



# 7º CONGRESO FORESTAL ESPAÑOL

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

26 - 30 junio 2017 | Plasencia  
Cáceres, Extremadura

---

---

7CFE01-174

---

---

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

© Sociedad Española de Ciencias Forestales

## El derecho a crecer torcido: ¿es adaptativa la rectitud del tronco?

CLIMENT MALDONADO, J.M.<sup>1,3</sup>, SIERRA DE GRADO, R.<sup>2,3</sup>

<sup>1</sup> Genética de Poblaciones y Evolución, INIA-CIFOR.

<sup>2</sup> ETSIA (Univ Valladolid), Palencia

<sup>3</sup> IuFOR, Instituto Universitario de Gestión Forestal Sostenible UVA-INIA

### Resumen

La rectitud del fuste es un rasgo determinante para el uso de muchas especies forestales, pero sabemos muy poco sobre la relevancia adaptativa –en el sentido evolutivo– que tiene el ser o no recto para cada especie o nicho ecológico. Tanto la teoría evolutiva como las evidencias experimentales recientes sostienen que los fustes rectos se asocian con mayor longevidad y reproducción tardía, y viceversa.

En este estudio hemos comparado la variación genética de la rectitud del fuste asociada a procedencias y sus correlaciones con otros caracteres en dos especies de pinos con nichos ecológicos muy diferentes: *Pinus nigra* y *P. pinaster*, tras haber sido sometidos a un estímulo mecánico.

En *P. pinaster* estudiamos la relación de la rectitud con los repartos de biomasa y caracteres de la raíz en plantas inclinadas artificialmente.

En *P. nigra*, evaluamos la relación de la rectitud del fuste con otros caracteres de crecimiento y forma y con el estado reproductor, tras una nevada extraordinaria en un ensayo de procedencias.

Los resultados confirman la elevada diferenciación genética de la rectitud del fuste entre procedencias, así como su papel relevante en estrategias vitales contrastadas que pueden implicar distintas soluciones adaptativas.

### Palabras clave

Adaptación, fenotipo, fuste, historia vital, variación ecotípica.

### 1. Introducción

La rectitud del fuste es uno de los caracteres que por sí solo influye de una manera más directa en el interés económico de las especies forestales. La presencia de fustes rectos o torcidos afecta significativamente a la proporción de madera que podría destinarse a productos de mayor valor añadido, a igualdad de otros factores. Sin embargo, aún sabemos muy poco sobre la relevancia adaptativa (en el sentido evolutivo) que tiene el ser o no recto para cada especie forestal en unas condiciones ambientales determinadas. En coníferas boreales, las diferencias entre ecotipos de latitudes o altitudes más elevadas (más esbeltas y de fustes más rectos) y las septentrionales o de menores altitudes con los caracteres opuestos, se conocen desde antiguo como adaptaciones a los efectos de la nieve y el viento, si bien las causas de la gran variabilidad de formas en algunas especies aún no está bien explicada (p. ej. *Picea abies*, GEBUREK et al 2008). En especies templadas Mediterráneas, el papel adaptativo de la rectitud del fuste –y de la forma del árbol en general– se conoce aún menos (BARTHÉLÉMY & CARAGLIO 2007). Sin embargo, la variabilidad existente en especies de interés comercial y la alta heredabilidad de los caracteres de forma se ha empleado con notable éxito programas de selección y mejora (WU et al 2007; BUTCHER & HOPKINS 1993).

Los árboles son seres de gran tamaño y extremada esbeltez, que para poder sobrevivir en ambientes que les imponen esfuerzos mecánicos muy variables (viento, nieve, hielo, variaciones del propio peso, etc) deben tener una importante resistencia (función estructural) y ser capaces de

reorientarse (función motriz) para recuperar posiciones estables. Las plantas detectan su posición relativa en el campo gravitatorio a través de mecanismos graviperceptivos muy sensibles y ajustan su geometría y posición mediante procesos motores activos para mantenerse en pie (MOULIA & FOURNIER, 2009). Cuando el viento u otra causa generan una desviación del tallo suficientemente grande, este tenderá a reorientarse para recuperar la posición vertical (regulación gravitrópica), lo que muchas veces conlleva la formación de curvaturas en el tallo, la producción de madera de reacción y crecimiento radial asimétrico. Por tanto, la rectitud de un tronco de árbol depende no sólo de los factores externos que hayan actuado, sino también de la capacidad del árbol para resistirlos y para enderezarse posteriormente. La resistencia a esfuerzos mecánicos frecuentemente se relaciona con la capacidad estructural de las raíces, pero hay muy poca información sobre la variabilidad genética en este aspecto. Es muy relevante que, en experimentos con *Pinus pinaster*, la heredabilidad de los caracteres relacionados con la rectitud aumentaron sustancialmente en los tratamientos que indujeron curvaturas, es decir, cuando se pusieron en funcionamiento los procesos de recuperación de la verticalidad (SIERRA DE GRADO et al 1999). En las especies estudiadas asumimos que, si no actúa un factor externo que lo desvíe, el hábito de crecimiento del tallo es recto y vertical, por lo que es necesario realizar las evaluaciones tras haber actuado dicho factor.

