



# 7º CONGRESO FORESTAL ESPAÑOL

**Gestión del monte: servicios  
ambientales y bioeconomía**

26 - 30 junio 2017 | Plasencia  
Cáceres, Extremadura

---

---

7CFE01-023

---

---

Edita: Sociedad Española de Ciencias Forestales  
Plasencia. Cáceres, Extremadura. 26-30 junio 2017  
**ISBN 978-84-941695-2-6**

© Sociedad Española de Ciencias Forestales

## Los pinos rectos ¿se tuercen menos o se reenderezan mejor?

ROSARIO SIERRA-DE-GRADO<sup>1</sup>, VALENTÍN PANDO<sup>1</sup>, PABLO MARTÍNEZ-ZURIMENDI<sup>1,2</sup>, ESTHER BÁSCONES<sup>1</sup>, ALEJANDRO PEÑALVO<sup>1</sup> Y BRUNO MOULIA<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Universidad de Valladolid; Sustainable Forest Management Research Institute

<sup>2</sup> Departamento de Agroecología, El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Villahermosa, México.

<sup>3</sup> UCA, INRA, UMR PIAF, 63000 Clermont-Ferrand, France

### Resumen

La rectitud del tronco de *Pinus pinaster* tiene un gran impacto económico. Existen diferencias de rectitud entre poblaciones naturales, que se mantienen al realizar ensayos de procedencias. Estas diferencias ¿se deben a una diferente sensibilidad ante factores externos que inducen curvaturas, o a una diferente capacidad de las plantas para reaccionar ante ellos? Estudiando la luz lateral como estímulo deformante, plántulas de tres regiones de procedencia (dos torcidas -Bajo Tiétar y Oña- y una recta -Gredos-) se sometieron a dos tratamientos: luz directa y luz lateral. Se fotografió cada planta semanalmente durante 5 meses. En las fotos se midieron crecimiento en altura e inclinación de los tallos. Las plantas de Bajo Tiétar mostraron mayor respuesta fotomorfogénica que las otras procedencias. Las plantas de Oña fueron las más inclinadas al final del experimento en respuesta a la luz lateral, lo que se debió a que las de Bajo Tiétar se inclinaron menos que las otras procedencias durante el periodo de elongación de las plantas y a que las de Gredos se reenderezaron más una vez terminado ese periodo. La población recta fue significativamente distinta de las torcidas por su mayor capacidad de enderezamiento, no por sus respuestas a la luz lateral.

### Palabras clave

Rectitud, fotomorfogénesis, fototropismo, gravitropismo, *Pinus pinaster*.

### 1. Introducción

*Pinus pinaster* Ait. es una especie importante en extensión de sus masas y en producción de madera en muchos países, pero tiene una notable tendencia a la tortuosidad. La falta de rectitud en los árboles afecta negativamente al costo del transporte, a la transformación industrial, al rendimiento en la materia prima y a la calidad del producto final, debido a la formación de la madera de reacción (Zobel & van Buijtenen, 1989; Plomion et al., 2001). En las coníferas, la madera de compresión aparece en el lado inferior de los tallos inclinados o curvos, sea cual sea la causa de la inclinación o curvatura. Además, la formación de madera de compresión se asocia frecuentemente al crecimiento radial excéntrico, a la contracción longitudinal durante el proceso de secado y a las tensiones de crecimiento, todo ello perjudicial para el uso industrial de la madera (Timell, 1986).

Dentro de *P. pinaster*, son pronunciadas y bien conocidas las diferencias en la rectitud del fuste entre poblaciones de diferentes procedencias geográficas tanto en bosques naturales como en ensayos de procedencia, donde poblaciones de diferentes procedencias se cultivan en ambiente común. Por lo general, la rectitud del tronco típica de cada población es bastante estable entre diferentes sitios de ensayo y es consistente con la rectitud en las masas de origen (Alía et al., 1995). Por lo tanto, la comparación de procedencias puede ser útil para identificar los procesos subyacentes que explican dichas diferencias.

Uno de los factores externos que pueden afectar la rectitud del tallo es la incidencia lateral de la luz. En el bosque, la luz lateral puede afectar a los árboles jóvenes si las plantas vecinas cubren la luz solar por encima de ellos, haciendo que se dirijan hacia huecos próximos en el dosel (Collet et al.,

2011). Esta reorientación se considera una respuesta fototrópica que permite a la planta mejorar su captación de la luz y, por tanto, desempeña un papel ecológico importante (Smith, 1982; Dietze et al 2008; Lang et al., 2010). Además, la variación de la calidad de la luz bajo el dosel induce respuestas fotomorfogenéticas, típicamente caracterizadas por un incremento de la altura y esbeltez de los tallos y una reducción de la biomasa de ramas y raíces (Smith, 1982), que pueden a su vez afectar a la capacidad de la planta para controlar su crecimiento trópico y su rectitud.

