



2022
Lleida

27 · 1
junio · juny
juliol · 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

El papel de la corteza en el control postural de los árboles jóvenes de *Pinus pinaster*

SEGALINA, G.^{1,2}, PANDO, V.^{1,2}, CLIMENT MALDONADO, J.^{1,3} y SIERRA DE GRADO, R.^{1,2}

¹ ETSIA, Universidad de Valladolid, Avda. de Madrid 44, 34004 Palencia, España.

² IuFOR, Instituto Universitario de Investigación en Gestión Forestal Sostenible. Universidad de Valladolid. Avda. de Madrid 44, 3004 Palencia, España.

³ Centro de Investigaciones Forestales (INIA-CSIC). Ctra. A Coruña km 7.5, 28040 Madrid (Spain).

Resumen

Pinus pinaster es una especie mediterránea que presenta alta variabilidad fenotípica entre y dentro de poblaciones en muchos caracteres, en particular en caracteres adaptativos relacionados con los incendios como el espesor de corteza y otros como la rectitud de tronco cuyo papel adaptativo está siendo investigado.

En un ensayo de procedencias de *Pinus pinaster* se provocó artificialmente una flexión temporal en plantas de siete procedencias elegidas por tener típicamente fuste recto y torcido. Ocho meses después se cortaron las plantas y se midió el espesor de corteza en cuatro secciones de cada árbol a diferentes alturas. Hemos investigado si hay alguna relación entre la rectitud del tronco y el espesor de la corteza.

Encontramos que árboles rectos y torcidos tienen diferentes espesores de corteza en la parte superior del tronco y también reaccionaron de dos formas distintas al tratamiento de inclinación. Estos resultados sugieren que la corteza tiene un papel mecánico en los troncos jóvenes y que una corteza inicialmente más gruesa está ligada a un tronco más recto. No hemos encontrado diferencias en el área de la corteza en las partes más viejas del tronco.

Palabras clave

Espesor de corteza, área de xilema, rectitud del tronco, procedencias, resistencia a los incendios.

1. Introducción

Entre los rasgos adaptativos de los árboles, la estructura y el espesor de la corteza desempeñan un papel importante en los ambientes con incendios frecuentes (Climent et al., 2004; Tapias et al., 2004). Se han descrito dos estrategias principales en los pinos frente a los incendios: la generación de un banco aéreo de semillas y el desarrollo de árboles adultos resistentes (Keeley JE & Zedler PH, 1998). La corteza gruesa se ha relacionado con la estrategia de resistencia (Tapias et al., 2004). Una corteza gruesa se asocia con una alta longevidad del árbol, lo que también implica una madera duradera, ramas gruesas (McCune, 1988) para proteger los brotes y la auto poda de ramas muertas para separar la copa de las llamas del suelo (Pausas et al., 2004; Pausas & Keeley, 2014; Pausas & Schwilk, 2012; Schwilk et al., 2001; Tapias et al., 2004).

La corteza es un rasgo especialmente importante ya que su conductividad de calor es mucho menor que la del aire y su capacidad de aislar las células del cambium de temperaturas extremas aumenta exponencialmente con su espesor (Kidd & Varner, 2019; Lawes et al., 2011; Nicolai, 1986). Al mismo tiempo, se supone que el desarrollo de la corteza es un proceso costoso en términos de energía y recursos (Lawes et al., 2011, 2013; Martín-Sanz et al., 2019), aunque aún falta una cuantificación directa del coste de producción de la corteza en comparación con otros órganos del árbol. En *Pinus pinaster* se ha encontrado corteza delgada en procedencias con altos niveles de serotinia, mientras que la corteza gruesa se asocia con baja serotinia entre las procedencias (Tapias et al., 2004), siguiendo una compensación bien documentada entre estrategias alternativas de adaptación al fuego (Climent et al., 2004; Keeley, 2011; McLauchlan et al., 2020; Pausas et al.,

2004; Pausas & Keeley, 2009, 2014; Pausas & Schwilk, 2012; Schwilk et al., 2001; Tapias et al., 2004).

