

Plasticidade fenotípica do crescimento e sobrevivência de proveniências de *Pinus pinaster*, *Pinus halepensis* e *Pinus sylvestris*

M. R. CHAMBEL, J. Climent, R. García-Arranz e R. Alía.

CIFOR-INIA, Carretera de la Coruña, km 7, 28040 MADRID.

Resumo

A plasticidade fenotípica é a capacidade dos genótipos alterarem a sua expressão fenotípica, mediante alterações morfológicas e fisiológicas em resposta a alterações do meio ambiente. O maior interesse deste fenómeno, quase universal nos seres vivos, é a possibilidade da plasticidade incluir processos activos de adaptação ao stress ambiental, aspecto fundamental para garantir a estabilidade futura das massas florestais, perante as alterações climáticas globais. Neste trabalho, apresentam-se resultados sobre a variação intraespecífica da plasticidade fenotípica do crescimento e da sobrevivência de três das principais espécies espanholas do género *Pinus*, *Pinus pinaster*, *P. halepensis* e *P. sylvestris*. Estes resultados foram obtidos a partir de dados recolhidos em ensaios de campo de proveniências de cada uma das espécies, instalados todos eles em vários locais. Nos três casos, os locais onde se instalaram as parcelas de ensaio foram seleccionados de forma a cobrir uma vasta gama de condições ecológicas, incluindo tanto estações favoráveis ao crescimento de cada uma das espécies, como estações limitantes. Utilizou-se como variável de estudo a soma da altura de todas as plantas vivas de cada unidade experimental (16 plantas nos ensaios de *Pinus pinaster* e *P. sylvestris* e 4 no de *P. halepensis*). Esta variável de síntese permite ter em conta simultaneamente duas das componentes fundamentais da adaptabilidade das espécies ao meio, a sobrevivência e o crescimento, sem ter que recorrer a métodos multivariados. Desta forma, a variação intraespecífica da plasticidade fenotípica em resposta a um conjunto de ambientes com características contrastadas, foi avaliada através de modelos de efeitos principais aditivos e interações multiplicativas (AMMI). Estes modelos permitem uma avaliação mais realista da interação genótipo x ambiente do que os métodos baseados em regressões lineares tradicionalmente usados, já que não pressupõem uma resposta linear dos genótipos aos ambientes. Os resultados obtidos, demonstram a existência de variabilidade na plasticidade fenotípica, tanto entre as espécies consideradas como entre populações dentro de cada espécie.

Introdução

A plasticidade fenotípica é a capacidade que alguns genótipos possuem de responder a alterações do meio ambiente em que se encontram, modificando a sua expressão fenotípica, mediante ajustamentos morfológicos e/ou fisiológicos (Schlichting 1986). Este é um fenómeno quase universal nos seres vivos, que inclui respostas inevitáveis (ver por exemplo Wells and Pigliucci 2000), como seja, por exemplo, a diminuição do crescimento em condições de escassez de recursos. No entanto, o seu maior interesse está relacionado com a possibilidade de a plasticidade incluir também processos activos de adaptação ao stress ambiental, um aspecto fundamental para garantir a estabilidade das populações perante as alterações globais do clima, especialmente importante no caso das árvores, que são organismos de grande longevidade, associada a uma reprodução tardia e incapazes de se deslocarem para zonas de clima mais favorável (Bradshaw 1965; Sultan 2000).

Existem ainda poucos estudos sobre a plasticidade fenotípica em espécies florestais e destes apenas uma parte considera a variabilidade entre populações para esta característica. No entanto, os ensaios de proveniências, em que o mesmo material genético se planta em vários locais com distintas condições ambientais, constituem uma boa base de partida para este tipo de estudos. O interesse por estes ensaios, tradicionalmente utilizados como primeiro passo nos programas de melhoramento genético, aumentou recentemente devido à possibilidade de os utilizar para prever o comportamento das espécies em resposta ao previsível aumento das temperaturas a nível global.

Existe extensa bibliografia sobre a quantificação da plasticidade fenotípica quando se estudam apenas dois ambientes (e.g. Pigliucci et al. 1997; Pigliucci et al. 2003; Schmitt et al. 2003), no entanto quando se trata de comparar respostas num conjunto mais vasto de ambientes, não existe ainda uma metodologia solidamente testada. Problema que é agravado pelo facto de os ambientes naturais com que nos encontramos, por exemplo, no caso de um ensaio de proveniências com vários locais, não corresponderem a um gradiente uni-direccional claro e sim a uma complexa variação multifactorial. Considerando o conjunto dos fenótipos expressados por um genótipo quando exposto a determinada gama de ambientes, ou seja, a sua norma de reacção (Schlichting and Pigliucci 1998), pode considerar-se a interacção genótipo x ambiente pode ser interpretada como uma medida da diferença entre normas de reacção de distintos genótipos num mesmo gradiente ambiental (Scheiner 1993). Assim, vários autores têm procurado adaptar as técnicas normalmente usadas no estudo desta interacção ao estudo da plasticidade fenotípica (Wu and Ying 2001). Nesta linha a utilização dos chamados modelos de efeitos principais aditivos e interacções multiplicativas (AMMI), que combinam a análise de variância tradicionalmente usada nos estudos de variabilidade intraespecífica para ajustar os efeitos principais (proveniência e local) com uma análise de componentes principais para ajustar a interacção (Gauch 1988; Zobel et al. 1988) apresenta-se como a mais prometedora.

Este trabalho tem como objectivo avaliar e comparar os padrões de variabilidade intraespecífica para a plasticidade fenotípica (normas de reacção) em três das espécies de pinheiros mais usadas em programas de reflorestação em Espanha: *Pinus sylvestris*, *P. pinaster* e *P. halepensis*, aplicando modelos AMMI e recorrendo a uma variável que sintetiza o crescimento e a sobrevivência, a soma de alturas por parcela experimental.