Cuando un tallo desvía su dirección de crecimiento vertical hacia una luz lateral, se produce un cambio en su orientación en el campo gravitatorio. Estas desviaciones del tallo pueden comprometer la estabilidad mecánica a medida que aumenta el tamaño de la planta, a menos que se produzca una corrección gravitrópica (Mouliá et al., 2006; Alméras & Fournier, 2009). Por tanto, además de la respuesta fototrópica, se produce una reacción gravitrópica (Bastien et al., 2015).

Todas estas reacciones causan curvaturas en el tallo que, a su vez, son detectadas (Bastien et al 2013, Hamant y Mouliá 2016), y provocan una respuesta de contra-curvatura (reacción autotrópica o autoenderezante) (Iino, 1990; Almeras y Fournier, 2009; Bastien et al, 2013). Finalmente, es el equilibrio entre la detección de estos tres mecanismos de control (sensibilidad y reacción a la luz lateral, a la inclinación y a la propia curvatura) lo que controla la rectitud final del tallo en estos casos (Bastien et al 2015).

Sin embargo, la eficiencia en este control de la forma depende también de los motores involucrados en las curvaturas del tallo (Sierra de Grado et al., 2008; Mouliá y Fournier, 2009). Dos motores diferentes actúan cuando un tallo en crecimiento se inclina: primero, una reacción primaria rápida que hace que el ápice redirija su crecimiento hacia la vertical, mediante el alargamiento diferencial de las células subapicales en la parte superior e inferior del tallo inclinado; en segundo lugar, una reacción secundaria más lenta que implica la formación de madera de compresión, la asimetría de las tensiones de crecimiento y, generalmente, crecimiento radial excéntrico (Fournier et al., 1994).

La elongación diferencial de las células en los lados iluminado y sombreado de un tallo en elongación también causa curvatura fototrópica (Liscum et al., 2014), pero se conoce menos sobre las reacciones secundarias fototrópicas en respuesta a las condiciones de luz.

Se han detectado diferencias entre especies de coníferas en sus respuestas a la luz lateral y en sus estrategias de reorientación (Roussel, 1966; Timell, 1986; Sierra-De-Grado y Alía, 1994) y también en frondosas (Alméras et al., 2009; Collet et al., 2011). Asimismo se ha demostrado en *P. pinaster* la existencia de variación genética en la respuesta a la luz lateral y el proceso de enderezamiento a nivel de familia, con una importante heredabilidad de la reacción apical fototrópica (Sierra-de-Grado et al., 1997). A nivel poblacional, se han demostrado diferencias en la eficiencia motora del enderezamiento entre poblaciones rectas y torcidas en *P. pinaster* (Sierra-de-Grado et al., 2008), pero falta conocimiento sobre la variabilidad intraespecífica de las respuestas fotogravitropicas y fotomorfogenéticas a nivel poblacional. Estas respuestas y las diferentes estrategias de las especies arbóreas para reorientarse hacia la luz y al mismo tiempo mantener la estabilidad mecánica juegan un papel ecológico importante (Alméras et al., 2009; Collet et al., 2011) y sugieren un proceso adaptativo que se puede encontrar también a nivel de población.

Nuestra hipótesis es que las diferencias en la rectitud entre las poblaciones pueden deberse a diferente sensibilidad a los estímulos externos que inducen curvaturas, a diferentes habilidades para enderezarse después de que el estímulo haya actuado o a ambos. En el caso de la luz lateral producida por una cubierta de malla de sombreado, se esperan dos tipos de respuestas a escala de toda la planta: un efecto fotomorfogenético que produce mayor elongación y mayor esbeltez y un efecto fototrópico que provoca una inclinación del tallo en crecimiento hacia la luz. Las plantas de las poblaciones más rectas podrían mostrar una menor respuesta fotomorfogenética (experimentarían

menos alargamiento) o menor sensibilidad fototrópica (serían menos desviadas por el mismo estímulo de luz lateral). Con respecto a la capacidad de enderezamiento después de una desviación del tallo, esperamos mayor habilidad para enderezar en la población recta que en las poblaciones torcidas.

## 2. Objetivos

El objetivo de este trabajo es explorar las respuestas fotomorfogenéticas y foto-gravitrópicas a la luz lateral en tres procedencias de *P. pinaster*, con diferente rectitud típica de fuste, para discutir si las reacciones al sombreado y a la luz lateral pueden estar relacionadas con las diferencias de rectitud del tallo entre las procedencias.