La forma del tronco en *Pinus pinaster* es muy variable, con procedencias típicamente de troncos rectos o típicamente torcidos, y está comprobado que es una variación genética (Climent & Sierra de Grado, 2017; Sierra de Grado et al., 1999). La rectitud del tronco se ha relacionado con el control postural, es decir, la capacidad de restaurar la posición de equilibrio mecánico del tronco después de desviaciones (Sierra de Grado et al., 2021). Este proceso de enderezamiento está estrechamente relacionado con la producción de madera de compresión y otros mecanismos que implican cambios en la asignación de recursos. Es importante destacar que se ha postulado que la corteza desempeña un papel importante en el control postural de los troncos jóvenes, ya que es capaz de desarrollar fuerzas de tracción diferenciales (Clair et al., 2019; Lehnebach et al., 2018, 2020, 2021). Eso pasa porque un tronco inclinado con crecimiento primario, es decir, una guía, puede cambiar su orientación a través de un crecimiento longitudinal diferencial entre la cara inferior y superior del tallo, pero no desarrollan madera de compresión, que es el principal motor del enderezamiento en los tallos con crecimiento secundario (Barnett & Jeronimidis, 2003; Clair et al., 2019; Lehnebach et al., 2020). La función mecánica de la corteza parece disminuir con la edad y el tamaño del tronco y la función mecánica del xilema se va haciendo predominante, generalmente a partir del tercer año en muchas especies arbóreas (Niklas, 1999). Por lo tanto, la combinación de los efectos mecánicos de la madera de compresión y la corteza pueden ser igualmente importantes en el enderezamiento del tronco, dependiendo de la edad de la sección del árbol (Ghislain et al., 2019b).

Aunque es ampliamente aceptado que los troncos verticales rectos en climas boreales aseguran una alta resistencia al estrés mecánico causado por el gran peso de la nieve (del Río et al., 2004; Petty & Worrell, 1981), las implicaciones adaptativas de las variaciones de la rectitud del tronco en *Pinus pinaster* aún son poco conocidas (Climent et al., 2004; Tapias et al., 2004). Para contribuir a esa comprensión, se estableció un experimento manipulativo (flexión artificial de los troncos) en un ensayo de procedencias en el que había plantadas procedencias rectas y torcidas.

2. Objetivos

El objetivo de este estudio es explorar las relaciones entre el espesor de la corteza y la rectitud del tronco en dos tipos de procedencias, de troncos típicamente rectos y torcidos, comparando árboles que han sido sometidos a una flexión artificial con otros no sometidos a este tratamiento.

Nuestra hipótesis es que puede existir una compensación entre la producción de corteza y de madera de compresión ya que ambas pueden desempeñar un papel mecánico similar en el control postural de los tallos jóvenes y que puede haber diferencias entre las procedencias rectas y torcidas en el predominio de la producción de corteza o madera de compresión para el enderezamiento de tallos flexionados.

3. Metodología

El experimento se realizó en un ensayo de procedencias de *Pinus pinaster* de 9 años situado en La Cistérniga (Valladolid) (41°35'38.6"N 4°39'48.9"O), caracterizado por un clima mediterráneo continental y suelo arcilloso. El diseño experimental original del ensayo consistía en bloques completamente al azar, pero la alta mortalidad durante los años anteriores hizo que el diseño fuera tan desequilibrado que nos llevó a ignorar la estructura de bloques con fines estadísticos. Se eligieron siete procedencias, cuatro entre las típicamente de tallo recto (Burgos-Soria, Gredos, Leiria, Tamjout; en adelante denominadas de tipo recto) y tres entre los fenotipos de tallo torcido (Oña, Meseta Castellana, Almiar; de ahora denominado tipo torcido) siguiendo el ranking de rectitud del tronco

evaluado en cinco ensayos de procedencias en España (Alía et al., 1995). El número total de árboles en el experimento fue de 59, con un rango entre 5 y 12 árboles por procedencia.

La mitad de los árboles (elegidos al azar) de cada población se sometieron a una flexión hacia el sur con una inclinación de 35° con respecto a la vertical. La flexión se realizaba mediante una cuerda tensada, que se mantuvo durante un mes justo antes de la estación de crecimiento, soltándolas a principios de junio. La otra mitad de los árboles no fue manipulada (tratamiento de control).

