



2022
Lleida

27 · 1
junio · juny
julio · juliol

Cataluña
Catalunya

8º CONGRESO FORESTAL ESPAÑOL

La **Ciencia forestal** y su contribución a
los **Objetivos de Desarrollo Sostenible**

8CFE

Edita: Sociedad Española de Ciencias Forestales

Cataluña | Catalunya · 27 junio | juny - 1 julio | juliol 2022

ISBN 978-84-941695-6-4

© Sociedad Española de Ciencias Forestales



Organiza

¿Influye la edad del árbol madre sobre la germinación de las semillas y la supervivencia? El caso de *Pinus sylvestris* en la Sierra de Guadarrama

PARDOS M¹, MADRIGAL G¹, BENITO L¹, VÁZQUEZ-PIQUE J², ALEJANO R², FERNÁNDEZ M² y CALAMA R¹

¹Dpto. Dinámica y Gestión Forestal. CIFOR (INIA, CSIC). Ctra. A Coruña km 7.5, 28040 Madrid. Spain.

²Dpto. de Ciencias Agroforestales. Escuela Técnica Superior de Ingeniería. Universidad de Huelva. Avda. Fuerzas Armadas s/n. 21007 Huelva. Spain.

Resumen

Se estudia la influencia de la edad del árbol de *Pinus sylvestris* sobre el tamaño de semilla, viabilidad y capacidad germinativa. Se seleccionaron 15 pares de árboles, correspondientes a árboles jóvenes (75 años) y extramaduros (195 años), situados en la ladera norte de Siete Picos (Sierra Guadarrama), donde se localizan los ejemplares más longevos de *Pinus sylvestris*. Se recogieron un promedio de 40 piñas por árbol, realizándose la caracterización morfológica (peso, longitud y diámetro) de las piñas y de los piñones. Se realizaron ensayos de viabilidad y de germinación. Además, 25 semillas germinadas por árbol fueron cultivadas en el invernadero para el seguimiento de su supervivencia en un ensayo a muerte. Se observaron diferencias significativas entre árboles en la caracterización morfológica de las piñas y piñones. El efecto de la edad del árbol fue significativo para la longitud y diámetro de la piña y piñón y el peso del piñón, pero no para los parámetros de germinación. La tasa de supervivencia fue superior en las plantas procedentes de árboles extramaduros para humedades entre 2.1 y 4.5%. Se pone de manifiesto la capacidad de los árboles extramaduros de *Pinus sylvestris* para mantener una capacidad reproductiva relativamente elevada, asegurándose su persistencia.

Palabras clave

Bosques envejecidos, capacidad reproductiva, ensayo a muerte, pino silvestre, viabilidad semillas.

1. Introducción

La larga historia de gestión y uso de los montes ha modelado el paisaje y la estructura de los mismos a lo largo del tiempo (Grove y Rackham, 2001). La consecuencia de esta gestión prolongada en el tiempo es la dificultad de encontrar bosques que hayan llegado a las últimas fases de envejecimiento y, en muchos casos, incluso, se desconoce el grado de madurez de esos bosques (Peterken, 1996). A esto hay que sumar la larga vida de algunas especies arbóreas, entre ellas, especies del género *Pinus*, que pueden alcanzar los 400 años (p.ej. *Pinus longaeva*), en las que puede ser difícil establecer si se ha alcanzado la senescencia (Thomas 2013).

Es importante no olvidar que las últimas etapas de envejecimiento también forman parte de la dinámica forestal. Dentro de la dinámica forestal, donde se analizan los cambios en el tiempo en la estructura, la composición, funcionamiento y biodiversidad de un rodal forestal, se distingue un ciclo con cuatro fases diferenciadas que son la iniciación de la masa, la exclusión entre individuos, el inicio de la renovación y el envejecimiento-mortalidad (Oliver y Larson 1990). Aunque los estudios sobre gestión forestal se centran habitualmente en las dos fases intermedias del ciclo de dinámica forestal, los nuevos paradigmas de multifuncionalidad en la gestión y gestión próxima a la naturaleza, y bajo los nuevos escenarios de cambio global, resulta de gran interés el estudio de las masas envejecidas, así como los procesos de decaimiento y mortalidad asociados, que pueden condicionar el funcionamiento y la capacidad reproductiva de estos bosques. En este sentido, los Parques Nacionales constituyen un escenario de estudio privilegiado, ya que el cese de la explotación intensiva de sus bosques tras la declaración del Parque ha permitido, a partir de ese momento, una evolución de los mismos que se aproxima a la dinámica natural (Pardos et al. 2019).

El papel que juegan los bosques extramaduros en la dinámica forestal es bien conocido en algunos aspectos. Por una parte, los bosques extramaduros se caracterizan por albergar una elevada

biodiversidad (Lindenmayer y Franklin, 2002), proporcionando múltiples servicios ecosistémicos (Nadrowski et al., 2010), además de aumentar la resiliencia de la masa forestal tras eventos climáticos extremos. Por otra parte, almacenan carbono a largo plazo (Carey et al., 2001). En este sentido, aunque tradicionalmente se ha pensado que con la edad los bosques dejan de acumular carbono, distintos estudios demuestran que los bosques extramaduros continúan almacenando carbono durante siglos, conteniendo altas cantidades del mismo. De hecho, en las zonas templadas y boreales del Hemisferio Norte estas formaciones proporcionan al menos el 10% de la productividad neta global de los ecosistemas. Sin embargo, no es tan conocida la capacidad de estos bosques extramaduros para mantener su capacidad reproductiva y producir suficiente semilla, que además sea viable, a medida que se aproximan a las etapas finales, es decir, a su senescencia (Alejano et al. 2019). La regeneración constituye una fase fundamental de la gestión forestal sostenible, siendo la única vía que garantiza la persistencia de la masa a lo largo del tiempo (Nyland, 2002). Para conseguir una regeneración con éxito se deben de suceder temporalmente una serie de fases, que incluyen la producción de semilla, su dispersión, la predación, la germinación, la emergencia de las plántulas, así como la supervivencia del regenerado y su primer crecimiento (Calama et al. 2017). De esta forma, la regeneración se puede considerar como un proceso multietápico, que incluye subprocesos consecutivos, que muchas veces pueden identificarse como una serie de umbrales sucesivos de supervivencia para las plántulas (Pukkala y Kolström, 1992; Manso et al., 2014).

Por tanto, la disponibilidad de semilla y su viabilidad constituyen procesos clave para la persistencia de los bosques extramaduros. En este sentido, existen evidencias de que la senescencia de los árboles no disminuye la fecundidad en edades avanzadas, cuando se considera la producción de semilla (Petit y Hampe, 2006; Mukassabi et al., 2012; Alejano et al., 2019). Sin embargo no se ha estudiado de forma sistemática si la senescencia tiene efectos sobre la viabilidad de la progenie. Podría haber efectos maternos asociados a la edad que reduzcan la germinación de las semillas y la viabilidad de las plántulas en fases tempranas, que son críticas para la regeneración. De esta forma habría senescencia desde el punto de vista de la reproducción efectiva (de la contribución real a la siguiente generación), que es determinante en la eficacia biológica de los individuos, y en definitiva, en la estructura y diversidad futura del bosque (Pardos et al. 2019). Los resultados encontrados en los escasos estudios en especies del género *Pinus* llevados a cabo sobre la relación entre la viabilidad de semilla y la capacidad germinativa con la edad del árbol madre parecen no ser concluyentes y ser dependientes de la especie y, en todo caso, de la fase de senescencia alcanzada. Así, mientras que en *Pinus longaeva* no se encontraron relaciones de diferentes parámetros de la semilla con la edad del árbol madre (Lanner y Connor, 2001), en *Pinus nigra*, Tiscar-Oliver (2002) encontró mayor porcentaje de semillas vanas y menor vigor germinativo, aunque mayores tasas de germinación en árboles más viejos. Por su parte, Alejano et. al (2019) y también para *Pinus nigra*, encontró diferencias notables entre individuos en diferentes parámetros asociados a las piñas y las semillas, pero no un efecto relacionado con la edad del árbol madre.

Por otra parte, resulta también de interés estudiar el comportamiento de las plántulas una vez que la germinación se ha conseguido. Ante el esperado escenario de la influencia negativa de los cambios climáticos en los pinares de montaña submediterráneos (Pardos et al. 2017), el estudio del efecto de la sequía sobre la supervivencia del regenerado de *Pinus sylvestris* y la influencia del estado de madurez de los árboles de los que proceden tiene una importancia científica y práctica notables. *Pinus sylvestris*, aunque considerada una especie xerófila, presenta una plasticidad limitada en las propiedades del xilema y las acículas, que explican su vulnerabilidad a descensos acusados de disponibilidad hídrica (Martínez-Villalta et al. 2009).

2. Objetivos

Este trabajo se centra en estudiar la influencia de la edad del árbol madre de *Pinus sylvestris* sobre los atributos biométricos de la piña y la semilla, sobre la viabilidad y capacidad germinativa de las semillas, así como la respuesta de las plántulas, en términos de supervivencia, en un ensayo a muerte bajo condiciones de invernadero. Para ello, nos centramos en los pinares extramaduros de

Pinus sylvestris de la ladera norte de Siete Picos, en el monte de Valsaín, donde se encuentran los ejemplares más longevos de *Pinus sylvestris* de la Sierra de Guadarrama. Nuestras hipótesis son: (1) los árboles extramaduros mantienen su capacidad germinativa y la viabilidad de la semilla con la edad, (2) hay una importante variabilidad inter-individual, que puede llegar a superar al efecto de la edad sobre los atributos estudiados; (3) el tamaño de la semilla juega un papel importante en el éxito reproductivo, condicionando los resultados obtenidos; (4) la respuesta a la sequía sobre la supervivencia vendrá determinada en mayor por el grado de humedad que por la edad del árbol madre del que proceden las semillas.

3. Metodología

El área de estudio está situada en el monte de Valsaín, en la ladera norte de Siete Picos (40°49'N, 4° 1'W), donde se encuentran los ejemplares más longevos de *Pinus sylvestris* de la Sierra de Guadarrama, a una altitud media de 1835 m. El clima es sub-Mediterráneo de montaña, con temperatura media anual de 8.5°C y precipitación anual de 1275 mm. Los suelos son cambisol dístico y luvisol férrico sobre una capa madre ácida. El tipo de textura es franco arenosa. Se trata de una masa pura del *Pinus sylvestris*, con algún arbusto de alta montaña.

Se seleccionaron 15 pares de árboles, correspondientes a árboles jóvenes (media de 75 años) y extramaduros (media de 195 años), cubriendo un área de 10 ha. La tabla 1 muestra las características dasométricas de los árboles seleccionados. Además, se barrenaron los árboles para determinar su edad, empleando procedimientos dendrocronológicos estándar (Speer 2010).

Tabla 1. Características dasométricas de los árboles seleccionados (joven: clase de edad 1; extramaduro: clase de edad 2).

No. árbol	edad	Clase edad	Diám (cm)	Altura (m)	No. árbol	edad	Clase edad	Diám (cm)	Altura (m)
802	48	1	34.1	12.1	801	154	2	62.0	12.9
803	137	1	60.2	13.2	805	181	2	64.5	11.1
804	50	1	29.0	14.4	807	215	2	68.0	14.7
806	57	1	29.2	13.7	809	216	2	64.3	14.6
808	46	1	40.1	14.3	811	186	2	58.6	15.1
810	30	1	23.7	15	813	180	2	66.0	13.8
812	62	1	13.1	7.9	817	204	2	82.0	14.2
814	64	1	28.2	12.5	819	205	2	62.0	15.5
816	62	1	35.6	11.3	821	199	2	76.2	15
818	108	1	37.0	13.1	823	204	2	76.0	14.3
820	89	1	37.0	12.1	824	185	2	38.5	13.6
822	117	1	40.0	10.4	825	194	2	72.5	13.8
826	71	1	31.0	13.7	827	219	2	57	10
830	112	1	29.5	16.1	828	203	2	25	10.4
832	121	1	41.5	13.7	829	195	2	56.5	15.6

En diciembre de 2019, cuando las piñas estaban maduras, pero antes de su diseminación, se recogieron un promedio de 40 piñas por árbol. Las piñas se conservaron en frío hasta su caracterización morfológica. Antes de su secado, se contaron las piñas por árbol y se pesaron de manera individual (en g). Se midió también individualmente la longitud y diámetro de cada piña (en cm). A partir de estos datos se estimó el volumen de la piña, asimilándolo al de un elipsoide. Tras la caracterización morfológica, se llevaron las piñas a estufa a 40°C para acelerar su apertura. Una vez

abiertas, se pesaron todos los piñones de cada piña, así como cinco muestras aleatorias de 100 piñones por piña. Se pesó cada piñón (en mg) de cada una de las cinco muestras de 100 piñones de forma independiente, midiéndose además la longitud y diámetro de cada piñón (en mm) de una de las cinco muestras. El resto de muestras se mantuvieron almacenadas en frío (3°C) hasta su utilización en los diferentes ensayos que se describen a continuación.

Se empleó una muestra de 100 piñones por árbol, elegidos de forma aleatoria entre la muestra disponible, para realizar los tests de germinación. Los tests se realizaron en la Universidad de Huelva. Se desinfectaron los piñones mediante su inmersión durante 10 minutos en 30mL L⁻¹ de una solución de H₂O₂. Posteriormente, se mezclaron con perlita húmeda y se pulverizaron con un fungicida (solución de Daconil (Clortalonil) 50%, 1 g L⁻¹ y Captan 50%, 1.5 g L⁻¹). La mezcla se mantuvo a 3°C un mes en oscuridad dentro de bolsas de plástico. Pasado el mes, se distribuyeron las semillas en Placas Petri (25 semillas por árbol y placa), que contenían cinco capas de papel absorbente empapado con agua destilada y pulverizado con fungicida. Se mantuvieron las placas a temperatura ambiente (18 a 25°C), expuestas a un fotoperiodo de 14h luz/10h de oscuridad. Se contabilizó el número de semillas germinadas dos veces por semana durante cuatro semanas. A partir de esos datos se calculó la energía de germinación (GE, definida como el porcentaje de semillas germinadas durante la primera semana del análisis), el porcentaje de germinación al final del test (GP) y otros valores de germinación descritos por Czabator (GVCZ) y Djavanshir y Pourbeik (GVDP). Se empleó una muestra adicional de 20 semillas por árbol para realizar el test de tetrazolio para evaluar la viabilidad de las semillas (FAO 1985). Tras la inmersión de las semillas en agua destilada durante 24h a temperatura ambiente, se cortó cada piñón por la mitad con un escalpelo, sumergiéndose cada mitad en una solución de tetrazolio (5 g L⁻¹ de 2,3,5 trifenil-2H-clorid-tetrazolio). Cada envase se mantuvo en oscuridad durante 80 minutos a 20°C. Posteriormente, se contaron las semillas viables (aquellas en las que el embrión y el tejido nutritivo se tiñó de rojo) para cada árbol, calculándose el porcentaje de semillas viables (%).

En septiembre de 2020, se pregerminó una muestra adicional de 25 semillas por árbol a temperatura ambiente. Las semillas se colocaron en Placas Petri, poniéndose papel Whitman n°6 en la base, que se hidrataba sin llegar a la saturación. Una vez germinadas las semillas (10 días aproximadamente desde la siembra), se trasplantaron a envases FP-300, llenados con una mezcla de turba y vermiculita (80:20, v:v), con 32 g de NUTRICOTE por bandeja. Las 25 semillas de cada árbol se colocaron en cinco bloques de cinco piñones cada uno. Las plantas se cultivaron en invernadero, manteniéndose un riego por aspersión homogéneo a capacidad de campo (3 días a la semana), hasta un mes después de la aparición de las primeras acículas juveniles (7 a 10 días tras el trasplante). Transcurrido ese periodo (37 a 40 días desde el trasplante) se inició un ensayo a muerte, dejándose de regar todas las plantas. Se realizó un seguimiento semanal tanto de la humedad en cada alveolo mediante TDR, como de la supervivencia. Se partió de un valor medio de humedad a capacidad de campo del 15%. El ensayo se prolongó durante 160 días, hasta la muerte de todas las plántulas.

Para el análisis estadístico de los parámetros morfológicos de la piña (peso, longitud, diámetro y volumen) y del piñón (peso, longitud y diámetro) se realizó un ANOVA, considerando tanto el efecto del árbol individual como el efecto de la edad del árbol madre. Además, se agruparon los árboles en dos clases de edad (Joven: hasta 150 años y extramaduro >150 años), empleándose el test de Tukey para la comparación de medias entre las dos clases de edad. Se empleó un análisis de medidas repetidas en el ensayo a muerte, para analizar el efecto de la clase de edad del árbol madre en la supervivencia a lo largo del tiempo del ensayo. Para el análisis de la influencia de la edad del

árbol madre sobre la capacidad germinativa y la viabilidad del piñón (variables GE, GP, GVCZ y GVDP) se construyó un modelo de efectos aleatorios. Se predijo para cada variable el parámetro de covariación a nivel de árbol y se comprobó la hipótesis del parámetro de covariación igual a cero mediante un test χ^2 . También se calculó el porcentaje de varianza explicada por el efecto del árbol. Posteriormente, para las variables con un efecto significativo del árbol, se introdujo la edad del árbol como covarianza de forma lineal y cuadrática y se comprobó la significación de sus coeficientes mediante un test F. Se introdujo el término cuadrático para comprobar la relación no lineal entre la edad del árbol madres y la capacidad germinativa. Como sólo se dispone de un valor de viabilidad por árbol, la variable VS% se realizó una regresión lineal empleando la edad y la edad al cuadrado como variables independientes, previa transformación arcoseno.

4. Resultados

Los resultados del ANOVA para los atributos morfológicos de la piña y del piñón ponen de manifiesto el efecto altamente significativo de la variabilidad entre individuos, así como el efecto de la edad del árbol madre (tabla 2). Considerando las dos clases de edad de los árboles (joven vs extramaduro) se observa un efecto significativo sobre todos los atributos de la piña (peso y parámetros relacionados con el tamaño), así como sobre el tamaño del piñón (longitud y diámetro), pero no sobre su peso (tabla 2). Los árboles clasificados como jóvenes mostraron un peso superior de piña, así como mayor diámetro y volumen de la misma, y mayor longitud de piñón (figura 1). Por su parte, los árboles clasificados como extramaduros mostraron mayor longitud de piña y mayor diámetro de piñón (figura 2).

Tabla 2. Resultados del ANOVA (F-valor y nivel de probabilidad) para el efecto del individuo y de la clase de edad (joven vs extramaduro) sobre los parámetros de la piña (peso, longitud, diámetro y volumen) y el piñón (peso, longitud y diámetro). Se muestran también los valores medios (\pm error estándar) según la clase de edad (joven y extramaduro)

	Parámetro	Efecto individuo		Efecto edad árbol		Clase de edad	
		F	P	F	P	Joven	Extram
Piña	Peso (g)	31.17	<0.0001	30.00	<0.0001	5.85 \pm 0.24	5.56 \pm 0.20
	Longitud (cm)	35.77	<0.0001	34.20	<0.0001	37.71 \pm 0.77	38.58 \pm 0.63
	Diámetro (cm)	25.19	<0.0001	24.21	<0.0001	20.70 \pm 0.48	19.99 \pm 0.29
	Volumen (cc)	31.13	<0.0001	29.62	<0.0001	71.12 \pm 4.11	67.36 \pm 2.8
Piñón	Peso (mg)	29.16	<0.0001	24.96	<0.0001	0.0093 \pm 0.0003	0.0092 \pm 0.0003
	Longitud (mm)	84.25	<0.0001	75.42	<0.0001	4.83 \pm 0.04	4.77 \pm 0.04
	Diámetro (mm)	56.25	<0.0001	46.91	<0.0001	2.56 \pm 0.03	2.59 \pm 0.03

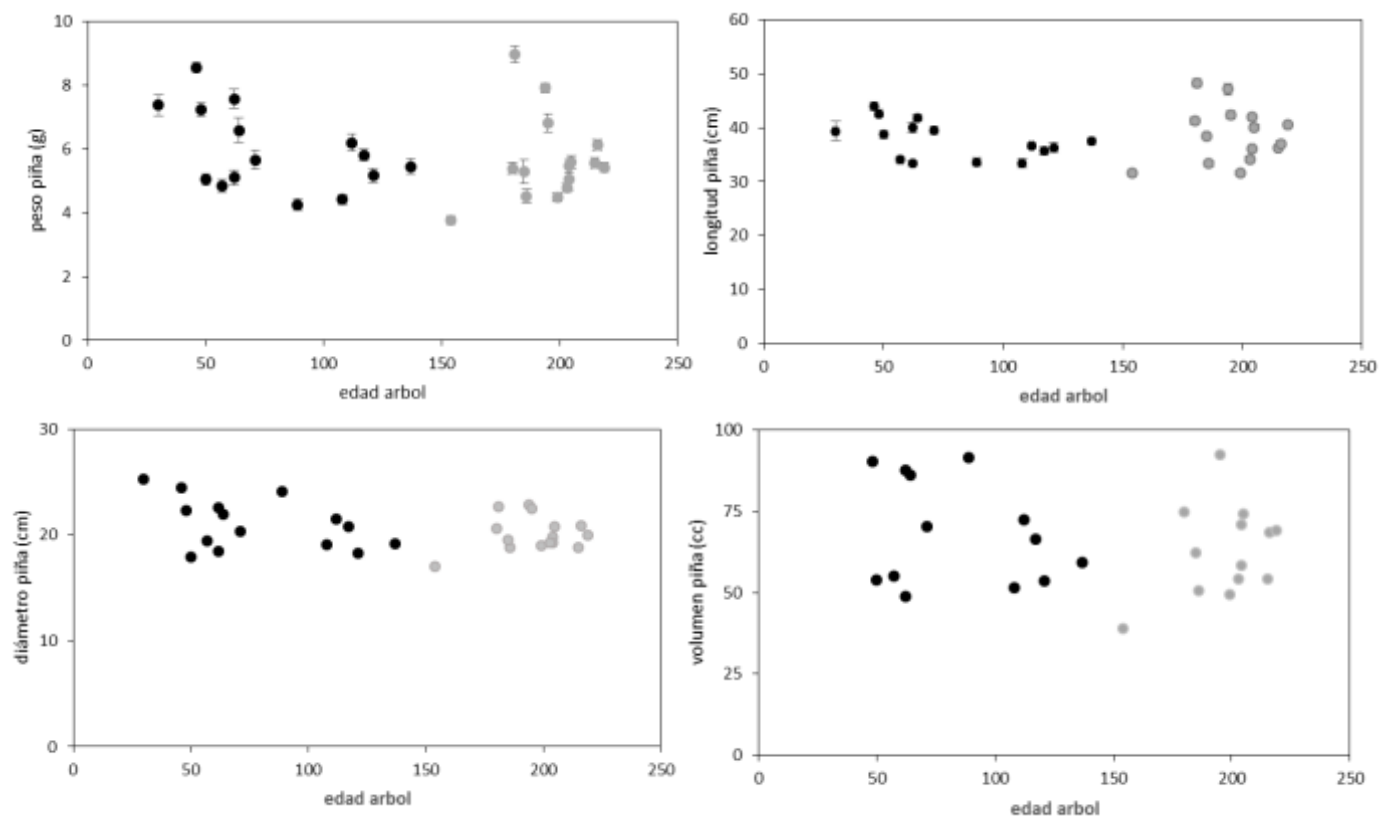


Figura1. Valores medios de los atributos medidos en las piñas en función de la edad del árbol. (En negro los árboles jóvenes, en gris los árboles extramaduros).

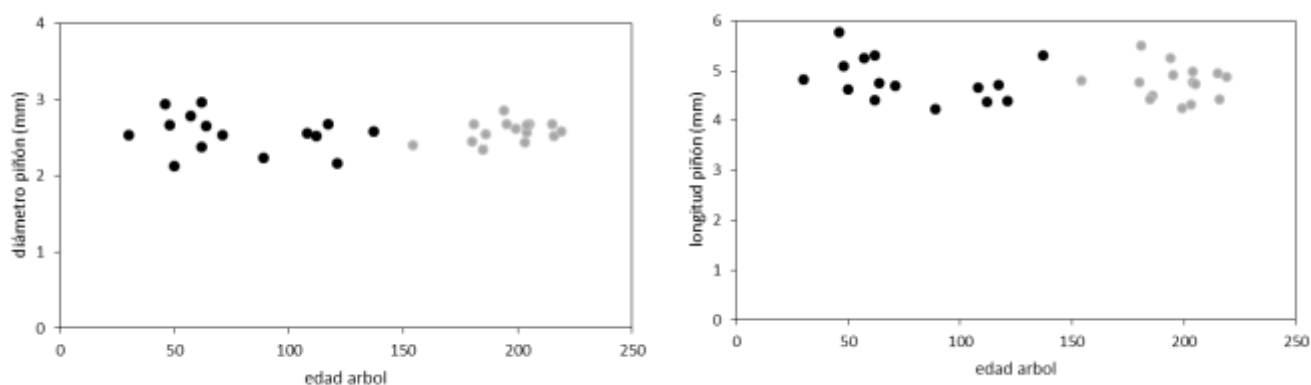


Figura 2. Valores medios de los atributos medidos en los piñones en función de la edad del árbol. (En negro los árboles jóvenes, en gris los árboles extramaduros)

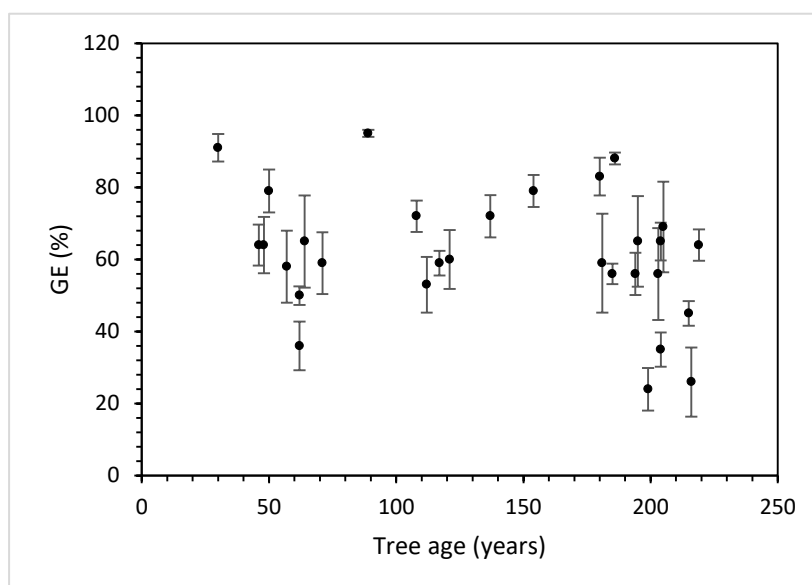
Los atributos medidos de la piña se encuentran muy correlacionados entre sí ($0.51 < r < 0.93$, $P < 0.0001$), siendo algo menor la correlación entre los atributos del piñón ($0.38 < r < 0.47$, $P < 0.0001$). Se observa, además, una correlación negativa del peso ($r = -0.11$, $P < 0.0001$), el diámetro ($r = -0.15$,

$P < 0.0001$) y el volumen ($r = -0.12$, $P < 0.0001$) de la piña con la edad del árbol madre. Igualmente se observa una correlación negativa del peso ($r = -0.07$, $P = 0.0003$) y longitud ($r = -0.12$, $P < 0.0001$) del piñón con la edad del árbol madre.

Los resultados de la capacidad germinativa muestran diferencias significativas entre individuos ($P < 0.0001$) para los cuatro parámetros considerados (GE, GP, GVCZ, GVDP). El efecto del árbol representa entre el 51 y el 66% de la variabilidad total, mientras que el efecto la edad del árbol madre sobre dichos parámetros no es significativo (tabla 3, figura 3). Los cuatro parámetros se encuentran altamente correlacionados ($0.51 < r < 0.96$, $P < 0.0002$, $N = 30$), siendo especialmente notable la correlación entre GVCZ y GVDP ($r = 0.96$, $P < 0.0001$, $N = 30$). Los valores medios de los parámetros fueron (desviación estándar (SD), rango): GE = 61.6% (17.3, 24 a 95); GP = 75.4% (13.6, 33 a 96); GVCZ = 34.0 (12.7, 10 a 56); y GVDP = 46.0 (16.7, 14 a 77). El porcentaje de semilla viable (VS%) no se relaciona con la edad del árbol madre, registrándose valores de 88.7% (SD=13.3, rango=60 a 100).

Tabla 3. Variabilidad entre individuos y efecto de la edad del árbol madre en los parámetros de germinación y viabilidad de la semilla. GP: porcentaje de germinación; GVCZ: valor de germinación según Czabator; GVDP: valor de germinación según to Djavanshir and Pourbeik; VS: porcentaje de semilla viable

Parámetro	árbol	residuo	total	Varianza efecto árbol (%)	P ($\sigma^2_t = 0$)	Efecto edad árbol	
						Edad (P>F)	Edad ² (P>F)
GE	234.3	225.5	459.8	51	$P < 0.0001$	0.45	0.31
GP	157.9	85.8	242.7	65	$P < 0.0001$	0.86	0.92
GVCZ	134.1	85.7	219.8	61	$P < 0.0001$	0.94	0.89
GVDP	237.5	122.2	359.7	66	$P < 0.0001$	0.49	0.63
VS		0.0698				0.74	0.72



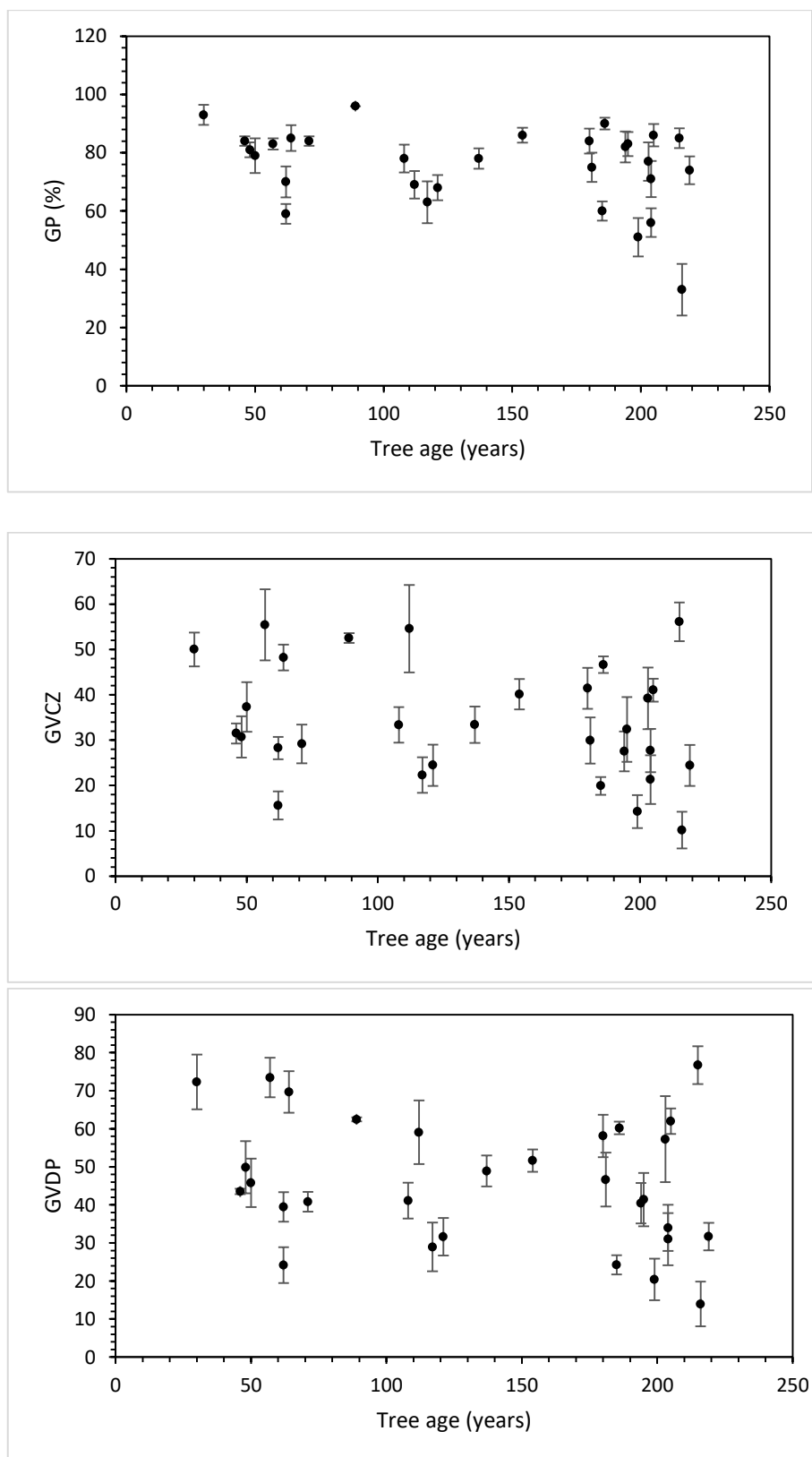


Figura 3. Parámetros de capacidad germinativa en función de la edad del árbol madre. GP: porcentaje de germinación; GVCZ: valor de germinación según Czapator; GVDP: valor de germinación según to Djavanshir and Pourbeik; VS: porcentaje de semilla viable.

El análisis de medidas repetidas del ensayo a muerte muestra el efecto significativo de la sequía sobre la supervivencia a lo largo del tiempo ($P < 0.0001$). Las plantas, con independencia de la edad del árbol madre de procedencia de la semilla, mantuvieron tasas de supervivencia superiores al 90% durante dos semanas, cuando las humedades en el sustrato habían alcanzado el 0% (figura 4). Se observan diferencias significativas ($P < 0.05$) en el porcentaje de supervivencia entre las plantas procedentes de árboles madre de las dos clases de edad, en el rango de humedad entre 4.5 y 2.1%. Dichas diferencias se alargan durante un periodo de 24 días. Las mayores tasas de supervivencia en ese rango de humedad se registran en las plantas procedentes de árboles madre extramaduros (figura 4).

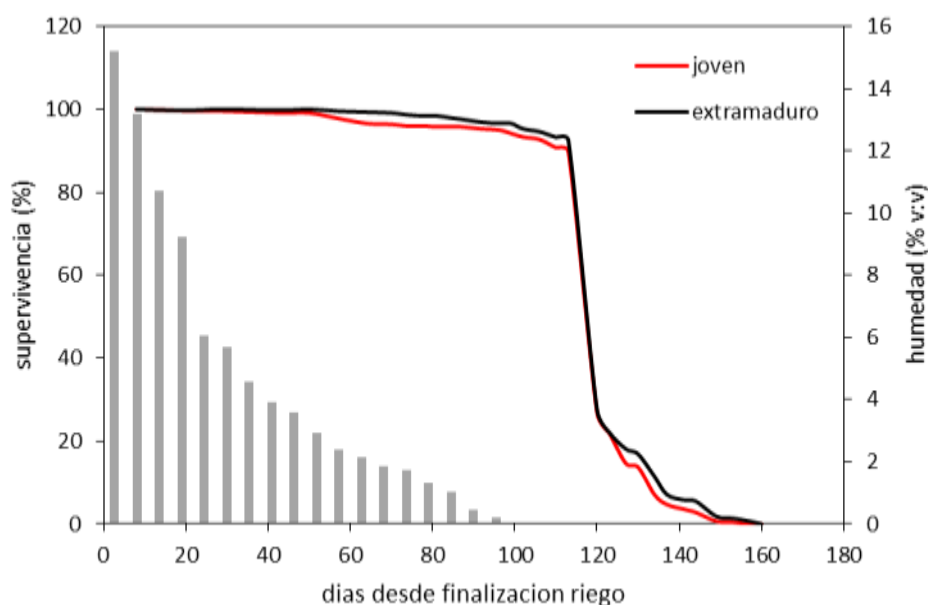


Figura 4. Supervivencia (líneas) y humedad (barras) en el ensayo a muerte en las plantas procedentes de árboles jóvenes y extramaduros

5. Discusión

Los valores medios de peso y dimensiones de las piñas y piñones, así como los de germinación y viabilidad de la semilla, de los árboles de *Pinus sylvestris*, para el rango de edades muestreado, se encuentran dentro del rango descrito para la especie en la zona de estudio (Calama et al. 2017; Rojo y Montero 1996). Cabe destacar la variabilidad observada en la producción de piña (entre 20 y 60 piñas recolectadas) y de semilla (162 piñones en un árbol de 216 años a 1871 piñones en un árbol de 180 años), con independencia de la edad del árbol, posiblemente relacionada con el carácter vecero de la especie, que produce dos cosechas abundantes cada siete años (Montero et al. 2008), estando dicha cosecha determinada por la precipitación registrada en la primavera de los dos años anteriores a la maduración de la piña (Calama et al. 2015). Además, el hecho de que tanto la mínima como la máxima producción de semilla se registre en árboles extramaduros (216 y 180 años, respectivamente) apoya la idea de que la senescencia en los árboles no disminuye la fecundidad en edades avanzadas en términos de producción de semilla (Petit y Hampe, 2006; Mukassabi et al., 2012).

Los atributos morfológicos de la piña y el piñón estudiados muestran diferencias significativas entre individuos, poniendo de manifiesto la elevada variabilidad individual. Dicha variabilidad puede

estar relacionada en mayor medida con aspectos genéticos, fisiológicos o con las características ambientales del año de la cosecha, que con la edad del árbol madre (Aizen y Patterson, 1990; Aizen y Woodcock, 1992; Long y Jones, 1996). De hecho, en nuestro estudio, el efecto de individuo representa más del 50% de la variabilidad total observada. A pesar de la notable variabilidad individual, se observa un efecto de la edad del árbol madre sobre los atributos morfológicos de la piña y del piñón. Las correlaciones negativas entre la edad del árbol madre y el peso, diámetro y volumen de la piña, y el peso y la longitud del piñón ponen de manifiesto valores menores de estos parámetros en los árboles que se acercan a la senescencia. Aunque en términos absolutos las diferencias pueden resultar pequeñas, resultan significativas, pudiendo ser indicativas de que los árboles de mayor edad muestreados han pasado la etapa de madurez y están entrando la etapa de senescencia (Brutovská et al. 2013).

En general, la capacidad germinativa viene determinada por las condiciones ambientales y la viabilidad de la semilla (Zhu et al. 2006). En nuestro estudio, al igual que en los atributos morfológicos de la piña y el piñón, los parámetros estudiados relativos a la capacidad germinativa y la viabilidad de la semilla muestran una marcada variabilidad individual, lo que parece apuntar a un efecto materno. Sin embargo, dichos parámetros no se relacionan con la edad del árbol madre, por lo que no hay evidencias de una disminución en las tasas de germinación o en la viabilidad de la semilla en los árboles más viejos muestreados, en coincidencia con lo mostrado para otras especies (Alejano et al. 2019; Müller et al. 2014). Además, a pesar de mostrarse valores menores del peso del piñón al aumentar la edad del árbol madre, esto no se tradujo en tasas de diferenciales en las tasas de germinación asociadas a la edad del árbol, no pudiéndose comprobar la hipótesis que postula mayores tasas de germinación y emergencia asociadas a semillas más pesadas (Xu et al. 2016).

Las tasas de supervivencia en el ensayo a muerte se vieron afectadas en mayor medida por la pérdida de humedad del sustrato que por la edad del árbol madre. Sin embargo, se observaron mayores tasas de supervivencia en las plantas procedentes de árboles extramaduros cuando la humedad disminuyó entre 4.5 y 2.1%, desapareciendo posteriormente las diferencias al seguir disminuyendo la humedad. El mayor diámetro del piñón en los árboles extramaduros puede explicar en parte estas diferencias, ya que un mayor tamaño del piñón podría traducirse en una ventaja inicial en términos de supervivencia y crecimiento de las plántulas (Smith y Fretwell 1974; Willson 1993), pudiendo crecer más antes del comienzo de la sequía extrema (Aranda et al. 2007). Estas diferencias en las tasas de supervivencia asociadas a la edad del árbol madre, sin embargo, desaparecen cuando la sequía se intensifica y la planta depende, exclusivamente, para su supervivencia de los recursos disponibles en el sustrato, que absorbe a través del sistema radical (Zhu et al. 2006).

En el ensayo a muerte, aun cuando se registraron humedades en el sustrato de 0%, las plantas fueron capaces de mantener tasas de supervivencia superiores al 90% durante dos semanas. Transcurridas esas dos semanas se produjo un descenso brusco en la supervivencia, descendiendo al 27%, descenso experimentado por todas las plantas con independencia de la edad del árbol madre. Este comportamiento podría explicarse por la capacidad de las plántulas de *Pinus sylvestris* de mantener un contenido de agua en los tallos relativamente constante, con independencia de las condiciones hídricas del sustrato, aunque llega un momento en que dicho contenido de agua colapsa bajo condiciones de estrés hídrico severo, y la plántula muere (Muilu-Mäkelä et al. 2015). Durante este tiempo, existen diversos mecanismos fisiológicos que les permiten obtener agua del sustrato, mientras que mantienen los procesos de crecimiento, aunque se vean afectados por el estrés hídrico (Ivanov et al. 2018). Por tanto, hasta el momento del colapso, las plántulas mantienen intacto el funcionamiento del PSII incluso bajo estrés hídrico severo, ayudándose para ello del control estomático (Martínez-Villalta et al. 2009).

6. Conclusiones

Dentro del rango de edades de árboles de *Pinus sylvestris* estudiadas (30 a 219 años) se ha observado el efecto significativo de la edad sobre diversos atributos morfológicos de la piña y el piñón, pero no sobre la capacidad germinativa ni sobre la viabilidad de la semilla. Además, el efecto

sobre la supervivencia en el ensayo a muerte también mostró diferencias asociadas a la edad para sequías moderadas (del 2.1 al 4.5% de humedad), desapareciendo bajo condiciones de estrés hídrico severo (0% de humedad prolongado). Aunque en términos absolutos las diferencias en los atributos morfológicos de la piña y el piñón pueden resultar pequeñas, resultan significativas, pudiendo ser indicativas de que los árboles de mayor edad muestreados podrían haber pasado la etapa de madurez y están entrando la etapa de senescencia. En cualquier caso, se mantiene la producción de semilla viable de suficiente calidad en los árboles madre de mayor edad, lo que asegura la persistencia de estas masas envejecidas. Quedaría por estudiar el número de semillas vanas, que parece que aumenta con la edad del árbol madre. Además, la respuesta, en términos de supervivencia, a la supresión total del aporte de agua, pone de manifiesto la capacidad de las plántulas de *Pinus sylvestris* de mantener intacto el funcionamiento del PSII incluso bajo estrés hídrico severo, hasta que se produce el colapso y la muerte de las mismas.

7. Agradecimientos

Este trabajo se ha financiado con el proyecto AGL2017-83828-C2-1-R (Plan Nacional de I+D+i) del Ministerio de Ciencia, Innovación y Universidades.

8. Bibliografía

AIZEN, M.A.; PATTERSON, W.A.; 1990. Acorn size and geographical range in the North American oaks (*Quercus* L.) *J Biogr* 17, 327-332.

AIZEN, M.A.; WOODCOCK, H.; 1992. Latitudinal trends in acorn size in eastern North American species of *Quercus*. *Can. J. Bot.* 70, 1218-1222.

ALEJANO, R.; DOMÍNGUEZ-DELMÁS, M.; GARCÍA-GONZÁLEZ, I.; WAZNY, T.; VÁZQUEZ-PIQUÉ, J.; FERNÁNDEZ-MARTÍNEZ, M.; 2019. The age of black pine (*Pinus nigra* Arn. ssp. *salzmannii* (Dunal) Franco) mother trees has no effect on seed germination and on offspring seedling performance. *Ann For Sci* 76, 15.

BRUTOVSKA, E; SAMELOVA, A.; DUSICKA, J.; MICIETA, K. 2013 Ageing of trees: Application of general ageing theories. *Ageing Research Reviews* 12(4), 855-866.

CALAMA, R.; MANSO, R.; LUCAS-BORJA, M.E.; ESPELTA, J.M.; PIQUÉ, M.; BRAVO, F.; DEL PESO, C.; PARDOS, M. 2017. Natural regeneration in Iberian pines: A review of dynamic processes and proposals for management. *For Syst*, 26(2).

CALAMA, R.; MANSO R.; BARBEITO I; MADRIGAL G, GARRIGA E, GORDO FJ, MONTERO G, CAÑELLAS I, PARDOS M. 2015. Do inter-specific differences in seed size determine natural regeneration traits in *Pinus pinea* and *Pinus sylvestris*? *Appl Ecol Environ Res* 13(2), 387-404.

CAREY, E.V., SALA, A., KEANE, M., CALLAWAY, R.M. 2001. Are old forests underestimated as global carbon sinks? *Glob. Change Biol.* 7, 339-344.

FAO. 1985. A guide to forest seed handling. FAO Forestry paper 20/2nd Edition, Rome, ISBN 92-5-102291-7.

GROVE, A.T.; RACKHAM, O. 2001. The Nature of Mediterranean Europe: An Ecological History. Yale University Press, New Haven & London.

- LANNER R.M., CONNOR K.F. 2001. Does bristlecone pine senesce? *Exp Geront* 36(4-6): 675-685.
- LINDENMAYER, D.B.; FRANKLIN, J.F., 2002. Congruence between natural and human forest disturbance: a case study for Australian montane ash forest. *For. Ecol. Managem.* 155, 319-335.
- LONG, T.J.; JONES, R.H. 1996. Seedling growth strategies and seed size effects in fourteen oak species native to different soil moisture habitats. *Trees* 11, 1-8.
- MUKASSABI, T.A.; POLWART, A.; COLESHAW, T.; THOMAS, P.A. 2012. Scots pine seed dynamics on a waterlogged site. *Trees* 26, 1305-1315.
- MANSO, R. ; PUKKALA, R.; PARDOS, M.; MIINA, J.; CALAMA, R. 2014. Modelling Pinus pinea forest management to attain natural regeneration under present and future climatic scenarios. *Can J For Res*, DOI: 10.1139/cjfr-2013-0179.
- MARTÍNEZ-VILALTA, J.; COCHARD, H.; MENCUCCINI, M.; STERCK, F.; HERRERO, A.; KORHONEN, J.F.J.; LLORENS, P.; NIKINMAA, E.; NOLÈ, A.; POYATOS, R.; RIPULLONE, F.; SASS-KLAASSEN, U.; ZWEIFEL, R. 2009. Hydraulic adjustment of Scots pine across Europe. *New Phytol* 184, 353-364.
- MONTERO, G.; DEL RÍO, M.; ROIG, S.; ROJO, A. 2008. Silvicultura de Pinus sylvestris Mill. En: Compendio de silvicultura aplicada en España (ed. Serrada R, Montero G, Reque JA). INIA-FUCOVASA, Madrid: 503-534.
- MUILU-MÄKELÄ, R.; VUOSKU, J.; LÄÄRÄ, E.; SAARINEN, M.; HEISKANEN, J.; HÄGGMAN, H.; SARJALA, T. 2015. Water availability influences morphology, mycorrhizal associations, PSII efficiency and polyamine metabolism at early growth phase of Scots pine seedlings. *Pl Physiol Biochem* 88, 70-81.
- MÜLLER M; SILES, L; CELA, J; MUNNÉ-BOSCH, S. 2014. Perennially young: seed production and quality in controlled and natural populations of *Cistus albidus* reveal compensatory mechanisms that prevent senescence in terms of seed yield and viability, *J Expl Bot* 65(1), 287-297.
- NADROWSKI, K.; WIRTH, C.; SCHERER-LORENZEN, M. 2010. Is forest diversity driving ecosystem function and service? *Current Opinion in Environmental Sustainability* 524, 75-79.
- NYLAND, R. 2002. Silviculture: Concepts and Applications. 2nd ed. The McGraw-Hill Companies, New York.
- OLIVER C.D.; LARSON B.C. 1990. Forest Stand Dynamics. Wiley Ed., 467 p.
- PARDOS, M.; MADRIGAL, G.; ROBLEDO, J.J.; CLIMENT, J.; ALÍA, R.; MONTES, F.; CAMARERO, J.J.; RUBIO, A.; CALAMA, R. 2019. Efecto del envejecimiento sobre la capacidad reproductiva de Quercus suber en los bosques maduros de espacios protegidos. *Cuadernos de la SECF* 45 (3), 19-36. ISSN 2386-8368.

PARDOS, M.; PEREZ, S.; CALAMA, R.; ALONSO, R.; LEXER, M.J. 2017. Ecosystem service provision, management systems and climate change in Valsain forest, central Spain. *REEC* 17(1).

PETERKEN, G.F., 1996. Natural woodland: ecology and conservation in northern temperate regions. Cambridge University Press.

PETIT, R., HAMPE, A. 2006. Some evolutionary consequences of being a tree. *Ann Rev Ecology, Evol and Systematics* 37, 187-214.

ROJO, A.; MONTERO, G. 1996. El pino silvestre en la Sierra de Guadarrama. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, 293 p.

SMITH, C.C.; FRETWELL, S.D. (1974): The optimal balance between size and number of offspring. *Am Nat* 108, 499-506.

WILLSON, M.F. 1993. Dispersal mode, seed shadows and colonization patterns *Vegetatio* 107/108, 261-280.

SPEER, J.H. 2010 Fundamentals of tree-ring research. Iniversity of Arizona Press.

PUKKALA, T.; KOLSTRÖM, T. 1992 A stochastic spatial regeneration model for *Pinus sylvestris*, *Scand J For Res* 7:1-4, 377-385.

TISCAR-OLIVER, P.A. 2002. Capacidad reproductiva de *Pinus nigra* subsp. *Salzmannii* en relación con la edad de la planta madre. *Invest Agr: Sist Recur For* 11(2), 357-371.

THOMAS, H. 2013. Senescence, ageing and death of the whole plant. *New Phytol* 197(3): 696-711

XU, Y.; CAIL, N.; HE, B.; ZHANG, R.; ZHAO, W.; MAO, J.; DUAN, A.; LI, Y.; WOESTE, K. 2016. Germination and early seedling growth of *Pinus densata* Mast. Provenances *J For Res* 27(2), 283-294.

ZHU, J.; KANG, H.; TAN, H.; XU, M. 2006 Effect of drought stresses induced by polyethylene glycol on germination of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* seeds from natural and plantation forests on sandy lands. *J For Res* 11,319-328.