## 3. Metodología

### Material vegetal y diseño experimental

Las poblaciones de tres regiones de procedencia española de *P. pinaster* han sido elegidas en este estudio debido a sus diferencias en la rectitud y crecimiento del tallo: población de "Gredos", con gran crecimiento y tallos muy rectos; "Bajo Tiétar", con árboles altos pero tallos sinuosos, y "Oña", cuyos árboles típicos tienen poco crecimiento y tallos torcidos, tanto en sus lugares de origen como en ensayos de procedencia.

Se sembraron en macetas cuadradas semillas de árboles representativos de las tres poblaciones. Las plántulas se cultivaron durante un año en un invernadero cubierto por una malla de sombreado. En su segunda primavera, las macetas fueron colocadas al aire libre en estructuras de hierro especialmente diseñadas para mantener las plantas en una posición fija, bajo dos tratamientos: luz directa y luz lateral. El número de plantas por procedencia y tratamiento fue de 10, en un diseño en split-plot. Para el tratamiento de la luz lateral, cada planta fue cubierta con un túnel con una malla de sombreado del 80% doble, dejando abierto sólo el lado sur. Esto implica no sólo una variación de la dirección de la luz, sino también de su intensidad.

### Mediciones

Se tomaron fotografías en el plano vertical Norte-Sur de cada planta cada semana, exactamente desde el mismo punto, desde el establecimiento del experimento (principio de mayo) hasta mediados de septiembre. Estas fotografías del plano Norte-Sur registraron los principales cambios de las plantas en respuesta al tratamiento de luz lateral.

Los tallos se han considerado en dos partes: la parte basal (ver Figura 1), desarrollada durante el primer año de la planta (segmento 01) y la parte superior, desarrollada durante el experimento en el segundo año de cultivo (segmento 12). Con el fin de analizar los cambios en la orientación de los tallos, se midieron los ángulos sucesivos de los segmentos 01 y 12 de los tallos con respecto a la horizontal, en las fotos (A01 y A12 respectivamente). Las plantas fueron marcadas con un rotulador negro al final de la longitud alcanzada en su primer año de crecimiento, para identificar este punto para las mediciones. La longitud de los tallos también se midió en las imágenes, teniendo en cuenta la corrección de escala. El crecimiento en longitud se calculó como  $L_i - L_0$ , siendo  $L_i$  la longitud  $i$  días después del comienzo del experimento y  $L_0$  la longitud inicial. Todas las mediciones se realizaron con Photoshop 5.5 y 6.0 (Adobe Systems Incorporated, 2000). El análisis estadístico para el crecimiento de los tallos y los ángulos fue un Anova de de Medidas Repetidas con covariables A0 (ángulo inicial del segmento 01) y L0 (longitud inicial) para los ángulos y L0 para el crecimiento en longitud. Se realizaron contrastes individuales para hacer todas las comparaciones (Statística '99). Al final del experimento se midió el diámetro de los tallos en la base del epicotilo y se calculó la esbeltez como el cociente entre la longitud y el diámetro al final del experimento.

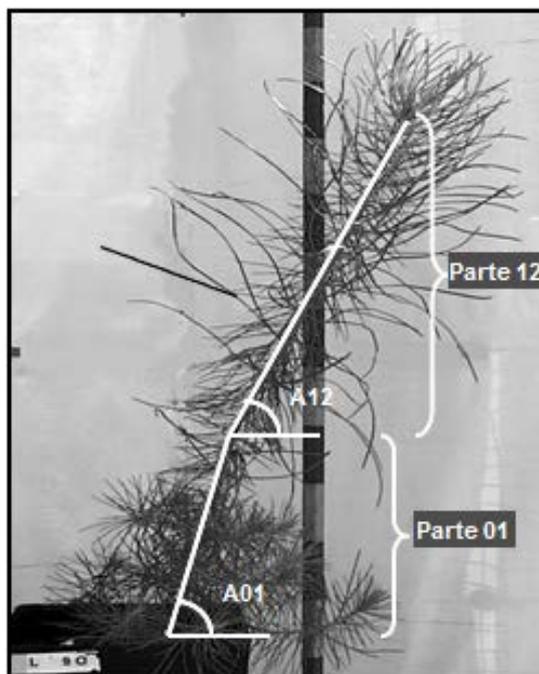


Figura 1. División del tallo, ángulos medidos en las plantas (A01 y A12)

#### 4. Resultados

##### Efectos fotomorfológicos

Las plantas de Oña fueron las más cortas al comienzo del experimento, siendo significativa la diferencia entre ellas y las plantas de Gredos y Tiétar (Tabla 1). Sin embargo, en el tratamiento de luz directa no hubo diferencias significativas entre procedencias en el crecimiento en longitud (Gd). Como era de esperar, las plantas del tratamiento de luz lateral se alargaron más que las plantas bajo luz directa, cerca del 390% más como media (ver Fig. 2). En el tratamiento de luz lateral, las plantas de Tiétar crecieron significativamente más que las plantas de Oña. Al final del experimento, la diferencia de crecimiento bajo luz lateral y bajo luz directa (GI-Gd), que supone una estimación del efecto fotomorfológico, fue significativamente mayor en Tiétar que en Oña ( $p < 0,05$ ), y también mayor en Tiétar que en Gredos, aunque con un  $p$ -valor = 0,0871 (Tabla 1).