En enero del año siguiente se cosecharon las plantas para analizar la cantidad de madera de compresión, área de corteza y área de xilema en 4 secciones transversales del tronco: “z” (a nivel del suelo), “y” (bajo el 4° verticilo de ramas), “x” (bajo el verticilo de ramas de 1 año) y “a” (sobre el verticilo de ramas de 1 año, es decir, en la base de la guía). Se escanearon las secciones y en las imágenes escaneadas se midió el área de la corteza (BA), el área del xilema (XA) y la madera de compresión (MC). En la sección superior “a” también se midió el área de la corteza en los sectores norte y sur (BSA) solo para. Nuestra decisión de medir BA y BSA en lugar del espesor de la corteza se debe a su anatomía, lo que genera una gran variabilidad entre los puntos de medición de las secciones.

Decidimos estudiar por separado la sección “a”, correspondiente a la guía y por tanto formada esencialmente por tejidos primarios, del resto de las secciones con crecimiento secundario (“x”, “y”, “z”).

En las secciones con crecimiento secundario (“x”, “y”, “z”) utilizamos un modelo lineal mixto (Modelo 1) para detectar diferencias en BA entre procedencias antes y después del tratamiento de inclinación y sus compensaciones con la formación de MC. La variable predicha es la raíz cuadrada del área de corteza (SQBA) mientras que las variables independientes son XA y MC.

En la sección que solamente desarrolló crecimiento primario (“a”), utilizamos un segundo modelo lineal mixto (Modelo 2) para ver si hay alguna asimetría norte-sur en el crecimiento de la corteza en este caso la variable predicha es BSA y la variable independiente es XA.

4. Resultados

Nuestros modelos confirmaron que el tamaño del tronco es el principal determinante del espesor de la corteza. En otras palabras, XA fue el principal predictor de SQBA en todas las secciones y cuanto mayor es XA mayor es SQBA ($p < 0,0001$). Sin embargo, las diferencias de SQBA entre los tipos recto y torcido solo se manifestaron en las secciones superiores “x” y “a”. Además, las plantas de tipo recto respondieron al tratamiento de flexión con incrementos de SQBA y BSA respecto al control mientras que las de tipo torcido no manifestaron cambios en su área de corteza.

Modelo 1: como se mencionó anteriormente, las diferencias de SQBA encontradas con el primer modelo están solo en la sección “x”, mientras que, en las secciones “y” y “z” no se encontraron diferencias (Figura 1). En la sección “x”, el tipo recto desarrolló un SQBA mayor que el tipo torcido en ambos tratamientos, flexión ($p = 0,0408$) y control ($p = 0,0158$). De hecho, el tratamiento no tuvo ningún efecto en SQBA. En los árboles rectos flexionados, MC y SQBA mostraron una correlación positiva ($p = 0.0074$).

Modelo 2: en el tratamiento de control, el tipo recto tiene un BSA mayor que el tipo torcido hacia el norte ($p = 0.0017$) (Figura 2). En el tratamiento de flexión, en cambio, las diferencias en BSA entre los tipos se vuelven más evidentes, siendo el BSA del tipo recto mucho mayor que el del tipo torcido en ambas orientaciones.

5. Discusión

Nuestro estudio evidenció la variabilidad entre procedencias de *Pinus pinaster* en línea con estudios previos (Climent & Sierra de Grado, 2017; Keeley, 2011; Sierra de Grado et al., 2021; Tapias et al., 2004). Específicamente, encontramos variabilidad en el espesor de la corteza de las procedencias en las partes jóvenes de su tronco (secciones “x” y “a”), aunque no encontramos ninguna en las partes más viejas del tronco (secciones “y” y “z”).

Una de las razones por las que no pudimos detectar cambios en las secciones “y” y “z” podría ser la edad de las secciones: cuando comenzamos el tratamiento, los árboles ya tenían 9 años, lo que implica que la sección “z” tenía 9 años, la sección “y” tenía 4 años, la sección “x” tenía 1 año y la sección “a” se formó durante el año del experimento. Cuando analizamos los datos, estamos considerando el último anillo de madera y la corteza total, ya que su anatomía no le permite diferenciar entre anillos de crecimiento (Esau, 1964). Con esta premisa, no podemos aislar el efecto del tratamiento en la corteza, a menos que la sección tenga solo 1 año.

