinus radiata* a los 6 años (ARREGUI et al., 1999), *Pinus oocarpa* a los 5 años (0.15; FABIÁN-PLESNÍKOVÁ et al., 2020), y *Pinus patula* a los 8 años (0.21; ESCOBAR-SANDOVAL et al., 2018). En el presente estudio, la heredabilidad de la altura disminuyó de 0.26 a los 11 años a 0.19 a los 17 años, lo que coincide con tendencias negativas descritas para *Pinus koraiensis* (LEE et al., 2024) y *Pinus oocarpa* (FABIÁN-PLESNÍKOVÁ et al., 2020). Este decrecimiento de la heredabilidad podría atribuirse al aumento del ruido ambiental, incluyendo efectos de competencia, como se ha reportado en otros estudios (LEE et al., 2024). La susceptibilidad de la altura a la densidad de los árboles en comparación con otros rasgos, también podría explicar esta tendencia (HAAPANEN, 2001). Además, el crecimiento de la altura puede estar influenciado por la altitud de procedencia donde los mayores crecimientos se observan en altitudes bajas hasta alcanzar cierto umbral (FRIES & LINDGREN, 1986).

En cuanto al diámetro a la altura del pecho, la heredabilidad promedio fue de 0.17 entre 11 y 27 años, un valor inferior a lo reportado en otro estudio para la misma especie a los 9 y 10 años (0.26-0.48; MATZIRIS, 2000), pero similar a lo descrito para *Pinus radiata* (0.17; ARREGUI et al., 1999), *Pinus oocarpa* (0.17; FABIÁN-PLESNÍKOVÁ et al., 2020), *Pinus patula* de 8 años (0.16; ESCOBAR-SANDOVAL et al., 2018), y dentro del rango de *Pinus contorta* a los 33-36 años (0.10 – 0.32; HAYATGHEIBI et al., 2019). Por su parte, el diámetro basal presentó una heredabilidad de 0.21, comparable con los valores encontrados para *Pinus oocarpa* (0.22; FABIÁN-PLESNÍKOVÁ et al., 2020). A diferencia de la altura, tanto el diámetro basal como el diámetro a la altura del pecho mostraron incrementos en su heredabilidad con el tiempo, lo que concuerda con estudios previos en *Pinus koraiensis* (LEE et al., 2024) y *Pinus oocarpa* (FABIÁN-PLESNÍKOVÁ et al., 2020). La baja heredabilidad observada en las primeras evaluaciones podría deberse al estrés post-instalación en campo, que limita la expresión plena del potencial genético (FABIÁN-PLESNÍKOVÁ et al., 2020). En etapas más avanzadas, la heredabilidad moderada y creciente del diámetro refleja una fuerte influencia genética en este rasgo (MIHAI & MIRANCEA, 2016).

En los rasgos de adaptación al fuego, las heredabilidades de la producción de conos resultaron inferiores a las reportadas por MATZIRIS (2000) para la misma especie a



los 9 y 10 años. Aunque, estas heredabilidades incrementaron de 0.08 a 0.53 con la edad, no siguieron un patrón de incremento sostenido, sino que fueron variables. Así como en los rasgos vitales, la variabilidad podría atribuirse a factores como el espaciamiento, microclima, edad y el estrés ambiental (HAAPANEN, 2001). La baja heredabilidad a edades tempranas puede estar sujeta al proceso de adaptación inicial al campo y la limitada expresión del potencial genético en estas etapas (FABIÁN-PLESNÍKOVÁ et al., 2020).

El espesor de corteza mostró heredabilidades de 0.17 a nivel basal y 0.20 a la altura del pecho, valores dentro del rango reportado para la misma especie a los 9 y 10 años (0.15-0.24; MATZIRIS, 2000). La serotinia presentó una heredabilidad de 0.30, superior al valor determinado en otro estudio (0.20; HERNÁNDEZ-SERRANO et al., 2014) realizado en el mismo ensayo genético, pero con una metodología diferente a los 17 años.

La supervivencia y adaptación al fuego en *Pinus halepensis* están estrechamente relacionadas con la procedencia, ya que las condiciones más adversas tienden a favorecer estrategias adaptativas más efectivas, como una mayor producción de semillas, serotinia y espesor de corteza (MARTÍN-SANZ et al., 2019; HAYATGHEIBI et al., 2019).