Tabla 1. Longitud media (cm) de las plantas al inicio del experimento (L0) por tratamiento y procedencia; crecimiento en longitud total en los tratamientos de luz directa (Gd) y luz lateral (GI) y diferencia entre el crecimiento en longitud en ambos tratamientos (GI-Gd). Las medias con la misma letra no son diferentes al 95% de probabilidad.

	Luz directa		Luz lateral		GI-Gd
	L0	Gd = L134-L0	L0	GI = L134-L0	
GREDOS	21.97 a	6.38 a	21.32 a	21.13 ab	14.75ab
OÑA	16.54 b	6.07 a	17.95 b	19.20 b	13.12b

TIÉTAR	24.67 a	4.22 a	23.04 a	24.74 a	20.52a
--------	---------	--------	---------	---------	--------

Las plantas dejaron de elongarse antes en el tratamiento de luz directa que en el de luz lateral. En el tratamiento de luz directa, hubo crecimiento significativo desde el inicio del experimento hasta 69 días después (14 de julio), mientras que en el tratamiento de luz lateral las plantas siguieron creciendo hasta los 89 días (3 de agosto). Desde estas fechas hasta el final del experimento (134 días) las plantas no mostraron crecimiento primario apreciable.

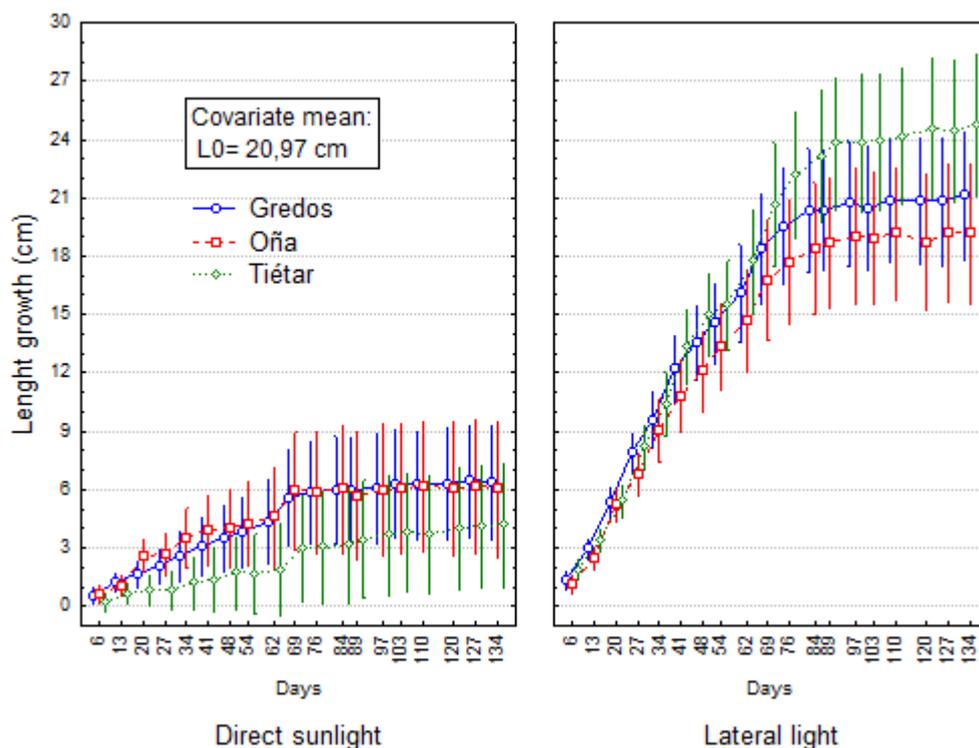


Figura 2. Curvas de crecimiento en longitud a lo largo del tiempo para tres poblaciones (Gredos, Oña y Tiétar) en los tratamientos de luz directa y luz lateral. El crecimiento en longitud se calculó como  $L_i - L_0$ , siendo  $L_i$  la longitud  $i$  días después del inicio del experimento y  $L_0$  la longitud inicial. Se representan las medias y sus intervalos de confianza del 95%

### Esbeltez

La esbeltez en el tratamiento de luz directa no fue diferente entre procedencias. El incremento de la esbeltez fue casi el doble en el tratamiento de luz lateral que en el de luz directa ( $p$ -valor 0,0000). En el tratamiento de luz lateral sí hubo diferencias entre procedencias ( $p$ -valor 0,0005), siendo Tiétar la más esbelta y significativamente distinta de las otras procedencias (Figura 3).

