



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

## A veces lo torcido se destuerce: implicaciones adaptativas del control postural del tronco

SIERRA-DE-GRADO, R.<sup>1,2</sup>, PANDO, V.<sup>1,2</sup>, VOLTAS J.<sup>3,4</sup>, ZAS R<sup>5</sup>, MAJADA J<sup>6</sup>, CLIMENT J.<sup>7,2</sup>

<sup>1</sup> ETSIA, Universidad de Valladolid, Avda de Madrid 44, 34004 PALENCIA, Spain.

<sup>2</sup> iuFOR, University Institute for Research in Sustainable Forest Management, Avda de Madrid 44, 34004 PALENCIA, Spain.

<sup>3</sup> Department of Crop and Forest Sciences, University of Lleida, Av. Alcalde Rovira Roure 191, E-25198 Lleida, Spain.

<sup>4</sup> Joint Research Unit CTFC-AGROTECNIO-CERCA, Av. Alcalde Rovira Roure 191, E-25198 Lleida, Spain.

<sup>5</sup> Misión Biológica de Galicia (MBG-CSIC), Apdo 28, 36143 Pontevedra, Spain.

<sup>6</sup> CETEMAS, AS-249, 40, 33936, Asturias.

<sup>7</sup> Centro de Investigaciones Forestales (INIA-CSIC). Ctra. A Coruña km 7.5, 28040 Madrid (Spain).

### Resumen

En los árboles, la capacidad de enderezamiento del tallo se relaciona con la estabilidad mecánica y su capacidad de competir por la luz, pero se conoce poco sobre las implicaciones funcionales y adaptativas de esta capacidad de enderezamiento. Suponiendo que el enderezamiento del tallo requiere energía y recursos, se esperan compensaciones con otros procesos como el crecimiento, el mantenimiento y las defensas. 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. Se registró la cinética del enderezamiento y la elongación del tallo después de cesar la flexión. Ocho meses después, evaluamos destructivamente el reparto de biomasa, la madera de reacción, la microdensidad de la madera, los carbohidratos de reserva del xilema y los metabolitos secundarios del floema. Se observaron cambios significativos y complejos entre las plantas de tipo recto y torcido. Las de tipo recto recuperaron la verticalidad más rápido y en mayor grado que el tipo torcido y desarrollaron más madera de compresión, mostraron un retraso transitorio en la elongación de los brotes y redujeron la asignación de recursos a las defensas mientras mantuvieron los niveles de carbohidratos no estructurales. Esta combinación de respuestas indica la existencia de una divergencia intraespecífica en la respuesta a las tensiones mecánicas que puede estar relacionada con una plasticidad fenotípica adaptativa diferente.

### Palabras clave

Adaptación, biomecánica, compensaciones, fenotipo integrado, historia vital, *Pinus pinaster*, procedencias, rectitud, variación intraespecífica.

### 1. Introducción

Para asegurar la supervivencia a largo plazo, los árboles deben tener tanto resistencia mecánica (función estructural) como mecanismos para reorientarse (función motora) y recuperar posiciones estables frente a tensiones mecánicas variables como el viento, la lluvia, la nieve, el hielo y soportar su peso propio, en constante aumento (Martone et al., 2010; Fournier et al., 2013).

Aunque la rectitud del tronco afecta al valor económico de la madera, sabemos muy poco sobre las implicaciones adaptativas de la rectitud en diferentes condiciones ambientales. En las coníferas boreales, los ecotipos de mayor latitudes o altitud tienen troncos más esbeltos y rectos que los de latitudes o altitudes más bajas, lo que se ha interpretado como adaptación a la nieve y el viento (Timell, 1986; S González-Martínez et al., 2004). Troncos rectos con madera densa se asocian con una mayor longevidad y reproducción tardía en frondosas tropicales ((Van Gelder, Poorter and Sterck, 2006; Poorter et al., 2010). Sin embargo, en las especies mediterráneas, el papel adaptativo de la rectitud del tallo sigue sin explorarse (Barthélémy y Caraglio, 2007). Un estudio en *Pinus pinaster* Ait. mostró que la selección por forma de árbol -incluyendo troncos rectos, alta dominancia apical y ramas delgadas- estaba correlacionada con el retraso de la reproducción (Santos-del-Blanco et al., 2015), en línea con un vínculo general entre troncos rectos y mayor