Las heredabilidades más elevadas en los rasgos vitales, como altura a los 11 años (0.26) y diámetro basal a los 27 años (0.28), así como en los rasgos adaptativos al fuego, como la producción de conos a los 27 años (0.53) y altura mínima de cono o flor a los 11 años (0.71), destacan como indicadores adecuados para un proceso de selección orientados a maximizar las ganancias genéticas en estos rasgos fenotípicos específicos (BRAGA et al., 2020). Además, estos rasgos, caracterizados por una mayor heredabilidad y una significativa variación genética, podrían ser clave en programas de mejoramiento genético, ya que presentan un alto potencial evolutivo que permite una respuesta eficiente a las presiones selectivas (HOULE, 1992).

Naturalmente la población de una especie forestal varía en sus características, las cuales pueden estar relacionadas con la latitud y la longitud, que a su vez implica variaciones en los regímenes temperatura y precipitación (HAYATGHEIBI et al., 2019). Asimismo, las variaciones altitudinales impactan significativamente en la diferencia genética de la especie (YING, 1991). Aunque, esta diferenciación puede no ocurrir si las procedencias de una población no presentan grandes diferencias de climáticas o edáficas (WHITE et al., 2007).

Este ensayo de procedencia-progenie para *Pinus halepensis* ha registrado heredabilidades de 0.08 a 0.28 para rasgos vitales como diámetro y altura, y de 0.08 a 0.71 para rasgos de adaptación al fuego. En comparación, ensayos realizados exclusivamente con progenies de otras especies de pino han reportado valores de heredabilidad para rasgos vitales que varían entre 0.00 y 0.32 (ARREGUI et al., 1999; ESCOBAR-SANDOVAL et al., 2018; HAYATGHEIBI et al., 2019; FABIÁN-PLESNÍKOVÁ et al., 2020). El parámetro de heredabilidad es crucial en el mejoramiento genético debido a su capacidad predictiva (BRAGA et al., 2020). Este permite identificar los mejores candidatos para fines específicos, como la implementación de estrategias de migración asistida, que pueden contribuir a la adaptación de la especie a los cambios ambientales.

Las correlaciones genéticas entre rasgos vitales fueron consistentemente altas y positivas. Entre los diámetros y las alturas se observó correlaciones medias de 0.89,



coincidente con lo reportado en otras especies como *Pinus radiata* (0.92; ARREGUI et al., 1999), *Pinus patula* (0.88; ESCOBAR-SANDOVAL et al., 2018). La altura del árbol, la altura de copa viva y el área proyectada de la copa también presentaron valores altos y positivos, que puede explicarse por la dinámica de competencia por luz: los árboles más altos tienden a desarrollar copas más amplias y a mantener su follaje vivo en posiciones más elevadas para maximizar la captura de luz solar. El área proyectada de la copa está directamente relacionada con estos rasgos, ya que un árbol con mayor altura y una copa más desarrollada tiene una ventaja competitiva en la adquisición de recursos lumínicos (PRETZSCH, 2009). Estos valores son característicos entre los rasgos de crecimiento debido a la interrelación de los mismos (ESCOBAR-SANDOVAL et al., 2018; FABIÁN-PLESNÍKOVÁ et al., 2020).

Entre los rasgos de adaptación al fuego, la correlación de la producción de conos femeninos con el diámetro, tanto basal como a la altura del pecho, resultaron bajas. Sin embargo, estas correlaciones evolucionaron con el tiempo, pasando de valores negativos (-0.29) a positivos (0.30). Esta variabilidad puede explicarse en gran medida por la edad, el microclima, el espaciamiento y el estrés ambiental (HAAPANEN, 2001). En las etapas iniciales del desarrollo, los árboles tienden a priorizar el uso de recursos hacia el crecimiento vegetativo en lugar de la reproducción, lo que justifica las correlaciones negativas observadas en los primeros años (CLIMENT et al., 2008; THOMAS, 2011). Con la madurez, esta asignación de recursos se reorienta hacia la reproducción, lo que podría explicar la aparición de correlaciones positivas entre la producción de conos y los diámetros en etapas más avanzadas de desarrollo (MARTÍNEZ-VILALTA et al., 2006).

Respecto a la serotinia, su correlación con el espesor de corteza y los diámetros presentó valores bajos y negativos. Esto podría reflejar una priorización del árbol entre dos estrategias clave de adaptación al fuego: la serotinia y el desarrollo de un mayor espesor de corteza, que funcionan como mecanismos alternativos de supervivencia frente a incendios forestales (KEELEY & PAUSAS, 2022). Esto se denomina un *trade-off* evolutivo entre serotinia y el espesor de corteza, que es un hecho en los pinos mediterráneos (GRIVET et al., 2013). Además, se observa que el incremento en el diámetro parece estar asociado con una mayor proporción de conos abiertos, lo que limita la serotinia.