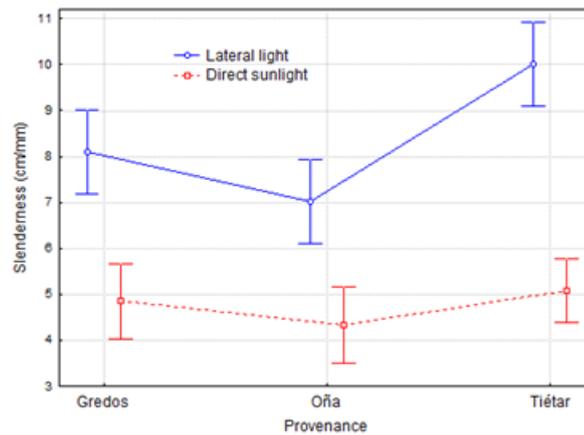


Figura 3. Esbeltez (relación entre la longitud y el diámetro al final del experimento) por tratamiento y procedencia.

### Efectos fototrópicos y gravitrópicos: Cinética

#### Cambios en el plano vertical norte-sur

Las plantas comenzaron el experimento sin diferencias significativas entre procedencias en el ángulo inicial (A01). En el tratamiento de luz directa, la tendencia general fue mantener la inclinación en la parte basal del tallo (A01) e inclinar ligeramente la parte superior (A12). En el tratamiento de luz lateral, promediando entre todas las procedencias y considerando todo el periodo experimental, el ángulo de inclinación del tallo se vio afectado significativamente sólo en el tramo en elongación (A12) (ver Fig. 4). No hubo diferencias significativas entre los tratamientos en el ángulo A01.

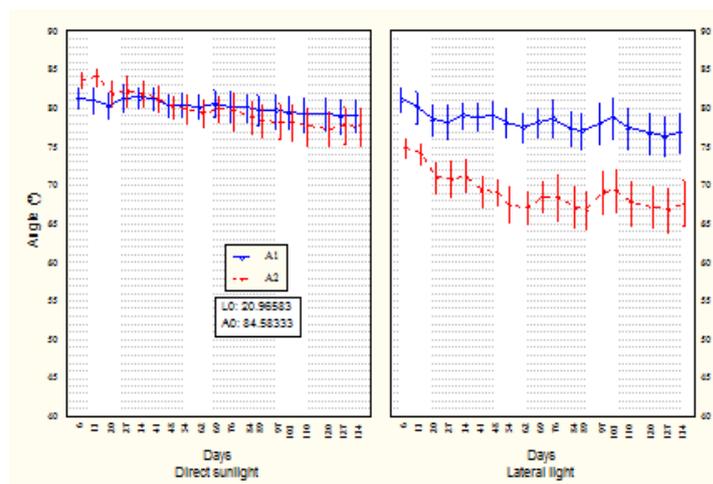


Figura 4. Evolución temporal de los ángulos A01 y A12 (procedencias promediadas) en los tratamientos de luz directa y luz lateral. Se representan las medias y sus intervalos de confianza del 95%. LO y AO: valores de las covariables.

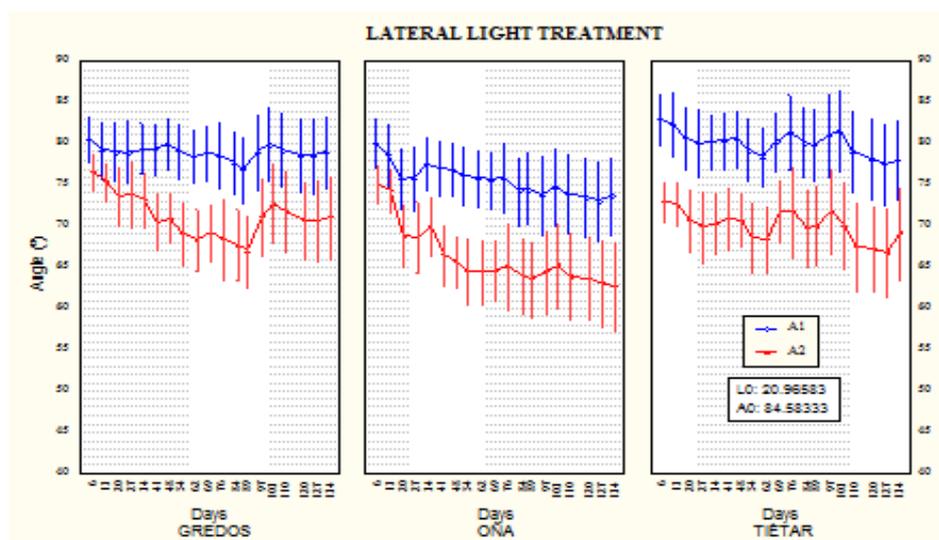


Figura 5. Evolución temporal de los ángulos A01 y A12 en diferentes procedencias dentro del tratamiento de luz lateral. Se representan las Ls- medias y sus intervalos de confianza al 95%. LO y AO: valores de las covariables.