tamaño en la madurez, mayor longevidad y reproducción tardía (Stearns, 1976). Los troncos rectos en árboles altos y longevos suponen una mayor asignación relativa de biomasa a los componentes estructurales (el tronco principal y el sistema radical) y menor a ramas y biomasa fotosintética (Schwilk y Ackerly, 2001; Tapias et al., 2004; Pausas et al., 2004). Esta estrategia mejoraría la estabilidad del árbol y la tolerancia a las perturbaciones mecánicas, como las causadas por nieve o viento. La carga de nieve como agente selectivo podría explicar parte de la variación intraespecífica en la forma del tronco en especies mediterráneas (Climent y Sierra-de-Grado, 2017).

Las plantas detectan su posición relativa en el campo gravitacional a través de mecanismos de detección gravitrópicos muy sensibles y reorientan su dirección de crecimiento rápidamente (Mouliá y Fournier, 2009; Coutand, 2010; Fournier et al., 2013; Schüller et al., 2015; Bastien et al., 2015; Mouliá et al., 2019). En las plantas leñosas también tiene lugar una reacción más lenta de crecimiento secundario radial asimétrico, con la formación de madera de reacción, que genera tensiones asimétricas entre lados opuestos del tallo, provocando un cambio en su curvatura (respuesta gravitrópica) y, a su vez, una contracurvatura (respuesta autotrópica) (Fournier, M. Chanson y Thibaut, 1994; Sierra-de-Grado et al., 2008; Mouliá y Fournier, 2009; Ba et al., 2010; Gardiner et al., 2014).

Por lo tanto, la rectitud del tronco de un árbol depende no solo de factores externos que inducen curvaturas, sino también de factores intrínsecos –probablemente controlados genéticamente– que gobiernan la asignación de recursos y la arquitectura del árbol y están vinculados a la capacidad del árbol para resistir tensiones mecánicas y eventualmente recuperar un estado estable y posición recta.

El refuerzo estructural en respuesta a esfuerzos mecánicos puede variar en diferentes contextos ecológicos a expensas de otras funciones (Read y Stokes, 2006). Por lo tanto, desde una perspectiva evolutiva, es relevante estudiar si las funciones de soporte mecánico y enderezamiento del tronco se compensan con otras funciones básicas como el crecimiento, la reproducción y las defensas contra agentes bióticos, lo que implica diferentes patrones de asignación de recursos. Revelar la estructura de covariación entre la rectitud del tallo y otros rasgos de la historia de vida ayudará a comprender su balance de coste-beneficio y la relevancia adaptativa de los tallos rectos y los procesos de reenderezamiento (Worley et al., 2003; Roff y Fairbairn, 2007).

*Pinus pinaster* Ait. muestra una variabilidad particularmente alta de formas del tronco entre y dentro de poblaciones (Alía et al., 1995; Sierra-de-Grado et al., 1999). La diferenciación de la población en forma de tallo y hábito de ramificación es evidente en ensayos de procedencias (Climent et al. 2021 y referencias allí; Butcher y Hopkins, 1993). Poco se sabe, sin embargo, sobre la contribución de diferentes procesos mecánicos (p. ej., prioridades de asignación al soporte mecánico, capacidad para recuperar la verticalidad después de una perturbación, etc.) a la variación entre poblaciones en la rectitud del tallo, y si se pueden adoptar diferentes hábitos de forma del tallo, integrado en síndromes fenotípicos que afectan otros rasgos de la historia de vida. Los experimentos de manipulación que fuerzan las curvaturas de los árboles en los ensayos de procedencias pueden ayudar a revelar el comportamiento diferencial de las poblaciones rectas y torcidas cuando se enfrentan a estímulos mecánicos.

