

El pino canario (*Pinus canariensis*), una especie singular

J. Climent¹, R. López², S. González³, L. Gil⁴

(1) CIFOR-INIA. Carretera de La Coruña. Km 7,5. 28040 Madrid.

(2) Unidad de Anatomía, Fisiología y Genética Forestal. ETSI de Montes (UPM). Ciudad Universitaria. 28040 Madrid.

(3) CIFOR-INIA. Carretera de La Coruña. Km 7,5. 28040 Madrid.

(4) Unidad de Anatomía, Fisiología y Genética, ETSI de Montes, Ciudad Universitaria s/n, 28040 Madrid, España - Centro de Investigación Forestal (CIFOR), INIA, Ctra. de la Coruña km 7.5, 28040 Madrid, España.

➤ Recibido el 25 de mayo de 2006, aceptado el 2 de noviembre de 2006.

El pino canario (*Pinus canariensis*), una especie singular. El pino canario (*Pinus canariensis* Chr. Sm. Ex DC in Buch), además de ser la principal especie forestal del Archipiélago y uno de sus endemismos botánicos más notables, es un interesante modelo de adaptación. Considerado un fósil viviente, representa un tipo ancestral de pino que se diversificó en las actuales especies mediterráneas. Este artículo revisa e interpreta un conjunto de resultados obtenidos a lo largo de trece años de estudio sobre la especie por parte del equipo investigador de la ETSI de Montes (UPM) y CIFOR-INIA, con el objetivo de contribuir al conocimiento de la estrategia vital de la especie y sus capacidades adaptativas con vistas al uso y conservación de sus recursos genéticos.

Palabras clave: Adaptación, Variabilidad Intraespecífica, Fuego, Sequía, Volcanismo, Islas Canarias.

The Canary Islands pine (*Pinus canariensis*), a singular species. The Canary Islands pine (*Pinus canariensis* Chr. Sm. Ex DC in Buch) is the main forest species of the Canary Archipelago, but also one of its more outstanding endemisms and an interesting model of plant adaptation. Considered a living fossil, it represents an ancestral pine type which diversified into actual Mediterranean pines. This paper revises and interprets the results obtained during thirteen years of studies by the research groups of the Forestry School (UPM) and CIFOR-INIA. Our aim is to contribute to the knowledge of the species' life strategy and its adaptive capacity, aiming to the use and conservation of its genetic resources.

Key words: Adaptation, Intraspecific Variability, Fire, Drought, Volcanism, Canary Islands

Introducción

El pino canario (*Pinus canariensis* Chr. Sm. Ex DC in Buch) no es sólo la principal especie forestal del Archipiélago y uno de sus endemismos botánicos más notables. Es, además, un modelo destacado de adaptación y evolución y uno de los miembros más originales del género *Pinus*. Varios autores consideran al pino canario como un fósil viviente, representante de un tipo ancestral de pino cuyos fósiles abundan alrededor del Mediterráneo (el Tethys del Terciario; Frankis, 1999), y su estrecha relación filogenética con todos los pinos mediterráneos genuinos (*Pinus pinaster*, *P. pinea*, *P. halepensis*, *P. brutia* y *P. heldreichii*) y el pino del Himalaya (*P. roxburghii*) está bien constatada (Gernandt *et al.*, 2005; Klaus, 1989; López *et al.*, 2002). La antigüedad de la especie, que autores como Klaus (Klaus, 1989) hacen remontar al Jurásico, puede estar también en el origen de sus afinidades morfológicas con especies del Centro y Norte de América, e incluso del Sureste Asiático (*P. merkusii*).

Como especie endémica, la conservación de los recursos genéticos del pino canario es responsabilidad de las instituciones públicas Canarias y Españolas. Pero este pino despierta también interés en otros países de clima de tipo Mediterráneo, tanto como especie forestal (en Marruecos, Israel y potencialmente en el SW de Australia, **Fig. 1**), ornamental (Mediterráneo Europeo, Estados costeros de EEUU) o por su carácter invasor (Sudáfrica; Richardson y Higgins, 1998).