Las diferencias entre procedencias en los ángulos A01 y A12 se analizaron en tres periodos diferentes: el total del periodo experimental, desde el comienzo del experimento hasta el final del periodo de elongación y desde el final de éste hasta el final de experimento. En el tratamiento de luz directa no hubo diferencias entre procedencias en los ángulos medidos en ninguno de los tres periodos, pero sí en el tratamiento de luz lateral (ver Fig. 5, Fig. 6 y Tabla 2).

Tabla 2. Contrastes individuales entre procedencias para los ángulos A01 y A12, en el tratamiento de luz lateral (en el tratamiento de luz directa todos los contrastes fueron no significativos). Los contrastes se realizaron en tres periodos: a) desde el inicio hasta el final del experimento (0 a 134 días), b) desde el inicio del experimento hasta el final del periodo de elongación (0 a 89 días), y c) desde el final del periodo de elongación hasta el final del experimento (89 a 134 días en luz lateral). Se muestran Ls-medias y (*p*-valores), ns: no significativo.

PERIODO	Total (0-134 días)		Elongación (0-89 días)		Post-elongación (89-134 días)	
	A01	A12	A01	A12	A01	A12
Gredos-Oña	ns	<b>6.77</b> <b>(0.0441)</b>	ns	ns	<b>2.87</b> <b>(0.0202)</b>	<b>4.94</b> <b>(0.0173)</b>
Gredos-Tiétar	ns	ns	ns	<b>-6.70</b> <b>(0.0205)</b>	<b>3.95</b> <b>(0.0019)</b>	<b>4.97</b> <b>(0.0162)</b>
Oña- Tiétar	ns	<b>-8.50</b> <b>(0.0214)</b>	ns	<b>-8.52</b> <b>(0.0078)</b>	ns	ns

En el tratamiento de luz lateral, si consideramos todo el periodo experimental, no hay diferencias entre procedencias en A01 pero sí en A12: las plantas de Oña tenían una inclinación A12 6.77° menor que las plantas de Gredos al final del experimento y 8.5° menos que en las plantas de Tiétar, es decir, en conjunto sólo Oña era diferente al final del experimento, por tener el tramo 12 más inclinado que las otras procedencias.

Pero analizando en mayor detalle, se observa que este resultado global proviene de una combinación de dos procesos en los periodos parciales considerados. En el periodo de elongación, no hay diferencias entre procedencias en A01, y en A12 las plantas de Tiétar tuvieron una inclinación

A12 significativamente menor que las otras dos procedencias (6.7° menos que Gredos y 8.52° menos que Oña), lo que sugiere una mayor reacción fototrópica en Gredos y en Oña que sólo afecta al tramo 12. Una vez cesada la elongación, aparecen diferencias significativas entre procedencias en la inclinación de ambos tramos A01 y A02, ya que las plantas de Gredos muestran un proceso de enderezamiento más pronunciado, el tramo A01 en Gredos recupera una media de 2.87° más que las de Oña y 3.95° más que las de Tiétar y en el tramo A12 una media de 4.94° y 4.97° respectivamente, no habiendo diferencias entre las de Oña y Tiétar.



Figura 6. Desarrollo de dos plantas representativas en el tratamiento de luz lateral: Planta de origen Oña al principio (1.a) y al final del experimento (1.b) y planta de origen Gredos al principio (2.a) y al final (2.b) del experimento. Las imágenes han sido tomadas en el plano Norte-Sur, con la luz procedente del Sur (lado derecho de las imágenes).

## 5. Discusión

### Efectos fotomorfogenéticos

Los diferentes tratamientos implican cambios en la calidad, intensidad y orientación de la luz debido a la malla de sombreo, que a su vez reduce la temperatura, la evapotranspiración y el efecto mecánico del viento. Como resultado, el período de elongación fue 20 días más largo en el tratamiento de luz lateral y las diferencias entre las procedencias tuvieron más tiempo para expresarse en respuesta a este ambiente.

El tratamiento de luz lateral provocó diferencias en el crecimiento en longitud que no se detectaron bajo luz directa, por lo que podemos asumir que son diferentes respuestas fotomorfogenéticas a nivel de procedencia. Se han reportado diferentes estrategias para capturar la luz y obtener estabilidad mecánica a nivel de especie (Collet et al., 2011) y también podrían existir a nivel de población, especialmente en especies con alta variabilidad genética y amplio rango de distribución como *P. pinaster*. En particular, las plantas de la procedencia Bajo Tiétar mostraron una elongación aprox. 40% y 60% mayor que las plantas de Gredos y Oña respectivamente en el tratamiento de luz lateral, mientras que no hubo diferencias bajo luz directa, lo que implica una mayor sensibilidad fotomorfogenética de las plantas de Bajo Tiétar. Sin embargo, al no existir diferencias entre Gredos y Oña en este sentido, no podríamos afirmar que la procedencia recta es menos

sensible a estos efectos que las torcidas en su conjunto.