Bajo una perspectiva evolutiva, es relevante plantearse si las funciones de soporte mecánico y re-enderazamiento del tronco presentan compromisos con otras funciones básicas, como el crecimiento o la reproducción. En este sentido, estudios comparativos entre múltiples especies de árboles tropicales mostraron que los fustes rectos y maderas densas se asociaron con mayor longevidad y reproducción tardía, y viceversa (VAN GELDER et al 2006; POORTER et al 2010). Un reciente estudio en *Pinus pinaster* encontró también que la selección por forma -incluyendo tanto fustes rectos como elevada dominancia apical y ramas delgadas- llevó aparejado un efecto indirecto de retraso en la reproducción (SANTOS DEL BLANCO et al 2015). Ambos resultados sugieren la existencia de una tendencia general de modo que genotipos de fustes rectos estarían ligados a mayor longevidad y reproducción tardía, en consonancia con los postulados de la teoría de ciclo vital de los seres vivos (STEARNS 1976). Siguiendo el mismo razonamiento, la estrategia vital asociada a los fustes rectos debería incluir una mayor asignación relativa a componentes estructurales de largo plazo (el tronco principal y el sistema radical) y menor asignación a ramas y biomasa fotosintética.

Presentamos los resultados de dos ensayos independientes, con dos especies de pinos españoles muy diferentes: *Pinus pinaster* y *Pinus nigra*. La primera especie presenta una variabilidad de formas de fuste tanto entre poblaciones como entre familias dentro de poblaciones que ha sido objeto de numerosos estudios (ALIA et al. 1995; SIERRA DE GRADO et al. 1999). La segunda, en cambio, presenta en general fustes relativamente rectos, pero con notables diferencias de arquitectura del árbol entre subespecies y entre procedencias dentro de subespecies (CLIMENT et al. 2013). En *P. pinaster* los resultados se refieren a un experimento manipulativo a corto plazo que incluyó la inclinación experimental y el posterior reenderezamiento en diez procedencias. En *P. nigra* nos centramos también en un ensayo de procedencias (englobando cuatro subespecies) de 20 años de edad, evaluando el efecto de una intensa nevada tardía en primavera de 2015.

## 2. Objetivos

El objetivo de este trabajo es, tras confirmar la diferenciación genética en rectitud de fuste en las dos especies de estudio, explorar la existencia de correlaciones genéticas (entre procedencias) en el sentido esperado: genotipos más rectos ligados a mayor asignación de biomasa en el tronco principal o reproducción tardía. Asimismo, buscamos confirmar si la variabilidad observada entre procedencias en *Pinus nigra* subsp. *salzmannii* puede explicarse por las condiciones de origen,

esperando una mayor rectitud y menor incidencia de daños por nieve en procedencias de mayor altitud.

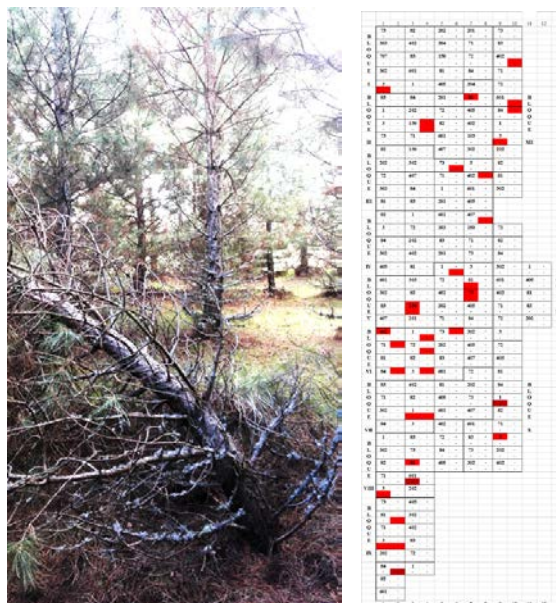


Figura 1. *Pinus nigra*. Aspecto de un árbol del ensayo tumbado por nieve, y distribución de pies inclinados más de 45° en el ensayo (celdas sombreadas en rojo)