## 2. Objetivos

El objetivo de este trabajo es comprender el alcance de las respuestas plásticas y las compensaciones entre los rasgos involucrados en la estabilidad mecánica (recuperación de la verticalidad), el crecimiento y las funciones de defensa en *P. pinaster*. Para lograr este objetivo, realizamos un experimento de flexión artificial en un ensayo de procedencias incluyendo procedencias con diferencias de forma extremas (rectas vs. torcidas), elegidas por los resultados previos en otros ensayos más antiguos y representativos (Alía et al., 1995, 1997). Nuestras principales hipótesis fueron, en primer lugar, que el enderezamiento del tronco es un proceso costoso en energía y recursos y por tanto se espera que las plantas flexionadas modifiquen la asignación de biomasa y carbohidratos no estructurales y presenten compensaciones con el

crecimiento y la inversión en metabolitos secundarios defensivos, y en segundo lugar, que las procedencias rectas deberían mostrar una mayor asignación al tronco principal, una mayor recuperación después de la perturbación mecánica y un uso más eficiente de los recursos almacenados (es decir, menos consumo) en comparación con las procedencias torcidas.

### 3. Metodología

El experimento se realizó en un ensayo de procedencias de *P. 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, Almijara; 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 (Fig. 1). La otra mitad de los árboles se dejó sin tratar y actuó como control. Se registró periódicamente la cinética del enderezamiento (cambio de ángulo, DIFA01) y el crecimiento en altura después de soltar las cuerdas. Todas las plantas fueron cosechadas en enero del año siguiente para el análisis de la madera de reacción (pCW), microdensidad de la madera (WDENS), asignación de biomasa, carbohidratos no estructurales (azúcares solubles y almidón, SUGAR y STARCH) y metabolitos defensivos secundarios (polifenoles totales y taninos condensados en el floema, PHEN y TANN). Al cortar los árboles, los puntos cardinales se marcaban en los troncos.

Las variables medidas están definidas en la Tabla 1. Los datos se analizaron mediante modelos lineales mixtos para las variables individuales y un análisis de componentes principales para el conjunto. Las diferencias entre los coeficientes de correlación de Pearson para las plantas de control y sometidas a flexión se verificaron utilizando la prueba q de Cohen para dos muestras independientes (Cohen, 1977). Para los análisis estadísticos se utilizaron los procedimientos MIXED y PRINCOMP de SAS 9.4 (SAS Institute Inc., 2011).

### 4. Resultados

El análisis de componentes principales sobre las diez variables de estudio seleccionadas (DIFA01, pCW, WDENS, LENG45 TDW, S1LMF, STARCH, SUGAR, TANN, PHEN) mostró cuatro componentes con valores propios > 1, que representaron el 80,0% y el 76,0% de la variación para los tratamientos de Control y Flexión respectivamente (Fig. 2A y 2B). En el tratamiento Control, el 53,4 % de la variación fue captada por los dos primeros componentes, siendo S1LMF, SUGAR y PHEN las variables de mayor contribución. En el tratamiento de Flexión los dos primeros componentes capturaron el 47,6% de la variación, y las variables que más contribuyeron fueron S1LMF, TDW, TANN, PHEN, DIFA01, SUGAR y STARCH.

Los gráficos con los dos primeros componentes principales mostraron una baja segregación entre plantas de tipo torcido y recto en el tratamiento de control, frente a una segregación mucho mayor en el tratamiento de flexión, con las plantas del tipo recto agrupadas a la derecha de la diagonal (pCW y WDENS más altos y menor SUGAR, TANN y PHEN), mientras que las plantas de tipo torcido se agrupan a la izquierda de la diagonal se correlacionaron con los rasgos opuestos (Fig. 2C y 2D). Los gráficos con otros componentes principales no mostraron ningún patrón distinto de segregación entre tipos.

La comparación de las correlaciones por pares entre las plantas de los tratamientos de Control y de Flexión usando la prueba  $q$  de Cohen, confirmó que las plantas de tipo recto experimentaron muchos más cambios en las correlaciones entre variables debido al tratamiento, (diez correlaciones por pares), mientras que solo dos correlaciones cambiaron en las plantas de tipo torcido (Fig. 3).