#### Efectos fototrópicos y gravitrópicos

El ángulo de inclinación del tallo fue afectado significativamente por el tratamiento de luz lateral sólo en la parte del tallo en elongación (A12) (ver Fig. 4), siendo consistente con el hecho de que las reacciones fototrópicas sólo aparecen en los ejes en crecimiento primario. Se podría esperar un efecto indirecto sobre la inclinación de la parte basal (A01) debido al momento de flexión causado por el crecimiento y la inclinación de la parte 12, pero no fue significativo en el conjunto de las plantas (promediando todas las procedencias).

Aunque en este experimento no es posible separar los efectos fototrópicos y gravitrópicos, la posición del tallo descrita por los ángulos A01 y A12 en los diferentes periodos da una idea del equilibrio entre ellos. En el tratamiento de luz lateral, podemos considerar que, dado que sólo los tallos en elongación se dirigen hacia la luz, una vez cesada la elongación sólo observamos efectos gravitrópicos. Durante la elongación, sin embargo, las reacciones fototrópicas y gravitrópicas van interactuando. Herrera et al. (2010) encontraron una prioridad alternativa en las reacciones gravi y fototrópicas en plántulas de *P. pinaster* bajo diferentes niveles de inclinación y al mismo tiempo lateralmente iluminadas: las plantas inclinadas a 30° o más primero tuvieron una reacción primaria vertical, luego se volvieron hacia la luz, mientras que en plantas inclinadas 0° y 15° el ápice giró directamente a la luz. Estos autores estudiaron únicamente la reacción gravitrópica primaria, pero en nuestro experimento hay indicios claros de que las reacciones secundarias también están involucradas: por un lado, las plantas de Gredos mostraron una importante reacción enderezadora justo después del cese de la elongación (en A01 y A12); por otro, el estudio de la madera de reacción formada en secciones transversales (datos no mostrados), reveló en muchas de las plantas la existencia de bandas de madera de reacción alternadas con bandas de madera normal.

En el tratamiento de luz lateral, las plantas de Oña tuvieron una mayor inclinación (menor A12) que las plantas de Tiétar y Gredos al final de todo el periodo experimental, lo que sugiere que las plantas de Oña son más sensibles a los efectos fototrópicos o que, en el balance entre los efectos fototrópicos y gravitrópicos, el componente gravitrópico es relativamente más débil que el fototrópico comparado con las otras procedencias. Si tenemos en cuenta los dos periodos parciales considerados, las diferencias se establecen en el periodo de elongación debido a que las plantas de Tiétar se inclinan menos que las demás (posible menor respuesta fototrópica) y en el periodo posterior a la elongación las plantas de Gredos dejaron de inclinarse, e incluso se enderezaron varios grados, aumentando A01 y A12 significativamente más que en las otras dos procedencias. Esta reacción en plantas de Gredos es consistente con una mayor capacidad de enderezamiento en plantas inclinadas, ya mostrada por Sierra de Grado et al (2008).

¿Están las diferencias encontradas relacionadas con la rectitud del tronco?

Nuestra hipótesis fue que las diferencias de rectitud entre las poblaciones podrían estar relacionadas con diferentes sensibilidades a estímulos externos que inducen curvaturas, luz lateral en este caso, o a diferentes habilidades para enderezarse después de sufrir una inclinación. La población más recta, Gredos, ha mostrado una menor respuesta fotomorfogenética que una de las poblaciones torcidas (Tiétar, pero no menor que en Oña) y, analizando la inclinación sufrida por efecto de la luz lateral (balance foto-gravitrópico), las plantas de Gredos se inclinan menos que la otra población torcida (Oña) pero no menos que las de Tiétar). Por lo tanto, no podemos afirmar que una menor sensibilidad a la luz lateral esté relacionada con una mejor rectitud a nivel de población.

Por el contrario, la población recta mostró una mayor capacidad de enderezarse que ambas poblaciones torcidas cuando los efectos fototrópicos dejaron de actuar. Esto también es coherente con los resultados anteriores en experimentos de inclinación con plantas de las mismas poblaciones

(Sierra-de-Grado et al 2008).