Material e Métodos

Os dados utilizados neste estudo foram obtidos em três ensaios de proveniências de *Pinus pinaster*, *P. sylvestris* e *P. halepensis*, cada um deles instalado em várias localidades seleccionadas de forma a cobrir um vasto leque de condições ambientais, incluindo tanto estações favoráveis ao crescimento de cada espécie, como estações limitantes.

O ensaio de *Pinus pinaster* é o mais antigo dos três, foi instalado em 1969 em 5 locais, da Extremadura e Castilla-La Mancha (Tabela 1) e nele estão representadas um total de 54 proveniências, 42 espanholas, cobrindo toda área de distribuição da espécie neste país, duas proveniências portuguesas, cinco francesas, duas marroquinas, duas argelinas e uma italiana. Devido à escassez do material vegetal disponível para a instalação não foi possível utilizar um desenho completo, ou seja, nem todas as proveniências foram plantadas em todos os locais (Catalán, com. pess.). Em cada local utilizou-se um

delineamento em blocos casualizados completos, com quatro blocos e 16 plantas por proveniência e bloco, dispostas em parcelas quadradas de 4 x 4 plantas, com um compasso de 2,5 x 2,5 m. No presente estudo utilizaram-se apenas as 44 proveniências que estavam representadas em todos eles (Tabela 2, Figura 1). Os dados apresentados foram obtidos numa medição realizada 18 anos após a plantação.

O ensaio de *Pinus sylvestris* foi instalado em duas fases, em 1990/91 instalaram-se os primeiros cinco locais em Aragão, Castilla y León e Andaluzia em 1991/92 instalou-se mais uma, também em Castilla y León (Tabela 3), tendo-se simultaneamente arrancado e voltado a plantar parte de um dos ensaios instalados no ano anterior devido a uma incompatibilidade entretanto verificada entre o desenho utilizado e a variabilidade ambiental do terreno. Neste ensaio estão representadas um total de 16 proveniências espanholas, cobrindo toda a área de distribuição da espécie neste país e ainda cinco proveniências alemãs. O delineamento experimental utilizado foi idêntico ao anteriormente descrito para o ensaio de *P. pinaster* (Agúndez et al. 1994). No presente estudo utilizaram-se as 12 proveniências que se encontram representadas nestes cinco locais, todas elas espanholas, (Tabela 4, Figura 2). Utilizaram-se dados obtidos 8 anos após a plantação (i.e. em anos distintos consoante o sitio).

O ensaio de *Pinus halepensis* foi instalado em quatro locais de Madrid, Saragoça e Valência. Nele estão representadas 56 proveniências, 42 das quais correspondem a populações espanholas de origem natural, três são plantações situadas em Valladolid e de origem desconhecida, uma corresponde a um lote comercial de semente da região de proveniência *Levante Interior* (Gil et al. 1991), quatro são gregas, três italianas, duas tunisinas e uma francesa (Tabela 5). Em cada local utilizou-se um delineamento experimental em filas e colunas, com quatro blocos e parcelas de quatro plantas por proveniência e bloco, dispostas em linha. Neste estudo utilizaram-se dados obtidos seis anos após a plantação e referentes a todas as proveniências ensaiadas, excepto uma das plantações de origem desconhecida que não está plantada num deles (Tabela 6, Figura 3).

Utilizou-se como variável de estudo a soma da altura de todas as plantas vivas de cada unidade experimental (HS). Esta variável de síntese permite ter em conta simultaneamente duas das componentes fundamentais da adaptabilidade das espécies ao meio, a sobrevivência e o crescimento, sem ter que recorrer a métodos multivariados. Além disso tem a vantagem de ser uma variável quantitativa, que demonstrou ter uma distribuição normal em todos os casos considerados, evitando-se assim ter que recorrer a transformações, sempre necessárias na análise da sobrevivência quando avaliada em percentagem. O efeito da proveniência (G), do local (E) e da interacção entre a proveniência e o local (GxE) sobre HS estudou-se com recurso à metodologia AMMI. Neste caso ajustou-se o seguinte modelo, considerando fixos tanto o efeito da proveniência como do local:

$$Y_{ij} = \mu + g_i + e_j + b_l(e_j) + \sum_{k=1}^n \lambda_k \gamma_{ik} \alpha_{jk} + \rho_{ij} + \varepsilon_{ij}$$

em que: Y_{ij} é a média da proveniência i no local j ; μ é a média geral; g_i e e_j são as médias da i -ésima proveniência e do j -ésimo local, respectivamente; $b_l(e_j)$ é o l -ésimo bloco dentro do local j ; λ_k é o k -ésimo valor próprio da matriz de GxE; γ_{ik} e α_{jk} são os k -ésimos valores próprios correspondentes à i -ésima proveniência e ao j -ésimo local, respectivamente; ρ_{ij} é o resíduo da interação GxE, n é o número de componentes principais incluídas no modelo e ε_{ij} é o resíduo experimental. Esta análise foi feita com *software* SAS (SAS 1989), usando *proc* GLM com soma de quadrados do tipo IV para estimar os efeitos principais e a interação GxE e *proc* IML para obter os scores de cada proveniência e de cada local (Vargas and Crossa 2000). O número de componentes principais (n) estatisticamente significativas do modelo AMMI foi determinado através do teste F de Gollob (Gollob 1968). Adicionalmente, os scores de cada proveniência e de cada local nas duas primeiras componentes principais representaram-se num *biplot* um tipo de gráfico que permite visualizar simultaneamente num plano bi-dimensional as filas e as comunas de uma matriz de dados, neste caso a matriz GxE (Gabriel 1971). A partir desta representação podem-se extrair conclusões sobre a estabilidade das proveniências ensaiadas. As proveniências representadas por pontos próximos da origem dos eixos são as mais estáveis, apresentando desempenhos semelhantes em todos os locais de ensaio. Pelo contrário, as proveniências localizadas a maior distância da origem são mais plásticas. Neste caso, quanto menor for o ângulo formado pelas linhas que unem o ponto que representa uma proveniência e a origem, por um lado e o ponto que representa um local de ensaio e a origem, por outro, melhor é a resposta dessa proveniência nesse local (Annicchiarico 2002).