Figura 1. Rodal de pino canario de 70 años cerca de Perth (SW de Australia). Foto de O. Donovan

En los últimos años hemos asistido a una creciente dedicación investigadora a esta especie, tanto por parte de grupos canarios como peninsulares e internacionales, por lo que esta joya forestal casi desconocida hasta hace poco, lo es cada vez menos. La intención de este artículo es recoger e interpretar los principales resultados obtenidos, a lo largo de trece años, por un equipo dirigido desde la Universidad Politécnica de Madrid con la colaboración de investigadores del CIFOR-INIA y gracias al apoyo público por parte de la Viceconsejería de Medio Ambiente del Gobierno de Canarias, los Cabildos de Tenerife y Gran Canaria y colateralmente por la antigua DGCONA (actual Dirección General para la Biodiversidad). Esta revisión no pretende ser exhaustiva, sino que se basa en los aspectos concretos que han constituido nuestra línea de investigación: la variación morfológica y la variabilidad genética intraespecífica, con alguna aportación en aspectos ecofisiológicos. Queremos pensar que la interpretación conjunta de estos resultados puede aportar algunas pautas útiles para el uso y conservación de la especie y, tal vez, arrojar alguna luz para resolver el rompecabezas que representa en términos evolutivos.

Fase juvenil: ahorrando para el futuro

El pino canario presenta unas características singulares en sus primeras fases de desarrollo: mientras que en la mayoría de los pinos el crecimiento fijo y las acículas adultas aparecen en el segundo año de vida o antes, el pino canario puede mantener el patrón de crecimiento juvenil (en términos vegetativos, no reproductivos) hasta los seis y más años; más tiempo cuanto más adversas son las condiciones del medio (Climent, *et al.*, 2006b). Este retraso ontogénico es muy evidente, incluso comparado con el de sus congéneres mediterráneos (Chambel *et al.*, *en prensa*; Klaus, 1989). La mayor parte de la mortalidad en esta etapa se produce en plantas vegetativamente juveniles, con cierta independencia de su edad cronológica, lo que indica que esta diferenciación ontogénica está íntimamente ligada al vigor de las plantas. Se ha constatado que las

acículas juveniles son más susceptibles a la pérdida de agua tras el cierre estomático (transpiración residual) debido a su menor esclerofilia (menor extensión y lignificación de tejidos protectores: hipodermis y epidermis y menor peso seco por unidad de área) (Climent, *et al.*, 2006b; Jimenez *et al.*, 2000). Sin embargo, entre regiones ecológicamente homogéneas se aprecia una clara relación positiva entre supervivencia y retraso ontogénico, de modo que las procedencias secas muestran más retraso ontogénico y mayor supervivencia en condiciones adversas. Hemos interpretado este aparente contrasentido como el reflejo del coste evolutivo de la elevada supervivencia en estado adulto (Climent, *et al.*, 2006b). En efecto, el pino canario dedica una parte importante de sus recursos en esta fase a la construcción de un potente sistema radical pivotante muy diferente del de sus congéneres de crecimiento rápido juvenil (como *P. halepensis* por citar una especie genéticamente próxima) (Climent, *et al.*, 2005). Esta raíz pivotante puede alcanzar más de 4 m de profundidad en ejemplares adultos (Fig. 2).

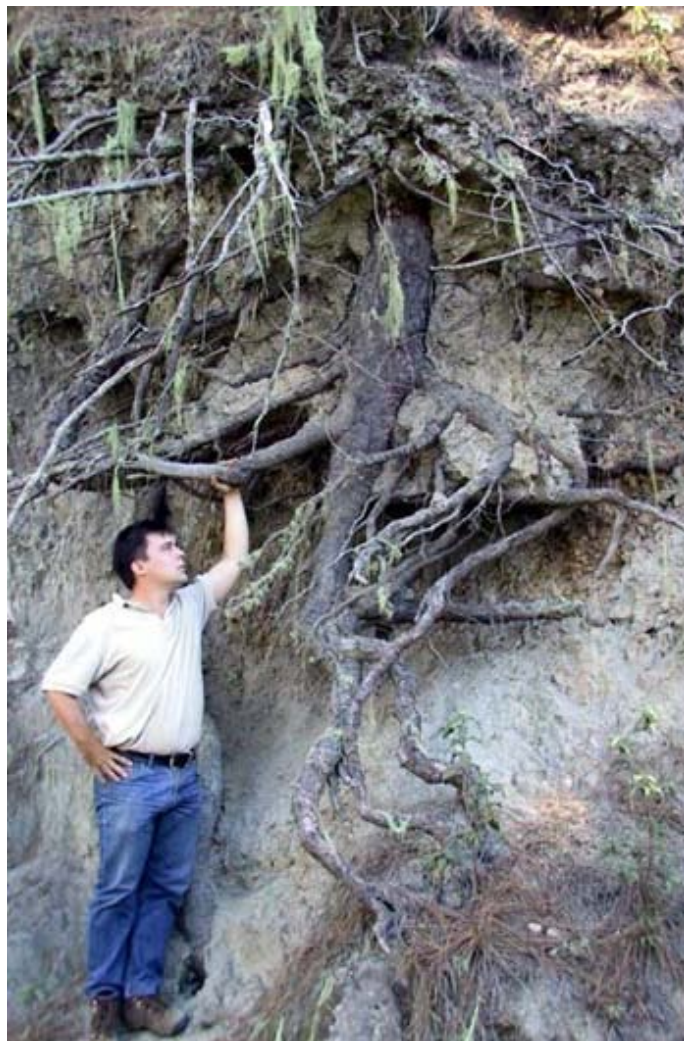


Figura 2. Raíz pivotante con más de 4 m de longitud de un pino canario de unos 40 años en el borde de una pista en La Orotava (Tenerife). Foto de J. Climent.

La adaptación a condiciones adversas incluye la asignación de más recursos en biomasa a la raíz pivotante y, como ocurre en muchas otras plantas, la formación de hojas más esclerófilas (Climent, *et al.*, 2005). No obstante, esta diferenciación anatómica es más evidente en acículas adultas y no parece general a todas las procedencias secas (Climent, *et al.*, 2002a). Si bien el pino canario muestra una elevada capacidad de tolerar el déficit de agua desde sus primeras etapas, esta habilidad se ve comprometida en condiciones de baja irradiancia; así, una combinación de sombra densa y estrés hídrico disminuye drásticamente el crecimiento y supervivencia juveniles (Climent, *et al.*, 2006a). Esta interacción, constatada en otras especies vegetales, puede explicar en parte las dificultades de regeneración que muestra esta especie bajo su propia cubierta, incluso en rodales con densidades aparentemente bajas.

Crecimiento adulto: formación de la tea y madurez reproductiva

Una vez alcanzada la madurez vegetativa, el crecimiento se basa sobre todo en una potente metida anual preformada en la yema, si bien este aspecto está aún poco estudiado. En cualquier caso, el crecimiento en altura del pino canario en esta fase (adulto en términos vegetativos pero inmaduro en términos reproductivos) es sorprendentemente rápido, incluso en condiciones de gran sequedad (Climent, *et al.*, 2004). Esta fase culmina al alcanzar la reproducción efectiva e iniciarse la formación del duramen resinoso característico de la especie, aproximadamente a partir de los 30 años (**Fig. 3**).

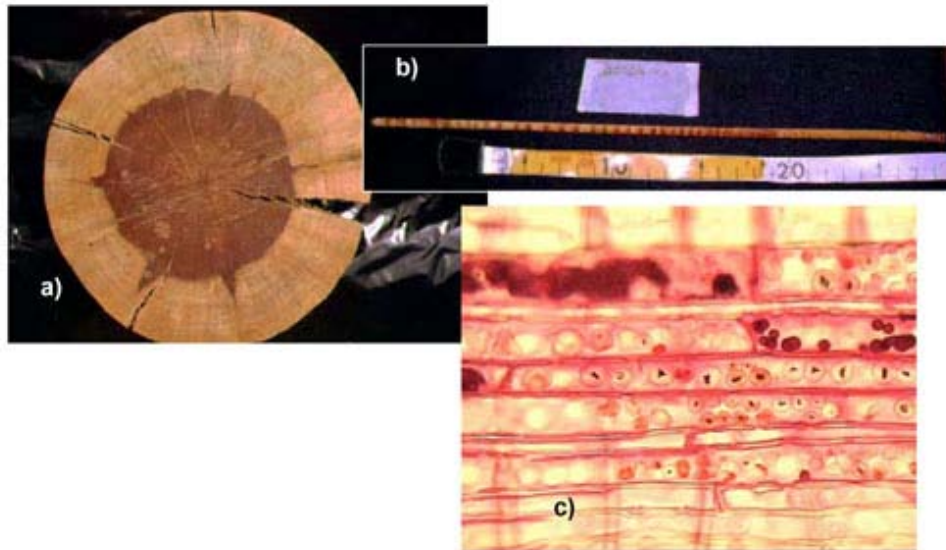


Figura 3. a) Rodaja de pino canario de 60 años con el duramen resinoso (tea) bien visible. b) Canutillo extraído con barrena Pressler correspondiendo a un ejemplar con 40 cm de diámetro de duramen a la altura del pecho. c) Gránulos de almidón acumulado en las células de parénquima de la madera. Fotos de J. Climent.