### 3. Metodología

#### 3.1 *Pinus nigra*

El sitio de ensayo P25GRA, perteneciente a la red de ensayos Genfored ([www.genfored.es](http://www.genfored.es)) está localizada a 1.150 m de altitud en La Granja de San Ildefonso (Segovia). Los aproximadamente 800 individuos se plantaron en el año 1996 tras una savia en vivero, en 12 bloques, con las procedencias distribuidas aleatoriamente. Cada procedencia está representada en cada bloque por cuatro árboles plantados a marco real. Desde el año 2001 se realizaron mediciones periódicas de crecimiento (H, DBH) y supervivencia, y en 2012 y 2013 observaciones semi-cuantitativas de floración masculina y femenina y patrón de ramificación (BH, variable categórica de 1 a 6, correspondiendo 1 a ramas delgadas de inserción horizontal y 6 a ramas gruesas con inserción en ángulo agudo). Al ser la reproducción aún escasa, empleamos el porcentaje de individuos reproductores (REP, ya fuesen con conos masculinos o femeninos) para las comparaciones entre procedencias. La rectitud del fuste (STR) se evaluó mediante escalas categóricas subjetivas en 2011 y en 2016; en esta última observación se midió también el espesor de corteza a la altura del pecho, con el que obtuvimos el porcentaje de corteza en el tronco. Esta medición se hizo tras una intensa nevada que exageró las diferencias en rectitud y provocó una inclinación de más de 45° en el 5 % de los individuos. El reparto espacial fue muy homogéneo, por lo que asumimos la validez de este evento para detectar diferencias genéticas (Fig. 1).

En primer lugar analizamos el efecto de la subespecie y la procedencia dentro de subespecie en todos los caracteres mediante modelos lineales generales. Confirmamos que la incorporación o no de los árboles totalmente inclinados por la nieve no afectaba al ranking entre procedencias. Con los valores medios por procedencia obtuvimos la matriz de correlación entre caracteres y finalmente aplicamos un Análisis de Componentes Principales. Por último, evaluamos la relación entre el porcentaje de árboles inclinados más de 45° por la nevada y la altitud de origen de las procedencias

en la subespecie *salzmannii*.

### 3.2. *Pinus pinaster*

Se ensayaron plantas de cinco procedencias típicamente torcidas (01: Oña, 02: Meseta Castellana (Nieva), 03: Espadán, 04: Almirajara, 05: Segura) y cinco típicamente rectas (06: Almodóvar, 07: Noroeste Interior, 08: Burgos-Soria, 09: Gredos y 10: Leiria) según el ranking derivado de la evaluación de la rectitud en cinco ensayos de procedencias (ALIA et al 1995). Se sembraron en envases de 30 cm de diámetro y 30 cm de profundidad. En primavera de su segundo año, fueron inclinadas a 45°, dejando que se reenderezaran libremente durante una estación de crecimiento. Finalizado este periodo, analizamos la biomasa de las raíces finas (de diámetro menor de 2mm), raíces gruesas, ramas más acículas y tallo, así como diversas variables relacionadas con la geometría de las raíces (GARRIDO et al 2015). Con las variables que mostraron diferencias significativas entre procedencias realizamos un Análisis de Componentes Principales. Las variables fueron: diámetro del cuello (DTR0), conicidad de la raíz principal (TTR), presencia de engrosamientos en las raíces de segundo orden (THICK), número de raíces de segundo orden (NSR) y los porcentajes de las diferentes fracciones de biomasa respecto a la biomasa total (de ramas (BDW2), tallo (SDW2), raíces gruesas (CRDW2) y raíces finas (FRDW2).

## 4. Resultados

### 4.1. *Pinus nigra*

Todas las variables estudiadas mostraron diferencias significativas entre subespecies y entre procedencias dentro de subespecies, excepto la proporción de corteza, que sólo mostró diferencias entre subespecies.