Resultados e Discussão

As análises de variância demonstraram a existência de efeitos significativos da proveniência, do local e da interação nas três espécies estudadas (Tabela 7). No entanto, o efeito do local foi, em qualquer dos casos, o mais importante, representando 46 % da variação total encontrada em *Pinus pinaster*, 47 % em *P. sylvestris* e 77 % em *P. halepensis*. A interação proveniência x local foi altamente significativa em *P. pinaster* ($p < 0.0001$) e mais baixa, embora significativa, em *P. sylvestris* ($p = 0.025$) e *P. halepensis* ($p = 0.002$). No entanto, o modelo AMMI permitiu explicar uma parte significativa desta interação nos três casos. Em *P. pinaster*, o teste de Gollob (Gollob 1968) detectou duas componentes principais significativas (para um máximo possível de quatro, correspondendo ao modelo saturado), que explicaram um total de 78.3 % da soma de quadrados da interação ($p < 0.0001$ e $p = 0.014$, respectivamente). Em *P. sylvestris* detectou-se um igual número de eixos significativos, mas que no seu conjunto explicaram uma percentagem muito superior da soma de quadrados da interação (92 %, $p = 0.003$ e $p = 0.008$, respectivamente). Em *P. halepensis* só a primeira componente principal foi significativa, no entanto convém notar que, como neste caso os dados provêm de apenas quatro locais, o modelo saturado corresponderia apenas a três ACPs. De qualquer forma, a percentagem da soma de quadrados explicada pelo modelo AMMI foi, neste caso, bastante baixa, 57.5 % ($p < 0.001$).

Entre as proveniências de *P. pinaster* destacam pela elevada plasticidade detectada dois grandes grupos e ainda duas proveniências isoladas (Figura 4a). O primeiro grupo (A) é constituído exclusivamente por proveniências de origem atlântica, e nele estão incluídas todas as proveniências galegas e a de Leiria. No mesmo quadrante do *biplot* mas muito mais afastada da origem encontra-se, isolada, a proveniência 25 (Entrino, Orense), também de origem Atlântica. Estas proveniências estão associadas ao local ACE, ao

qual corresponde a maior altura média entre os locais do ensaio. Isto indica que estas são as proveniências com maior capacidade de reposta quando as condições do meio são favoráveis, que se traduz em sobrevivências mais altas e maiores crescimentos. Estes resultados concordam com outros estudos sobre a mesma espécie, que atribuem às proveniências do grupo atlântico grande potencial de crescimento sempre que a disponibilidade hídrica e/ou as baixas temperaturas não sejam limitantes, associada a uma grande plasticidade (Hopkins and Butcher 1993; Fernández et al. 2000; Chambel et al. 2004). Cabe ainda referir que a única proveniência de origem atlântica que não está dentro deste conjunto, a 51 (Landes) foi obtida a partir de semente recolhida num plantação antiga feita no interior da Península Ibérica, possivelmente sujeita a contaminação polínica, o que pode ter influenciado a resposta observada. Por outro lado, o grupo D, também com elevados níveis de plasticidade fenotípica, é constituído pelas duas proveniências marroquinas, uma da Córsega e uma de Valência (Chelva), claramente associadas ao local ESP, o mais frio e seco dos estudados. A elevada resistência ao stress hídrico das proveniências marroquinas tinha sido demonstrado anteriormente (Nguyen and Lamant 1989), no entanto, contrariamente aos resultados obtidos no presente estudo, estas proveniências tinham demonstrado grande estabilidade na maioria dos trabalhos publicados anteriormente (Guyon and Kremer 1982; Harfouche 2000).

No que respeita às proveniências de *Pinus sylvestris*, a característica que mais se destaca, relativamente às outras duas espécies, é a grande dispersão que se observa no *biplot* (Figura 4b), mesmo tendo em conta que o número de proveniências ensaiadas é muito menor neste caso. Distinguem-se claramente três grupos, o Grupo A composto por proveniências das zonas mais favoráveis para a espécie, compreendendo o norte do Sistema Central e os Pireneus, associadas ao melhor dos locais de ensaio, ARA; o grupo B formado por proveniências do Sistema Ibérico e das serras Penibéticas, associadas ao local Baza (P21BAZ), tendo todas estas zonas em comum o facto de os solos serem de origem calcária e o grupo C, formado pelos dois locais MAN e CUR e a proveniência 1 (Puebla de Lillo), que do ponto de vista geográfico correspondem à mesma região. Cabe ainda destacar que as proveniências 101 e 102, também muito próximas geograficamente apresentam comportamentos extremamente diferentes e uma associação muito menor com o local de ensaio que representa a mesma região, NAV.

Em *Pinus halepensis*, ao contrário do que se verificou nas outras duas espécies, as proveniências formam um grupo bastante compacto à volta da origem, destacando-se apenas a proveniência 111 (Benicasin, Castellón), associada aos locais de mais baixa produtividade, VED e ADE (Figura 4c). Pode apreciar-se também uma certa associação entre as proveniências gregas (211, 212 e 213) e os locais mais favoráveis, CUC e ARG, assim como uma ligeira tendência para uma maior plasticidade destas proveniências, que confirmaria os resultados obtidos em ambiente controlado com a proveniência 211, Euboia (Chambel et al. 2004).

Agradecimentos

Este trabajo foi financiado pela Dirección General de la Biodiversidad (Ministerio de Medio Ambiente), através do projecto de colaboração com o INIA CC03-048.