## 6. Conclusiones

Se han detectado diferencias entre procedencias de *P. pinaster* en las respuestas fotomorfogenéticas y fototrópicas (o el balance foto-gravitrópicas), pero las diferencias encontradas hacen descartar la hipótesis de que las diferencias en la rectitud entre las poblaciones pueden deberse a diferente sensibilidad a la luz lateral (como estímulo externo que induce curvaturas). Sin embargo, estas diferencias son consistentes con la hipótesis de que pueden deberse a diferentes habilidades para enderezarse después de haber sufrido una inclinación.

## 7. Agradecimientos

Este trabajo ha sido financiado por los proyectos AGF 97-0809 y AGL2004-07094-C02-02.

## 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.

ALMÉRAS, T.; DERYCKE, M.; JAOUEN, G.; BEAUCHÊNE, J.; FOURNIER, M. 2009. Functional diversity in gravitropic reaction among tropical seedlings in relation to ecological and developmental traits. *Journal of Experimental Botany* 60: 4397–4410.

ALMÉRAS, T.; FOURNIER, M. 2009. Biomechanical design and long-term stability of trees: Morphological and wood traits involved in the balance between weight increase and the gravitropic reaction. *Journal of Theoretical Biology* 256: 370–381.

BASTIEN, R.; BOHR, T.; MOULIA, B.; DOUADY, S. 2013. Unifying model of shoot gravitropism reveals proprioception as a central feature of posture control in plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 110: 755–760.

BASTIEN, R.; DOUADY, S.; MOULIA, B. 2015. A unified model of shoot tropism in plants: photo-, gravi- and proprio-ception. *PLoS Computational Biology* 11: e1004037.

COLLET, C.; FOURNIER, M.; NINGRE, F.; HOUNZANDJI, AP-I.; CONSTANT, T. 2011. Growth and posture control strategies in *Fagus sylvatica* and *Acer pseudoplatanus* saplings in response to canopy disturbance. *Annals of botany* 107: 1345–53.

DIETZE, MC.; WOLOSIN, MS.; CLARK, JS. 2008. Capturing diversity and interspecific variability in allometries: A hierarchical approach. *Forest Ecology and Management* 256: 1939–1948.

FOURNIER, M.; BAILLERES, H.; CHANSON, B. 1994. Tree biomechanics: growth, cumulative prestresses, and reorientations. *Biomimetics* 2: 229–251.

HAMANT, O.; MOULIA, B. 2016. How do plants read their own shapes? *New Phytol*, 212: 333–337.

HERRERA, R.; KRIER, C.; LALANNE, C.; BA, E.H.M.; STOKES, A.; SALIN, F.; FOURCAUD, T.; CLAVEROL, S.; PLOMION, C. 2010. (Not) Keeping the stem straight: a proteomic analysis of maritime pine seedlings undergoing phototropism and gravitropism. *BMC plant biology* 10: 217.

IINO, M. 1990. Phototropism

□: mecha

Environment: 633–650.

LANG, A.C.; HÄRDITTE, W.; BRUELHEIDE, H.; GEIBLER, C.; NADROWSKI, K.; SCHULDT, A.; YU, M.; VON, OHEIMB, G. 2010. Tree morphology responds to neighbourhood competition and slope in species-rich forests of subtropical China. *Forest Ecology and Management* 260: 1708–1715.

LISCUM, E.; ASKINOSIE, S.K.; LEUCHTMAN, D.L.; MORROW, J.; WILLENBURG, K.T.; COATS, D.R. 2014. Phototropism: growing towards an understanding of plant movement. *The Plant cell* 26: 38–55.

MOULIA, 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.

MOULIA, 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.

PLOMION, C.; LEPROVOST, G.; STOKES, A. 2001. Wood formation in trees. *Plant physiology* 127: 1513–1523.

ROUSSEL, L. 1966. Le phototropisme juvénile des résineux. *Rev. For. Fran.* 11: 708–717.

SIERRA-DE-GRADO, R.; ALIA, R. 1994. Differences in phototropic sensitivity, stem straightness and compression wood formation in *Pinus pinaster* Ait., *Pinus canariensis* Sweet. and *Pinus nigra* Arn. seedlings. *Plant Biomechanics Congress*. Elsevier, 165–166.

SIERRA-DE-GRADO, R.; MOULIA, B.; FOURNIER, M.; ALÍA, R.; DÍEZ-BARRA, R. 1997. Genetic control of stem form in. *Trees* 11: 455–461.

SIERRA-DE-GRADO, R.; PANDO, V.; MARTÍNEZ-ZURIMENDI, P.; PEÑALVO, A.; BÁSCONES, 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.

SMITH, H. 1982. Light Quality, Photoperception, and Plant Strategy. *Annual Review of Plant Physiology* 33: 481–518.

TIMELL, T.E. 1986. *Compression wood in gymnosperms*. Berlin: Springer-Verlag.

ZOBEL, B.J.; VAN BUIJTENEN, J.P. 1989. *Wood Variation*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg.