

NUEVO ENFOQUE PARA LA MEJORA DE LA RECTITUD DEL FUSTE EN *PINUS PINASTER* AIT.

Rosario Sierra-de-Grado ^{1*}, Valentín Pando Fernández ², Pablo Martínez-Zurimendi ¹, Alejandro Peñalvo Herráez ¹, Esther Bascónes Palacios ¹ y Bruno Moulia ³

¹ Departamento de Producción Vegetal y Recursos Forestales. ETS Ingenierías Agrarias. de Valladolid. Avda. de Madrid 44. 34004-PALENCIA (España). *Correo electrónico: rsierra@pvs.uva.es

² Departamento de Estadística e Investigación Operativa. ETS Ingenierías Agrarias. Universidad de Valladolid. Avda. de Madrid 44. 34004-PALENCIA (España)

³ U.M.R. PIAF. INRA, Site de Crouël. 234 Avenue du Brézet. F-63039-CLERMONT-FERRAND CEDEX 02 (Francia)

Resumen

La rectitud del fuste es un carácter de la máxima importancia en programas de mejora de *Pinus pinaster* Ait. A pesar de su estabilidad en ensayos de procedencias, la eficacia de la selección basada en mediciones de la rectitud a edades tempranas es baja. La alternativa propuesta se basa en 1) comprender mejor la variabilidad natural (entre procedencias), 2) analizar los procesos implicados en el control de la forma del fuste (en particular el proceso de reenderezamiento) en lugar de evaluar la forma y 3) identificar los componentes que más contribuyen a las diferencias entre procedencias en ese proceso mediante modelos biomecánicos. Para ello, plantas de un año de edad de tres procedencias de *P. pinaster*, seleccionadas por sus diferentes características de rectitud y crecimiento, fueron inclinadas 45°. La cinética de los cambios de forma se midió sobre fotografías tomadas semanalmente durante 5 meses. Al final del experimento, se analizó la madera de reacción en cortes transversales de los tallos. El efecto integral de la madera de reacción sobre la inclinación del tallo se calculó a partir de su posición y cantidad a lo largo del tallo, usando el modelo biomecánico de Fournier. En el proceso de enderezamiento de las plantas hubo respuestas debidas al crecimiento primario (ligadas a reacciones gravitrópicas) y al secundario (ligadas a reacciones gravitrópicas y autotrópicas). Sin embargo, lo que diferenció a las plantas de la procedencia más derecha respecto a las sinuosas fueron las reacciones secundarias, tanto gravitrópicas como autotrópicas. Esto implica una mayor capacidad de reenderezamiento, principalmente debida a una madera de reacción más eficaz, asociada a unas diferencias en tensiones de maduración entre ambas caras del tallo un 50% mayores en Gredos. La comparación con un índice de flexuosidad muestra la debilidad de la selección basada en la evaluación de la forma.

Palabras clave: *Autotropismo, Biomecánica, Gravotropismo, Madera de reacción, Tensiones de maduración, Variabilidad geográfica*

INTRODUCCIÓN

Pinus pinaster Ait. es la conífera de la que se obtiene mayor volumen de madera en España. La calidad de esta madera se ve ampliamente

disminuida por la característica falta de rectitud de los troncos en esta especie. La falta de rectitud también disminuye el rendimiento en el transporte y en materia prima. Dada su importancia económica, la "rectitud del fuste" es un

carácter de selección común en los programas de mejora genética del pino negral.

Existe una importante variación geográfica en la rectitud del fuste de *P. pinaster*, documentada en ensayos de procedencias, en los que la rectitud suele ser estable y consistente con la de las masas naturales (ALÍA et al., 1995; SIERRA-DE-GRADO et al., 1999), lo que sugiere un control genético. Sin embargo, la selección de la rectitud sigue siendo poco eficaz. Parte del problema reside en los diferentes métodos utilizados para estimar la rectitud (que reflejan también diferentes definiciones del carácter). Las heredabilidades obtenidas en programas de selección abarcan un amplio rango de valores, incluyendo muy bajos (SIERRA-DE-GRADO et al., 1997). Esta heterogeneidad puede deberse a que los factores que producen defectos de rectitud no se tienen en cuenta. La rectitud puede verse afectada por múltiples factores externos durante la vida del árbol (daños en el ápice, nieve, viento, incidencia lateral de la luz, deslizamientos de tierra, etc.). Algunos métodos de evaluación consideran, al menos en parte, el origen del defecto, como por ejemplo la presencia/ausencia de bifurcaciones o bayonetas (relacionadas con daños en el ápice), mientras que otros mezclan todos los defectos en una puntuación general. Otra limitación para la eficacia de la selección reside en la falta de correlación juvenil-adulto debido a los variados e impredecibles eventos que pueden experimentar los árboles durante su vida afectando a su rectitud.

Se hace necesario, por tanto, abordar la mejora de este carácter con un enfoque diferente. Nuestra propuesta se basa en:

- 1.- Profundizar en la comprensión de la variabilidad de la rectitud entre procedencias.
- 2.- Centrarse en las reacciones de las plantas ante factores que inducen curvaturas, más que en la forma del tronco "per se". En concreto, el proceso de reenderezamiento activo de los tallos es de especial interés (MOULIA et al., 2006), ya que está implicado en cualquier situación en la que un tallo se inclina, cualquiera que sea el factor que provoca la inclinación.
- 3.- Identificar los componentes del enderezamiento que más contribuyen a las diferencias entre procedencias mediante modelos biome-

cánicos. Es esperable que la heredabilidad de los componentes más influyentes sea mayor que la del carácter global (GWAZE et al., 2002; QUILOT et al., 2005). Y también es esperable que los procesos que controlan la rectitud sean más estables a lo largo de la vida de un árbol que la rectitud misma. Por tanto, estudiar esos procesos puede ser muy informativo, aunque necesariamente implica mayor complejidad que la evaluación de índices de rectitud, al menos en una primera fase.

El proceso de reenderezamiento activo de tallos artificialmente inclinados en plantas jóvenes de *P. pinaster* fue descrito por LOUP et al. (1991) y FOURNIER et al. (1994). El análisis cinético reveló dos subprocesos: una curvatura gravitropica muy rápida (en horas) en el segmento apical, y una curvatura gravitropica más lenta (meses) en el segmento basal. En ambos casos, la curvatura gravitropica es seguida por una contra-curvatura, llamada reacción autotropica, que produce un enderezamiento del tallo (TARUI & IINO, 1997; STANKOVIC et al., 1998; COUTAND et al., 2007).

Hay descritos dos motores que conducen estos cambios de forma (MOULIA et al., 2006). En las zonas apicales con crecimiento primario, las curvaturas se producen por elongación diferencial de las células en la parte inferior y superior del tallo inclinado. En las zonas con crecimiento secundario, la curvatura se produce debido a la producción asimétrica de madera de reacción (en adelante, MR) dentro de la sección transversal (ver FOURNIER et al., 2006 para más detalles). En coníferas, se producen sectores de MR en la cara inferior de los tallos inclinados, originando tensiones asimétricas en la sección transversal, que originan una curvatura del tallo hacia arriba (TIMELL, 1986).

FOURNIER et al. (2006) propusieron un modelo biomecánico para describir el cambio de curvatura experimentado por un tallo en crecimiento debido a la formación de MR. Este modelo establece que el cambio de curvatura local C debido a la formación asimétrica de MR cuando el cambium produce una nueva capa de células, es proporcional al grosor dR de esa capa, a la diferencia en tensiones de maduración entre ambas caras del tallo (α_1), e inversamente proporcional al radio del tallo al cuadrado R^2 :

$$\partial C = -4 \cdot \alpha_j \cdot \frac{dR}{R^2} \quad (1)$$

El signo menos indica que el sector de MR en la cara inferior produce una curvatura hacia arriba y viceversa.

En este trabajo se analizaron las diferencias entre tres procedencias de *P. pinaster* en el proceso de enderezamiento de plantas en su segunda savia inclinadas artificialmente. Se destacan aquí únicamente los componentes del proceso en los que la procedencia derecha se diferenció significativamente de las sinuosas y se compara con un método clásico de evaluación de la forma. Un estudio más detallado de este experimento puede verse en SIERRA-DE-GRADO *et al.* (2007).

MATERIAL Y MÉTODOS

Se ensayaron tres diferentes regiones de procedencia de *P. pinaster*: Sierra de Gredos (fustes muy rectos y buen crecimiento), Bajo Tiétar (fustes torcidos y buen crecimiento) y Sierra de Oña (fustes torcidos y escaso crecimiento). El experimento se llevó a cabo durante la segunda savia de las plantas. Estas se distribuyeron en un diseño en bloques completos aleatorios, con 10 plantas por procedencia, en soportes especialmente diseñados para el experimento, manteniendo cada maceta con una inclinación de 45° hacia el Sur durante 5 meses (desde mayo a septiembre). De cada planta se tomaron fotografías semana-

mente en el plano de inclinación (Norte-Sur). Los soportes permitían que las fotografías se tomaran siempre desde el mismo punto. Sobre las fotografías se midieron el crecimiento en longitud y los ángulos respecto a la horizontal de los distintos tramos de los tallos (A1, A2 y A3, ver Figura 1), y el ángulo relativo entre los tramos 1 y 2 (A21, Figura 1). Estos datos se analizaron mediante un análisis de medidas repetidas.

Al final del experimento se tomaron 5 secciones transversales en 6 plantas por procedencia en las que se estudiaron el crecimiento en diámetro, la posición y extensión de la MR formada. Con estos datos y con el modelo de Fournier (1) adaptado a las condiciones de nuestro ensayo (SIERRA-DE-GRADO *et al.*, 2007), se calculó el ángulo Φ de inclinación del tallo debido a la MR formada en cada planta j . Si sólo la formación de MR afecta al ángulo final real ($Y = A1$), y ese efecto se describe por el ángulo calculado ($X = \Phi$), entonces para cada procedencia i :

$$Y_{ij} = \beta_i + 3 X_{ij} + \varepsilon_{ij} \quad (2)$$

siendo β_i una constante que refleja el ajuste a la constante α del modelo de Fournier. Si α fuera la correcta, entonces $\beta_i = 1$.

Finalmente, se calculó un índice de flexuosidad F del tallo, definido por

$$F = [1 - L / (L1+L2+L3)] * 100 \quad (3)$$

siendo L la longitud en línea recta desde la base hasta el ápice del tallo y $L1$, $L2$ y $L3$ las longitudes de los tres tramos definidos por la forma del tallo (Figura 1). Cuanto más recto es el tallo, menor F .



Figura 1. Esquema de los ángulos medidos (A1, A2, A3 y A21) y de las secciones transversales estudiadas (I a V) sobre un tallo al final del experimento. A la dcha. se presentan las secciones con los correspondientes sectores de madera de reacción. Escala: en las fotografías de la izda. cada división de la barra graduada son 5 cm; en la dcha. cada división es 1 mm

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Para identificar los componentes del proceso de enderezamiento que más contribuyen a las diferencias entre procedencias, debemos fijarnos especialmente en los aspectos en los que Gredos difiere significativamente de las otras dos procedencias, ya que es la única de árboles rectos entre las procedencias ensayadas.

Desde el punto de vista cinético, Gredos tuvo una curvatura gravitropica significativamente más pronunciada que Oña y Tiétar, alcanzando un ángulo A1 10° mayor (+17%) que las otras procedencias al final del experimento, (SIERRA-DE-GRADO et al., 2005). Gredos mostró también un proceso de curvado y descurvado más rápido en el punto final del crecimiento del primer año, reflejado por el ángulo relativo A21 (Figura 1), siendo el valor máximo de A21 un 19% significativamente más alto en Gredos; posteriormente, A21 decrece más y durante un periodo mayor (ver Figura 2). El análisis biomecánico reveló que este enderezamiento diferencial está relacionado con el crecimiento secundario y la diferenciación de MR, ya que Gredos mostró unas diferencias de tensiones de maduración entre ambas caras del tallo mucho mayores que en las procedencias sinuosas (α 50% mayor, Tabla 1). El valor de referencia de

α fue el medido por LOUP et al. (1991) en *P. pinaster* de las Landas francesas, procedencia también sinuosa. El modelo (2) presenta un $R^2 = 0,65$ con $p=0,0009$, e indica que los valores de α de Oña y Tiétar no difieren significativamente del de las Landas.

Como consecuencia, Gredos presenta una contracurvatura autotrópica más pronunciada y unos tallos más verticales al final del experimento (10° más en A1). Estos resultados indican una mayor importancia de las reacciones secundarias frente a las primarias en la determinación de la rectitud, así como una mayor capacidad de reenderezamiento en Gredos.

Sin embargo, si evaluamos la evolución de la forma mediante el índice de flexuosidad F (Figura 3), vemos que Gredos presenta el mayor F durante la mayor parte del experimento, es decir, la peor rectitud. Si basáramos la selección en la forma “per se” no seleccionaríamos la procedencia Gredos, que sabemos que sería la decisión correcta. En la figura 3 se puede observar que el ranking de la forma de las procedencias cambia con el tiempo, y podemos suponer que este proceso continuará en años sucesivos. También se observa cómo Gredos es la procedencia que sufrió mayor deformación, pero también una mayor recuperación. Todo ello manifiesta las

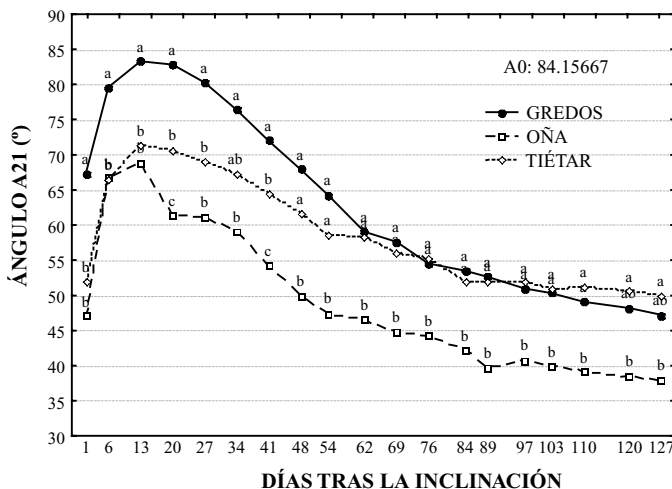


Figura 2. Cambios en el tiempo del ángulo A21 entre el tramo 1 (basal) y el tramo 2 del tallo en plantas inclinadas de tres procedencias. Contrastes entre procedencias dentro de la misma fecha: medias con la misma letra no son significativamente diferentes con un 95% de probabilidad

Procedencia	Estimación del parámetro β		
	Parámetro	-95% Lmt.Cnf.	+95% Lmt.Cnf.
GREDOS	1,50	1,34	1,67
OÑA	1,13	0,96	1,29
TIÉTAR	1,02	0,85	1,19

Tabla 1. Estimaciones y límites de confianza al 95% para los parámetros β del modelo (2)

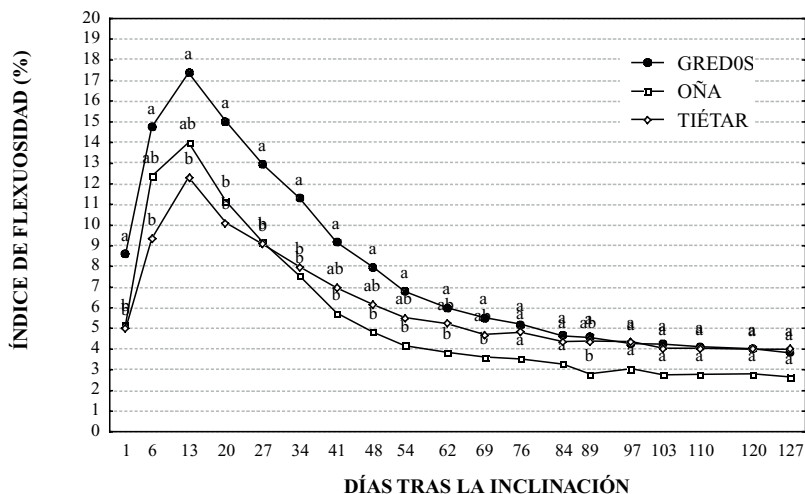


Figura 3. Índice de flexuosidad para las tres procedencias a lo largo del tiempo. Contrastes entre procedencias dentro de la misma fecha: medias con la misma letra no son significativamente diferentes con un 95% de probabilidad

deficiencias de los métodos de selección de la rectitud basados en la forma y refuerza la importancia de cambiar de enfoque en los programas de mejora genética de la rectitud.

CONCLUSIONES

Las reacciones secundarias gravitópicas y autotrópicas han sido las más relevantes para distinguir la procedencia de árboles derechos en el proceso de enderezamiento. La eficiencia de la MR podría ser la componente que subyace detrás de las diferencias de rectitud entre procedencias de *P. pinaster*. El estudio comparativo de los procesos biomecánicos ha resultado esclarecedor, aunque es necesaria una validación con un mayor número de genotipos y un periodo de observación más largo. Se han puesto de manifiesto también las limitaciones del método basado en la evaluación de la forma.

Agradecimientos

Este trabajo ha sido financiado por la CICYT, proyectos AGF 97-0809 y AGL2004-07094-C02-02. Agradecemos a Jesús Carrancio la meticulosa construcción de las estructuras del experimento.

BIBLIOGRAFÍA

- ALÍA, R.; GIL, L. & PARDOS, J.A.; 1995. Performance of 43 *Pinus pinaster* provenances on 5 locations in central Spain. *Silvae Genet.* 44 (2/3):75-81.
- COUTAND, C.; FOURNIER, M. & MOULIA, B.; 2007. Gravitropic response of poplar trunk: key roles of the regulation of wood prestressing and of relative kinetics of cambial growth versus wood maturation. *Plant Physiol.* 44: 1166-1180.

- FOURNIER, M.; BAILLERRES, H. & CHANSON, B.; 1994. Tree Biomechanics: Growth, cumulative prestresses and reorientations. *Biomimetics* 2(3): 229-252.
- FOURNIER, M.; STOKES, A.; COUTAND, C.; FOURCAUD, T. & MOULIA, B.; 2006. Tree biomechanics and growth strategies in the context of forest functional ecology. In: A. Herrel, T. Speck & N. Rowe (eds.), *Ecology and Biomechanics: a biomechanical approach of the ecology of animals and plants*: 1-33. CRC Taylor and Francis. Boca Raton FL.
- GWAZE, D.P.; BRIDGWATER, F.E. & WILLIAMS, C.F.; 2002. Genetic analysis of growth curves for a woody perennial species, *Pinus taeda* L. *Theor. Appl. Genet.* 105 (4): 526-531.
- LOUP, C.; FOURNIER, M.; CHANSON, B. & MOULIA, B.; 1991. Redressements, contraintes de croissance et bois de réaction dans le bois d'un jeune *Pinus pinaster* Ait. artificiellement incliné. In: B. Thibaut (ed.), *Proceedings of the third Seminar Architecture, Structure, Mécanique de l'Arbre*. LMGC, Université Montpellier II. Montpellier.
- MOULIA, B.; COUTAND, C. & LENNE, C.; 2006. Posture control and skeletal mechanical acclimation in terrestrial plants: implications for mechanical modelling of plant architecture. *Am. J. Bot.* 93(10): 1317-1329.
- QUILLOT, B.; KERVILLA, J.; GENARD, M. & LESCOURRET, F.; 2005. Analysing the genetic control of peach fruit quality through an ecophysiological model combined with a QTL approach. *J. Exp. Bot.* 56(422): 3083-3092.
- SIERRA-DE-GRADO, R.; DíEZ-BARRA, R. & ALÍA, R.; 1999. Evaluación de la rectitud del fuste en 6 procedencias de *Pinus pinaster* Ait. *Inv. Agrar.; Ser. Rec. For.* 8(2): 263-278.
- SIERRA-DE-GRADO, R.; MOULIA, B.; FOURNIER, M.; ALÍA, R. & DíEZ-BARRA, R.; 1997. Genetic control of stem form in *Pinus pinaster* Ait. seedlings exposed to lateral light. *Trees-Struct. Funct.* 11 (8):455-461.
- SIERRA-DE-GRADO, R., MARTÍNEZ-ZURIMENDI, P.; PANDO, V.; MOULIA, B.; PEÑALVO, A. Y BÁSCONES, E.; 2005. Componentes genéticas de las reacciones geotrópicas de *Pinus pinaster* Ait. a nivel poblacional. En: S.E.C.F.-Gobierno de Aragón (eds.), *IV Congreso Forestal Nacional*. CD-Room. Imprenta Repes S.C. Zaragoza.
- SIERRA-DE-GRADO, R.; PANDO, V.; MARTÍNEZ-ZURIMENDI, P.; BÁSCONES, E.; PEÑALVO, A. & MOULIA, B.; 2007. Biomechanical differences in the straightening process between *Pinus pinaster* Ait. provenances. A new approach for stem straightness early selection. *Tree Physiol.* (Aceptado).
- STANKOVIC, B. & VOLKMANN, D.; 1998. Autotropism, automorphogenesis and gravity. *Physiol. Plant.* 102 (2): 328-335.
- TARUI, Y. & IINO, M.; 1997. Gravitropism of oat and wheat coleoptiles: dependence on the stimulation angle and involvement of autotropic straightening. *Plant Cell Physiol.* 38 (12): 1346-1353.
- TIMELL, T.E.; 1986. *Compression wood in gymnosperms*. Springer Verlag. Berlin.