Las correlaciones más significativas de la rectitud de fuste (STR) entre procedencias fueron negativas con el tipo de ramificación (BH, es decir, fustes más rectos asociados a ramas delgadas de inserción horizontal,  $r=-0.7$ ,  $p<0.001$ ) y con la reproducción (REP, es decir, fustes más rectos asociados a menor reproducción femenina o masculina,  $r=-0.74$ ,  $p<0.001$ ). También se encontró una correlación positiva menos intensa entre rectitud y esbeltez o asignación de crecimiento en altura (H/D,  $r=0.47$ ,  $p<0.05$ ).

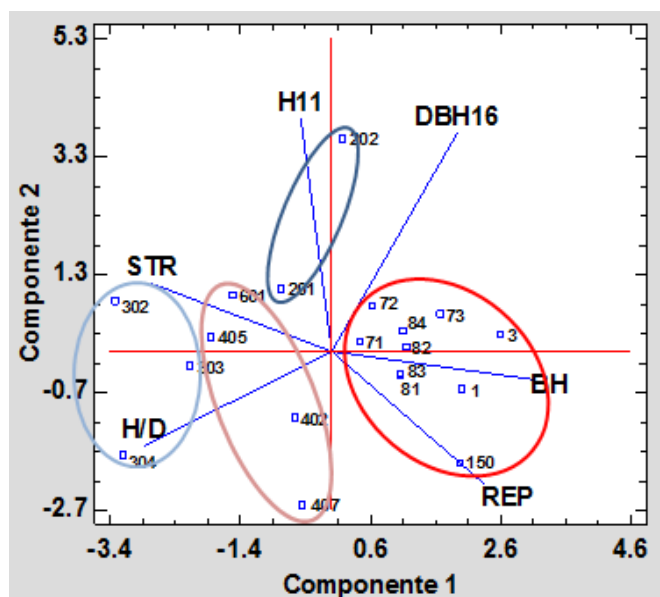


Figura 2. *Pinus nigra*. Biplot con las dos primeras componentes principales con los valores medios por procedencia (Componente 1: 51 % de la variación; Componente 2: 30.1 %). Las líneas agrupan las procedencias de la misma subespecie: rojo subsp. *salzmannii*; verde subsp. *calabrica*; castaño subsp. *nigra* y gris subsp. *corsicana*.

El análisis de componentes principales (excluyendo la proporción de corteza) mostró dos componentes con autovalor mayor de uno, recogiendo una variación del 82% (52% y 30% respectivamente, Fig. 2). En el gráfico con estas dos componentes se aprecia una agrupación muy clara por subespecies, de modo que *corsicana* (o *laricio* var. *corsicana*) se encuentra en el extremo opuesto de *salzmannii*. La subespecie *nigra* se asemeja más a *corsicana*, mientras que las procedencias del Sur de Italia (subsp. *calabrica* o *laricio* var. *calabrica*) se separarían por su mayor altura (H11) y diámetro (DBH), muy correlacionados con la segunda componente principal.

Atendiendo sólo al carácter de rectitud (STR), se aprecian no obstante marcadas diferencias entre procedencias dentro de la subespecie *salzmannii* (Fig. 3a). Las procedencias 150 (S Francia) y 1 y 3 (pre-Pirineo) fueron las que mostraron valores más bajos, esto es, fustes significativamente más torcidos que el resto de las procedencias de esta subespecie (y de las otras tres subespecies). Por otra parte, existe una clara relación negativa entre la altitud de origen y los daños sufridos por la nieve y el porcentaje de individuos reproductores entre las nueve procedencias de *salzmannii* (Fig. 3b y c)

#### 4.2. *Pinus pinaster*

No hubo diferencias entre procedencias rectas y torcidas en la biomasa total ni en las biomásas aéreas y subterráneas, pero el reparto de biomasa aérea fue distinta: las procedencias rectas mostraron como media más biomasa de tallo y menos biomasa de ramas que las procedencias torcidas (Fig. 4). En valores absolutos, las plantas de procedencias rectas mostraron una acumulación de biomasa en el tallo que fue como media 8,71 g mayor que en las procedencias torcidas y una biomasa de ramas 7,99 g menor que en las plantas de procedencia torcida, lo que supuso diferencias del 6,59% en tallos y 6,47% en ramas. La proporción de biomasa de ramas respecto a biomasa de tallo varía entre 1,35 y 2,28 en las procedencias rectas y entre 2,30 y 3,93 en las torcidas.