## 5. Discusión

En este estudio, aprovechamos la diferenciación intraespecífica bien documentada en forma de tallo en una conífera modelo (*Pinus pinaster* Ait.) para realizar un experimento manipulativo de control postural del tallo que incluye una amplia gama de rasgos fenotípicos. Mientras que estudios previos caracterizaron las respuestas a la flexión en plántulas de dos años de tres procedencias de la especie (Sierra-de-Grado et al., 2008), el presente trabajo amplía considerablemente el alcance a una etapa ontogenética más avanzada y cubre un rango más amplio de procedencias.

Las plantas de tipo torcido eran menos rectas que las plantas de tipo recto de la misma edad (9 años) bajo el mismo ambiente de campo experimental y sin ninguna intervención. Esto confirma la ya conocida variación intraespecífica de la forma del tronco entre procedencias de pino negral, muy consistente entre ambientes (Alía et al., 1995; Sierra de Grado et al., 1999). Además, después de ser flexionadas experimentalmente, las plantas de tipo recto recuperaron la verticalidad más rápido y en mayor grado que las plantas de tipo torcido (datos no mostrados), en consonancia con resultados previos en plantas más jóvenes de esta especie (Sierra-de -Grado et al., 2008).

De acuerdo con nuestra segunda hipótesis, el análisis de componentes principales considerando todas las variables analizadas confirmó una clara diferenciación en la respuesta a la flexión entre las plantas de tipo recto y torcido. En particular, la flexión forzada provocó una clara segregación entre ambos grupos de procedencias, mientras que esto no ocurrió en el tratamiento control. Los rasgos más influyentes que causaron tal segregación fueron altamente coherentes con los análisis univariantes (no mostrados): las plantas de tipo recto formaron un mayor porcentaje de madera de compresión, más densa, y disminuyeron su contenido de taninos y polifenoles, mientras que las plantas de tipo torcido mostraban la tendencia opuesta. Esta diferenciación en la respuesta combinada de múltiples rasgos puede evaluarse bajo el marco teórico de la integración fenotípica, ya que la plasticidad fenotípica diferente de cada rasgo individual conduce a una constelación diferente de rasgos correlacionados entre tratamientos (Pigliucci y Marlow, 2001; Santini et al., 2019). Esto es bastante evidente en la Fig. 3 –derivada de la comparación de correlaciones por pares de Cohen– donde las plantas de tipo recto mostraron cambios mucho más significativos en las correlaciones entre los tratamientos de flexión y control (diez pares de rasgos) en comparación con las plantas de tipo torcido (dos pares).

En conjunto, los resultados presentados aquí indican diferentes respuestas a estímulos mecánicos entre grupos de procedencias con un uso diferente de los recursos, y esta diferencia está ligada a la variación genética intraespecífica de la especie de estudio. Las procedencias de tipo recto mostraron un uso más eficiente de los recursos, retrasando transitoriamente la elongación de los brotes, desarrollando madera de compresión al mismo tiempo que reducían la asignación de recursos a las defensas y, en particular, manteniendo los niveles de carbohidratos no estructurales almacenados, indicativos de una plasticidad adaptativa en la que el control postural juega un papel importante. Por el contrario, la falta de estas respuestas esperadas en las procedencias de tipo torcido podría sugerir un menor valor adaptativo de los tallos rectos en este grupo de procedencias. Se necesitaría más investigación para revelar las condiciones ambientales que favorecen esta divergencia, supuestamente a través de la selección direccional, tal como se postula para otros rasgos (Correia et al., 2008; Santos-del-Blanco et al., 2012; de la Mata et al., 2012).

Una versión más amplia de este trabajo puede verse en Sierra-de-Grado et al 2021.

## 6. Conclusiones

Las plantas de procedencias de tipo recto se mostraron más plásticas en su respuesta a una flexión forzada, poniendo en juego los mecanismos de enderezamiento con (aparentemente) una estrategia de uso de los recursos más eficiente en comparación con las procedencias de tipo torcido.