Referências

- Agúndez D, Alía R, Stephan R, Gil L, Pardos JA (1994) Ensayo de procedencias españolas y alemanas de *Pinus sylvestris* L.: comportamiento en vivero y supervivencia en monte. *Ecología* 8: 245-257.
- 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* Aiton. DGCONA, Madrid.
- Annicchiarico P (2002) Genotype x Environment Interactions - Challenges and Opportunities for Plant Breeding and Cultivar Recommendations. FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION OF THE UNITED NATIONS, Rome.
- Bradshaw AD (1965) Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics* 13: 115-155.
- Catalan G, Gil P, Galera R, Martín S, Agúndez D, Alía R (1991) Las regiones de procedencia de *Pinus sylvestris* L. y *Pinus nigra* Arn subsp. *salzmannii* (Dunal) Franco en España. ICONA, Madrid.
- Chambel MR, Alía R, Climent J (2004) Intra-specific variation of phenotypic plasticity for biomass allocation in Mediterranean pines. In: Arianoutsou M & Papanastasis VP 10th Medecos. Millpress, Rotterdam. Rhodes, Greece, pp: 14.
- Fernández M, Gil L, Pardos JA (2000) Effects of water supply on gas exchange in *Pinus pinaster* Ait. provenances during their first growing season. *Annales of Forest Science* 57.
- Gabriel KR (1971) The biplot-graphical display of matrices with applications to principal components analysis. *Biometrika* 58: 453-467.
- Gauch HG (1988) Model selection and validation for yield trials with interaction. *Biometrics* 44: 705-715.
- Gil L, Diaz-Fernandez P, Jiménez P, Roldan M, Alía R, Agúndez D, Miguel J, Martín S, Tuero M (1991) Las regiones de procedencia de *Pinus halepensis* Mill. en España. ICONA, Madrid.
- Gollob HF (1968) A statistical model which combines features of factor analytic and analysis of variance techniques. *Psychometrika* 33: 73-115.
- Guyon JP, 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.). *Canadian Journal of Forest Research* 12: 936-946.
- Harfouche A (2000) A non-parametric data analysis for studying genotype x environment interaction effects in maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.). *Forest Genetics* 7: 253-263.
- Hopkins ER, Butcher TB (1993) Provenance comparisons of *Pinus pinaster* Ait. in Western Australia.
- 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.

- Pigliucci M, Diiorio P, Schlichting CD (1997) Phenotypic plasticity of growth trajectories in two species of *Lobelia* in response to nutrient availability. *Journal of Ecology* 85: 265-276.
- Pigliucci M, Pollard H, Cruzan MB (2003) Comparative Studies of Evolutionary Responses to Light Environments in *Arabidopsis*. *American Naturalist* 161: 68-82.
- SAS. 1989. SAS/STAT user's Guide, Version 6. Cary, NC: SAS Institute Inc.
- Scheiner SM (1993) Genetics and evolution of phenotypic plasticity. *Annual Review of Ecology & Systematics* 24: 35-68.
- Schlichting CD (1986) The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annual Review of Ecology & Systematics* 17: 667-693.
- Schlichting CD, Pigliucci M (1998) Phenotypic evolution - A reaction norm perspective. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Schmitt J, Stinchcombe JR, Heschel MS, Huber H (2003) The adaptive evolution of plasticity: phytochrome-mediated shade avoidance responses. *Integrative & Comparative Biology* 43: 459-469.
- Sultan SE (2000) Phenotypic plasticity for plant development, function, and life-history. *Trends in Plant Science* 5: 537-542.
- Vargas M, Crossa J (2000) The AMMI analysis and the graph of the Biplot in SAS. CIMMYT, Int., México.
- Wells C, Pigliucci M (2000) Adaptive phenotypic plasticity: the case of heterophylly in aquatic plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution & Systematics* 3/1: 1-18.
- Wu HX, Ying CC (2001) Variation on reaction norm in lodgepole pine natural populations. *Theoretical & Applied Genetics* 103: 331 - 345.
- Zobel RW, Wright MJ, Gauch HG (1988) Statistical analysis of a yield trial. *Agronomy Journal* 80: 388-393.

Tabela 1: Localização dos locais do ensaio de *Pinus pinaster* (P26CAT)

Código	Local de ensaio	Longitude	Latitude	Altitude (m)
P26ACE	Acebo	6° 41' 45'' W	40° 10' 40'' N	500
P26CAB	Cabañeros	4° 23' 50'' W	39° 22' 48'' N	1045
P26ESP	Espinoso del Rey	4° 49' 10'' W	39° 36' 00'' N	830
P26MIR	Casas de Miravete	5° 42' 93'' W	39° 42' 29'' N	655
P26RIO	Riofrío	4° 30' 05'' W	39° 05' 45'' N	775

Tabela 2: Localização e características climáticas das proveniências de *Pinus pinaster*

Cód.	Proveniência	Região de Proveniência (Alía et al. 1996)	Alt. (m)	Long.	Lat.	T (°C)	P (mm)
1	Paterna del Madera	Sierras de Segura-Alcaraz	1180	1° 20' E	38° 36' N	12.3	785
2	Yeste	Sierras de Segura-Alcaraz	1100	1° 21' E	38° 22' N	12.9	711
3	Arenas de San Pedro	Sierra de Gredos	750	1° 25' W	40° 12' N	12.2	1187
4	Arévalo	Meseta Castellana	830	4° 41' W	40° 57' N	11.3	409
5	Oña	Sierra de Oña	700	0° 14' W	42° 44' N	10.8	685
6	Villanueva de Gumiel	Meseta Castellana	870	3° 37' W	41° 43' N	10.9	495
9	Carballo	Noroeste Litoral	150	5° 01' W	43° 10' N	13.7	1117
10	Boniches	Serranía de Cuenca	1120	1° 38' W	39° 58' N	10.8	663
11	Boniches	Serranía de Cuenca	1120	1° 38' W	39° 58' N	10.8	663
12	Poyatos	Serranía de Cuenca	1400	2° 04' W	40° 27' N	11.8	654
15	Almodóvar del Pinar	Serranía de Cuenca	900	1° 46' W	39° 41' N	12.2	651
16	Albuñuelas	S ^a de Almirajara-Nevada	1280	0° 01' W	36° 53' N	14.4	600
17	Solanillos del Extremo	Páramos de Molina	1215	1° 36' W	40° 51' N	11.4	585
18	Almonaster	--	520	3° 08' W	37° 50' N	----	----
19	Orcera	Sierras de Segura-Alcaraz	1070	1° 03' W	38° 20' N	13.7	823
20	Cazorla	Sierras de Segura-Alcaraz	820	0° 45' W	37° 59' N	14	985
21	Tabuyo del Monte	Sierra del Teleno	900	2° 31' W	42° 18' N	9.7	752
22	Ribadeo	Noroeste Litoral	180	3° 28' W	43° 27' N	13.1	1054
23	Competa	S ^a de Almirajara-Nevada	900	0° 13' W	36° 51' N	15.7	544
24	Pravia	Noroeste Litoral	190	2° 31' W	43° 33' N	13.2	1218
25	Entrimo	Noroeste Interior	600	8° 07' W	41° 55' N	10.5	1811
26	Carballino	Noroeste Interior	470	8° 02' W	42° 26' N	12.8	1366
27	Cambados	Noroeste Litoral	60	8° 46' W	42° 31' N	14.8	1303
28	Puentearreas	Noroeste Litoral	100	8° 31' W	42° 07' N	14.5	1435
29	Moraleja	Meseta Castellana	800	4° 31' W	41° 06' N	11.4	474
30	Turégano	Meseta Castellana	925	4° 01' W	41° 12' N	9.9	581
31	Coca	Meseta Castellana	810	4° 29' W	41° 14' N	11.4	474
32	S. Leonardo de Yagüe	Montaña de Soria-Burgos	1200	0° 37' E	41° 52' N	8.7	641
33	Bayubas	Meseta Castellana	910	0° 51' E	41° 30' N	10.8	552
34	Rubielos de Mora	Maestrazgo	800	0° 39' W	40° 10' N	12.7	495
35	Cortes de Payas	Levante	800	0° 55' W	39° 10' N	15.5	493
36	Chelva	Serranía de Cuenca	790	1° 06' W	39° 40' N	13.9	494
38	Traspinedo	Meseta Castellana	730	4° 27' W	41° 35' N	11.5	513
39	Ataquines	Meseta Castellana	800	4° 43' W	41° 11' N	11.5	448
41	Pisa (IT)	Itália	----	10° 23' E	43° 43' N	----	----
43	Córcega (FR)	França	----	9° 00' E	42° 00' N	----	----
44	Córcega (FR)	França	----	9° 09' E	42° 01' N	----	----
45	Tamjout (MR)	Marrocos	----	4° 02' W	33° 52' N	----	----
46	Ibel Tassali (MR)	Marrocos	----	6° 53' W	31° 26' N	----	----
47	Leiria (PT)	Portugal	60	8° 55' W	39° 45' N	14.2	910
49	Caravaca de la Cruz	Moratalla	1100	1° 59' W	38° 08' N	13.6	510
51	Landes (FR) ⁽¹⁾	França	----	----	----	----	----
52	Córcega (FR) ⁽¹⁾	França	----	----	----	----	----

⁽¹⁾ Semente recolhida em plantações feitas em Espanha

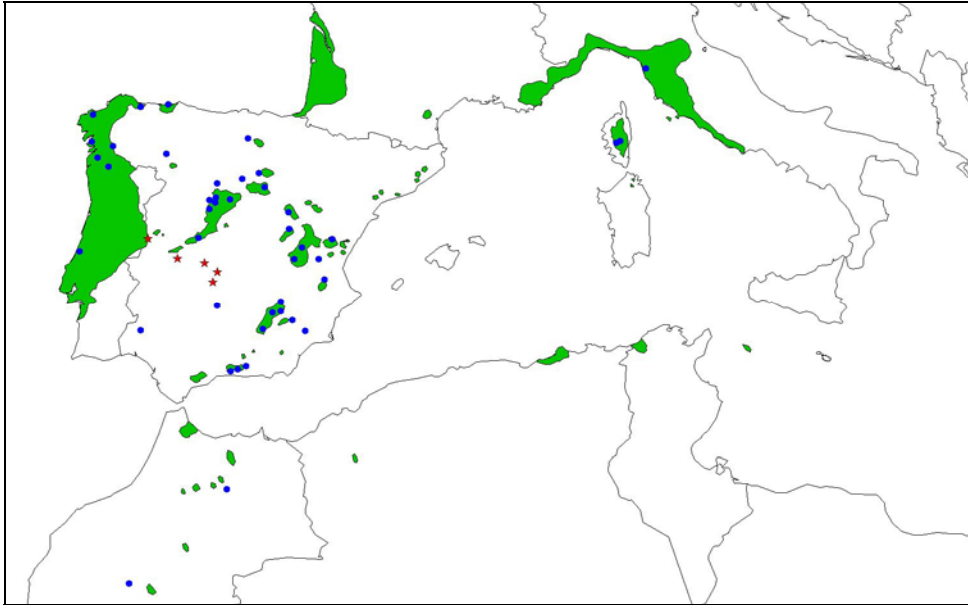


Figura 1: Distribuição natural de *Pinus pinaster* com a localização das proveniências e dos locais de ensaio

Tabela 3: Localização dos locais do ensaio de *Pinus sylvestris* (P21AGU)