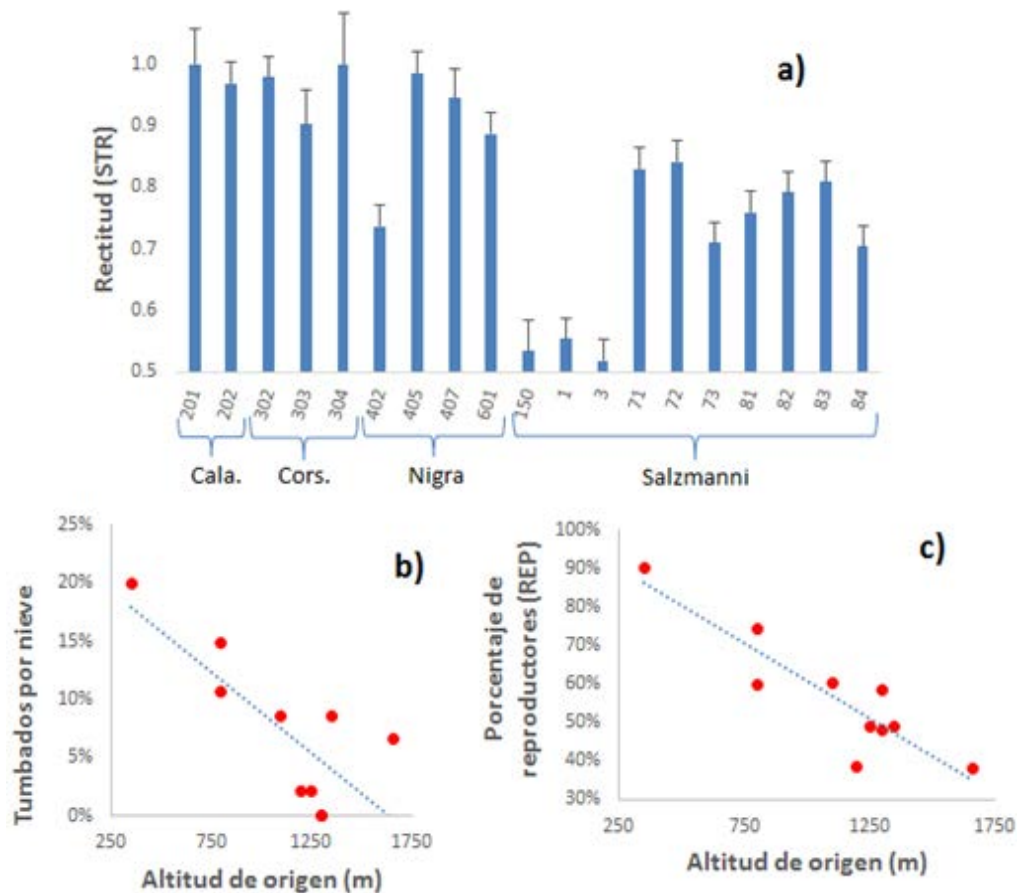


Figura 3. *Pinus nigra*. a) Diferenciación entre procedencias (agrupadas por subespecies) para la rectitud del fuste. b) Relación entre la altitud de origen entre procedencias de salzmanni y el porcentaje de pies tumbados por nieve (regresión lineal  $r=-0.76$ ,  $p<0.05$ ). c) Relación entre la altitud de origen entre procedencias de salzmanni y el porcentaje de individuos reproductores (regresión lineal  $r=-0.89$ ,  $p<0.001$ )

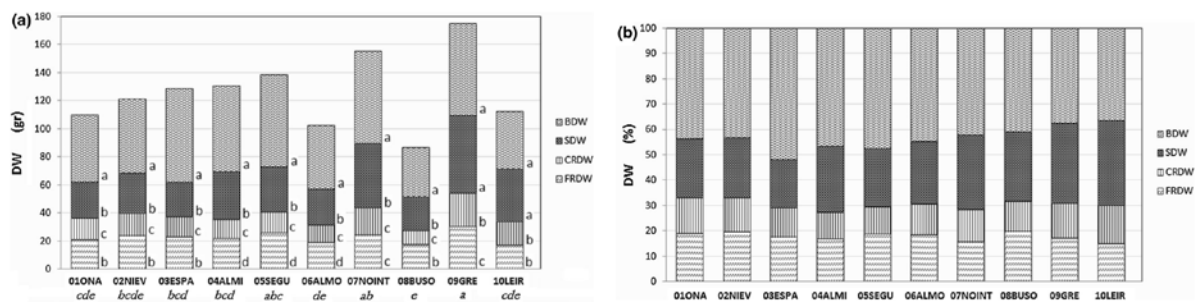


Figura 4. *Pinus pinaster*. Reparto de biomasa en plantas sometidas a ensayo de inclinación-enderezamiento, en cuatro fracciones: ramas (BDW), tallo (SDW), raíces gruesas (CRDW) y raíces finas (FRDW) por procedencias (medias con la misma letra no difieren significativamente al 5%: Las letras al lado de las barras se refieren al contraste entre fracciones dentro de la misma procedencia, las letras bajo los nombres de las procedencias se refieren al contraste para la biomasa total entre procedencias). (a): Valores absolutos, (b): valores relativos al total de biomasa.

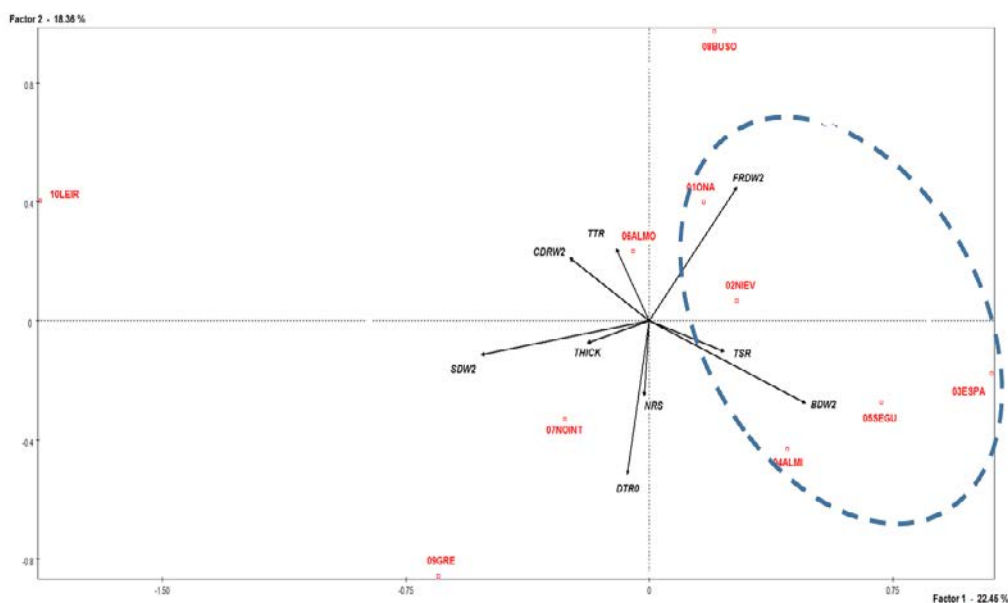


Figura 5. *Pinus pinaster*. Análisis de componentes principales. La línea discontinua agrupa las procedencias torcidas.

Con las variables que mostraron diferencias significativas entre procedencias y escasa correlación entre ellas se realizó el ACP (Fig. 5). Las tres primeras componentes acumulan el 54% de la varianza. La primera componente se correlaciona positivamente con el porcentaje de biomasa en ramas y negativamente con el porcentaje de biomasa en tallo; la segunda se asocia negativamente al diámetro del cuello y positivamente al porcentaje de biomasa en raíces finas. Es muy destacable que las procedencias rectas muestran una heterogeneidad mayor que las torcidas y coordinadas más extremas en los ejes del ACP. No obstante, sí se manifiesta que las procedencias torcidas se asocian a un mayor porcentaje de biomasa en ramas y menor en tallo.

## 5. Discusión

La rectitud del fuste muestra una notable correlación con otros caracteres biométricos y de historia vital en las dos especies estudiadas.

En *Pinus nigra*, la diferenciación entre procedencias para la rectitud del tronco es tanto o más acusada que la que se observa entre subespecies. El análisis multivariante (ACP) muestra una diferenciación muy nítida entre subespecies, de forma que *salzmannii* y *corsicana* (ssp. *laricio* var. *corsicana*) se encuentran en los extremos opuestos atendiendo a su fenotipo. Las otras subespecies, *callabrica* (ssp. *laricio* var. *callabrica*), y *nigra* presentan fenotipos intermedios. Por otra parte, resulta a priori poco intuitivo que en la subsp. *salzmannii* sean las procedencias de latitudes mayores (Sur de Francia y Prepirineo) las más torcidas y las que sufrieron más daños por la nieve. Sin embargo, las procedencias meridionales (Sur del Sistema Ibérico y Cordilleras Béticas) alcanzan mayor altitud, por lo que podemos pensar que han sufrido una selección más intensa frente a fuertes nevadas que justificaría la correlación observada.