En la formación del duramen (la famosa tea omnipresente en la notable arquitectura histórica canaria), de altísima densidad ($>1 \text{ g/cm}^3$) y prácticamente inalterable, el pino dedica gran cantidad de recursos en forma de un amplio abanico de compuestos, sobre todo polifenoles y terpenos (Climent, *et al.*, 1998; Esteban *et al.*, 2005). Estos extractos del duramen se forman en la albura interna, la parte fisiológicamente activa del leño, a partir de grandes cantidades de almidón de reserva que, por tanto, no se dedican al crecimiento. Asumiendo que las plantas tienden a optimizar los recursos que dedican a almacenamiento, mantenimiento y crecimiento de forma que se maximice la eficacia reproductiva (Bloom *et al.*, 1985), este aparente despilfarro energético debe tener una razón adaptativa. De nuevo, este coste está probablemente dirigido a asegurar la supervivencia a ultranza de los ejemplares adultos. Si los *stocks* de almidón en la albura son algo así como la cuenta corriente del pino de cara al crecimiento, ya que se pueden movilizar en períodos desfavorables (p.ej. tras la defoliación por plagas o incendios), el duramen resinoso es su seguro de vida, capaz de evitar la pudrición del interior del tronco en los ejemplares añosos y reparar, extendiéndose de forma tentacular, la ocasionada por daños en la corteza (hecho nada infrecuente dada la naturaleza volcánica y la fisiografía abrupta de su hábitat) (Climent, *et al.*, 1993). En efecto, la longevidad de las especies arbóreas está directamente relacionada con la densidad de la madera y la imputrescibilidad del duramen (Ziegler, 1964).

Son los pinos canarios que más rápido crecen, sobre todo hasta los 25-30 años los que antes y más rápido forman el duramen (Climent, *et al.*, 2002b; Climent, *et al.*, 1993). Sin embargo, los ejemplares que viven en condiciones muy desfavorables pueden presentar un mayor porcentaje del tronco enteado, no por la abundancia de duramen sino por la escasez de albura. Por otra parte, la tea no forma un cono perfectamente concéntrico con el resto del tronco, sino que tiende a ensancharse a unos 4 m de altura), lo que parece deberse a una respuesta al estrés mecánico (flexión) ocasionada por el efecto del viento en copas altas (Climent *et al.*, 2003). Esta característica, en principio no adaptativa, es común a otras especies forestales. El volumen de duramen de un tronco de pino canario puede predecirse con bastante precisión a partir de su altura total, diámetro normal y espesor del duramen a la altura del pecho (*op.cit.*).



Figura 4. Piñas serótinas de tres cosechas consecutivas. Este banco aéreo de semillas se libera bruscamente durante los incendios, facilitando la regeneración posterior. Foto de J. Climent.

La reproducción sexual en el pino canario es claramente tardía dentro del género *Pinus*, y parece implicar un coste (en recursos o crecimiento) relativamente escaso hasta edades muy avanzadas. Esta escasa fecundidad se compensa por el banco aéreo creado por la acumulación de cosechas de piñas cerradas (serótinas), en grado variable para cada región ecológica (Fig. 4). Son las regiones más húmedas de su área, con mayor competencia de otras especies y mayor frecuencia de incendios intensos las que presentan una serotinidad más marcada (Climent *et al.*, 2004). Las piñas de esta especie presentan una morfología extraordinariamente variable, abarcando casi todas las formas de apófisis de los pinos mediterráneos actuales (incluyendo el pino del Himalaya). Este hecho es relevante, sobre todo si tenemos en cuenta que gran parte de los fósiles de pinos se han identificado basándose en la morfología de los conos (Gil *et al.*, 2002; Morla *et al.*, 2002). En las zonas secas, los conos femeninos tienden a ser más grandes y con apófisis más prominentes. En consecuencia, las semillas son generalmente mayores en las procedencias más secas, probablemente como adaptación a las condiciones adversas aumentando la probabilidad de supervivencia gracias al mayor contenido de reservas y el mayor desarrollo radical en los primeros estadios de las plántulas (Gil *et al.*, 2002). Las semillas del pino canario son las segundas más grandes entre los pinos mediterráneos, sólo superadas por las de *Pinus pinea*. Además, presentan la rara característica entre dentro del subgénero *Pinus* (*Diploxylon*) de que el ala es adnata, es decir, no se desprende del piñón.

La resistencia al fuego del pino canario: una estrategia biológica singular

La resistencia al fuego del pino canario ha sido objeto de muchos comentarios, pero sorprendentemente, escasos estudios científicos. La elevada capacidad de supervivencia de los ejemplares adultos de pino canario frente al fuego se basa, sobre todo, en el espesor de su corteza (generalmente entre 3 y 5 cm, hasta 18 cm o más en los ejemplares monumentales), de las más gruesas entre todas las especies del género. Este espesor varía también con las condiciones ecológicas; así, las procedencias húmedas presentan mayores espesores para igual diámetro, probablemente como adaptación a incendios más frecuentes e intensos por la mayor acumulación de biomasa (Climent *et al.*, 2004). Contrariando una idea muy divulgada (sobre todo en Canarias), el llamativo fenómeno del rebrote (Fig. 5) no es exclusivo del pino canario, sino que se da también en algunas otras especies de ambientes subtropicales de Méjico y EEUU (*Pinus leiophylla* y *P. echinata*), en el asiático *P. merkusii* y en *Pinus rigida*, especie típica de arenales costeros del este de EEUU. Las tres primeras especies presentan

notables afinidades morfológicas y ecológicas con el pino canario: gran porte, tronco recto, acículas largas y grandes espesores de corteza, en un hábitat volcánico y/o zonas poco productivas con régimen de lluvias estacional.



Figura 5. Brotes epicórmicos en un tronco cortado un año antes en Fuencaliente (La Palma). La gran acumulación de reservas en las células vivas de la madera y el mantenimiento de yemas durmientes hacen posible este fenómeno, que posibilita la supervivencia tras los incendios. Foto de J. Climent.

La talla colosal alcanzada por algunos ejemplares de pino canario está directamente relacionada con la estrategia de resistencia de los ejemplares añosos gracias al alejamiento de la copa del fuego, al aislamiento del *cambium* gracias a la corteza gruesa y a la capacidad de rebrote facilitada por la acumulación de carbohidratos de reserva y el mantenimiento de yemas durmientes (Climent *et al.*, 1998; Climent *et al.*, 2004). Esta estrategia es diametralmente opuesta (salvo por la presencia de piñas serótinas) a la del pino mediterráneo típicamente ligado al fuego, el pino carrasco (*Pinus halepensis*), cuyo éxito reproductivo se basa sobre todo en el crecimiento rápido juvenil, una reproducción ultra-precoz y abundante y un longevidad escasa, a la que contribuye la escasa o nula resistencia de los árboles adultos al fuego (Tapias *et al.*, 2004).

Diversidad y variación intra-específica

A pesar de las diferencias entre procedencias y regiones ecológicas en algunos caracteres de interés adaptativo (ontogenia, morfología, supervivencia, resistencia al incendio, etc.), el pino canario resulta notablemente homogéneo comparado con otras especies afines, sobre todo si tenemos en cuenta las extremas diferencias ecológicas dentro de su área natural (Climent *et al.*, 1996). En especial, el crecimiento parece no haber sido objeto de micro-evolución entre regiones ecológicas (R. López en

prep.). Por desgracia, carecemos aún de ensayos de progenies que aclaren si esta escasa diferenciación ecotípica se compensa con una alta variabilidad individual, tal como ocurre en la morfología de las piñas y los piñones (Gil *et al.*, 2002).



Figura 6. Panorámica de las cumbres de El Hierro y La Palma desde Tenerife (primer plano). El mantenimiento del ala de los piñones en el pino canario, a diferencia de otros pinos, podría explicar la facilidad para su dispersión por aire y mar. Sin embargo, estos mecanismos están aún por investigar. Fotos de J. Alonso y J. Climent.

En cuanto a la variación genética neutral, evaluada mediante marcadores moleculares: isoenzimas y ADN del cloroplasto, la especie presenta niveles de diversidad comparables a los de otros pinos mediterráneos, y la diferenciación entre poblaciones dentro de las islas es comparable o incluso supera a la que existe entre islas (Gómez *et al.*, 2003; Korol *et al.*, 1999; Schiller *et al.*, 1999; Vaxevanidou *et al.*, 2006). Se ha comprobado un patrón de colonización este-oeste paralelo al de otras plantas y animales autóctonos en el Archipiélago, a medida que las islas fueron emergiendo hace entre 14,5 y 1 millón de años (Navascués *et al.*, 2006). Estos hechos reflejan un flujo genético efectivo entre islas, cuyos mecanismos (tanto mediante polen como mediante semilla) están aún por aclarar y plantean un interesante reto científico (Fig. 6). La ya comentada persistencia del ala de la semilla podría relacionarse con la capacidad colonizadora a gran distancia; precisamente, el único otro pino del subgénero con esta característica, *Pinus caribaea*, es otro conocido "saltador de islas" (Klaus, 1989).

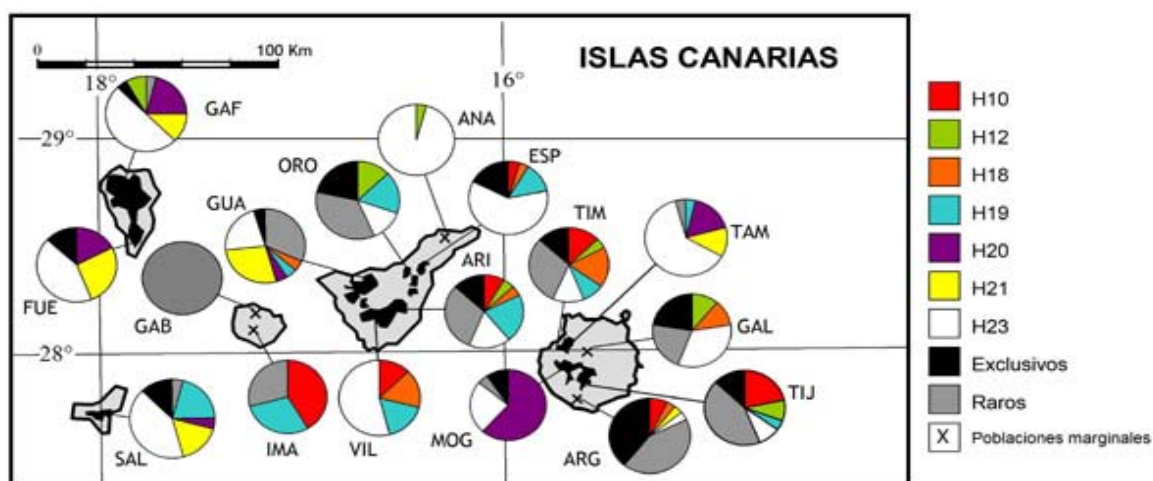


Figura 7. Distribución de haplotipos (cpSSRs) en pino canario. Nótese el elevado número de haplotipos exclusivos y raros en la población marginal de Arguineguín (ARG) en Gran Canaria. Los otros acrónimos representan, en Tenerife: ANA (Anaga), ORO (La Orotava), GUA (La Guancha), VIL (Vilaflor), ARI (Arico) y ESP (La Esperanza); en Gran Canaria: TAM (Tamadaba), TIM (Tirma), MOG (Mogán), TIJ (Tirajana), GAL (Gáldar); en El Hierro: SAL (San Salvador) y en La Palma : GAF (Garafía) y FUE (Fuencaliente).

Junto a las poblaciones “centrales”, las poblaciones marginales aisladas, con escaso número de efectivos y a menudo en situaciones ecológicas extremas, presentan aspectos genéticos muy diferentes que plantean un interesante reto de cara a su conservación dinámica (**Fig. 7**). Junto a relictos con escasa o nula diversidad como el Roque de los Pinos en Chinamada (Anaga, Tenerife), o El Garabato en La Gomera, nos encontramos otras poblaciones con altísima diversidad y gran singularidad como Arguineguín en Gran Canaria (**Fig. 8**) y en menor medida los relictos del Sur de La Gomera (Vaxevanidou *et al.*, 2006). La historia poblacional compleja dentro de cada isla, con frecuentes extinciones y recolonizaciones puede explicar en parte estas divergencias (Navascués *et al.*, 2006; Vaxevanidou *et al.*, 2006). La conservación de estos relictos y el estudio experimental de su valor adaptativo, sobre todo frente a la sequía, debe constituir una tarea prioritaria dentro de un plan general de conservación de recursos genéticos de la especie.



Figura 8. Población relictica o marginal de pino canario en Arguineguín (Gran Canaria). Esta población tiene un especial interés por sus elevados niveles de diversidad y singularidad genéticas pese a las condiciones de aridez extremas para la especie. Foto de I. Calzada.

Conclusiones

El pino canario es una joya botánica y forestal, y un interesante modelo de adaptación y evolución. La estrategia biológica de la especie incluye varios rasgos singulares dirigidos a lograr ejemplares adultos muy longevos y de talla colosal, muy resistentes tanto a la escasez de agua como a las perturbaciones intensas. Tanto en el uso forestal como en la conservación de los recursos genéticos de la especie es preciso tener en cuenta la variación intraespecífica, al nivel de población. Alguna de las poblaciones marginales presenta gran interés, ya que además de una constatada elevada diversidad genética neutral, podrían contener genes de interés adaptativo, aspecto crucial frente al reto del cambio climático global.

Agradecimientos

A Víctor Pérez y José M^a Galean que hicieron posible el arranque de esta aventura. A todo el personal de la Viceconsejería de Medio Ambiente, Unidades Insulares de Tenerife, Gran Canaria, La Palma, El Hierro y Fuerteventura y Cabildos de Tenerife y Gran Canaria y Parques Nacionales de la Caldera de Taburiente y del Teide, que ha participado las múltiples tareas de esta investigación, imposible de reunir en un lista sin omisiones. Desde 1991, la labor investigadora ha sido posible gracias a la labor de muchas personas que no siempre aparecen en las publicaciones: Esther Pérez, Jesús Quintana, Illana Ortiz, Alejandro Briceño, Jesús Alonso, Margarita Burón, Fernando del Caño, Alfonso Piñera, Juan Padilla, Ricardo Fraile, José Benito, Lucía Sánchez, Inés Calzada, Rosana López y Paulino Tardáguila.

Referencias

- Bloom, A.J., Chapin, F.S. y Mooney, H.A. 1985. Resource limitation in plants - an economic analogy. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16: 363-392.
- Climent, J., Alonso, J. y Gil, L. 2002a. Variation of needle anatomy in Pinus canariensis. En *Medpine 2 - International meeting on Mediterranean pines*. 2002. Chania, Creta (Greece).
- Climent, J., Alonso, J. y Gil, L. 2005. Arquitectura del sistema radical en dos procedencias de Pinus canariensis. En *IV Congreso Forestal Español*. 2005. Zaragoza.
- Climent, J., Aranda, I., Alonso, J., Pardos, J. y Gil, L. 2006a. Developmental constraints limit the response of Canary Island pine seedlings to combined shade and drought. *Forest Ecology and Management* 231: 164-168.
- Climent, J., Chambel, M.R., Gil, L. y Pardos, J.A. 2003. Vertical heartwood variation patterns and prediction of heartwood volume in Pinus canariensis Sm. *Forest Ecology and Management* 174: 203-211.
- Climent, J., Chambel, M.R., López, R., Mutke, S., Alía, R. y Gil, L. 2006b. Population divergence for heteroblasty in the Canary Islands pine (Pinus canariensis, Pinaceae). *American Journal of Botany* 93: 840-848.
- Climent, J., Chambel, M.R., Perez, E., Gil, L. y Pardos, J. 2002b. Relationship between heartwood radius and early radial growth, tree age, and climate in Pinus canariensis. *Canadian Journal of Forest Research* 32: 103-111.
- Climent, J., Gil, L. y Pardos, J. 1993. Heartwood and sapwood development and its relationship to growth and environment in Pinus canariensis Chr. Sm ex DC. *Forest Ecology and Management* 59: 1-2.
- Climent, J., Gil, L. y Pardos, J. 1998. Xylem anatomical traits related to resinous heartwood formation in Pinus canariensis Sm. *Trees: Structure and function* 12: 139-145.
- Climent, J., Gil, L. y Tuero, M. 1996. Las regiones de procedencia de Pinus canariensis Chr. Sm. ex DC. ICONA, Madrid.
- Climent, J., Tapias, R., Pardos, J.A. y Gil, L. 2004. Fire adaptations in the Canary Islands pine (Pinus canariensis). *Plant Ecology* 171: 185-196.
- Chambel, M.R., Climent, J. Alía, R. (en prensa) Divergence among species and populations of Mediterranean pines in biomass allocation of seedlings grown under two watering regimes. *Annals of Forest Science*.
- Esteban, L.G., Gasson, P., Climent, J.M., de Palacios, P. y Guindeo, A. 2005. The wood of *Pinus canariensis* and its resinous heartwood. *IAWA Journal* 26: 69-77.
- Frankis, M. 1999. *Pinus brutia* (Pinaceae). *Curtis' Botanical Magazine* 16: 173-184.
- Gernandt, D.S., Lopez, G.G., Garcia, S.O. Liston, A. 2005. Phylogeny and classification of *Pinus*. *Taxon* 54: 29-42.
- Gil, L., Climent, J., Nanos, N., Mutke, S., Ortiz, I. y Schiller, G. 2002. Cone morphology variation in Pinus canariensis Sm. *Plant Systematics and Evolution* 235: 35-51.