De hecho, la sección “x” tenía 1 año cuando actuamos el tratamiento de inclinación, por lo que su crecimiento secundario comenzó aproximadamente al mismo tiempo. Tal resultado está nuevamente en línea con hallazgos previos (Sierra de Grado et al., 2021) que enfatizaron cómo las procedencias rectas y torcidas de *Pinus pinaster* reaccionan al tratamiento de inclinación: las procedencias rectas aumentan la densidad de la madera del último anillo y desarrollan más madera de compresión. El tipo torcido, en cambio, produce más taninos y metabolitos C secundarios sin invertir en fortalecer el tronco. Un tronco más recto y grueso, hecho tanto de corteza como de madera, está asociado con una estrategia de historia de vida más longeva y los árboles están invirtiendo en aumentar su resistencia. Como la corteza juega un papel mecánico importante solo en el tronco joven (Clair et al., 2019; Ghislain et al., 2019a; Lehnebach et al., 2020, 2021; Niklas, 1999), los valores más altos de SQBA en la sección “x” del tipo recto, podrían estar asociados con esa estrategia de fortalecimiento del tronco. La formación de MC en la sección “x” después del tratamiento de inclinación no provocó una disminución de SQBA, por el contrario, parecieron aumentar juntos.

El tratamiento de flexión provocó un claro aumento de BSA en las plantas de tipo recto hacia ambas orientaciones mientras que las del tipo torcido no se vieron afectadas por el tratamiento. Esto sugiere que tales diferencias son parte de las diferentes estrategias de historias de vida entre los tipos mencionados anteriormente.

6. Conclusiones

La corteza parece desempeñar un papel mecánico significativo en el enderezamiento de tallos jóvenes de *Pinus pinaster*, pero únicamente parece tener relevancia en las procedencias típicamente rectas.

Al mismo tiempo, la similar cantidad de corteza en las partes inferiores del tronco en plantas de 9 años parece indicar que la resistencia al fuego de las procedencias rectas y torcidas es comparable a esa edad.

7. Agradecimientos

El trabajo de campo fue posible gracias a la asistencia de Fernando del Caño, Regina Chambel, Felicidad López Sainz y Sara de Paula. Esta investigación ha sido financiada por las subvenciones RESILPINE (RTI2018-094691-B) FUTURPIN (AGL2015-68274-C3-1-R) y DEREPIIN (AGL2007-62335/FOR).

8. Bibliografía

Alía, R.; Gil, L.; Pardos, J.A.; 1995. Performance of 43 *Pinus pinaster* Ait. provenances on 5 locations in Central Spain. *Silvae Genetica* 44, 75–81.

Barnett, J.R.; Jeronimidis, G.; 2003. Reaction wood. En Barnett, J.R.; Jeronimidis, G.: *Wood Quality and its Biological Basis*. 118-136. Blackwell Publishing Ltd. Victoria.

Clair, B.; Ghislain, B.; Prunier, J.; Lehnebach, R.; Beauchêne, J.; Alméras, T.; 2019. Mechanical contribution of secondary phloem to postural control in trees: the bark side of the force. *New Phytologist*, 221(1), 209–217.

Climent, J.; Sierra de Grado, R.; 2017. El derecho a crecer torcido: ¿es adaptativa la rectitud del tronco?. *7CFE*. 01-174.

Climent, J.; Tapias, R.; Pardos, J. A.; Gil, L.; 2004. Fire adaptions in the Canary Island pine (*Pinus canariensis*). *Plant and Soil*, 171. 185–196.

del Río, M.; Bravo, F.; Pando, V.; Sanz, G.; Sierra De Grado, R.; 2004. Influence of individual tree and stand attributes in stem straightness in *Pinus pinaster* Ait. stands. *Annals of Forest Science*, 61(2). 141–148.

Esau, K.; 1964. Structure and Development of the Bark in Dicotyledons. En Zimmerman, M.H.: *The Formation of Wood in Forest Trees*. 37–50. Academic press. London.

Ghislain, B.; Alméras, T.; Prunier, J.; Clair, B.; 2019a. Contributions of bark and tension wood and role of the G-layer lignification in the gravitropic movements of 21 tropical tree species. *Annals of Forest Science*, 76(4). 76-107.