Por otra parte, los resultados confirmaron muy claramente que la rectitud va ligada a ramas delgadas y de inserción más horizontal, caracteres que se conocen por facilitar la menor acumulación de nieve desde hace décadas (p.ej. KUULUVAINEN 1988). Esas características, además, van ligadas como era esperable a una reproducción más tardía debido a una mayor asignación de biomasa en el fuste principal (SANTOS DEL BLANCO et al 2015).



Inicialmente también esperábamos que este fenotipo que se ajusta bien a una estrategia vital de mayor longevidad y tamaño adulto, se caracterizase por una mayor inversión en corteza (p.ej. POORTER et al 2014), ya que en ambientes mediterráneos longevidad y resistencia al fuego están indisolublemente ligados (PAUSAS et al 2004). Sin embargo, no encontramos diferencias entre procedencias en este carácter, pero sí entre subespecies. Es relevante que la subespecie corsicana, es decir, la que más claramente se diferencia por la estrategia antes descrita –fustes rectos, ramas delgadas y reproducción tardía– fuese la que mostró la mayor proporción de corteza en el fuste (datos no mostrados).

En *Pinus pinaster*, la existencia de variabilidad geográfica en el carácter rectitud está bien documentada (ALIA et al 1995, SIERRA-DE-GRADO et al 1999), por lo que puede utilizarse esta caracterización para inferir correlaciones con otras características de las procedencias. Tras ser sometidas a una inclinación forzada, no se ha detectado variación asociada a las procedencias en el reparto de biomasa aérea respecto a biomasa subterránea, lo que descarta en principio la idea general de una diferente estrategia de asignación de recursos al anclaje. No obstante, este resultado no se puede desligar de la diferente geometría de las raíces ni de la heterogeneidad de respuestas en las procedencias rectas, como el refuerzo de la raíz principal (gruesa y cilíndrica) o, alternativamente, el refuerzo de las raíces de segundo orden desarrollando engrosamientos en las zonas en tensión (GARRIDO et al 2015).

El reparto de la biomasa en cuatro fracciones y las variables de geometría de las raíces estudiadas indican también que existe una mayor variación de patrones de respuesta en las procedencias rectas frente a las torcidas aunque parece clara la tendencia a una mayor asignación de biomasa en el tallo frente a las ramas en las procedencias rectas que en las torcidas. Estas diferentes distribuciones de recursos pueden estar relacionadas con la mayor eficacia de enderezamiento de los tallos en las poblaciones rectas, impulsada por el crecimiento secundario y la formación de madera de compresión (SIERRA-DE-GRADO et al 2008). La madera de compresión es más densa que la madera normal (TIMMELL 1986), y pueden existir diferencias en su densidad entre poblaciones e individuos. Además, una menor proporción de biomasa de ramas puede ser beneficiosa para la capacidad de la planta para resistir al viento. Es notable que la diferencia entre poblaciones rectas y torcidas resulte de la proporción de biomasa de ramas/tallo y que la relación biomasa aérea/subterránea, por el contrario, sea muy uniforme en todas las poblaciones.

## 6. Conclusiones

Los resultados apoyan muy claramente que la rectitud del fuste en *Pinus nigra* está ligada a estrategias de ciclo vital muy contrastadas, tanto entre subespecies como entre procedencias, de modo que las procedencias más rectas se asocian a reproducción tardía, mayor asignación de biomasa al fuste principal y mayor esbeltez. En concreto, en la subespecie *salzmannii* se aprecia una clara relación entre estrategia vital y altitud de origen de las procedencias, de forma que las procedencias de mayor altitud (de fustes más rectos y reproducción tardía) sufrieron menos daños por la nieve y presentaron una reproducción más tardía, debido posiblemente a la mayor asignación de recursos al tronco principal.

En *Pinus pinaster*, las procedencias rectas muestran una mayor variabilidad en los caracteres estudiados que las procedencias torcidas, generando diversas estrategias para responder a los esfuerzos mecánicos, entre las que destaca la mayor asignación de biomasa al tronco que a las ramas y follaje, así como la posibilidad alternativa de reforzar la raíz principal o las de segundo orden.

## 7. Agradecimientos

El ensayo de *Pinus nigra* y parte de los datos empleados son parte integrante de la Red Nacional de Ensayos Genéticos (GENFORED). Se agradece a todas las personas e instituciones

involucradas en el establecimiento y medición de los ensayos de campo y el mantenimiento de la red.

Agradecemos el apoyo y asistencia en distintos aspectos del trabajo a F. del Caño, L. Mtez. Valcuende, E. Ballesteros, M. R. Chambel, S. Sansegundo, A. Calleja, F. Garrido, F. Lario y Roberto San Martín. Esta investigación forma parte de los proyectos: FUTURPIN (AGL2015-68274-C3-1-R) y DEREPI (AGL2007-62335/FOR).

## 8. Bibliografía

ALIA, R.; GIL, L.; PARDOS, J.A. 1995. Performance of 43 *Pinus pinaster* Ait. Provenances on 5 locations in central Spain. *Silvae Genet.* 44: 75–81.

BARTHÉLÉMY, D.; CARAGLIO, Y. 2007. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Ann. Bot.* 99: 375–407.

BUTCHER, T.B.; HOPKINS, E.R. 1993. Realised gains from breeding *Pinus pinaster*. *For. Ecol. Manag.* 58: 211–231.

CLIMENT, J.M.; CHAMBEL, M.R.; SANTOS-DEL-BLANCO, L.; MARTÍNEZ-VALCUENDE, L.; ALIA, R. 2013. Esclareciendo la variación adaptativa entre subespecies y procedencias de *Pinus nigra* Arnold. *Actas del 6º Congreso Forestal Español*. Vitoria-Gasteiz, 11-14 Junio 2013.

GARRIDO, F.; SAN MARTÍN, R.; LARIO, F. J.; SIERRA-DE-GRADO, R. 2015. Root structure and biomass partitioning in tilted plants from twisted-and straight-stemmed populations of *Pinus pinaster* Ait. *Trees*, 29(3), 759-774.

GEBUREK, T.; ROBITSCHKEK, K.; MILASOWSKY, N. 2008. A tree of many faces: Why are there different crown types in Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.)? *Flora* 203: 126–133.

KUULUVAINEN, T. 1988. Crown architecture and stemwood production in Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.). *Tree Physiol.* 4: 337–346.

MOULIA, B.; FOURNIER, M. 2009. The power and control of gravitropic movements in plants: a biomechanical and systems biology view. *Journal of experimental botany*, vol. 60, no 2, p. 461-486.

PAUSAS, J.G.; BRADSTOCK, R.; KEITH, D.; KEELEY, J.E. 2004. Plant functional traits in relation to fire in crown-fire ecosystems. *Ecology* 85: 1085–1100.

POORTER, L.; MCDONALD, I.; ALARCÓN, A.; FICHTLER, E.; LICONA, J.-C.; 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 Phytol.* 185: 481–92.

POORTER, L.; MCNEIL, A.; HURTADO, V.H.; PRINS, H.H.T.; PUTZ, F.E. 2014. Bark traits and life-history strategies of tropical dry- and moist forest trees. *Funct. Ecol.* 28 (1): 232-242.

SANTOS-DEL-BLANCO, L.; ALÍA, R.; GONZÁLEZ-MARTÍNEZ, S.C.; SAMPEDRO, L.; LARIO, F.; CLIMENT, J.M. 2015. Correlated genetic effects on reproduction define a domestication syndrome in a forest tree. *Evol. Appl.* 8: 403–410.

SIERRA-DE-GRADO, R.; DÍEZ-BARRA, R.; ALÍA, R. 1999. Evaluación de la rectitud del fuste en 6 procedencias de *Pinus pinaster* Ait. *Investigación Agraria. Serie Recursos Forestales* 8(2):263–278.

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 Physiol* 28:835–846.

STEARNS, S.C. 1976. Life-history tactics: a review of the ideas. *Quart. Rev. Biol.* 51: 3–47.

TIMELL, T.E. 1986. Compression wood in gymnosperms, vol I–III. Springer, 2150 pp, Berlin.

VAN GELDER, H.A.; POORTER, L.; STERCK, F.J. 2006. Wood mechanics, allometry, and life history variation in a tropical rain forest tree community. *New Phytol.* 171: 367–378.

WU, H.X.; ELDRIDGE, K.G.; MATHESON, A.C.; POWELL, M.B.; MCRAE, T.A.; BUTCHER, T.B.; JOHNSON, I.G. 2007. Achievements in forest tree improvement in Australia and New Zealand 8. Successful introduction and breeding of radiata pine in Australia. *Australian Forestry* 70: 215–225.