## 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. Sara de Paula también fue responsable del trabajo de laboratorio. También se agradece a Silvana Poceiro y Maria Josep Pau por su ayuda en los análisis químicos ya Laura González por la determinación de la densidad de la madera. Esta investigación ha sido financiada por las subvenciones RESILPINE (RTI2018-094691-B) FUTURPIN (AGL2015-68274-C3-1-R) y DEREPIN (AGL2007-62335/FOR).

## 8. Bibliografía

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

Alía R, Moro J, Denis JB. 1997. Performance of *Pinus pinaster* provenances in Spain: interpretation of the genotype by environment interaction. *Canadian Journal of Forest Research* 27, 1548–1559.

Ba M, Salin F, Fourcaud T, Stokes A. 2010. Reorientation Strategies in Leaning Stems of. *IWA Journal* 31, 465–480.

Bastien R, Douady S, Moulia B. 2015. A Unified Model of Shoot Tropism in Plants: Photo-, Gravi- and Propio-ception. *PLoS Computational Biology* 11(2): e1004037.

Butcher TB, Hopkins ER. 1993. Realised gains from breeding *Pinus pinaster*. *Forest Ecology and Management* 58, 211–231.

Climent J, Lizoti P, Rodriguez-Quilón I, Kurt Y, Ducci F, Fady B, Alía R. 2021. Conservation and Breeding of Mediterranean Pines. In: G N, ed. *Pines and Their Mixed Forest Ecosystems in the Mediterranean Basin*. Springer, in press.

Climent J, Sierra-de-Grado R. 2017. El derecho a crecer torcido: ¿es adaptativa la rectitud del tronco? In: Sociedad española de Ciencias Forestales, ed. *Actas 7o Congreso Forestal Español*. Plasencia, Cáceres.

Cohen J. 1977. *Statistical power analysis for the behavioral sciences*. London: Academic Press, INC.

Correia I, Almeida MH, Aguiar A, Alía R, David TS, Pereira JS. 2008. Variations in growth, survival and carbon isotope composition ( $\delta^{13}\text{C}$ ) among *Pinus pinaster* populations of different geographic origins. *Tree Physiology* 28, 1545–1552.

Coutand C. 2010. Mechanosensing and thigmomorphogenesis, a physiological and biomechanical point of view. *Plant Science* 179, 168–182.



Fournier, M Chanson B, Thibaut B. 1994. Mesures des déformations résiduelles de croissance. *Annales des sciences forestières* 51, 249–266.

Fournier M, Dlouhá J, Jaouen G, Almeras T. 2013. Integrative biomechanics for tree ecology: Beyond wood density and strength. *Journal of Experimental Botany* 64, 4793–4815.

Gardiner B, Barnett J, Saranpää P, Gril J (eds.) 2014. *The Biology of Reaction Wood*, Springer Series in Wood Science, © Springer-Verlag Berlin Heidelberg.

Van Gelder HA, Poorter L, Sterck FJ. 2006. Wood mechanics, allometry, and life-history variation in a tropical rain forest tree community. *New Phytologist* 171, 367–378.

González-Martínez SC, Mariette S, Ribeiro MM, et al. 2004. Genetic resources in maritime pine (*Pinus pinaster* Aiton): Molecular and quantitative measures of genetic variation and differentiation among maternal lineages. *Forest Ecology and Management* 197, 103–115.

de la Mata R, Voltas J, Zas R. 2012. Phenotypic plasticity and climatic adaptation in an Atlantic maritime pine breeding population. *Annals of Forest Science* 69, 477–487.

Martone PT, Boiler M, Burgert I, Dumais J, Edwards J, MacH K, Rowe N, Rüggeberg M, Seidel R, Speck T. 2010. Mechanics without Muscle: Biomechanical inspiration from the plant world. *Integrative and Comparative Biology* 50, 888–907.