Código	Local de ensaio	Longitude	Latitude	Altitude (m)
P21ARA	Aragües	0° 37' 50'' W	42° 44' 40'' N	1370
P21BAZ	Baza	2° 56' 40'' W	37° 21' 30'' N	1850
P21CUR	Curueño	5° 21' 20'' W	42° 46' 30'' N	1150
P21MAN	Manzanal	6° 09' 20'' W	42° 29' 50'' N	1350
P21NAV	Navafria	3° 49' 00'' W	41° 02' 50'' N	1600

Tabela 4: Localização e características climáticas das proveniências de *Pinus sylvestris*

Cód.	Proveniência	Região de Proveniência (Catalan et al. 1991)	Alt. (m)	Long.	Lat.	Temp (°C)	N
1	Puebla de Lillo	Alto Valle del Porma	1550	5°15' W	43°04' N	7.5	1783
2	San Zadornil	Alto Ebro	1000	3°11' W	42°50' N	9.0	758
5	Borau	Pirineo montano húmedo Aragonés	1550	0°35' W	42°42' N	6.2	1761
7	Pobla de Lillet	Prepirineo Catalán	1100	1°58' E	42°14' N	16.8	957
9.1	Galve de Sorbe	Sierra de Ayllón	1400	3°07' W	41°15' N	7.1	809
9.2	Campisabalos	Sierra de Ayllón	1400	3°12' W	41°13' N	7.1	809
10.1	Valsaín	Sierra de Guadarrama	1550	4°01' W	40°49' N	6.4	1170
10.2	Navafria	Sierra de Guadarrama	1600	4°10' W	41°00' N	7.3	990
14	Gúdar	Sierra de Gúdar	1700	0°41' W	40°25' N	7.0	492
15.1	Castell de Cabrés	Sierras de Tortosa y Beceite	1150	0°03' E	40°45' N	7.5	854
15.2	La Cenia	Sierras de Tortosa y Beceite	1100	0°12' E	40°45' N	7.5	854
17	Baza	Sierras Penibéticas	2050	2°51' W	37°22' N	19.6	512

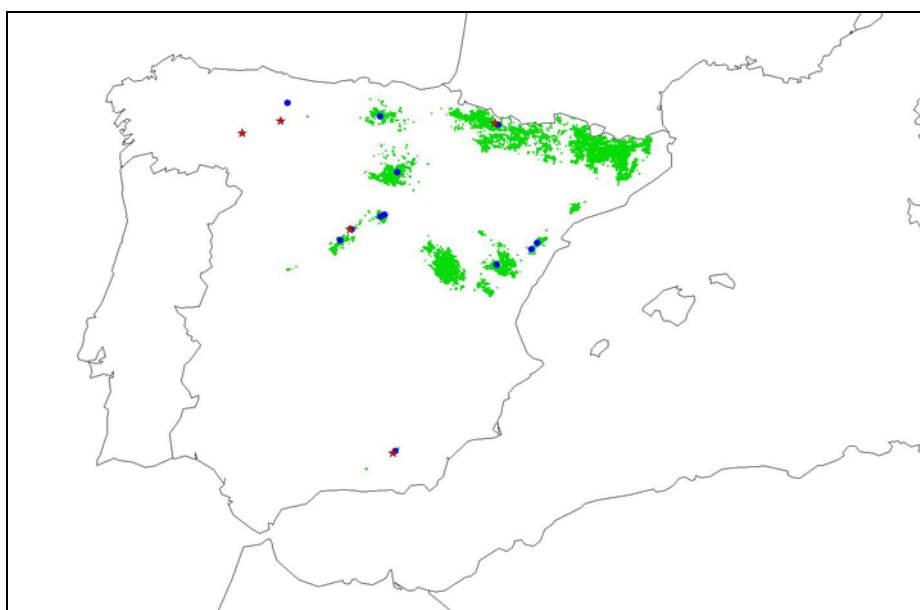


Figura 2: Distribuição natural de *Pinus sylvestris* com a localização das proveniências e dos locais de ensaio

Tabela 5: Localização dos locais do ensaio de *Pinus halepensis* (P24CAN)

Código	Local de ensaio	Longitude	Latitude	Altitude (m)
P24ADE	Ademuz	1° 18' 08'' W	40° 01' 58'' N	618
P24ARG	Arganda	3° 26' 07'' W	40° 18' 22'' N	850
P24 CUC	Cucalón	0° 34' 22'' W	39° 49' 29'' N	600
P21VED	Vedado	0° 38' 46'' W	41° 52' 31'' N	300

Tabela 6: Localização e características climáticas das proveniências de *Pinus halepensis*

Cód.	Proveniência	Região de Proveniência (Gil et al. 1991)	Alt. (m)	Long.	Lat.	Temp. (°C)	Prec. (mm)
11	Cabanellas	Alta Cataluña	210	2° 47' E	42° 14' N	19.4	842
21	Tivissa	Caraluña Litoral	400	0° 45' E	41° 03' N	20.0	596
31	S. Salvador Guardiola	Caraluña Interior	420	1° 45' E	41° 40' N	19.9	593
61	Zuera	Monegros-Depresión del Ebro	575	0° 55' W	41° 55' N	20.1	412
82	Valdeconcha	Alcarria	800	2° 53' W	40° 36' N	18.7	544
83	Alcantud	Alcarria	950	2° 19' W	40° 34' N	18.3	758
84	Colmenar de Oreja	Alcarria	750	3° 20' W	40° 05' N	10.9	480
91	Cirat	Maestrazgo-Los Serramos	500	0° 28' W	40° 03' N	19.4	507
92	Tuéjar	Maestrazgo-Los Serramos	600	1° 09' W	39° 49' N	19.9	511
93	Enguidanos	Maestrazgo-Los Serramos	890	1° 34' W	39° 40' N	19.6	500
101	Tibi	Levante Interior	1010	0° 38' W	38° 31' N	21.6	363
102	Altura	Levante Interior	575	0° 36' W	39° 47' N	20.8	473
103	Villa de Ves	Levante Interior	850	1° 14' W	39° 10' N	20.6	463
104	Jarafuel	Levante Interior	620	1° 00' W	39° 09' N	20.9	457
105	Bicorp	Levante Interior	650	0° 51' W	39° 06' N	21.3	493
109	Semilla Comercial	Levante Interior	----	----	----	----	----
111	Benicasim	Litoral Levantino	430	0° 01' E	40° 04' N	20.9	541
112	Gilet	Litoral Levantino	190	0° 20' W	39° 40' N	20.5	716
131	Villajoyosa	Sudeste	70	0° 18' W	38° 29' N	22.4	322
141	Ricote	Bética Septentrional	780	1° 25' W	38° 08' N	21.9	358
142	Monovar	Bética Septentrional	700	0° 57' W	38° 23' N	22.0	323
143	Monovar	Bética Septentrional	800	0° 55' W	38° 23' N	22.2	320
144	Paterna	Bética Septentrional	1000	2° 16' W	38° 37' N	17.1	737
145	Abaran	Bética Septentrional	600	1° 16' W	38° 16' N	22.7	737
151	Quentar	Bética Meridional	1250	3° 24' W	37° 13' N	18.4	813
152	Benamaurel	Bética Meridional	920	2° 44' W	37° 42' N	20.8	342
153	Velez Blanco	Bética Meridional	750	2° 00' W	37° 47' N	19.8	404
154	Santiago de la Espada	Bética Meridional	680	2° 28' W	38° 13' N	18.2	770
156	Lorca	Bética Meridional	700	1° 56' W	37° 44' N	20.8	370
157	Alhama de Murcia	Bética Meridional	870	1° 33' W	37° 51' N	20.7	434
158	Quesada	Bética Meridional	750	3° 09' W	37° 44' N	20.9	437
171	Lentegi	Sur	650	3° 40' W	36° 49' N	21.4	658
172	Carratraca	Sur	650	4° 50' W	36° 50' N	20.4	567
173	Frigiliana	Sur	570	3° 55' W	36° 49' N	21.3	561
182	Palma de Mallorca	Mallorca-Menorca	30	2° 56' E	39° 08' N	16.0	380
183	Ses Salines	Mallorca-Menorca	10	3° 02' E	39° 17' N	16.0	416
184	Alcudia	Mallorca-Menorca	100	3° 10' E	39° 52' N	16.3	919
185	Son Marti/Calviá	Mallorca-Menorca	300	2° 29' E	39° 35' N	17.2	406
186	Alcotx	Mallorca-Menorca	100	4° 10' E	39° 58' N	16.7	620
187	Atalix	Mallorca-Menorca	50	4° 03' E	39° 54' N	16.7	620

191	Cala d'hort	Pitiusas	100	1° 14' E	38° 53' N	17.5	383
192	Ses Salines	Pitiusas	10	1° 27' E	38° 50' N	17.5	383
193	Ses Salandres	Pitiusas	200	1° 19' E	39° 02' N	17.5	383
201	Valbuena de Duero	----	----	4° 17' W	41° 39' N	----	----
203	Villavieja de Tordesilla	----	----	4° 55' W	41° 36' N	----	----
211	Euboia	Grécia	30	23° 30' E	38° 59' N	----	----
212	Amfilohia	Grécia	35	21° 17' E	38° 53' N	----	----
213	Tatoi-attica	Grécia	35	23° 27' E	38° 27' N	----	----
214	Kassandra	Grécia	40	23° 02' E	40° 02' N	----	----
221	Gemenos	França	150	5° 40' E	43° 25' N	----	----
231	Litorale Tarantino	Itália	8	4° 26' E	40° 28' N	----	----
232	Gargano Monte Pucci	Itália	125	3° 33' E	41° 56' N	----	----
233	Gargano Marzini	Itália	225	3° 31' E	41° 56' N	----	----
241	Thala	Tunísia	150	8° 39' E	35° 34' N	----	----
242	Tabarka	Tunísia	25	8° 39' E	36° 56' N	----	----

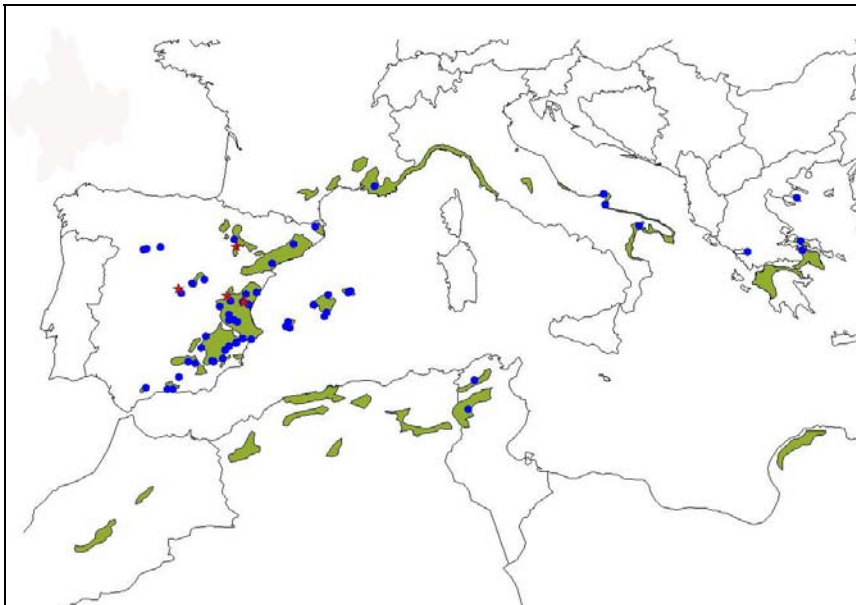


Figura 3: Distribuição natural de *Pinus halepensis* com a localização das proveniências e dos locais de ensaio

Tabela 7: Análises AMMI para a soma de alturas aos 18 anos para *Pinus pinaster*, aos 8 para *P. sylvestris* e aos 6 para *P. halepensis*

Fonte de variação	g.l.	SQ	QM	F	Pr > F
<i>Pinus pinaster</i>					
Proveniência	43	807461799	18778181	3.92	<.0001
Local	4	4748247487	1187061872	247.70	<.0001
Bloco (Local)	15	367842130	24522809	5.12	<.0001
Proveniência*Local	172	1432415978	8328000	1.74	<.0001
PCA1	46	946319711.7	20572167.7	4.29	0.0000
PCA2	44	329026661.5	7477878.7	1.56	0.0136
PCA3	42	205696649.6	4897539.3	1.02	0.4357
PCA4	40	148517110.7	3712927.8	0.77	0.8403
Erro	605	2899365828	4792340		
<i>Pinus sylvestris</i>					
Proveniência	11	13748184.6	1249835.0	5.94	<.0001
Local	4	75298272.0	18824568.0	89.51	<.0001
Bloco (Local)	15	22386349.1	1492423.3	7.10	<.0001
Proveniência*Local	44	14402871.9	327338.0	1.56	0.0249
PCA1	14	7323024.3	523073.2	2.49	0.0032
PCA2	12	5933339.9	494445.0	2.35	0.0082
PCA3	10	945438.0	94543.8	0.45	0.9196
PCA4	8	201069.8	25133.7	0.12	0.9984
Erro	165	34699032.4	210297.2		
<i>Pinus halepensis</i>					
Proveniência	54	4054299.0	75079.6	2.22	<.0001
Local	3	115048692.3	38349564.1	1136.44	<.0001
Bloco (Local)	12	980158.3	81679.9	2.42	0.0045
Proveniência*Local	162	7731226.8	47723.6	1.41	0.0019
PCA1	56	4500169.6	80360.2	2.38	0.0000
PCA2	54	2354846.4	43608.3	1.29	0.0838
PCA3	52	967361.5	18603.1	0.55	0.9957
Erro	631	21293343.2	33745.4		

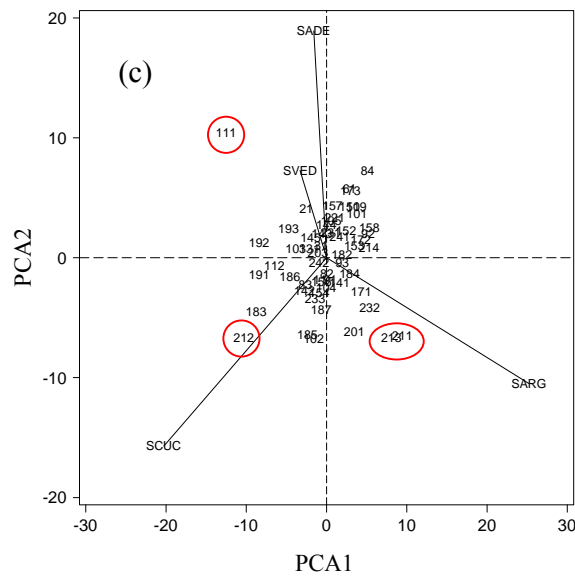
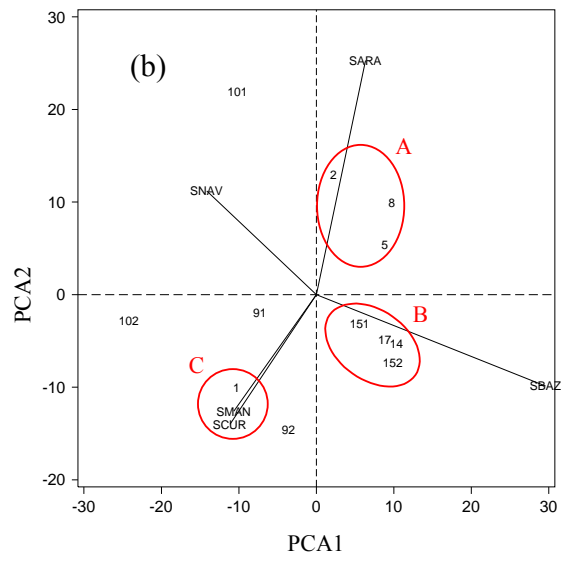
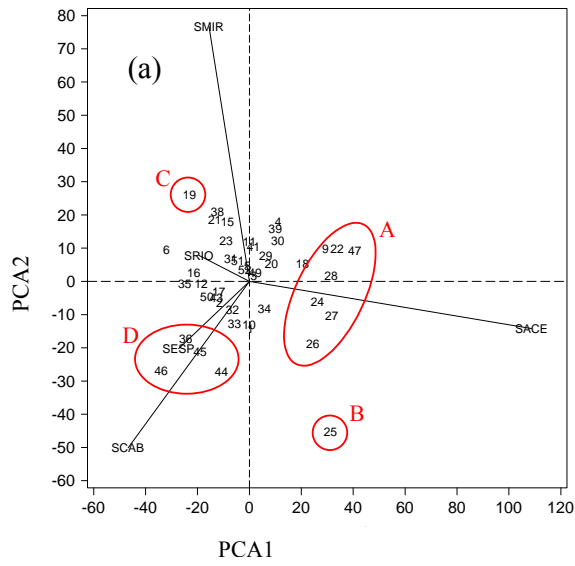


Figura 4: *Biplots* para as duas primeiras componentes principais ajustadas pelo modelo AMMI para *Pinus pinaster* (a), *P. sylvestris* (b) e *P. halepensis* (c).