Ghislain, B.; Engel, J.; Clair, B.; 2019b. Diversity of anatomical structure of tension wood among 242 tropical tree species. *IAWA Journal*, 40(4), 765–784.

Keeley, J.E.; 2011. Ecology and evolution of pine life histories. *Annals of Forest Science*, 69(4), 445–453.

Keeley J.E.; Zedler, P.H.; 1998. Evolution of life histories in *Pinus*. En Richardson D.M.: *Ecology and biogeography of Pinus*. 219–250. Cambridge University Press. Cambridge.

Kidd, K.R.; Varner, J.M.; 2019. Differential relative bark thickness and aboveground growth discriminates fire resistance among hardwood sprouts in the southern Cascades, California. *Trees - Structure and Function*, 33(1), 267–277.

Lawes, M.J.; Midgley, J.J.; Clarke, P.J.; 2013. Costs and benefits of relative bark thickness in relation to fire damage: A savanna/forest contrast. *Journal of Ecology*, 101(2), 517–524.

Lawes, M.J.; Richards, A.; Dathe, J.; & Midgley, J.J.; 2011. Bark thickness determines fire resistance of selected tree species from fire-prone tropical savanna in north Australia. *Plant Ecology*, 212(12), 2057–2069.

Lehnebach, R.; Alméras, T.; Clair, B.; 2021. How does bark contribution to postural control change during tree ontogeny? A study of six Amazonian tree species. *Journal of Experimental Botany*, 71(9), 2641–2649.

Lehnebach, R.; Doumerc, L.; Clair, B.; Alméras, T.; 2020. Mechanical stress in the inner bark of 15 tropical tree species and the relationship with anatomical structure. *Botany*, 98(1), 1-8.

Lehnebach, R.; Zeline, F.; Doumerc, L.; Almeras, T.; Clair, B.; 2018. Does mechanical state of bark change with ontogeny?. 9th International Plant Biomechanics Conference. Canada.

Martín-Sanz, R.C.; San Martín, R.; Poorter, H.; Vázquez, A.; Climent, J.; 2019. How does water availability affect the allocation to bark in a Mediterranean conifer?. *Frontiers in Plant Science*. 1–13.

McCune, B.; 1988. Ecological diversity in north American pines. *American Journal of Botany*, 75(3), 353–368.

McLauchlan, K.K.; Higuera, P.E.; Miesel, J.; Rogers, B.M.; Schweitzer, J.; Shuman, J.K.; Tepley, A.J.; Varner, J.M.; Veblen, T.T.; Adalsteinsson, S.A.; Balch, J.K.; Baker, P.; Batllori, E.; Bigio, E.; Brando, P.; Cattau, M.; Chipman, M.L.; Coen, J.; Crandall, R.; ... Watts, A.C.; 2020. Fire as a fundamental ecological process: Research advances and frontiers. *Journal of Ecology*. 2047–2069.

Nicolai, V.; 1986. The Bark of Trees: Thermal Properties, Microclimate and Fauna. *Oecologia*. 148-160.

Niklas, K.J.; 1999. The mechanical role of bark. *American Journal of Botany*, 86(4), 465-469.

Pausas, J.G.; Bradstock, R.A.; Keith, D.A.; Keeley, J.E.; The, A.; 2004. Plant functional traits in relation to fire in crown-fire ecosystems gcte (global change of terrestrial ecosystems) fire network. *Ecology*. 1085-1110.

Pausas, J.G.; Keeley, J.E.; 2009. A burning story: The role of fire in the history of life. *BioScience*, 59(7), 593–601.

Pausas, J.G.; Keeley, J.E.; 2014. Evolutionary ecology of resprouting and seeding in fire-prone ecosystems. *New Phytologist* 204(1). 55–65.

Pausas, J.G.; Schwilk, D.; 2012. Fire and plant evolution. In *Source: The New Phytologist* 193(2). 301-303.

Petty, J.A.; Worrell, R.; 1981. Stability of Coniferous Tree Stems in Relation to Damage by Snow. *Forestry: An International Journal of Forest Research* 54(2). 115-127.

Schwilk, D.W.; Ackerly, D.D.; Ackerly, D.W.; Schwilk, D.W.; Ackerly, D.D.; 2001. Flammability and serotiny as strategies: correlated evolution in pines. *Oikos* 94. 326-336.