Por otro lado, las correlaciones genéticas entre el espesor de corteza y los diámetros fueron altas y positivas, lo que sugiere que el crecimiento diamétrico del árbol promueve el desarrollo de una corteza más gruesa (FABIÁN-PLESNÍKOVÁ et al., 2020). Este fenómeno puede estar relacionado con la madurez de *Pinus halepensis*, que implica una adaptación progresiva del árbol para afrontar incendios como parte de su ciclo de vida (KEELEY & PAUSAS, 2022). Además, la correlación positiva indica que la disponibilidad de humedad ha sido suficiente para que los recursos del árbol se distribuyan tanto al crecimiento diamétrico como al espesor de la corteza. En condiciones secas, el árbol prioriza la asignación de sus recursos al crecimiento diamétrico en lugar del desarrollo de la corteza (MARTÍN-SANZ et al., 2019).

La determinación de los parámetros genéticos para *Pinus halepensis* a partir de un ensayo de procedencia-progenie contribuye a una mejor gestión de sus masas forestales y a la selección de estrategias adecuadas para el mejoramiento genético (ESCOBAR-SANDOVAL et al., 2018). Las heredabilidades y las correlaciones genéticas de los rasgos vitales o de adaptación al fuego pueden ser empleadas individual o conjuntamente como criterios de selección para mejorar algún rasgo



en específico sin el perjuicio a las otras características (ESCOBAR-SANDOVAL et al., 2018).

La edad óptima en *Pinus halepensis* de selección podría ser a los 27 años donde la producción de conos femeninos presenta la mayor heredabilidad, así como valores moderados de espesor de corteza y serotinia. Adicionalmente, las heredabilidades más altas de los diámetros basal y a la altura del pecho coinciden con el propuesto, aunque, si se considera la altura se priorizaría la edad de 11 años que fue la edad registrada más temprana. La determinación de la edad óptima puede ser variable como se ha reportado en otros estudios (FABIÁN-PLESNÍKOVÁ et al., 2020).

6. Conclusiones

Los valores de heredabilidad y correlaciones genéticas obtenidos para *Pinus halepensis* resaltan la importancia de estos parámetros en la comprensión de la arquitectura genética de los rasgos vitales y de adaptación al fuego. Las heredabilidades de los rasgos vitales, como el diámetro y la altura, mostraron variaciones a lo largo del tiempo. Mientras que la altura presentó una tendencia decreciente, el diámetro mostró un incremento progresivo. En general, las heredabilidades de los rasgos vitales oscilaron entre 0.08 y 0.28.

En cuanto a los rasgos de adaptación al fuego, la producción de conos exhibió un aumento en su heredabilidad con el avance del proceso ontogénico, mientras que la serotinia y el espesor de corteza presentaron valores moderados a los 27 años. Estos resultados refuerzan el papel de estos rasgos en la capacidad adaptativa de *Pinus halepensis* frente a incendios recurrentes.

Las correlaciones genéticas entre los rasgos vitales, como diámetros y alturas, fueron altas y positivas, lo que refleja su interdependencia estructural. Por otro lado, las correlaciones entre la producción de conos y los diámetros fueron inicialmente bajas y negativas hasta los 11 años, para luego volverse bajas y positivas con una tendencia creciente. En el caso de la serotinia, sus correlaciones con el espesor de corteza y los diámetros resultaron bajas y negativas, lo que sugiere un posible *trade-off* entre estas estrategias adaptativas.

7. Agradecimientos

This work was supported by the Horizon Europe project “Multilevel BIODIVERSITY for RESILIENT forests in the face of climate change” (OptFOREST; No 101081774) funded by the European Union. J.A.C.-R. is hired by a ‘contrato investigador’ from the Spanish Ministry of Science and Innovation at the University of Valladolid.