- Gomez, A., Gonzalez-Martinez, S.C., Collada, C., Climent, J. y Gil, L. 2003. Complex population genetic structure in the endemic Canary Island pine revealed using chloroplast microsatellite markers. *Theoretical and Applied Genetics* 107: 1123-1131.
- Jiménez, M.S., Zellnig, G., Stabentheiner, E., Peters, J., Morales, D. y Grill, D. 2000. Structure and ultrastructure of Pinus canariensis needles. *Flora* 195: 228-235.
- Klaus, W. 1989. Mediterranean pines and their history. *Plant Systematics and Evolution* 162: 133 - 163.
- Korol, L., Gil, L., Climent, J., Zehavi, A. y Schiller, G. 1999. Canary islands pine (Pinus canariensis Chr. Sm. ex DC.). 2. Gene flow among native populations. *Forest Genetics* 6: 277-282.
- López, G.G., Kamiya, K. y Harada, K. 2002. Phylogenetic relationships of Diploxylon pines (subgenus Pinus) based on plastid sequence data. *International Journal of Plant Sciences* 163: 737-747.
- Morla, C., Alcalde, C., Barrón, E. y Postigo, J.M. 2002. Paleobiogeografía de Pinus canariensis: estróbilos y semillas fósiles del Plioceno ibérico (cuenca del Bajo Segura, Alicante, España). En *II Congreso Español de Biogeografía*. 2002. La Gomera.
- Navascués, M., Vaxevanidou, Z., González-Martínez, S.C., Climent, J., Gil, L. y Emerson, B.C. 2006. Chloroplast microsatellites reveal colonisation and metapopulation dynamics in the Canary Island pine. *Molecular Ecology* 15: 2691-2698.
- Richardson, D.M. Higgins, S.I. 1998. Pines as invaders in the southern hemisphere, En: D.M. Richardson, (Ed). Ecology and biogeography of Pinus, Cambridge University Press, pp. 450-474.
- Schiller, G., Korol, L., Ungar, E.D., Zehavi, A., Gil, S.L. y Climent, M.J. 1999. Canary Islands pine (Pinus canariensis Chr. Sm. ex DC.). 1. Differentiation among native populations in their isoenzymes. *Forest Genetics* 6: 257-276.
- Tapias, R., Climent, J., Pardos, J.A. y Gil, L. 2004. Life histories of Mediterranean pines. *Plant Ecology* 171: 53-68.
- Vaxevanidou, Z., González-Martínez, S., Climent, J. y Gil, L. 2006. Tree populations bordering on extinction: a study case in the endemic Canary Islands pine. *Biological Conservation* 129: 451-460.
- Ziegler, H. 1964. Storage, mobilization and distribution of reserve materials in trees, En: M.H.Zimmermann, (Ed). *The formation of wood in forest trees*. Academic Press: London , pp. 303 - 321.