Sierra de Grado, R.; Diez Barra, R.; Alia Miranda, R.; 1999. Evaluación de la rectitud del fuste en seis procedencias de *Pinus pinaster* Ait. Investigación agraria. Sistemas y recursos forestales 8(2). 263-278.

Sierra de Grado, R.; Pando V.; Voltas, J.; Zas, R.; Majada, J.; Climent, J.; 2021. Straightening the crooked: intraspecific divergence of 2 stem posture control and associated trade-offs in a model conifer. Journal of Experimental Botany. Erab535.

Tapias, R.; Climent, J.; Pardos, J.A.; Gil, L.; 2004. Life histories of Mediterranean pines. Plant Ecology 53-68.

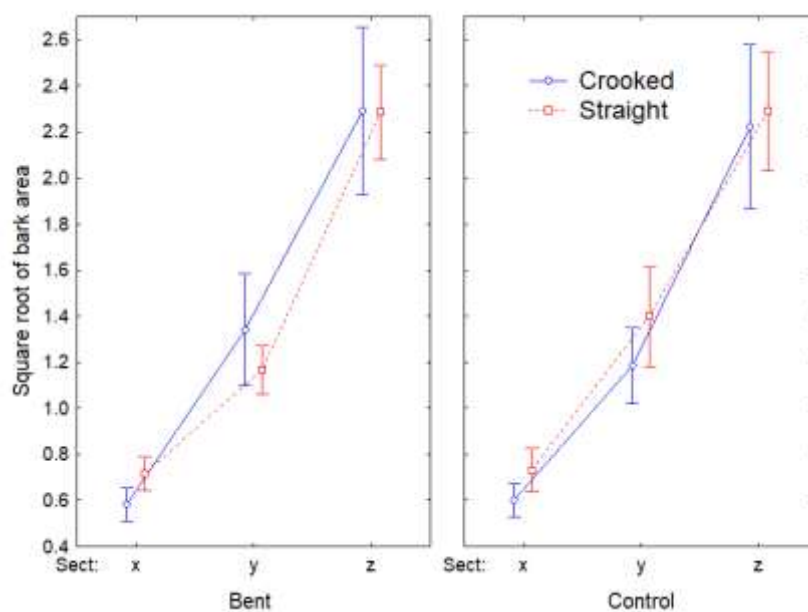


Figura 1. Comparación de la cantidad de corteza (SQBA) en las distintas secciones "x", "y" y "z" por tratamiento (A: Flexión, B: Control) y tipo de procedencias (Straight: rectas, Crooked: torcidas).

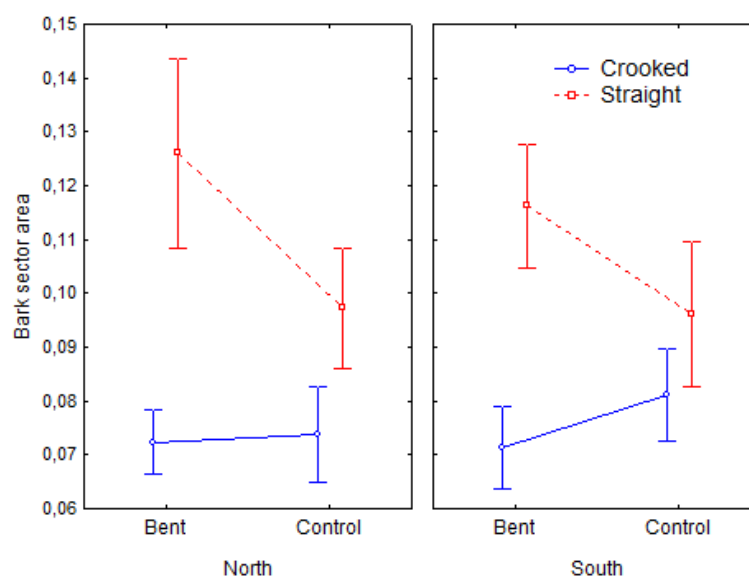


Figura 2. Comparación de la cantidad de corteza BSA en los sectores norte y sur de la sección "a" por tratamiento (A: Flexión, B: Control) y tipo de procedencias (Straight: rectas, Crooked: torcidas).