8. **Bibliografía** ARREGUI, A.; ESPINEL, S.; ARAGONES, A.; SIERRA, R.; 1999. Estimación de parámetros genéticos en un ensayo de progenie de *Pinus radiata* D. Don en el País Vasco. 8. BRAGA, R. C.; PALUDETO, J. G. Z.; SOUZA, B. M.; AGUIAR, A. V.; POLLNOW, M. F. M.; CARVALHO, A. G. M.; TAMBARUSSI, E. V.; 2020. Genetic parameters and genotype × environment interaction in *Pinus taeda* clonal tests. *Forest Ecology and Management*, 474, 118342. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118342> CHAMBEL, M. R.; CLIMENT, J.; PICHOT, C.; DUCCI, F.; 2013. Mediterranean Pines (*Pinus halepensis* Mill. and *brutia* Ten.). En L. E. Pâques (Ed.), *Forest Tree Breeding in Europe* (Vol. 25, pp. 229-265). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-007-6146-9_5 CLIMENT, J.; PRADA, M. A.; CALAMA, R.; CHAMBEL, M. R.; DE RON, D. S.; ALÍA, R.; 2008. To grow or to seed: ecotypic variation in reproductive allocation and cone production by



young female Aleppo pine (*Pinus halepensis*, Pinaceae). *American Journal of Botany*, 95(7), 833-842. <https://doi.org/10.3732/ajb.2007354>ELVIRA, N. J.; LLORET, F.; JAIME, L.; MARGALEF-MARRASE, J.; PÉREZ NAVARRO, M. Á.; BATLLORI, E.; 2021. Species climatic niche explains post-fire regeneration of Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.) under compounded effects of fire and drought in east Spain. *Science of The Total Environment*, 798, 149308. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.149308>ESCOBAR-SANDOVAL, M. C.; VARGAS-HERNÁNDEZ, J. J.; LÓPEZ-UPTON, J.; ESPINOSA-ZARAGOZA, S.; BORJA-DE LA ROSA, A.; 2018. Parámetros genéticos de calidad de madera, crecimiento y ramificación en *Pinus patula*. *Madera y Bosques*, 24(2). <https://doi.org/10.21829/myb.2018.2421595>FABIÁN-PLESNÍKOVÁ, I.; SÁENZ-ROMERO, C.; CRUZ DE LEÓN, J.; MARTÍNEZ-TRUJILLO, M.; SÁNCHEZ VARGAS, N. M.; 2020. Parámetros genéticos de caracteres de crecimiento en un ensayo de progenies de *Pinus oocarpa*. *Madera y Bosques*, 26(3). <https://doi.org/10.21829/myb.2020.2632014>FALCONER, D. S.; MACKAY, T. F. C.; 1996. Introduction to quantitative genetics. Addison Wesley Longman Limited.FERNÁNDEZ-MANSO, A.; QUINTANO, C.; ROBERTS, D. A.; 2019. Burn severity analysis in Mediterranean forests using maximum entropy model trained with EO-1 Hyperion and LiDAR data. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*, 155, 102-118. <https://doi.org/10.1016/j.isprsjprs.2019.07.003>FRIES, A.; LINDGREN, D.; 1986. Performance of plus tree progenies of *Pinus contorta* originating north of latitude 55° N in a Swedish trial at 64°N. *Canadian Journal of Forest Research*, 16(3), 427-437. <https://doi.org/10.1139/x86-079>GONZÁLEZ-ÁVALOS, J.; GARCÍA-MOYA, E.; VARGAS-HERNÁNDEZ, J. J.; TRINIDAD-SANTOS, A.; ROMERO-MANZANARES, A.; CETINA-ALCALÁ, V. M.; 2006. Evaluación de la producción y análisis de conos y semillas de *Pinus cembroides* Zucc. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 12(2), 133-138.GRIVET, D.; CLIMENT, J.; ZABAL-AGUIRRE, M.; NEALE, D. B.; VENDRAMIN, G. G.; GONZÁLEZ-MARTÍNEZ, S. C.; 2013. Adaptive evolution of Mediterranean pines. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 68(3), 555-566. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2013.03.032>HAAPANEN, M.; 2001. Time trends in genetic parameter estimates and selection efficiency for scots pine in relation to field testing method. *Forest Genetics*, 8(2), 129-144.HAYATGHEIBI, H.; FRIES, A.; KROON, J.; WU, H. X.; 2019. Estimation of genetic parameters, provenance performances, and genotype by environment interactions for growth and stiffness in lodgepole pine (*Pinus contorta*). *Scandinavian Journal of Forest Research*, 34(1), 1-11. <https://doi.org/10.1080/02827581.2018.1542025>HERNÁNDEZ-SERRANO, A.; VERDÚ, M.; GONZÁLEZ-MARTÍNEZ, S. C.; PAUSAS, J. G.; 2013. Fire structures pine serotiny at different scales. *American Journal of Botany*, 100(12), 2349-2356. <https://doi.org/10.3732/ajb.1300182>HERNÁNDEZ-SERRANO, A.; VERDÚ, M.; SANTOS-DEL-BLANCO, L.; CLIMENT, J.; GONZÁLEZ-MARTÍNEZ, S. C.; PAUSAS, J. G.; 2014. Heritability and quantitative genetic divergence of serotiny, a fire-persistence plant trait. *Annals of Botany*, 114(3), 571-577. <https://doi.org/10.1093/aob/mcu142>HOULE, D.; 1992. Comparing evolvability and variability of quantitative traits. *Genetics*, 130(1), 195-204. <https://doi.org/10.1093/genetics/130.1.195>JONES, J. L.; WEBB, B. W.; JIMENEZ, D.; REARDON, J.; BUTLER, B.; 2004. Development of an advanced one-dimensional stem heating model for application in surface fires. *Canadian Journal of Forest Research*, 34(1), 20-30.