Mouliá B, Coutand C, Lenne C. 2006. Posture control and skeletal mechanical acclimation in terrestrial plants: Implications for mechanical modeling of plant architecture. *American Journal of Botany* 93, 1477–1489.

Mouliá B, Fournier M. 2009. The power and control of gravitropic movements in plants: a biomechanical and systems biology view. *Journal of Experimental Botany* 60, 461–486.

Mouliá B, Bastien R, Chauvet-Thiry H, Leblanc-Fournier N. 2019. Posture control in land plants: growth, position sensing, proprioception, balance, and elasticity. *Journal of Experimental Botany* 70, 3467–3494.

Pausas JG, Bradstock RA, Keith DA, Keeley JE. 2004. PLANT FUNCTIONAL TRAITS IN RELATION TO FIRE IN CROWN-FIRE ECOSYSTEMS. *Ecology* 85, 1085–1100.

Pigliucci M, Marlow ET. 2001. Differentiation for flowering time and phenotypic integration in *Arabidopsis thaliana* in response to season length and vernalization. *Oecologia* 127, 501–508.

Poorter L, McDonald I, Alarcón A, Fichtler E, Licona J, Peña-Claros M, Sterck F, Villegas Z, Sass-Klaassen U. 2010. The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. *New Phytologist* 185, 481–492.

Read J, Stokes A. 2006. Plant biomechanics in an ecological context. *American Journal of Botany* 93, 1546–1565.

Roff DA, Fairbairn DJ. 2007. The evolution of trade-offs: where are we? *Journal of Evolutionary Biology* 20, 433–447.

Santini F, Climent JM, Voltas J. 2019. Phenotypic integration and life history strategies among populations of *Pinus halepensis*: an insight through structural equation modelling. *Annals of Botany* 124, 1161–1171.

Santos-del-Blanco L, Alía R, González-Martínez SC, Sampedro L, Lario F, Climent J. 2015. Correlated genetic effects on reproduction define a domestication syndrome in a forest tree. *Evolutionary Applications* 8, 403–410.

Santos-del-Blanco L, Climent J, González-Martínez SC, Pannell JR. 2012. Genetic differentiation for size at first reproduction through male versus female functions in the widespread Mediterranean tree *Pinus pinaster*. *Annals of Botany* 110, 1449–1460.

Schüler O., Hemmersbach R., Böhmer M. 2015 A Bird's-Eye View of Molecular Changes in Plant Gravitropism Using Omics Techniques. *Frontiers in Plant Science* 6, 1176.

Schwilk DW, Ackerly DD. 2001. Flammability and serotiny as strategies: correlated evolution in pines. *Oikos* 94, 326–336.

Sierra-de-Grado R, Pando V, Martinez-Zurimendi P, Penalvo A, Bascones E, Moulia B. 2008. Biomechanical differences in the stem straightening process among *Pinus pinaster* provenances. A new approach for early selection of stem straightness. *Tree Physiology* 28, 835–846.

Sierra-de-Grado R, Pando V, Voltas J, Zas R, Majada J, Climent J, 2021 Straightening the crooked: intraspecific divergence of stem posture control and associated trade-offs in a model conifer. *Journal of Experimental Botany*, erab535, <https://doi.org/10.1093/jxb/erab535>

Sierra-de-Grado R, Diez-Barra R, Alía R, Pinus PDE. 1999. Evaluacion de la rectitud del fuste en seis procedencias de. *Investigacion Agraria-Sistemas y Recursos Forestales* 8, 263–278.

Stearns SC. 1976. Life-history tactics: a review of the ideas. *The Quarterly Review of Biology* 51, 3–47.

Tapias R, Climent J, Pardos JA, Gil L. 2004. Life histories of Mediterranean pines.

Timell TE. 1986. *Compression Wood in Gymnosperms*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg.

Worley AC, Houle D, Barrett SCH. 2003. Consequences of Hierarchical Allocation for the Evolution of Life-History Traits. *The American Naturalist* 161, 153–167.