- <https://doi.org/10.1139/x03-187KEELEY>, J. E.; PAUSAS, J. G.; 2022. Evolutionary Ecology of Fire. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 53(1), 203-225. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102320-095612>LEE, K.; OH, C.; KIM, I. S.; 2024. Genetic parameter changes and age–age correlations in *Pinus koraiensis* growth over 40-year progeny testing. *BMC Plant Biology*, 24(1), 86. <https://doi.org/10.1186/s12870-024-04752-y>MARTÍNEZ-VILALTA, J.; VANDERKLEIN, D.; MENCUCCINI, M.; 2006. Tree height and age-related decline in growth in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Oecologia*, 150(4), 529-544. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0552-7>MARTÍN-SANZ, R. C.; SAN-MARTÍN, R.; POORTER, H.; VÁZQUEZ, A.; CLIMENT, J.; 2019. How Does Water Availability Affect the Allocation to Bark in a Mediterranean Conifer? *Frontiers in Plant Science*, 10, 607. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00607>MARTÍN-SANZ, R. C.; SANTOS-DEL-BLANCO, L.; NOTIVOL, E.; CHAMBEL, M. R.; SAN-MARTÍN, R.; CLIMENT, J.; 2016. Disentangling plasticity of serotiny, a key adaptive trait in a Mediterranean conifer. *American Journal of Botany*, 103(9), 1582-1591. <https://doi.org/10.3732/ajb.1600199>MATZIRIS, D. I.; 2000. Genetic variation and realized genetic gain from aleppo pine tree improvement. *Silvae Genetica*, 49(1), 5-10.MAURI, A.; DI LEO, M.; DE RIGO, D.; CAUDULLO, G.; 2016. *Pinus halepensis* and *Pinus brutia* in Europe: distribution, habitat, usage and threats. En *European atlas of forest tree species* (p. e0166b8). Publ. Off. EU.MIHAI, G.; MIRANCEA, I.; 2016. Age trends in genetic parameters for growth and quality traits in *Abies alba*. *iForest - Biogeosciences and Forestry*, 9(6), 954-959. <https://doi.org/10.3832/ifor1766-009>MOREIRA, F.; VIEDMA, O.; ARIANOUTSOU, M.; CURT, T.; KOUTSIAS, N.; RIGOLOT, E.; BARBATI, A.; CORONA, P.; VAZ, P.; XANTHOPOULOS, G.; MOUILLOT, F.; BILGILI, E.; 2011. Landscape – wildfire interactions in southern Europe: Implications for landscape management. *Journal of Environmental Management*, 92(10), 2389-2402. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2011.06.028>MUÑOZ, F.; SÁNCHEZ, L.; 2017. breedR: Statistical methods for forest genetic resources analysts (Versión R package version 0.12) [Software]. <https://github.com/famuvie/breedR>PRETZSCH, H.; 2009. Forest dynamics, growth and yield: from measurement to model. Springer Berlin Heidelberg. <https://doi.org/10.1007/978-3-540-88307-4R> DEVELOPMENT CORE TEAM.; 2019. R: A Language and Environment for Statistical Computing [Software]. R Foundation for Statistical Computing. <http://www.r-project.org/>RAMÍREZ-GARCÍA, E. O.; MÁRQUEZ-RAMÍREZ, J.; HERNÁNDEZ-CARMONA, O.; 2007. Estudio de conos de *Pinus greggii* Engelm. de una plantación en el municipio de Nolinco, Veracruz, México. *Foresta Veracruzana*, 9(2), 39-44.RICCI, L.; FARDA, B.; FERRARA, A.; CERASOLI, F.; DE SIMONE, W.; FRATTAROLI, A. R.; PIRONE, G.; MUSCIANO, M. D.; 2024. Short-term functional response to post-fire vegetation dynamic: A case study in a Mediterranean *Pinus halepensis* forest. *Flora*, 310, 152415. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2023.152415>SANTOS-DEL-BLANCO, L.; BONSER, S. P.; VALLADARES, F.; CHAMBEL, M. R.; CLIMENT, J.; 2013. Plasticity in reproduction and growth among 52 range-wide populations of a Mediterranean conifer: adaptive responses to environmental stress. *Journal of Evolutionary Biology*, 26(9), 1912-1924. <https://doi.org/10.1111/jeb.12187>SCARASCIA-MUGNOZZA, G.; OSWALD, H.; PIUSSI, P.; RADOGLU, K.; 2000. Forests of the Mediterranean region: gaps