Tabla 1. Abreviaturas y definición de las variables estudiadas.

| Abreviatura | Variable  |
|-------------|---|
| DIFA01      | Diferencia entre el ángulo del tronco respecto a la horizontal al final del experimento y justo tras soltar la cuerda (°) |
| LENG45      | Longitud del brote apical del año del experimento 45 días después de soltar la cuerda (cm)                                |
| TDW         | Biomasa total (suma de los pesos secos del tronco, ramas y follaje) (g)   |
| S1LMF       | Fracción de biomasa en la guía principal del tronco (%)   |
| pCW         | Porcentaje de madera de reacción respecto al área total del anillo formado durante el experimento (%)                     |
| WDENS       | Densidad de la madera en el anillo formado durante el experimento (gr cm-3)   |
| STARCH      | Almidón (%)   |
| SUGAR       | Concentración de azúcares solubles (%)  |
| TANN        | Concentración de taninos condensados (mg g-1)   |
| PHEN        | Concentración del polifenoles totales (mg g-1)  |



Figura 1. Ejemplo de los cambios experimentados por un árbol del tratamiento de flexión. A y B, en la misma fecha antes y después de la flexión; C y D, un mes más tarde, antes y después de soltar la cuerda; E, F y G, 14, 35 y 143 días después de soltar la cuerda respectivamente.

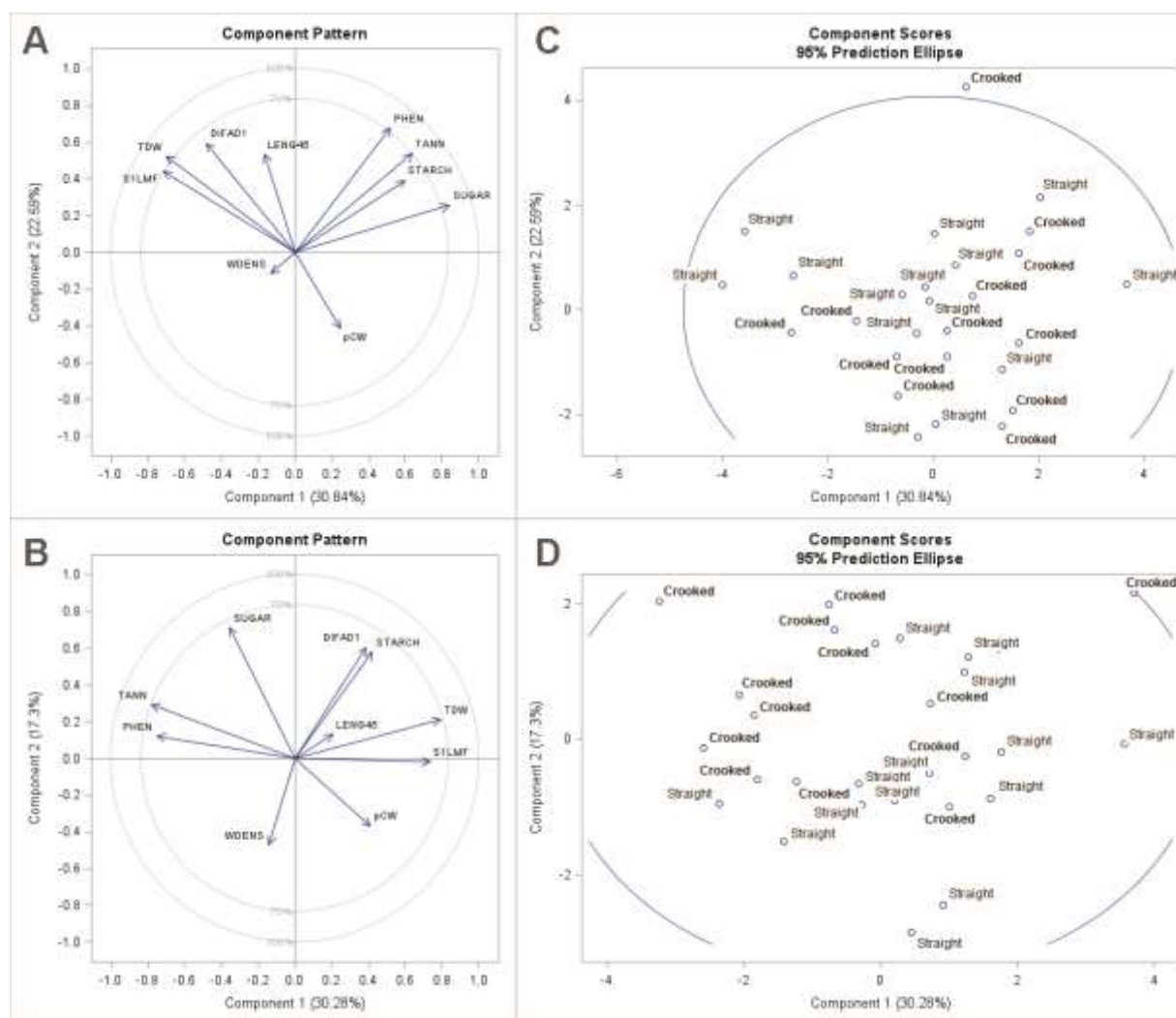


Figura 2. Gráficos de patrón de componentes y puntuaciones correspondientes a las dos primeros componentes principales por tratamiento. A y C, tratamiento de Control y B y D tratamiento de Flexión. En C y D cada punto indica una planta individual, identificada por su tipo de procedencia (recta o torcida).

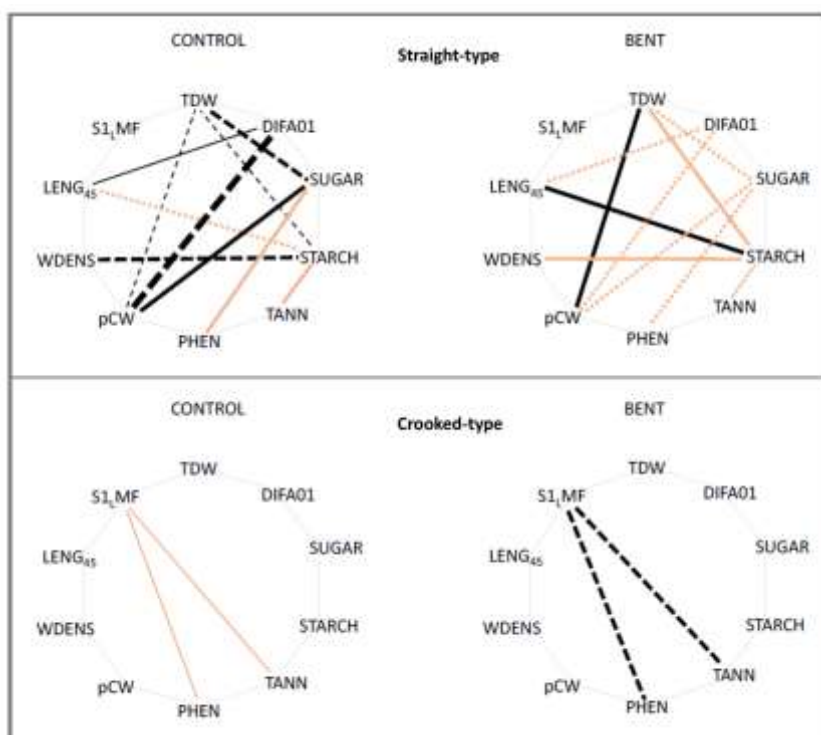


Figura 3. Cambio de correlaciones por pares entre tratamientos (Control y Flexión) para plantas de tipo recto y torcido. El espesor de línea es proporcional a la magnitud del coeficiente de correlación. Las líneas continuas representan correlaciones positivas y las líneas punteadas representan correlaciones negativas. Las líneas negras indican correlaciones significativas ( $p < 0.05$ ) y las líneas naranjas indican correlaciones no significativas, pero cuya correlación recíproca en el otro tratamiento fue significativamente diferente según el estadístico  $q$  de Cohen.