in knowledge and research needs. *Forest Ecology and Management*, 132(1), 97-109. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00383-2](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00383-2)

SCHWILK, D. W.; ACKERLY, D. D.; 2001. Flammability and serotiny as strategies: correlated evolution in pines. *Oikos*, 94(2), 326-336. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2001.940213.x>

SORENSEN, F. C.; MILES, R. S.; 1974. Self-pollination effects on Douglas-fir and ponderosa pine seeds and seedlings. *Silvae Genetica*, 23(5), 135-138.

SQUILLACE, A. E.; 1974. Average genetic correlations among offspring from open-pollinated forest trees. *Silvae Genetica*, 23(5), 149-156.

THOMAS, S. C.; 2011. Age-Related Changes in Tree Growth and Functional Biology: The Role of Reproduction. En F. C. Meinzer, B. Lachenbruch, & T. E. Dawson (Eds.), *Size- and Age-Related Changes in Tree Structure and Function* (Vol. 4, pp. 33-64). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-007-1242-3_2

VALENCIA-MANZO, S.; VARGAS-HERNÁNDEZ, J. J.; 2001. Correlaciones genéticas y selección simultánea del crecimiento y densidad de la madera en *Pinus patula*. *Agrociencia*, 35(1), 109-120.

VEUILLEN, L.; PRÉVOSTO, B.; ZEOLI, L.; PICHOT, C.; CAILLERET, M.; 2023. *Pinus halepensis* and *P. brutia* provenances present similar resilience to drought despite contrasting survival, growth, cold tolerance and stem quality: Insights from a 45 year-old common garden experiment. *Forest Ecology and Management*, 544, 121146. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.121146>

VIVEROS-VIVEROS, H.; SÁENZ-ROMERO, C.; GUZMÁN-REYNA, R. R.; 2005. Control genético de características de crecimiento en vivero de plántulas de *Pinus oocarpa*. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 28(4), 333. <https://doi.org/10.35196/rfm.2005.4.333>

WANG, B.; DAI, D.; YU, D.; GAO, W.; FENG, J.; ZHOU, S.; LIU, Y.; TU, L.; CAO, D.; HUANG, C.; HE, X.; CUI, X.; 2024. The variation in climate conditions and fire-related traits across *Pinus* (Pinaceae) species. *Global Ecology and Conservation*, 54, e03152. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2024.e03152>

WHITE, T. L.; ADAMS, W. T.; NEALE, D. B.; 2007. *Forest genetics*. CABI publishing, CAB International.

WILSON, A. J.; RÉALE, D.; CLEMENTS, M. N.; MORRISSEY, M. M.; POSTMA, E.; WALLING, C. A.; KRUK, L. E. B.; NUSSEY, D. H.; 2010. An ecologist's guide to the animal model. *Journal of Animal Ecology*, 79(1), 13-26. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2009.01639.x>

YING, C. C.; 1991. Performance of logdepole pine provenances at sites in southwestern British Columbia. *Silvae Genetica*, 40(5-6), 215-223.

ZHANG, M.; BI, H.; JIN, X.; MCLEAN, M.; 2024. A new method of calculating crown projection area and its comparative accuracy with conventional calculations for asymmetric tree crowns. *Journal of Forestry Research*, 35(1), 79. <https://doi.org/10.1007/s11676-024-01719-5>