

El modelo de las zonas del árbol

William Moore

Atelier de l'Arbre
w.moore@arbre.net

El modelo de las zonas del árbol ha sido concebido como un instrumento pedagógico para abordar el árbol en todo su conjunto, su desarrollo en el tiempo y establecer un vínculo entre las diferentes partes del árbol. El modelo, puede ser considerado como un organigrama del árbol, su función no es otra que la de explicar de forma comprensible el árbol, esta comprensión debe ser establecida a partir de los propios conocimientos y de la profundización del que las utiliza.

En el modelo se definen las diferentes zonas. Estas zonas han sido establecidas a partir de una selección de criterios fisiológicos, morfológicos y funcionales siguiendo los estadios de desarrollo del árbol. Los conceptos de compartimentación, de arquitectura, de biomecánica se toman en cuenta junto con los organismos asociados al árbol. En este artículo estos diferentes criterios y conceptos son brevemente desarrollados para entender mejor su conexión con el modelo.

El modelo de las zonas del árbol debe permitir la lectura del árbol "in situ". Es la herramienta de un biólogo generalista y no de un investigador especializado en un dominio preciso. Puede ser utilizado como un medio de comunicación entre el gestor, el maestro de obra y el trabajador o podador, o como ayuda en la elaboración de un diagnóstico.

Introducción

Desde hace algunos años se han dado importantes avances. en distintos países, en el conocimiento del árbol, notablemente en patología, en compartimentación (CODIT, compartimentación de la putrefacción en el árbol) y en mecanismos de defensa, por ejemplo: Shigo (1984), Mattson *et al* (1988), Blanchette *et al* (1992), Boddy y Rayner (1988), Schwarze (2000); en arquitectura, por ejemplo: Oldeman (1974), Edelin (1984), Hallé (1986), Drénou (1994); en biomecánica, por ejemplo: Mattheck y Kubler (1995), en fisiología y biología general p.e. : Shigo (1986), Bory (1994), en gestión de riesgos p.e. : Lonsdale (1999).

Actualmente no existe un modelo del árbol que relacione estos diferentes campos de investigación con una finalidad pedagógica. Un modelo así podría ser utilizado para:

- permitir una visión en conjunto rápida del funcionamiento global del árbol y de su envejecimiento,
- ofrecer un instrumento de lectura del árbol "in situ",
- y dar acceso a libros de referencia y algunos artículos claves.

El modelo de las zonas del árbol reúne los elementos pertinentes de estos diferentes sectores de investigación. En esta representación, el árbol se subdivide en zonas, siete como máximo, funcionalmente, morfológicamente y fisiológicamente distintas. Las partes aéreas pueden presentar de una a tres zonas en función del estado de desarrollo del árbol, las partes subterráneas son siempre representadas por tres zonas independientes del estado de desarrollo del árbol. Una zona intermedia, el cuello del árbol, conecta los órganos aéreos con los subterráneos.

El modelo se creó inicialmente con objetivos pedagógicos para la enseñanza de la biología, de la patología y del cuidado de los árboles (Moore 1989). Sin embargo, se ha utilizado también como ayuda para establecer un diagnóstico con el nombre "Diagnóstico Integrado del Árbol" (MOORE 1996, MOORE 2003), además, también para la evaluación de la salud fisiológica y mecánica del árbol y por consiguiente, para la vida larga de los árboles. Esta herramienta se ha utilizado también para la comunicación entre los diferentes actores de la gestión y de los cuidados de los árboles (p. e. WICART, Villa de Burdeos, 1996).

Presentación del documento

Antes de abordar el modelo es necesario tomar en consideración los diferentes estadios de desarrollo del árbol, desde el nacimiento hasta la muerte, y también la cuestión del envejecimiento del árbol. La primera parte del texto se consagra a este sujeto.

La segunda parte de este texto presenta el modelo y el desarrollo de las diferentes zonas para árboles con buena salud que crecen en buenas condiciones. Las perturbaciones reecontradfas a lo largo de su vida (enfermedades, accidentes, podas y diversos estreses) pueden modificar este desarrollo, estas modificaciones se discutirán en la parte final.

Estadios de desarrollo y envejecimiento del árbol

Estadios de desarrollo

En este modelo de las zonas del árbol, la vida hipotética de un árbol con buena salud, desde la germinación de la semilla hasta la muerte del árbol, se divide en cuatro etapas basadas en la acumulación anual de biomasa:

Fase 1: fase de asentamiento del árbol. Esta fase consiste en la germinación de la semilla y la elaboración de las primeras ramificaciones del árbol y el establecimiento de las relaciones del árbol con su medio ambiente. La acumulación anual de la biomasa es pequeña. En el modelo un árbol en esta fase se llama árbol juvenil.

Fase 2: fase rápida de expansión. El árbol procura captar el máximo espacio para un crecimiento eficaz. La acumulación anual de biomasa es grande. Un árbol en vía de expansión rápida de la copa se llama árbol joven.

Fase 3: fase de expansión lenta o de aprovechamiento del espacio capturado en la fase anterior. Esta fase está caracterizada por una ralentización del crecimiento del árbol. El árbol en esta fase se llama árbol adulto.

Fase 4: fase de senescencia. Esta fase constituye el resultado del desarrollo fisiológico y morfológico (arquitectónico) del árbol. Se caracteriza por una disminución neta de la reactividad del árbol, por la aparición de la unidad arquitectónica mínima (Drénou 1994), y a veces por una reducción de la sexualidad. La acumulación anual de biomasa es pequeña.

En el modelo, este árbol se llama senescente.

Estos cuatro estadios de desarrollo se ilustran en la figura 1 que representa la acumulación anual de la biomasa a lo largo de toda la vida del árbol. La acumulación anual de la biomasa varía en función del estadio de desarrollo. Es durante la fase joven, expansión rápida de la copa, cuando la acumulación anual de la biomasa es la más elevada.

Cada una de estas cuatro fases pueden subdividirse, por ejemplo Raimbault (1995), divide la vida del árbol en diez estadios según una evolución morfológica, en los cuales la fase juvenil se divide en cuatro, la fase joven en tres, la fase adulta en uno y la fase de senescencia en tres estadios. Sin embargo, los dos últimos estadios de senescencia sugeridos por Raimbault corresponden a los estadios de decaimiento (bajada o regresión de la copa) que pueden manifestarse en todo momento de la vida de numerosas especies de árboles. Por otra parte, como la morfología de los árboles es extremadamente variable, muchas especies no pueden ser evaluadas a partir de las diez fases propuestas. Otros autores solo utilizan tres estadios para describir el desarrollo del árbol, por ejemplo White (2000) propone tres fases basadas en la acumulación de biomasa en el tronco (figura dos): fase de formación (árboles juveniles y juvenes), fase de madurez (árbol adulto) y fase de senescencia (árbol senescente). Edelin (*in* Drénou, 1999) utiliza los términos: árbol del futuro (= árbol juvenil), árbol del presente (= árbol joven y adulto) y árbol del pasado (árbol senescente).

La finalidad de la utilización del término "acumulación de biomasa" para definir los estadios de desarrollo, se debe a que este término parece ser un factor que se ajusta para todas las especies. Las curvas de producción forestal ilustran claramente las variaciones de crecimiento en función de la edad del árbol. La figura 3 muestra las curvas de producción (m^3/ha) del crecimiento de especies diferentes en condiciones óptimas en Gran Bretaña (adaptado por Forestry Commission 1971). En todas las especies las curvas son caracterizadas por un periodo de acumulación rápida de biomasa (periodo de expansión lenta, árbol adulto). Las curvas provienen de datos de gestión de árboles forestales cuyo objetivo principal es la maximización del beneficio financiero. Generalmente los árboles se explotan justo al llegar al estado de máxima producción. A tener

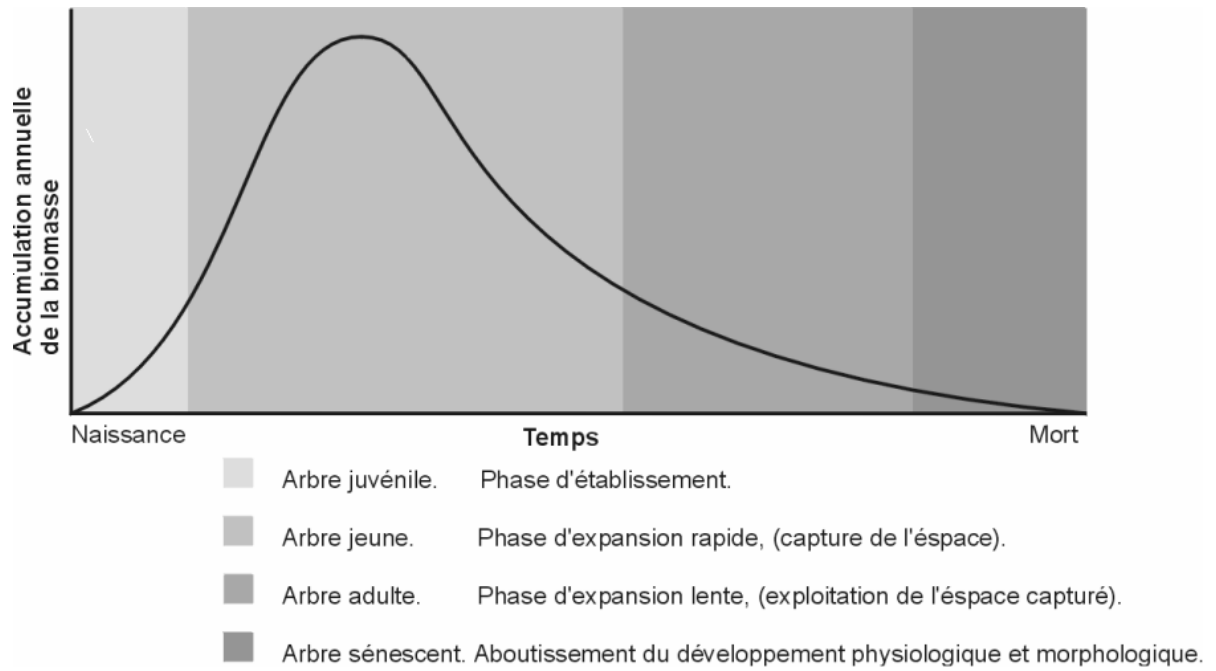


Figura 1
 Acumulación anual de la biomasa en función del estado de desarrollo, en un árbol hipotético.

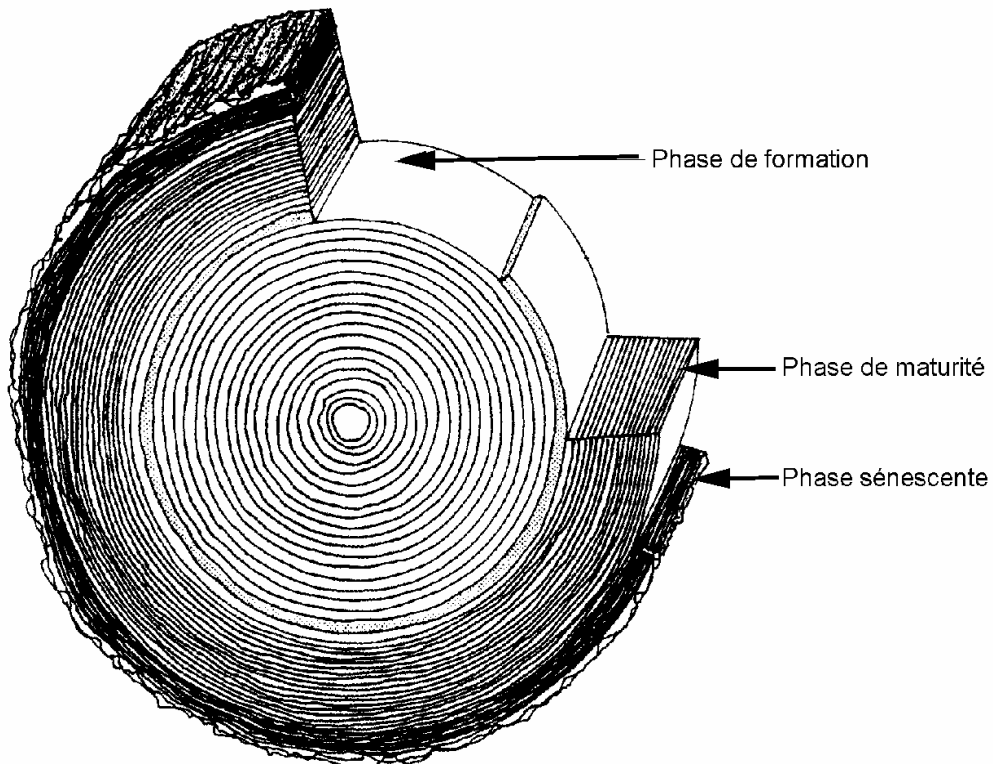


Figura 2
 Tres fases de desarrollo, White (2000).

en cuenta: aunque estos datos conciernen a los árboles forestales, se aplican también a los árboles que crecen aislados, sin embargo, por el hecho de que las ramas bajas en el árbol aislado no se podan y se desarrollan lateralmente, la acumulación anual de la biomasa disminuye probablemente mucho más lentamente en la fase joven y adulta del árbol aislado que en el árbol forestal (Lonsdale, com. pers.).

La duración de éstos cuatro estadios varía según las especies (figura 3). El abedul pubescente (*Betula pubescens* EHRH) llega a la senescencia entre los 60 y los 100 años. Por el contrario, es corriente observar un roble común de la misma edad en plena expansión de la copa (árbol joven). Estas diferencias están ligadas a estrategias ecológicas de la especie referida (figura 4). Las especies pioneras, por ejemplo abedul, sauce, aliso y chopo se caracterizan por un crecimiento extremadamente rápido, por la acumulación de un gran volumen de biomasa durante la fase joven y, por una fase adulta relativamente corta que no supera generalmente los 150 años. Estas especies producen gran cantidad de semillas de pequeño volumen que son transportadas por el agua o por el viento, y esto les permite colonizar espacios no conquistados por otras especies. Son poco exigentes a las condiciones ecológicas. El abedul verrucoso (*Betula pendula* roth) por ejemplo, tolera casi todas las condiciones edáficas encontradas en términos de pH y de régimen hídrico. En contra, son heliófilas, es decir no toleran la sombra y necesitan mucha luz para un crecimiento óptimo.

En cambio, las especies driadas, p.e. el haya, el abeto (*Picea* esp.) y las secuoyas (*Sequoia sempervirens*) (D. Don) End., *Sequoiadendron giganteum* (Lindl.) Buchholz, que en la sucesión vegetal intervienen después de las especies pioneras, se caracterizan por un periodo adulto prolongado y una duración de la vida elevada. Las driadas son árboles esciafilos, es decir toleran la sombra. En el estadio juvenil, se encuentran en la sombra del sotobosque. La fase de asentamiento puede durar relativamente mucho tiempo antes de la iniciación de la fase de expansión rápida (figura 4).

Existen todo tipo de variaciones entre estos dos extremos. Un tercer grupo, los post-pioneros o nómadas son capaces de brotar a plena luz y toleran igualmente una cierta sombra. Pueden colonizar nichos vacíos cuando las condiciones edáficas sean convenientes o brotar a la sombra de especies pioneras y reemplazarlas con el

tiempo. Numerosas especies de robles, pinos y fresnos son clasificadas dentro del grupo de los nómadas. (Ver Rameau *et al*, 1989, glosario de términos y clasificación de los árboles en función de sus estrategias ecológicas).

Una problemática: la senescencia, el estrés y el decaimiento

A menudo se da una confusión entre senescencia y decaimiento. La senescencia se define en el diccionario (Larousse, 1999) como sigue,

senescencia n.f. (del latín *senescens*, envejeciendo):

- envejecimiento natural de los tejidos y del organismo,
- disminución de las actividades propias del periodo de vida que sigue a la madurez.

La senescencia puede ser por tanto considerada como la última etapa del desarrollo del árbol (o de una parte del árbol, por ejemplo hojas o micorriza).

La senescencia en el árbol aparece después de la fase adulta y se caracteriza por ser el resultado del desarrollo fisiológico y morfológico del árbol. La mayoría de los árboles que proceden de semilla no alcanzan el estadio de senescencia, mueren antes a causa de estrés severos ligados o bien al ambiente o bien a estados patológicos. El decaimiento, contrariamente a la senescencia, puede suceder en cualquier momento de la vida del árbol. El decaimiento generalmente se caracteriza por un "crecimiento hacia abajo" (bajada de la copa, Green 2001).

En sus estudios Drénou (1994), define la senescencia así:

"Cuando un árbol consigue pasar progresivamente de la unidad arquitectónica a la unidad mínima, sus capacidades de reiteración retardada disminuyen irreversiblemente. Cuanto más viejo es un árbol, más difícil es que se produzca la aparición de renuevos en el tronco y en las ramas de diámetro grande. En el último grado de su evolución el árbol no reitera más, disminuye la floración y la muerte de la parte aérea acontece progresivamente desde los últimos ejes hasta la base del tronco. Estos síntomas aparecen después de unos sucesos morfológicos que ocurren sin que las condiciones del medio cambien y permiten así definir una verdadera senescencia del árbol."

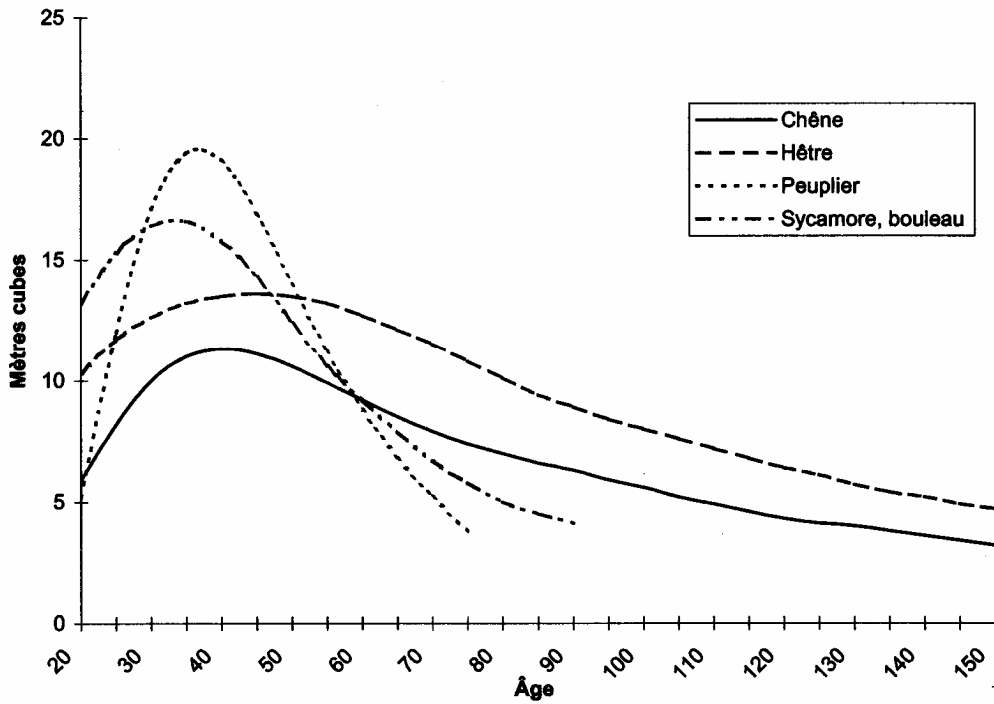


Figura 3
Curvas de producción forestal de algunas especies

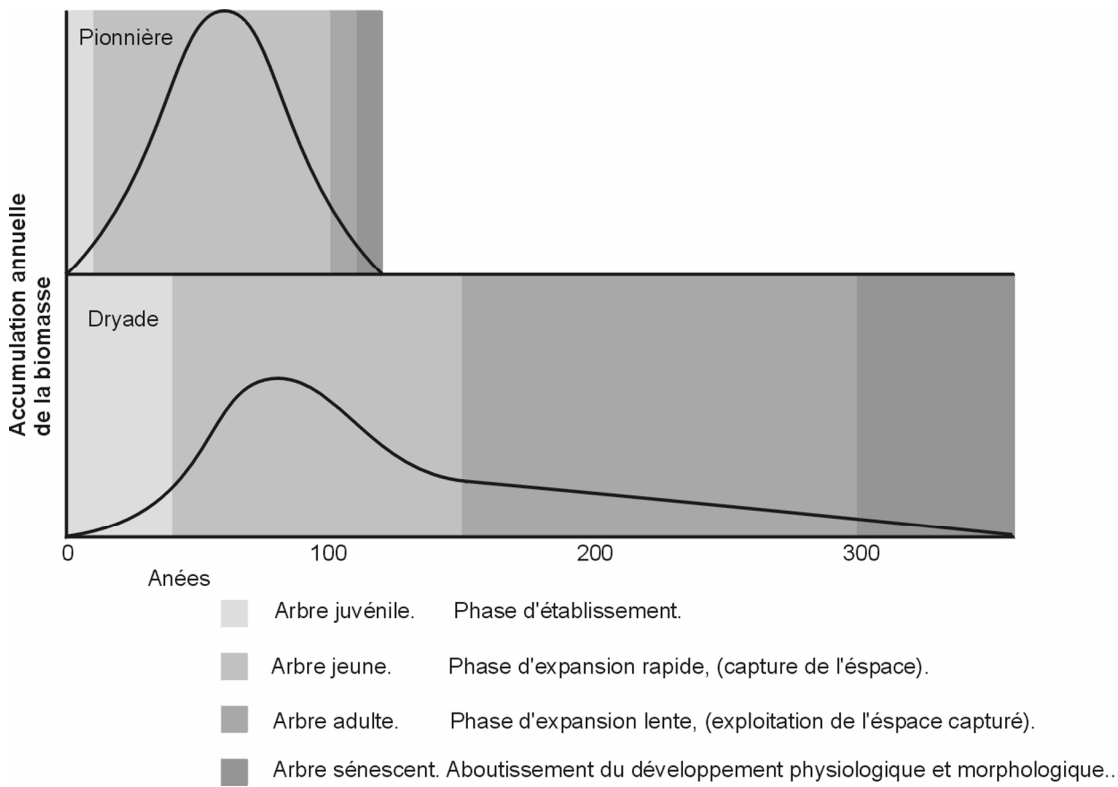


Figura 4
Duración de los estados de desarrollo en especies driadas y pioneros hipotéticos.

La senescencia morfológica se caracteriza por tanto, por la finalización del desarrollo arquitectónico del árbol y la aparición de "la unidad arquitectónica mínima" (ver más tarde). Después de las fases sucesivas de reiteración secuencial las unidades arquitectónicas se vuelven cada vez más simples, cada vez más pequeñas y cada vez más numerosas. La primera unidad arquitectónica del roble que crece en un bosque puede esperarse a unos veinte metros. La unidad arquitectónica mínima, resultante de numerosas fases de reiteración secuencial consiste en una única unidad de crecimiento que mide algunos centímetros de longitud (Drénou, 1994). Un árbol verdaderamente senescente no puede hacer una regresión de su copa y parece que pierde sus capacidades de rebrotar de cepa (Aumeerud 1984).

El envejecimiento fisiológico

El envejecimiento del árbol se acompaña de cambios en su comportamiento fisiológico, particularmente por una disminución de su reactividad. Esta decadencia, para numerosos autores, Oldeman (1974), para Shigo (1991), por ejemplo, está ligada a un desequilibrio entre la energía total captada por la fotosíntesis y la energía necesaria para hacer funcionar el sistema, (Shigo, 1991) utiliza los términos *energía potencial* y *energía cinética*. En efecto, formulas matemáticas simples muestran que la superficie de cualquier objeto tridimensional disminuye de forma inversamente proporcional al aumento del volumen desarrollado. La figura 5 ilustra este fenómeno por medio de un cono que aumenta en volumen por la suma de capas sucesivas, un poco como las capas anuales de madera que se superponen unas a otras en el tronco de un árbol. La superficie del cono puede ser considerada como la superficie fotosintética del árbol. Esta aproximación puede parecer muy simplista sin embargo, el conjunto de ramificaciones perennes del árbol representa esencialmente los conos de madera interligados entre sí. Se puede suponer razonablemente que la superficie folial de un árbol disminuye de forma desproporcionada con relación al crecimiento de su masa.

El árbol es un sistema generador. Debido al funcionamiento de los meristemas secundarios, su masa aumenta todos los años con la formación de nuevas capas de tejidos vivos (la albura y el líber, masa dinámica), sus órganos (hojas y raíces finas, por ejemplo) se reemplazan continuamente por nuevos gracias a otros

meristemas. Los meristemas pueden ser activos durante miles de años: en la secuoya gigante casi 3.000 años; en el "Bristle cone pine" *Pinus aristata* Engelm. casi 5.000 años y en " el Huon pine ", *Lagarostrobos franklinii* (Hook F.) Quinn, puede vivir más allá de diez mil años por clonación (acodadura).

En ciertas condiciones los árboles pueden generar incluso nuevos meristemas a partir de células parenquimáticas de la madera después de lesiones, (formación de callo) fotos 1 y 2. Estas observaciones contradicen las hipótesis que postulan que el envejecimiento del árbol es debido a un envejecimiento de los meristemas, (para una síntesis de diferentes hipótesis de envejecimiento, ver Drénou 1994 y Otto 1998).

El árbol a diferencia de los animales, no tiene el mismo problema de mantenimiento y de reparación de tejidos porque puede generarlos de nuevo. Sin embargo, una vez que su masa aumenta, no puede escapar a un acercamiento de sus curvas *energía potencial/energía cinética* (figura 6), si tomamos el modelo de Shigo. Este último retoma la hipótesis "peaucœur" (core skin hypothesis) creada por Hardwick (1987).

Para mantener estas dos curvas a distancia, el árbol puede adaptarse al menos de dos maneras:

- desarrollo de una masa estática,
- perder órganos no rentables (por ejemplo la poda natural de ramas).

Masa estática y envejecimiento

El desarrollo de una masa estática (sinónimos: necromasa, masa muerta) puede ayudar a mantener la distancia entre las curvas EC/CP. La masa estática consiste en la albura que muere, por diversas razones, situada en las partes más o menos centrales de un tronco o de una rama o de una raíz. Hay muchos tipos de masa estática. La masa estática está muerta y no es funcional desde el punto de vista fisiológico, sin embargo es funcional como soporte y en muchas especies, como protección del árbol. Es por tanto incorrecto utilizar el término "no funcional" para los diferentes tipos de masa estática (error corriente en la literatura científica). Una vez formada, la masa estática no toma más las reservas del árbol, así interviene en la relación energía /biomasa del árbol optimizando la cantidad de albura para mantener las funciones vitales del árbol. Sin embargo, para muchos tipos de masa estática, es necesario un aporte de energía para

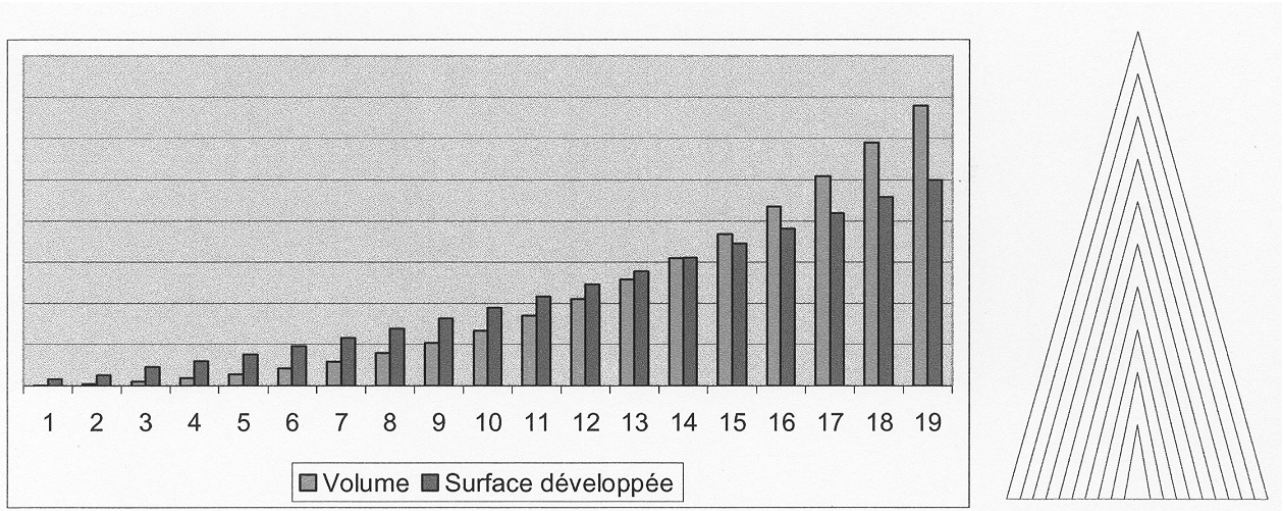


Figura 5
Relación volumen/superficie en un cono que aumenta en diámetro.

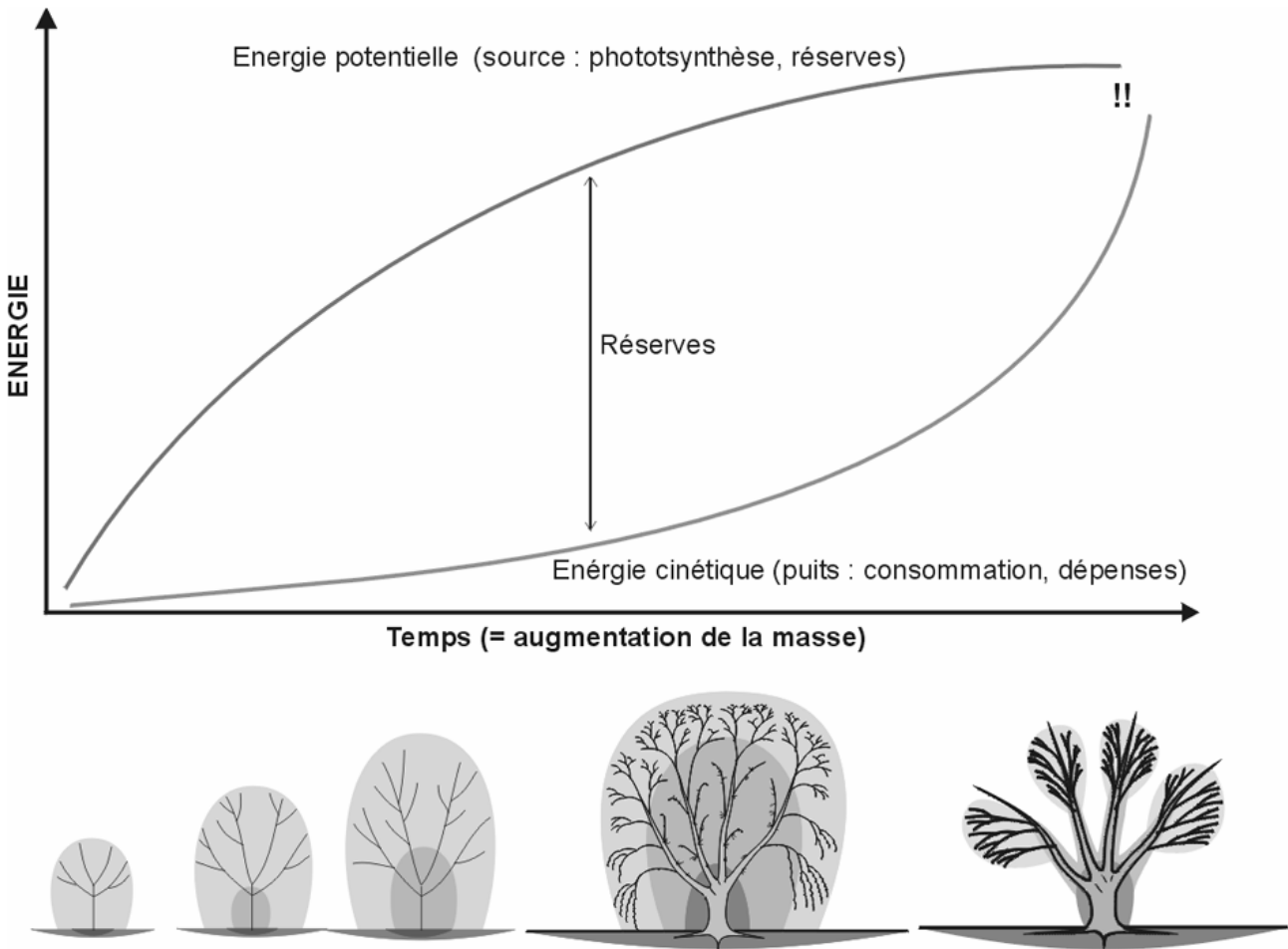


Figura 6
Evolución de las reservas metabólicas a lo largo de la vida de un árbol (W. Moore).

la creación de sustancias antimicrobianas (fenoles y terpenos). Los terpenos figuran entre las moléculas más "costosas" en términos de consumo de adenósín trifosfato (ATP) (Gershenson, 1994). Los árboles viejos presentan una tasa muy elevada de masa estática en relación con la masa dinámica (figura 7 y foto 3) (ver Sellin 1994, Oldeman 1974, Shigo 1991).

Los diferentes tipos de masa estática

En algunas especies, por ejemplo el castaño, el haya y el abedul, se puede constatar el desarrollo de masa estática central sin otra modificación de la albura que la muerte de células vivas (Hillis 1987, Lonsdale 1999, Schwarze 2000). Esta madera no cambia o muy poco de color y se llama "ripe wood" ("madera madura", sinónimos: madera intermediaria, madera perfecta sin coloración). Este tipo de madera es particularmente vulnerable a la colonización por microorganismos y a la putrefacción.

A menudo, al morir, la albura forma una masa estática resistente a la colonización de los microorganismos lignívoros, en este caso se emplea el término "madera de protección". Este tipo de madera influye no solo en la relación energía/masa sino también en la protección del árbol. La madera de protección se define como "una madera que es más resistente a la infección que la albura sana" (Shigo 1991). La madera de protección se forma por la modificación de la albura, por ejemplo, por la transformación de las reservas en productos antimicrobianos (fenoles y terpenos), por la retirada o adición de agua, por el aumento o la disminución de pH, por la supresión de nitrógeno (ver Rayner et al 1998). De esta manera, la madera de protección ofrece un medio poco favorable para la colonización por microorganismos. La formación de madera de protección se inicia por el envejecimiento natural de la albura, sea por aberturas naturales o traumáticas (figura 7). Shigo (1986) distingue cuatro tipos de madera de protección de base: corazón verdadero, falso corazón, madera coloreada, corazón mojado. Para una revisión comprensible del término de madera de corazón, ver Hillis (1987) y Shigo (1986).

Loehle (1988), relaciona el tipo de masa estática formada con la longevidad de los árboles. Generalmente, los árboles que viven mucho

tiempo, p. e., Secuoya, algunos robles y acebos, son árboles que invierten en un "verdadero corazón". Los pioneros estrictos invierten su energía en un crecimiento rápido y no presentan, en general, madera verdadera de corazón. Así, su madera es más vulnerable a alteraciones por los microorganismos. Aunque la formación de un verdadero corazón parece relacionarse con una vida más larga, es posible que la energía necesaria para formarlo se vuelva contraproducente para el árbol en términos de consumo de energía metabólica.

Aberturas naturales y traumáticas, la flora interna y el envejecimiento

Por lo mismo que el árbol pierde naturalmente sus órganos, se forman aberturas naturales que son una vía de entrada para patógenos. Las aberturas traumáticas (heridas) se acumulan a lo largo de toda su vida. Para resistir a las infecciones, el árbol ajusta procesos metabólicos específicos y complejos para la elaboración de polifenoles, de terpenos y de suberinas (entre otros), productos químicos indispensables en la lucha contra los agentes patógenos.

Esos productos se utilizan en las diferentes zonas de protección (zona de abscisión de las hojas, de los frutos y de las flores, zona de protección de la rama, zona de protección de la médula) y en las diferentes partes que intervienen en la compartimentación (la zona de reacción y zona de barrera, Shigo 1986, 1991), los peridermos necrofilácticos (Biggs 1992, Buccharreli et al 2002). A medida que el árbol se desarrolla, los microorganismos también se quedan compartimentados en las aberturas naturales y traumáticas. Ciertos microorganismos tienen la capacidad de quedarse latentes en el interior del árbol durante muchos años esperando el día que el microambiente sea favorable para su crecimiento (Lonsdale 1983, Boddy 1992, Moore 1997, Schwarze 2000).

El incremento de la masa aumenta el riesgo de heridas y de impactos mecánicos. Cada vez que una rama se pierde en una tormenta el árbol tiene que utilizar sus reservas para defenderse contra la infección de microorganismos y, además, cada rama rota lleva consigo una disminución de la energía entrante en el sistema.

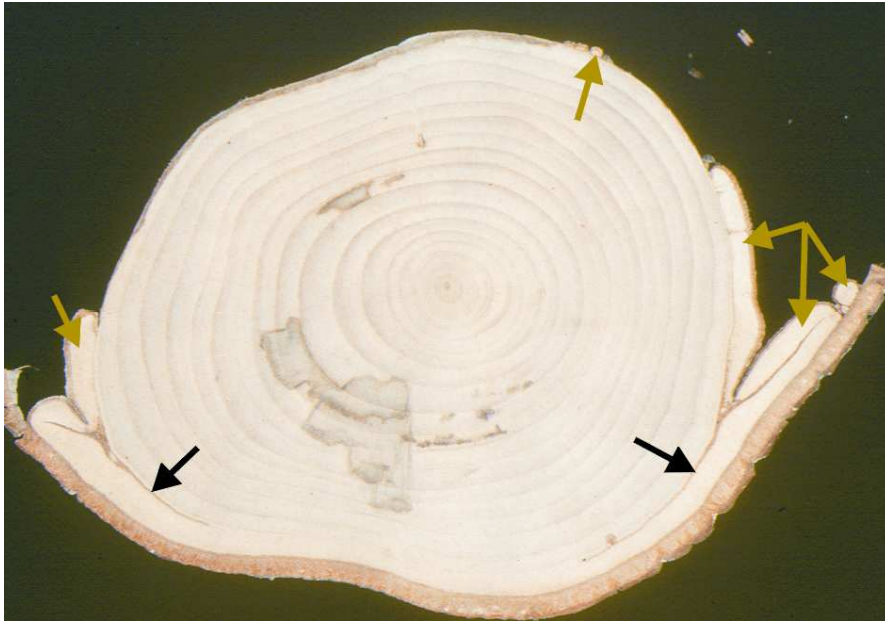
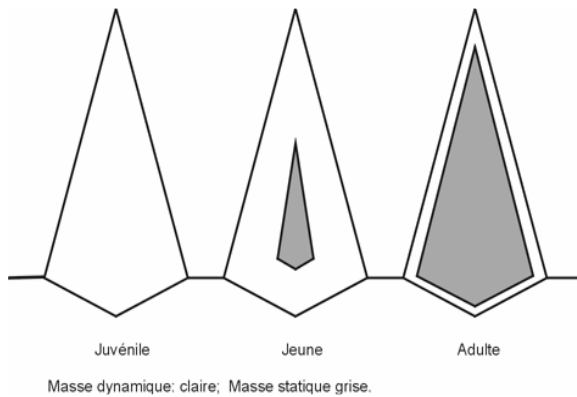


Foto 1
 Flechas grises : nueva madera generada de mesistemas procedentes del callo
 Flechas negras : zona de barrera. *Tilia* ssp.



Foto 2
 Herida del tronco recubierta de madera seguida de la formación de una nueva zona cambial *Juglans* ssp.



Durante su envejecimiento el árbol acumula masa estática. Un árbol desde el principio de su vida está constituido por casi 100% de masa dinámica. Al final de su vida, por el contrario, será compuesto de una mayoría de masa estática y relativamente poco de masa dinámica.

Esta masa estática muestra funciones importantes: soporta el árbol; a menudo tiene propiedades desfavorables para la colonización por agentes patógenos, ella reacciona como una madera de protección, y al otro lado, como está muerta, no interviene en las reservas de energía metabólicas, teniendo influencia así en la relación de energía : masa.

Figura 7
La edad y la relación la masa dinámica / masa estática (W.Moore).



Foto 3
Masa dinámica y masa estática en una Secuoya roja. *Sequoia sempervirens* (D. Don) End.

La piel grácil de la albura (masa dinámica, colorado blanco), recubre la columna de masa estática.

la columna central de masa estática está compuesta de 2 tipos de madera de protección:

La columna central de madera colorada (flecha) se ha creado a través de una abertura traumática que el árbol ha sufrido cuando tenía la misma dimensión que esta columna. Esta columna de un corazón verdadero se localiza entre la albura y la madera colorada.

Si el conjunto de la madera del tronco quedase vivo, una tensión importante predominaría el total energético del árbol. Toda célula viva de la masa dinámica es consumidora de la energía de la fotosíntesis

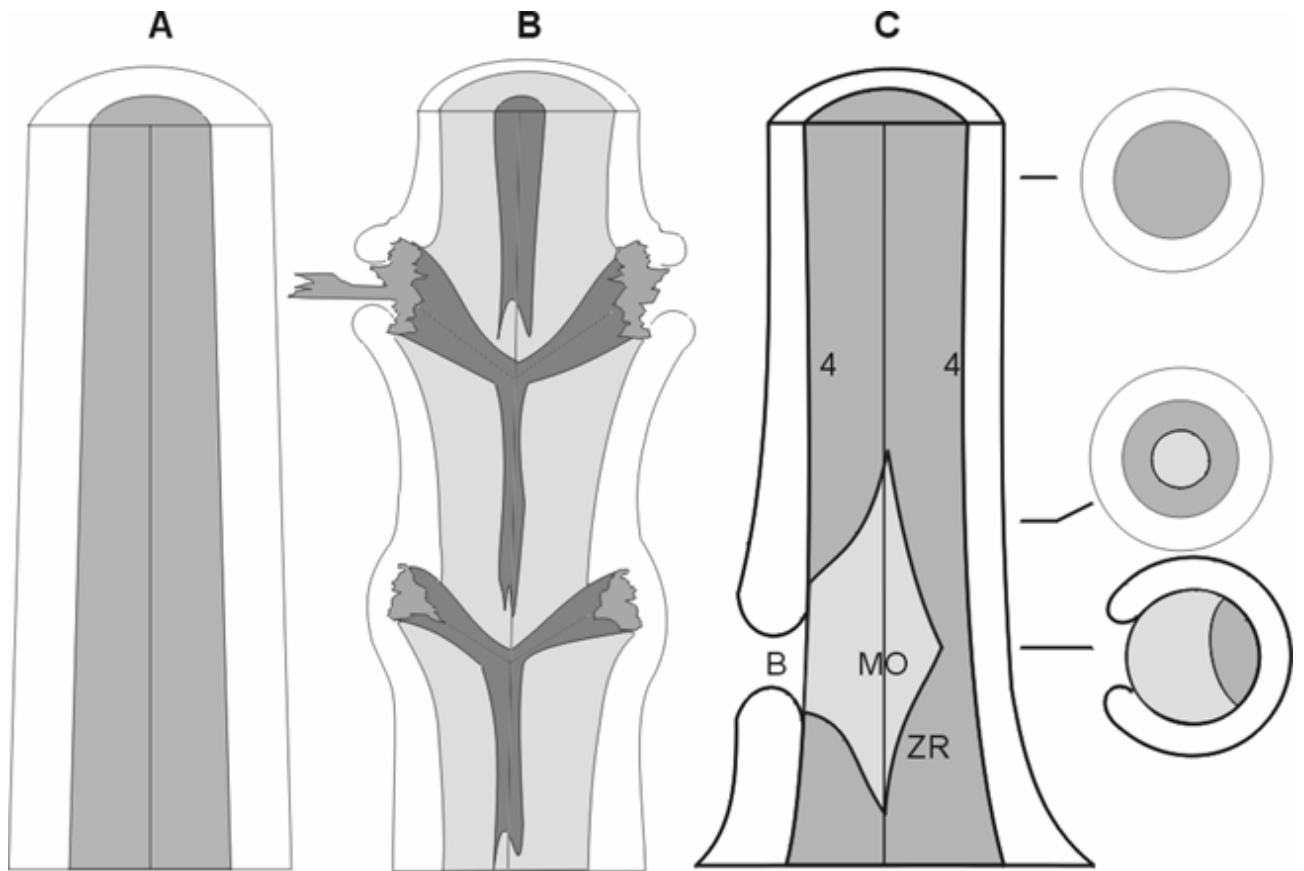


Figura 8
Tres tipos de madera de protección (W.M.)

A. Verdadero corazón

Gris en el medio: verdadero corazón. Este tipo de madera de protección, típico en numerosas especies, resulta del envejecimiento natural de la albura. Cuanto más las células vivas de la albura se alejan de la zona cambial más se mueren y forman el corazón verdadero. Cuando un tronco de un castaño, de una robinia o de un olmo será cortado, sabemos que vamos a encontrar una madera de corazón. Más, en las especies citadas, el grosor de la albura resta constante. Una disección longitudinal muestra una columna de madera de corazón a menudo de un diámetro regular. Otras especies, por ejemplo el roble común, presentan una verdadera madera de corazón, pero el grosor de la albura varía de unos individuos a otros. En el caso del roble, el grosor de la albura disminuye con el envejecimiento del árbol, por otro lado, la albura es a menudo de un diámetro irregular. A veces el corazón verdadero no incorpora de color particular, por ejemplo Picea ssp.

B. Falso Corazón

Gris pardo: falso corazón; gris subido: falso corazón en camino de formación; blanco: albura. El falso corazón se produce debido a la muerte de una ramificación (rama o raíz). La madera asociada a la ramificación muerta envejece y muere formando una columna de madera de protección. Las columnas así formadas se reúnen para formar entonces una columna ancha de madera de protección en el interior del tronco. El fresno común es un buen ejemplo de árbol formando un falso corazón, este es de color gris – negro y aumenta el diámetro con el envejecimiento del árbol.

C. Madera colorada

La madera colorada se produce a través de aberturas traumáticas. La madera, presente en el momento de la herida, envejece y muere formando así una columna de madera de protección. La columna de madera colorada se desarrolla en límites de la pared 4 (zona de barrena) de CODIT. Aquí, la columna central gris representa la madera colorada en camino de formación. En el caso del tilo, la madera colorada se pone de color rosa y es caracterizada por una fuerte disminución de agua. MO = Micro-organismos, ZR = Zona de reacción, B = herida

El corazón mojado se forma cuando una abertura natural o traumática está colonizada por bacterias. Estos micro-organismos digieren la madera muy lentamente. La infección será acompañada por la creación de condiciones aneoróbicas a menudo acompañada de una fuerte modificación del pH. Condiciones desfavorables para los agentes patógenos agresivos también se crean.

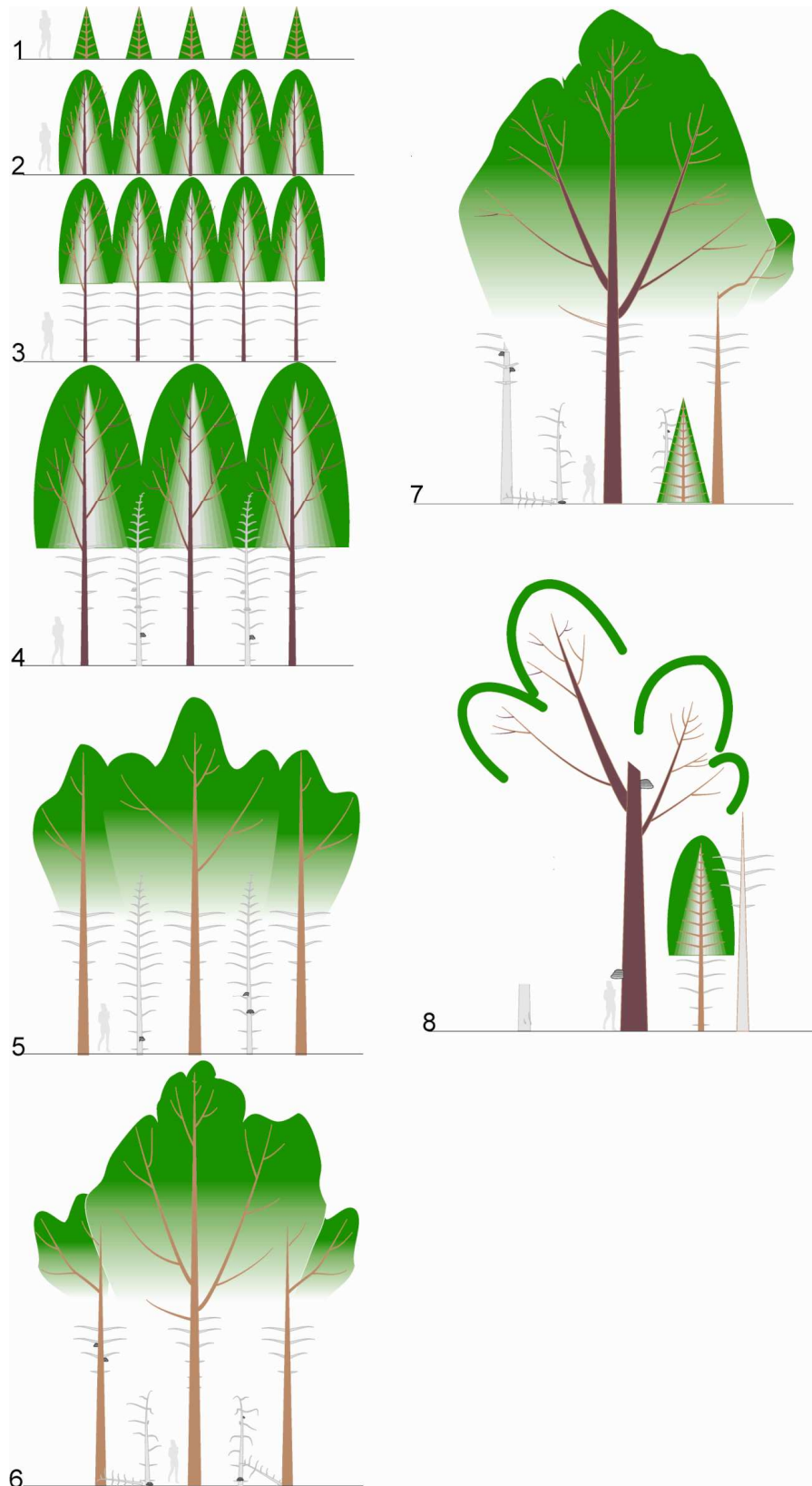


Figura 9
 (texto página siguiente) Envejecimiento fisiológico (W.M.)

- 1 Cinco árboles han sido plantados. La energía solar que llega será constante. Los cinco árboles entran en una fase de expansión de la copa.
- 2 Cuando las copas se toquen el máximo de la energía solar será capturado.
- 3 El crecimiento hacia la altura. El tronco empieza a diferenciarse, las ramas bajas entran en decadencia, no capturan suficientemente la energía para asegurar sus funciones vitales en relación a su masa, serán podadas y degradadas por organismos saprofitos, los elementos esenciales serán reciclados hacia las raíces finas, (lo mismo se aplica para las partes que se mueren : ver diagrama que sigue). El tronco y la poda de ramas toman la energía potencial, por otra parte, el tronco consume agua y elementos esenciales por lo que el sistema radicular aumentará. Las curvas EC/EP comienzan a aproximarse, y se empieza a formar masa estática.
- 4 Aclareo natural de la población. Antes de poder continuar con el crecimiento, las copas tienen que aumentar su volumen. En nuestro ejemplo, dos árboles serán dominados por los otros y morirán debido a la carencia energética. Los tres árboles que quedan se aprovechan del nuevo espacio capturado y continúan su crecimiento hacia la altura.
- 5 a 7 El aclareo natural de la población continúa, un árbol domina los otros que entran en decaimiento. Un pequeño árbol se instala debajo del grande, su pequeña masa le permite sobrevivir poca energía solar.
- 8 Crecimiento hacia abajo. El gran árbol entra en un decaimiento fisiológico, la superficie foliar será insuficiente para mantener las funciones vitales de una masa en aumento continuo. La flora interna se expresa. El pequeño árbol entra en una fase de expansión rápida y crece hacia la altura.

Resumen

En resumen, el envejecimiento del árbol se acompaña por:

- una disminución de las reservas de energía con respecto a la masa,
- un descenso del vigor (vigor = capacidad de formar tejidos nuevos, Regnard, Moore, 2002),
- una estructura interna que aumenta en complejidad,
- una flora interna (microorganismos) compartimentada después de aperturas naturales y traumáticas,
- una evolución morfológica cara a la formación de la unidad arquitectónica mínima.

El modelo de las zonas del árbol

Presentación general

En el modelo, el árbol se divide en siete zonas como máximo. Los órganos aéreos son representados por las zonas 1 a 3 en función del estado de desarrollo del árbol. El cuello, zona de transición entre las partes aéreas y subterráneas, está siempre presente y los órganos subterráneos son representados siempre por 3 zonas (figura 10).

Esas siete zonas se pueden distinguir con ayuda de criterios fisiológicos, morfológicos y funcionales, particularmente:

- Función del árbol: relación masa dinámica/masa estática
- Anatomía: diámetro de las ramificaciones
- Arquitectura: captura y transmisión de la fuerza del viento
- Relaciones con otros seres vivos.

En la figura 11, la tabla resume las características principales de cada zona y la función que la hace diferente a otras zonas, (sabiendo que todas las zonas tienen ciertas funciones conjuntas, p.e. : transporte de líquidos, acumulación de reservas, protección y defensa).

Desarrollo de las zonas aéreas

A lo largo de toda la vida del árbol el desarrollo de los órganos aéreos se caracteriza por un proceso de intercalación (EDELIN 1984). Los órganos recolectores de energía solar se distancian cada vez más de las raíces. Un desarrollo intercalado de órganos especializado en el soporte se despliega entre las raíces finas de absorción y los órganos recolectores de energía solar.

El árbol juvenil

El árbol juvenil es una compilación de ramas de pequeño diámetro constituidas de casi 100 % de masa dinámica. Posee un potencial muy fuerte para capturar la energía solar: la mayoría de las ramas llevan hojas, la corteza tiene clorofila, la madera puede contener clorofila (foto 4). El conjunto se adapta bien para la producción de metabolitos, de azúcares, necesarios para mantener las funciones vitales del sistema. Por otro lado, la madera se llama "juvenil": una madera menos densa que la madera llamada "adulta", formada más tarde y que es netamente más rígida que la madera juvenil. Las partes

aéreas del árbol juvenil sólo tienen la Zona I, la zona de producción.

El árbol joven

A medida que el árbol juvenil se desarrolla, la zona de producción se encuentra cada vez más lejos de los órganos subterráneos. Esta zona se aleja durante el desarrollo de la Zona II, zona de soporte, conectando la Zona I al pie del árbol y las raíces. Las ramificaciones de la Zona II no tienen, o muy poco, hojas en un árbol sano. En la mayoría de las especies, las ramificaciones de la Zona II empiezan a acumular peridermos secundarios, formando así un ritidomo y pierden el felogeno y la clorofila de la madera. El plátano es un ejemplo de excepción a esta regla, las ramificaciones de la zona II pierden los peridermos secundarios y el felogeno es reemplazado continuamente. La Zona II empieza a acumular masa estática, la Zona I, al contrario, está formada casi por un 100% de masa dinámica (100% albura). En el modelo, el árbol que presenta las Zonas I y II es el árbol joven.

El árbol adulto

A medida que el árbol juvenil se desarrolla, la zona de producción se aleja cada vez más del sistema radicular. Se ve aparecer un tronco de gran diámetro intercalado entre el cuello y el sistema radicular y las Zonas I y II. Ese tronco y los puntos de la salida de ramas gruesas (fustes) forman la Zona III, zona especializada en el soporte de las Zonas I y II. Eso a menudo se caracteriza por una acumulación fuerte de masa estática. En el modelo, el árbol que presenta las Zonas I, II y III es el árbol adulto.

El árbol senescente

El árbol senescente presenta igualmente las siete zonas. A veces la Zona I se fragmenta a consecuencia de una pérdida de vigor y de la mortalidad de ramificaciones.

El desarrollo de las zonas subterráneas

La intercalación de las zonas aéreas se acompaña de una expansión, principalmente lateral, de las zonas subterráneas. Las zonas subterráneas están presentes en todos los estadios de desarrollo. Ellas tienen la forma de un plato que aumenta en circunferencia con el desarrollo del árbol. Es generalmente aceptado que en la mayoría de los suelos conocidos las raíces son bastante superficiales, las condiciones



Foto 4
Zona I, robinia. La flecha negra muestra la corteza clorofílica, la flecha gris la madera clorofílica.

Zonas aéreas

Zona I : zona de producción (captación de energía solar)

Zona II : zona de soporte secundario (fustes)

Zona III : zona de soporte principal

Zona de transición

Zona IV : cuello

Zonas subterráneas

Zona V : zona de soporte. Raíces principales.

Zona VI : zona de exploración del suelo. Raíces leñosas.

Zona VII : zona de explotación de la tierra. Raíces no leñosas.

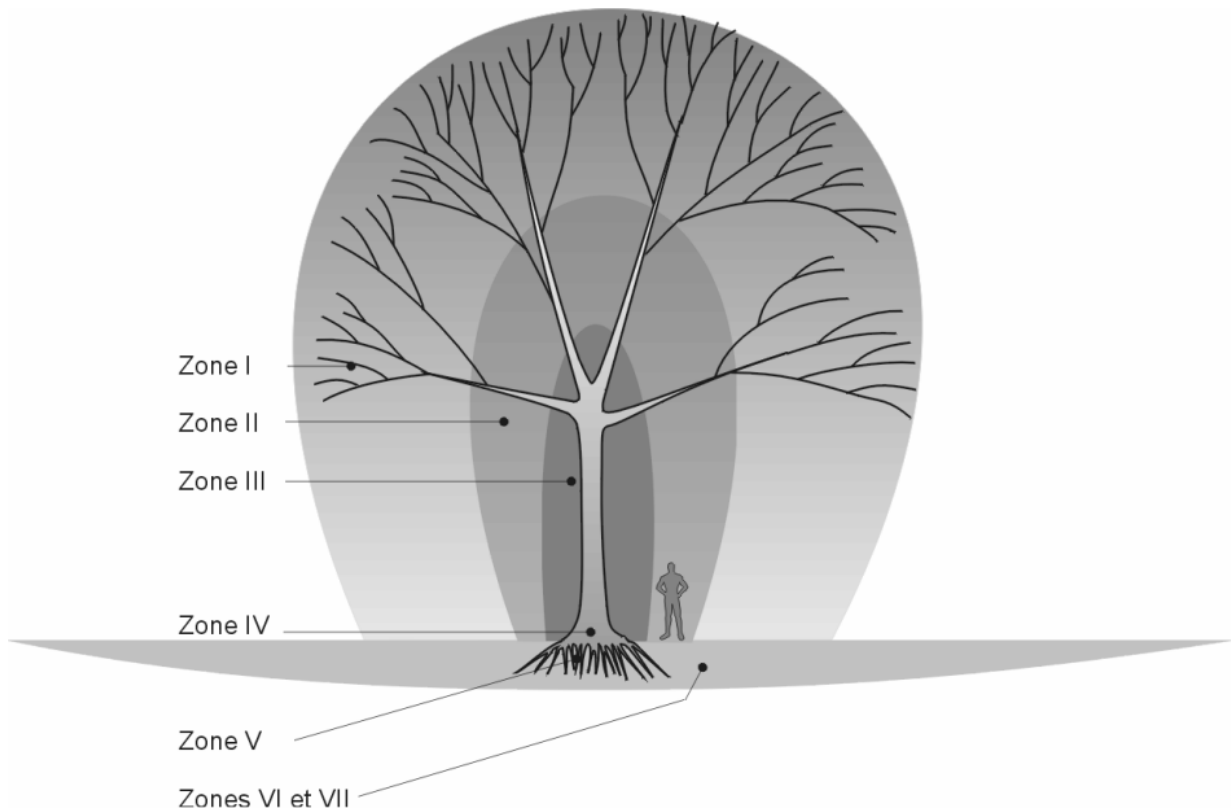


Figura 10
División del árbol en zonas (W.M).

Resumen de las funciones y capacidades de un árbol adulto en buen estado según el modelo de las 7 zonas

Las Zonas y funciones principales	Características
Zonas aéreas	
Zona I. Zona de producción Captura de la energía solar Reproducción	Composición de masa dinámica casi 100% Captura de la energía del viento Madera „juvenil“ (alta flexibilidad de los ramos) Concentración alta en nitrógeno Presencia de hojas Presencia de felodermis o de cortex, capas fotosintético de la corteza Presencia de clorofila en la madera Médula viva Ramas de diámetros pequeños (flexibilidad buena del tallo)
Zona II. Zona de soporte, copa Soporte de la Zona I	Compuesta por una o muchas unidades arquitectónicas en vía de desarrollo Madera „adulta“, con más rigidez Comienza la acumulación de masa estática Concentración media en nitrógeno Acumulación de peridermos secundarios, pérdida de la felodermis Médula muerta La composición de ramas de un diámetro medio permite más rigidez del árbol Transmisión de la fuerza del viento hacia el tronco
Zona III. Zona de soporte, tronco y copa Soporte de la Zona II y la Zona I	Presencia de ramas viejas y muertas en la Zona I Composición de masa estática considerable Concentración baja en nitrógeno Acumulación de peridermos secundarios, pérdida de la felodermis Médula muerta Transmisión del conjunto de la fuerza del viento hacia el cuello del tronco
La Zona de la transición	
Zona IV. Zona de soporte, cuello del tronco	Soporte del tronco y de partes de la copa de la Zona I Intercambio entre las zonas aéreas y de las zonas subterráneas Transmisión del conjunto de la fuerza del viento hacia las raíces Aparición de la carga mecánica maximal Terminación de las columnas de corazón verdadero Concentración baja en nitrógeno
Las zonas subterráneas	
Zona V. Raíces leñosas de soporte Soporte de las zonas aéreas	Composición de raíces lignivoras fuertes y principales Transmisión de la fuerza del viento hacia el suelo Nada de médula ni duramen ni felodermis Concentración alta en celulosa Concentración alta en nitrógeno
Zona VI Raíces leñosas de exploración Exploración del suelo	Compuesta de raíces leñosas de diámetro pequeño que no intervienen en el soporte del árbol Pueden instalarse lejos del tronco, generalmente bastante superficial Concentración alta en celulosa Concentración alta en nitrógeno
Zona VII. Raíces no leñosas Absorción de agua y de los elementos esenciales	Raíces finas sin lignina (con pelos absorbentes) Asociaciones simbióticas con microorganismos: micorrizas, actinorrizas y bacterias nitrificantes Generalmente bastante superficial Concentración alta en nitrógeno

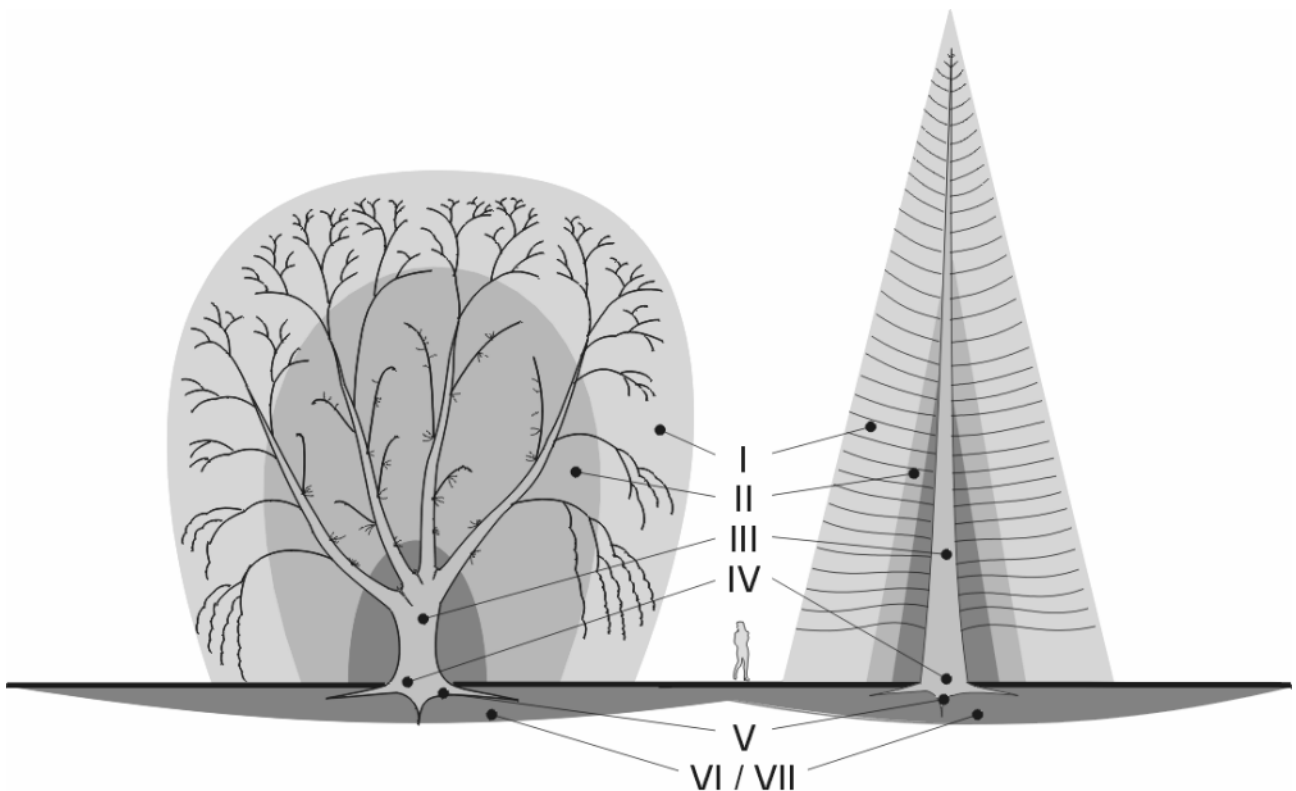


Figura 11
Las siete Zonas para un árbol adulto en estado de buena salud (W.M.).

Figura 12 (pag. siguiente)
Esta figura muestra la evolución de las zonas a lo largo de la vida del árbol.

El árbol juvenil presenta solo la Zona I, la zona de producción. En el transcurso del desarrollo del árbol (aumento del volumen de la copa con el crecimiento de jóvenes ramas situadas en la periferia) esta zona será “empujada” hacia el exterior por el desarrollo (la intercalación) de la Zona II.

La Zona II es una zona de soporte de la Zona I. Un árbol que presenta estas dos zonas es un árbol joven.

Las Zonas I y II serán “empujadas” igualmente hacia el exterior por la formación y la intercalación de la Zona III, zona del soporte principal.

El árbol que presente estas tres zonas se llama árbol adulto.

El envejecimiento fisiológico del árbol adulto disminuye su reactividad y puede perder la capacidad de producir órganos sexuales. La copa puede mostrar un aspecto “fragmentizado”. Este árbol se llama senescente.

El lado izquierdo de la figura muestra el desarrollo de un árbol que pierde temprano en su vida su dominancia apical del eje de orden 1 (ramificación “decurrente”), por ejemplo, plátano, roble.

El lado derecho muestra el desarrollo de árboles para los cuales la yema terminal del eje 1, procedente de la semilla, persiste (ramificación “excurrente”): mucho tiempo para el árbol a la derecha, por ejemplo, secuoya, abeto; bastante tiempo para el árbol adulto del centro, por ejemplo, cedro, piñonero.

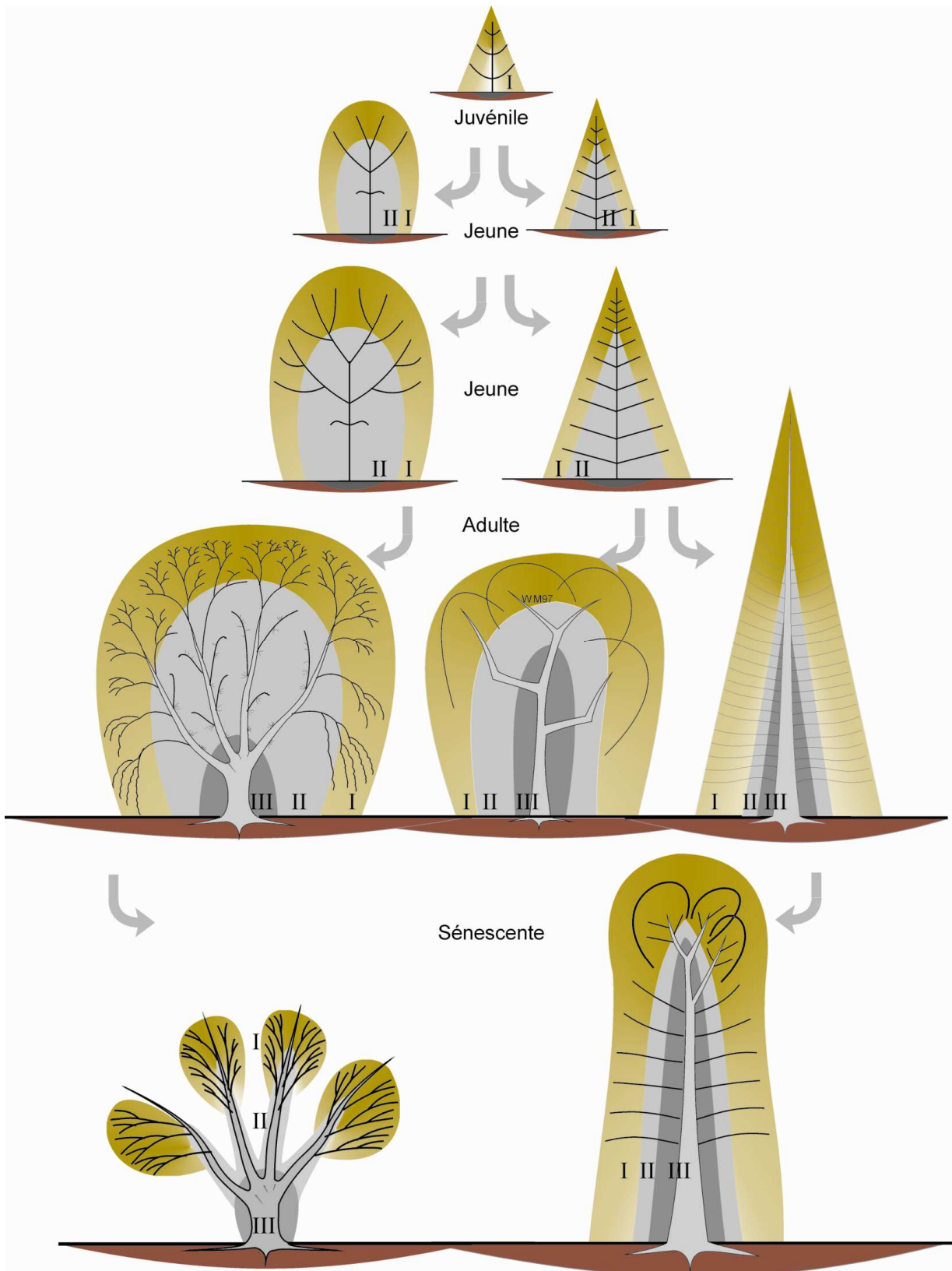


Figura 12
 Procesos de intercalación de zonas aéreas a lo largo de la vida del árbol (W.M.).

del subsuelo son amenudo poco favorables a su desarrollo (anaerobio, barreras físicas como por ejemplo la roca madre). Según McDaniel (1998), el 90% de la masa de las raíces se sitúa en el primer metro de suelo, (ver también Watson et Neely, 1993). Las zonas VI y VII están superpuestas.

La Zona V está constituida por raíces leñosas esenciales para el soporte del árbol. El conjunto de la fuerza del viento, atratado por la Zona I, se trasmite al suelo en esta zona.

La Zona VI esta constituida por las raíces leñosas que tienen el papel de la exploración del suelo. Ellas pueden encontrarse muy alejados del tronco del árbol. En ciertos casos ellas pueden estar conectadas a los árboles vecinos de la misma especie por soldadura (*Anamostosis*). Por ejemplo los plátanos, olmos, pinos, picéas.

La Zona VII es la prolongación de la Zona VI. Su función principal es la absorción del agua y de los elementos esenciales para la vida del árbol. Se compone de raíces no leñosas (porcentaje bajo en lignina). Se trata de finas raicillas, que pueden llevar pelos radiculares, micorrizas, actinomicetes y nódulos. Las micorrizas pueden estar conectadas a árboles vecinos de la misma especie (STRULLU 1991). Las micorrizas tienen un papel primordial en la absorción del agua y de los elementos esenciales así como en la protección y en la defensa del árbol (Strullu 1991, Allen 1992). Se trata de una relación de simbiosis entre los hongos y el árbol. Hay evidencias que muestran que las micorrizas son capaces no solo de aportar al árbol nutrientes disueltos sino también minerales por degradación (Landewert 2001). Lindahl *et al* (1999) han demostrado que la traslocación de fósforo, por un hongo saprofito se da a través del micelio de un hongo micorrizo. Los nódulos son importantes en la fijación de nitrógeno. Se trata de una relación simbiótica entre bacterias y el árbol. Algunas raicillas son susceptibles a estar lignificadas e integradas en la Zona V.

Las zonas del árbol y la relación masa dinámica/masa estática

El modelo de las zonas del árbol está basado, en gran parte, en el concepto de la relación masa dinámica/masa estática ("core skin hypothesis", hipótesis "piel corazón"). Esta hipótesis postula que un árbol está formado de una "piel" viva que recubre un corazón muerto. De hecho, un árbol es un árbol vivo (albura), recubriendo un árbol muerto (la zona de transición entre la albura y el

corazón verdadero), que el mismo recubre un árbol muerto (el corazón verdadero). La masa dinámica consiste en la albura en la que la mayoría de las células están vivas. La masa estática consiste en distintos tipos de madera de protección que no contienen más que células vivas. La proporción masa dinámica/masa estática puede ser utilizada para definir las distintas zonas del árbol.

Reparto masa dinámica / masa estática

Las partes aéreas de un árbol adulto consisten en una acumulación de ramas que aumentan en diámetro desde el exterior hasta el interior de la esfera. La relación MDMS cambia con este aumento. Las ramillas exteriores tienen un ratio de casi 1:0, el tronco y las fustes tienen un ratio de 1:9 para troncos de árboles muy viejos. El verdadero corazón termina generalmente en las partes basales del cuello. Este cambio se ilustra en las fotos 9 hasta 12 y en figura 13.

Las raíces leñosas no forman un corazón verdadero (ver caso estudio más tarde), forman un corazón falso y una madera colorada (SHIGO 1986). Con el envejecimiento del sistema radicular, se acumulan aberturas naturales y traumáticas además de infecciones. Así, se forma una masa estática en las Zonas V y VI. La zona VII, compuesta en gran parte de piezas efímeras (caducas), está en constante renovación. No acumula masa estática.

Relaciones con otros organismos vivos

Un árbol vive en relación con miles de otros seres vivos: plantas, insectos, ácaros, hongos, bacterias, virus, nematodos, etc. A veces, se trata de organismos patógenos, a veces, de organismos saprofitos, a veces simbióticos. A veces, la relación es benigna, como con ciertas plantas trepadoras (foto 16), hiedra, líquenes, musgos, por ejemplo. Cada zona del árbol puede ser caracterizada por su propio conjunto de asociados. En esta parte consideramos solo algunos ejemplos a título indicativo.

La Zona I: se caracteriza por una gran panoplia de relaciones específicas como antracnosis, emmohecimientos, ciertos ácaros, pulgones y ciertas cochinillas. LAST (1991) ha puesto en evidencia una amplia panoplia de microorganismos saprofitos en las hojas. La mayoría de ellos se encuentra solo raramente en otros territorios ecológicos. Ellos juegan un papel notable en la fijación del nitrógeno atmosférico, en la producción de los reguladores del crecimiento y



Foto 5
 La Zona V de un plátano adulto de aproximadamente 100 años y 35 m de altura, arrancado por una tormenta violenta.



Foto 6
 Zona VI : exploración del suelo. En el caso de este tilo las tres flechas se espacian cada 10 m a partir del tronco. Raíces de 10 mm de diámetro se han localizado a 30 m del tronco.

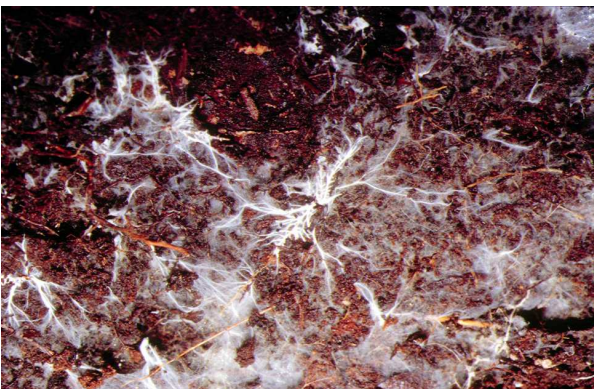


Foto 7
 La Zona VII, raíces finas y micorrizas. Pino silvestre.



Foto 8
 La Zona VII, raicillas y nodulos.

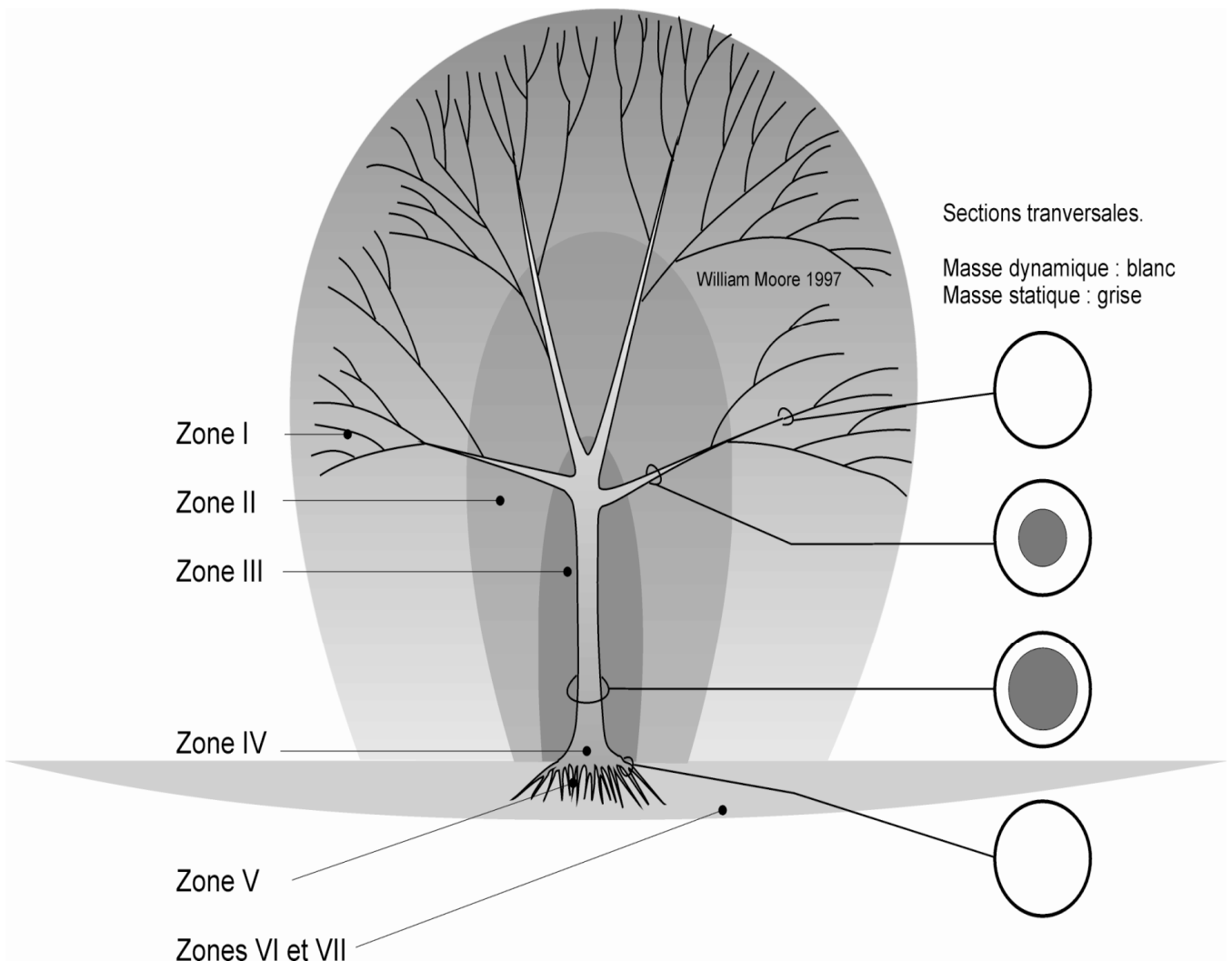


Figura 13
 Reparto de la masa estática en un árbol adulto con verdadero corazón.



Foto 9
Sección transversal de una ramificación de la Zona I.
Este ensayo está tratado con agua iodada para mostrar las reservas de almidón depositadas en las células de parenquima viviente de la madera, de la albura y de la médula. Las reservas de almidón aparecen en negro por el agua iodada.

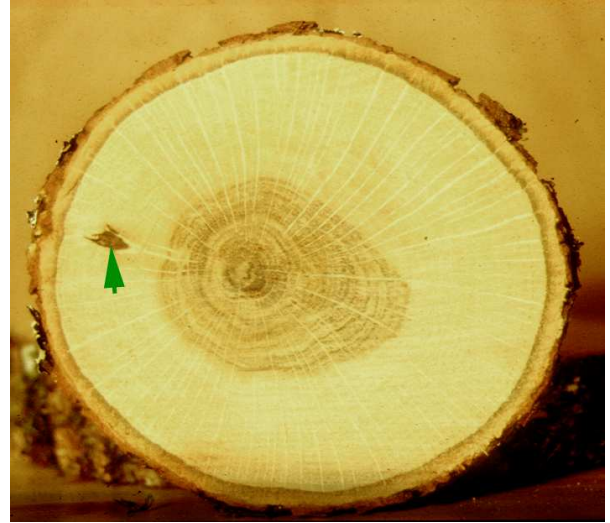


Foto 10
Sección transversal de un fuste de la Zona II (soporte). Señalar la acumulación del súber en el exterior. No hay más fenodermis ni clorofila en la madera. La madera contiene una columna central de masa estática, verdadero corazón, recubierta por la albura. La flecha muestra una zona compartimentada debido a una poda natural.



Foto 11
Sección transversal de un fuste de la Zona II. Mas abajo en la zona II, la disminución del espesor de la albura y el aumento de la tasa EC/EP: La flecha negra muestra una zona de compartimentación a partir de una herida. La coloración mas oscura, flechas verdes, probablemente esta asociada a heridas antiguas y eventualmente a una colonización por microorganismos.



Foto 12
Sección transversal del tronco, de la Zona III. Señalar la disminución en grosor de la albura. Señalar las fisuras circunferenciales y longitudinales. Estas fisuras han sido provocadas por el cierre de aberturas traumáticas sufridas cuando el árbol era joven (ver MOORE 1997). La masa estática se compone de verdadero corazón, de madera colorada, de corazón mojado y de madera alterada.

Estudio de caso de un roble pubescente

A fin de verificar la hipótesis "core/skin" el Atelier de l'Arbre efectuó una experiencia en un joven roble común de una edad de aproximadamente 65 años (foto 13), estudio realizado por un estudiante japonés, Naoki Fukazawa, en el año 1998/9 en el "Atelier de l'Arbre". Se tomaron más de 200 muestras con ayuda de un taladro del tipo "Pressler" (foto 14) o por una extracción de anillos por encima de una rama podada. La toma de muestras de la parte aérea se efectuó en el tronco y para cada intersección de rama, hasta el momento donde la muestra no contenía más masa estática. Numerosos parámetros se han tomado en cuenta de cada muestra. Aquí solamente presentamos algunos resultados pertinentes para el modelo.

La gráfica (figura 14) muestra el porcentaje de la superficie de la masa estática respecto a la superficie total del ensayo y a la edad de la sección. Los órganos mayores representan más masa estática que los órganos menores, especialmente el tronco que comporta casi 85 % de masa estática. Al contrario, la mayoría de las ramas de 16 años, aún jóvenes, no contienen masa estática. Y ninguna rama de 12 años o menos contiene masa estática.

En materia de las raíces ninguna masa estática ha sido localizada en las raíces principales (foto 15), tampoco en la cercanía del cuello. Hemos concluido que el conjunto del sistema radical de este árbol no muestra madera de corazón y que la columna de madera de corazón verdadero del tronco se termina en el cuello.

Los resultados obtenidos para el árbol examinado están conformes con el modelo. Antes de conocer la evolución de la masa estática a lo largo de la vida del roble común sería interesante efectuar los mismos tipos de experiencias para los robles comunes menores y mayores creciendo en mismas condiciones.

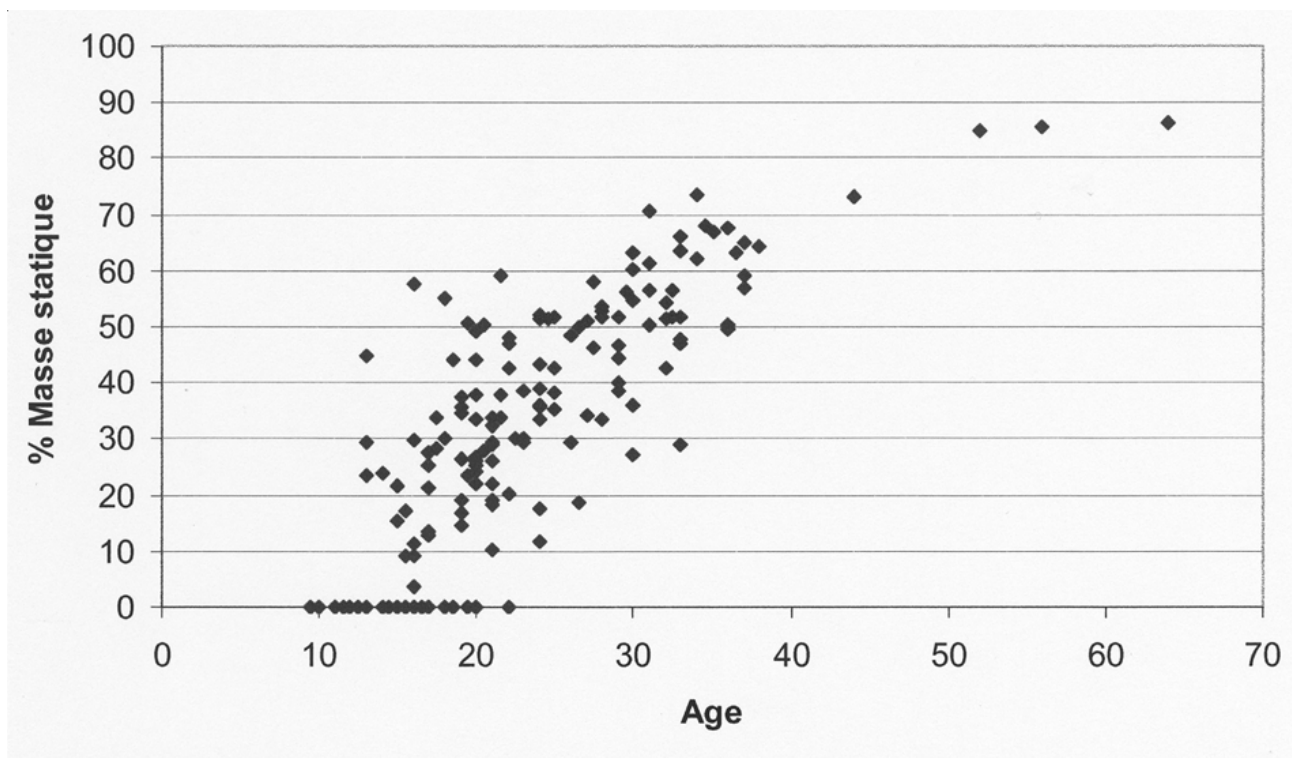


Figura 14
Porcentaje de masa estática por edad para distintas secciones tomados de la parte aérea.



Foto 13
Roble común de aproximadamente 65 años.



Foto 14
Toma de la muestra.



Foto 15
Cuello y comienzo de las raíces principales.

entran en competición con los organismos parásitos.

La Zona VII : se caracteriza por la presencia de bacterias, hongos y actinomicetes formando relaciones simbióticas con el árbol y con agentes sacrofágos degradando la materia orgánica y liberando los elementos esenciales.

Ciertos agentes patógenos explotan numerosas zonas. Por ejemplo, en el caso de la grafiosis del olmo, los escólitos adultos se reproducen principalmente en las zonas II y III. Los jóvenes escólitos emigran a la zona I para alimentarse durante su periodo de maduración al mismo tiempo que se introducen las esporas del hongo *Ophiosstoma novo-ulmi* en el sistema vascular. Este hongo vascular es capaz de evolucionar en todas las zonas.

Ciertos líquenes y ciertos hongos lignívoros muestran igualmente preferencias para ciertas zonas:

Líquenes

Numerosos líquenes utilizan el árbol como soporte. Los robles situados en los bosques sin polución, en los llanos de Gran Bretaña, muestran una colonización por líquenes que varían de zona a zona.

La Zona I se caracteriza por especies de *Graphidion* y de *Lecanarion*, la zona II por especies de *Usnion* y de *Parmelion*, y la Zona III por especies de *Parmelion* y de *Lobarion* (en GB, 324 especies de líquenes han sido observados en los robles, 53 especies distintas han sido descubiertas en un solo sujeto).

Hongos lignívoros

Ciertos hongos lignívoros son específicos a ciertas zonas del árbol (voir Schwarze 2001):

- *Coriolus* (=Trametes) *versicolor* (L. Ex. Fr.) Quél.(Fr.) Bref., *Phellinus pini* (Thore:Fr) Pilat, *Inonotus hispidus* (Fr.)Karst., *Fomes fomentarius* (L : Fr.Fr., *Phellinus punctatus* son ejemplos de hongos lignívoros colonizando las zonas II y III.
- *Armillaria mellea* (Vahl : Fr.) Kumm., *Heterobasidium anosum* (Fr.) Bref., *Ganoderma resinaceum* (Boud.Ex. Pat. Son ejemplos de la zona V, pero son capaces de remontar a las partes basales de la zona III.

- *Meripilus giganteus* (Pers. : Pers.) Karst. El *M. Giganteus* no remonta a las partes basales del tronco, el únicamente coloniza la zona V. La tasa de nitrógeno varía de una a la otra zona. Engels (1998), ha mostrado que las raíces del roble solo tienen un tercio más de nitrógeno que la madera del tronco. El nitrógeno es uno de los factores importantes que determinan el crecimiento de los hongos lignívoros. Esto podría explicar en parte la preferencia de hongos lignívoros a las diferentes partes del árbol.

Arquitectura y zonas del árbol

En el modelo de las zonas del árbol, la Zona I está compuesta por una o más unidades arquitecturales en vía de desarrollo. Ella puede contener igualmente ramas en estado de reiteración parcial. Las características arquitecturales de las Zonas I, II y III varían en función del estado de desarrollo y de la estrategia de desarrollo del árbol: reiteración o gigantismo (Hallé 1986), ver figura 16.

Estrategia de la reiteración

El desarrollo de una primera unidad arquitectural y la repetición de la unidad arquitectural. Es el árbol "republicano". Consiste en una población de unidades arquitecturales similar a una colonia de pequeños árboles. Por ejemplo, en el plátano, roble, nogal y en la mayoría de las frondosas. Estos árboles presentan una copa esférica y una ramificación llamada "decurrente" (ZIMMERMANN et BROWN 1971, capítulo III). La mayoría de las yemas situadas en los brotes del año y en los brotes del año precedente no se desarrollan. La mayoría son totalmente inhibidas por la dominancia apical. Este tipo de árbol presenta una dominancia apical débil y un control apical fuerte.

Estrategia del gigantismo

El desarrollo de una primera unidad arquitectural y su crecimiento continuo. Eso es el árbol "real". El no tiene reiteración salvo muy tarde en su vida. Por ejemplo, en numerosas especies de coníferas (abetos, epicéas, secuoyas, ciertos pinos). Tienen una forma cónica y presentan a menudo una ramificación llamada "excurrente" (ZIMMERMANN et BROWN 1971, capítulo III), una fuerte dominancia apical y un control apical débil. La

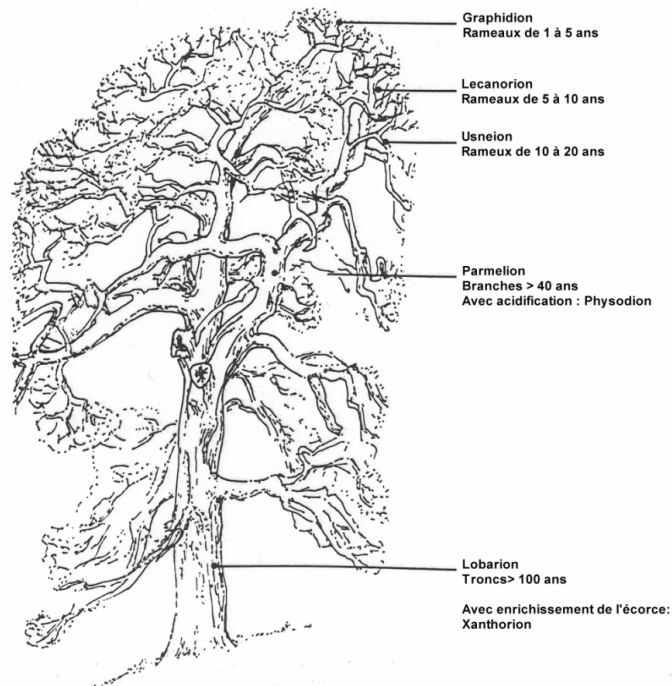


Figura 15
Ilustración de la sucesión "normal" de las comunidades de líquenes sobre un roble en un viejo bosque de tierra baja, sin polución, en Inglaterra (según Broad 1989).



Foto 16
La hiedra sólo raramente invade la Zona I en el caso de árboles en buen estadio de salud.

Schéma montrant deux des différentes stratégies de croissance possibles

En haut la stratégie du gigantisme, l'arbre royal
En bas la stratégie de la réitération, l'arbre republicain

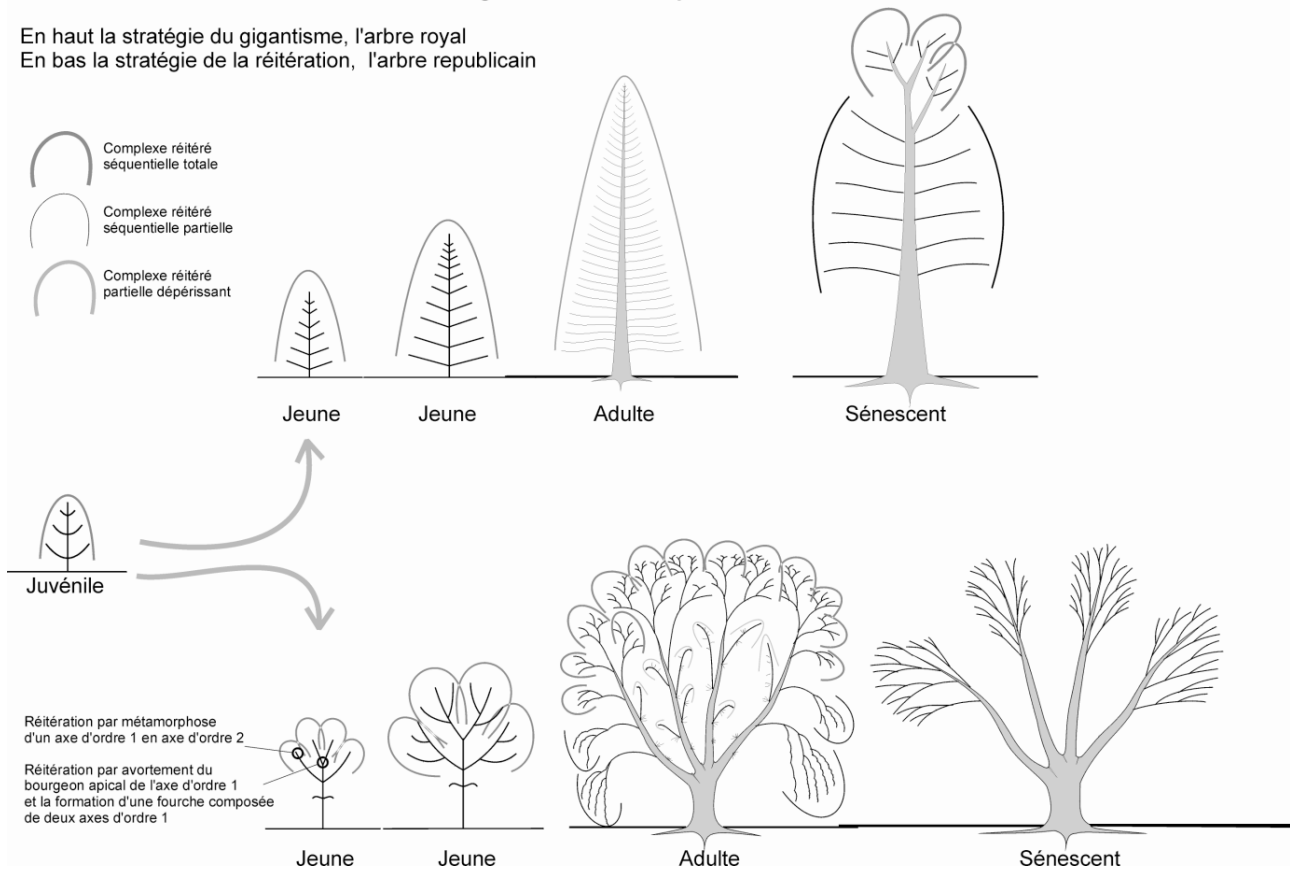


Figura 16
Esquema mostrando dos estrategias posibles de desarrollo del árbol (W.M.)

El árbol real : en el caso de otras especies (a menudo caracterizadas por una ramificación "excurrente" la yema procedente de la semilla que ha formado el eje principal queda activa durante de numerosos años. Es la estrategia del gigantismo de la primera unidad arquitectural. El árbol retiene una forma conica durante numerosos años, la reiteración sólo aparece muy tarde en su vida.

El árbol republicano : estos árboles (a menudo caracterizados de una ramificación "decurrente" pierden temprano la dominancia apical en su vida por el desarrollo de ramas co-dominantes. Los ejes entran en competición con el eje principal, estos ejes empiezan a reiterar la primera unidad arquitectural y el árbol se convierte en una poblacion de pequeños árboles que significa una estrategia de repetición.

Este tipo edifica el ápice por repetición o reiteración de esta unidad de base. Las ramas que reiteran son ramas co-dominantes. Se llama entonces "onda de reiteración" o de reiteración secuencial. Cada onda esta constituida de un cierto numero de ramas co-dominantes. La reiteración secuencial se puede producir de distintas maneras, la formación de horquillas es corriente (figura 16), la yema apical muere y dos yemas situadas directamente debajo de estas se desarrollan al mismo tiempo y forman dos ejes de orden 1 (ramas co-dominantes).

Cada eje reitera la unidad arquitectural. La reiteración puede también producirse cuando un eje de orden 2 entra en competición con la yema apical. Esta rama se transforma (figura 16) y se convierte en un eje de orden 1 reiterando la unidad arquitectural.

Figura 17

Descripción de las características de la Zona I en función de la estrategia del desarrollo del árbol .

En lo que concierne a las características arquitecturales de las Zonas II y III, en árboles que siguen la estrategia de reiteración, la Zona II esta constituida principalmente de ejes de orden 1 procedente de una o varias ondas de reiteración secuencial.

La Zona III se compone del eje 1 de la primera unidad arquitectural formada, y eventualmente de los ejes de orden 1 procedentes de la primera onda de reiteración secuencial.

En los árboles que siguen la estrategia del gigantismo, la Zona II esta constituida de partes basales de los ejes de orden 1, y en los estadios avanzados de los ejes de orden 1 procedentes de una reiteración secuencial. La Zona III esta formada por el eje de orden 1.

Tabla de las características arquitecturales de la Zona I en función del estadio de desarrollo del árbol.

Características arquitecturales de la Zona I

Estadio	Estrategia de reiteración Árboles "Reales"	Estrategia del gigantismo Árboles "Republicanos"
Juvenil	Una primera unidad en vías de desarrollo	Una primera unidad en vías de desarrollo.
Joven	Varias unidades arquitecturales en vías de desarrollo. Reiteración parcial de las ramas bajas	Alargamiento en altura de la primera unidad arquitectural. Reiteración parcial de las ramas bajas.
Adulto	Una multiplicación importante de las unidades arquitecturales en vías de desarrollo. Atenuación de la ramificación. Reiteración parcial de las ramas bajas.	.Presencia eventual de una reiteración secuencial en el ápice.
Senescente	Aparición de la unidad arquitectural mínima.	Reiteración secuencial al ápice. Aparición de la unidad arquitectural mínima.



Foto 17
Estrategia de la reiteración. Eucalyptus spp.



Foto 18
Estrategia del gigantismo. Secuoya gigante.

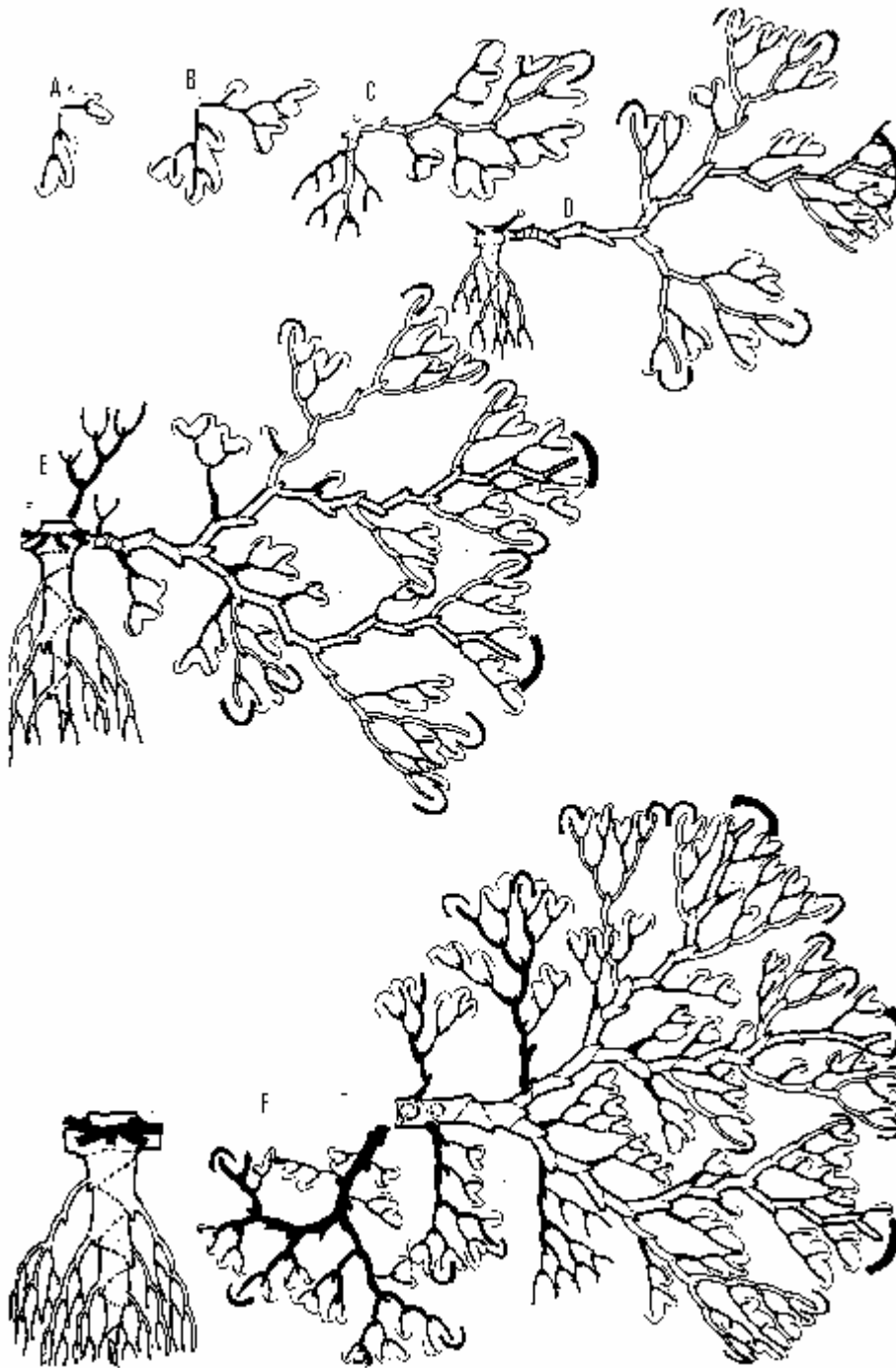


Figura 18
 Dinámica del crecimiento del sistema radical del plátano (*Platanus acerifolia*) A, B : "Plantule", C :
 Planta joven. D : árbol joven. E, F : árbol adulto. Raíces negras : reiteración proleptica (según ATGER
 1992).

mayoría de las yemas situadas sobre el retoño del año, o del año precedente, se desarrollan. Ellas solo son parcialmente inhibidas por la yema apical.

Estas estrategias son los dos extremos encontrados en la naturaleza. Existen todo tipo de variaciones entre estos dos terminos. Ciertas frondosas conservan una forma cónica durante mucho tiempo antes de que la reiteración se produzca (p.e. *Alnus cordata*). Muchas coníferas empiezan su vida con una forma cónica pero presentan una copa bien redondeada cuando llegan al estado joven o adulto con presencia de muchas unidades de reiteración.

Arquitectura y zonas subterráneas

El fenómeno de la reiteración se aplica, por lo menos en ciertas especies, tanto para las raíces como también para las partes aéreas. Debido a las dificultades encontradas en la observación de las raíces, la arquitectura de las raíces se ha estudiado menos.

Atger (1992), en su artículo sobre la arquitectura radicular de los árboles, ha abordado este sujeto con algunas especies. La figura 18 muestra el desarrollo de las raíces plagiótropas del sistema radicular durante la vida de un plátano. En efecto, las raíces se desarrollan de manera muy organizada, se alejan del cuello del árbol y son capaces de formar reiteraciones prolépticas lo que les permite una colonización mejor del suelo.

Transmisión de la fuerza del viento

Las distintas partes del árbol se optimizan en función de las tensiones mecánicas de maneras ingeniosas y variadas a fin de minimizar los riesgos de ruptura, (ver MATTHECK ET KUBLER 1994). En las figuras 19 – 21 consideramos algunas características biomecánicas específicas de las diferentes zonas que les permiten hacer cara al flujo de las fuerzas y a las tensiones resultantes.

La fuerza del viento atraviesa el árbol por intermediación de soportes conductores. Mattheck (1994) compara el árbol con un barco en cual la copa representa la vela (figura 19). Como indica Lonsdale (1999) esta analogía no es del todo correcta pues una vela desplegada capta el máximo de la fuerza del viento, la Zona I, la parte del árbol que capta la fuerza del viento, es destinada para disipar, en la medida de que sea posible, la fuerza del viento: las ramificaciones de la Zona I están

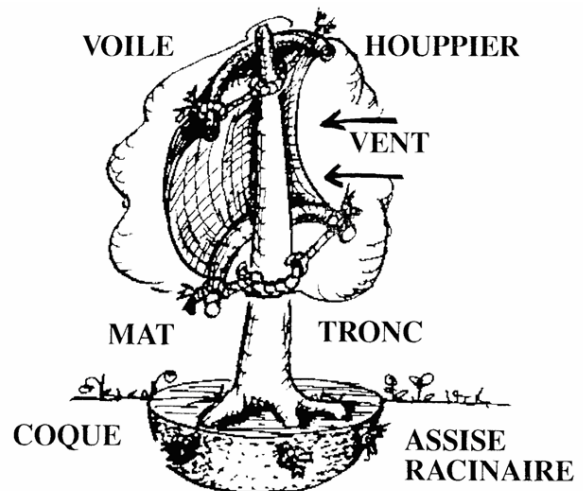


Figura 19
El árbol visto como una cadena de elementos sustentadores (según MATTHECK et al, 1994).

compuestas de madera conocida como “juvenil”, una madera más flexible que la madera llamada “adulta” formada con la edad y característica de las Zonas II, III y IV. Por otra parte, el hecho simple de que las ramificaciones de la Zona I sean de poco diámetro las hace más flexibles. La más alta flexibilidad de las ramificaciones periféricas en el caso de la Robinia ha sido demostrada por Niklas (1997). La flexibilidad de las ramas de la Zona I les permite alinearse en la dirección del viento reduciendo así el efecto del brazo de palanca y los momentos de flexión activos sobre los puntos del anclaje (MATTHECK et KUBLER 1995).

De cualquier manera, la fuerza del viento está atrapada en gran parte por la Zona I. Esta fuerza se transmite al suelo pasando por las Zonas II, III, IV y V. A partir de la Zona I, siguiendo la dirección del cuello, la tensión ejercida por las fuerzas aumenta en la medida que el flujo de fuerza se encuentran en la intersección de las ramificaciones. En el cuello, el flujo es máximo y se redistribuye hacia la Zona VI. En la Zona VI la fuerza del viento se transmite al suelo y la tensión disminuye en la medida que la Zona VI se aleja del cuello del árbol (figura 20).

Factor de seguridad

El factor de seguridad es la carga de caída (tensión necesaria para deformar o romper un objeto) dividida por la carga de trabajo (tensión ejercida por el trabajo normal cotidiano). En el caso del árbol, el factor de seguridad se ha

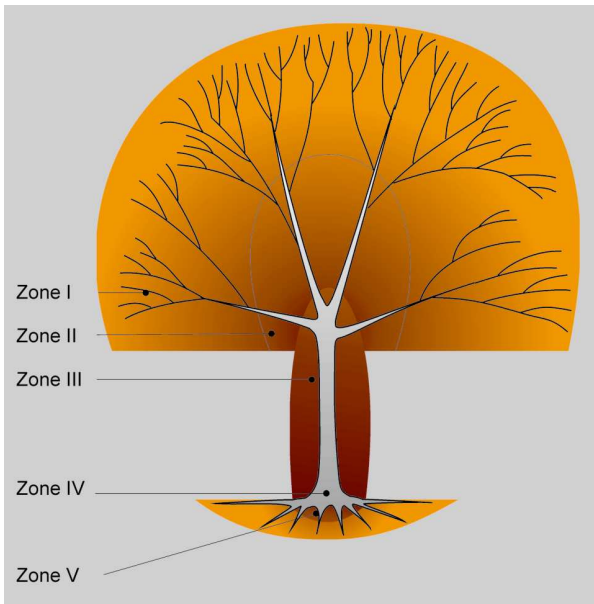


Figura 20
Las Zonas del árbol y el flujo de la fuerza del viento (W.M.).

evaluado cerca de 4 hasta 4,5 (MATTHECK et KUBLER 1995), pero existen pocos estudios en este tema, por eso hay que tomar con cautela estas cifras. Las experiencias de Mattheck (1995) indican que el factor de seguridad es más importante en el caso del tronco que en las ramificaciones en altura. Se puede remarcar que es mejor, para la supervivencia del sujeto, perder ramas por arrancamiento que por rotura a nivel del tronco. Un árbol roto en las Zonas I y II puede eventualmente sobrevivir por medio de la reiteración traumática. Las posibilidades de supervivencia de un árbol roto a nivel del tronco son menores.

Refuerzo del cuello

El cuello es una zona particularmente vulnerable a la fisuración por desprendimiento de los anillos de crecimiento, (foto 19 y diagrama de la derecha en la figura 21). El cuello tiene la particularidad de poseer haces más numerosos y superdimensionados con respecto a la madera normal (MATTHECK et KUBLER 1995). Eso minimiza los riesgos de fisura, (diagrama de izquierda en figura 21). Esto explica también porque nuestros ancestros utilizaran el cuello para ponerr las piedras en sus hachas (foto 20).



Foto 19
Ruptura del cuello al desplegarse de los anillos ("cernes") de crecimiento

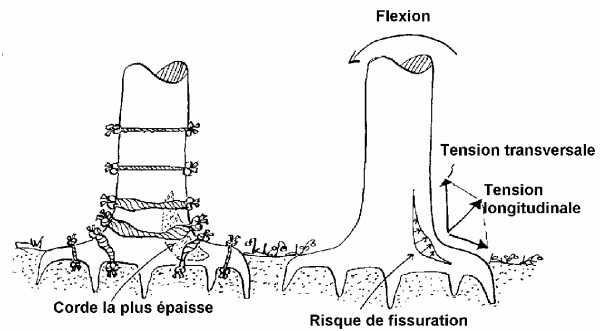


Foto 20
Mango de una hacha prehistórica.



Figura 21
Refuerzo /Incremento del cuello (según MATTHECK 1995).

Ejemplos de aplicacion del modelo

Estudio de un platano a traves de su arquitectura



Foto 21
Plátano juvenil, sólo la Zona I está presente. La primera unidad arquitectural se encuentra en vías de desarrollo.

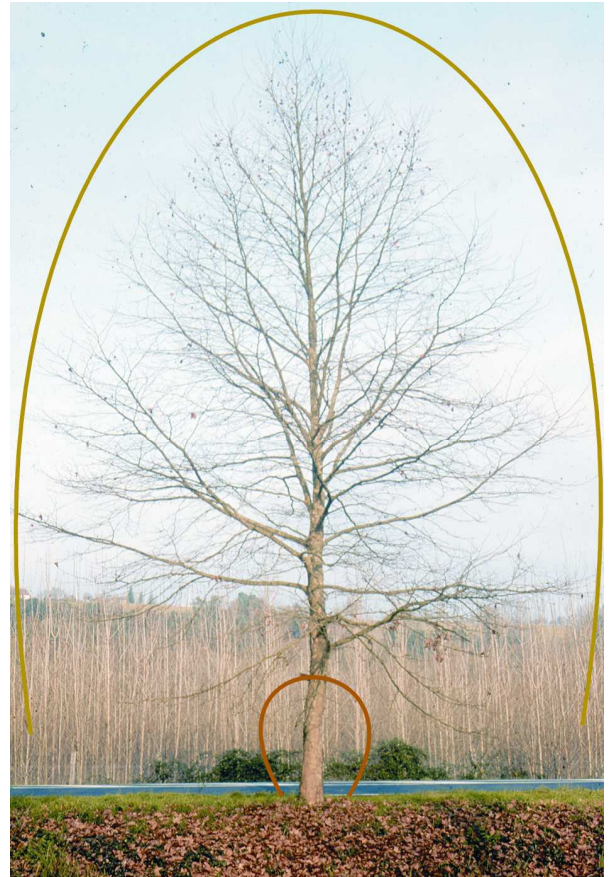


Foto 22
Plátano al principio del estadio joven. El árbol expresa la primera unidad arquitectural. La Zona II comienza a manifestarse, interpuesta entre la Zona I y el cuello.



Foto 23
 Plátanos jóvenes en vía de expansión maximal por sus copas. La presencia de los "juegos de horquillas" se refiere a los fases de reiteración sequencial.
 Expansión de la Zona II.



Foto 24
 Plátano al principio del estadio adulto. La Zona I se compone de numerosas unidades arquitecturales en vías de desarrollo. Las ramas bajas comienzan a recibir/ocupar una forma "llorona".
 La Zona III se intercala entre la Zona II y el cuello.



Foto 25
Plátano adulto. La forma "llorón" de las ramas bajas está bien definida.
La Zona I se compone de una multitud de unidades arquitecturales en vías de reducción.

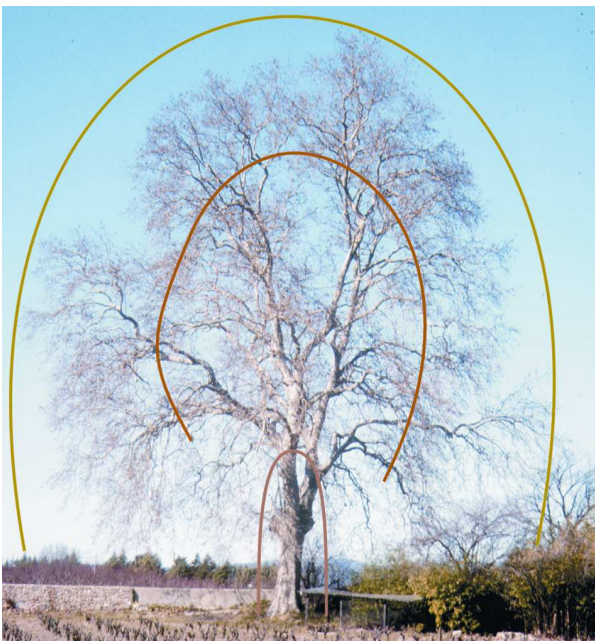


Foto 26
Plátano senescente en medio rural.
La Zona I, expresa la unidad arquitectural mínima (figura 22).

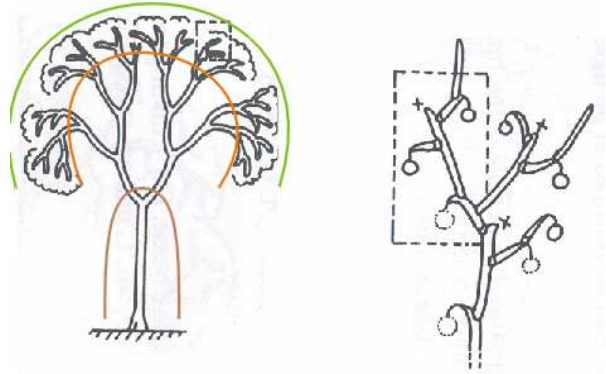


Figura 22
Plátano senescente.
La unidad mínima sobre un plátano senescente, estudiado por Ch. Drénou, muestra estructuras apicales simples, hundidas, llevando flores principales machos y provistas de estructura dominante única (según Drénou 1994).
Para más detalles sobre la arquitectura del plátano, ver Caraglio y Edelin (1990).

Migración de la Zona I debido al estrés

El desarrollo del árbol, de árbol juvenil al árbol senescente, es raramente lineal como se ha presentado hasta este momento. Durante su vida un árbol puede encontrar situaciones de estrés graves que retardan o modifican su desarrollo. Un estrés fuerte puede entrañar el decaimiento de la Zona I que migra e invade las zonas inferiores. La Zona I es entonces reemplazada por un desarrollo de una nueva Zona I sobre las Zonas II y / o III constituyendo así una reiteración traumática (foto 27). A lo largo de toda su vida, el árbol puede presentar periodos de expansión alternándose con periodos de regresión, (ver también DRENOU, 1994).

El caso de los robles pubescentes que crecen sobre las mesetas de calcareas es una buena ilustración de este fenómeno. En estas mesetas, el agua es uno de los más importantes factores que limita el crecimiento y la masa de los árboles. Los árboles juveniles y jóvenes presentan un desarrollo normal. Con el aumento de su masa también aumenta su necesidad de agua. Las mesetas de calcareas están muy bien drenadas y poseen una capacidad débil de almacenamiento de agua, las reservas de agua son a menudo muy limitadas, especialmente en los años con pocas precipitaciones. Los estreses hídricos son por tanto frecuentes para estos robles. Es corriente observar un decaimiento de la Zona I y la producción de una colonia de pequeños renuevos verticales en la Zona II, destinados a reemplazar la antigua Zona I cuando las condiciones sean

favorables al crecimiento. El árbol pasa de esta manera los periodos de estrés hídrico.

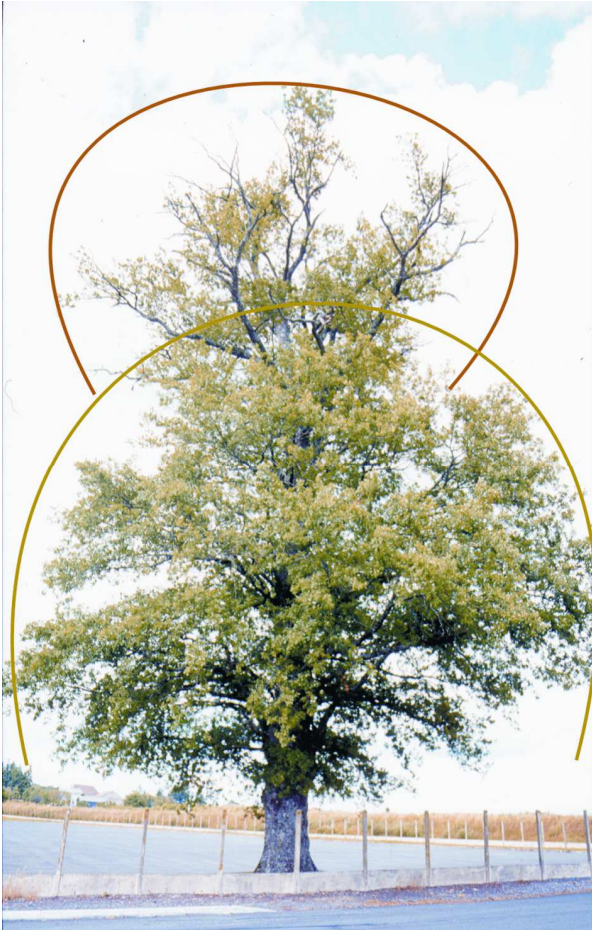


Foto 27
Migración de la Zona I.
Línea gris parda : Zona I en decaimiento.
Línea de color subido : nueva Zona I.

Modificaciones de la ratio masa dinámica / masa estática de las zonas continuas al estrés

Por regla general, los árboles fuertemente estresados en todos los estados de desarrollo presentan una tasa más elevada de masa estática que los árboles no estresados. Los citados robles pubescentes en el párrafo precedente, presentan columnas de madera coloradas en la Zona I y columnas de corazón falso y de corazón verdadero en la Zona II. Sellin (1993) ha podido evidenciar una taxa de masa estática (verdadero corazón) netamente más elevada en el caso de *Picea abies* (L.)

La Zona I de los árboles juveniles fuertemente estresados puede presentar columnas de madera de protección no características de árboles

juveniles en buen estado de salud, eso les da una relación MD/MS característica de un árbol con mas edad, incluso de un árbol senescente (foto 28).



Foto 28
Iniciación de madera colorada en el tronco (Zona I) de un cerezo (*Prunus* spp.), debido a una abertura traumática (cortacésped) y a la formación de fisuras.

Los árboles en formas arquitecturadas

Cuando un árbol en forma arquitecturada se ha formado totalmente, esta constituido por un fuste que termina generalmente en cabezas de gato llevando renuevos y rebrotes. En estos árboles, la Zona III se forma por el tronco, la Zona II por fustes y por cabezas de gato (órganos acumuladores de reservas de almidón, por lo menos en el caso del plátano (BORY et CLAIR-MACZULAJTYS 1994), y la Zona I por renuevos podados cada año o cada dos años (figura 23 izquierda). La Zona I se suprime cada año o cada dos años, el desarrollo de las zonas subterráneas queda limitado.

Si los renuevos no se cortan o reducen (expansión de la zona I), la Zona II empieza a agrandarse (figura 23 derecha) y las cabezas de gato pierden su papel de órgano de almacenamiento de almidón. Las reservas de almidón migran entonces hacia las bases de los renuevos (figura 24). La expansión de la Zona I

esta acompañada de la expansión de las zonas subterráneas. El corte de la Zona II entraña un desequilibrio respecto al reparto energía/ masa del árbol y lo que resulta es un mal estado fisiológico.

Re-intercalación de la Zona II

Un árbol adulto descabezado solo presenta las Zonas I y III, la Zona II es suprimida por la intervención del descabezamiento. La Zona I, compuesta de renuevos se encuentra directamente sobre la Zona III. Si el árbol no muere y los renuevos se desarrollan, una nueva Zona II será creada, compuesta de ejes de orden 1 de la reiteración traumática.

Los dos plátanos adultos en la foto 29 han sufrido intervenciones de cortes drásticos, acercamiento grave en la Zona II, por ese motivo resultan rebrotes múltiples (reiteración traumática).

La Zona II esta ahora formada por la base de fustes grandes y los ejes de orden 1, de rebrotes procedentes de podas repetidas.

Las Zonas I expresan unidades arquitecturales simplificadas que presentan siempre un eje central bien definido (foto 30 y figura 27).



Foto 29
Plátanos adultos en medio urbano. Las Zonas I, fragmentadas muestran las unidades

arquitecturales reducidas, detalle sobre la foto 30 y la figura 27.



Foto 30
Detalle de la cima

Conclusión

El modelo de las zonas del árbol permite tener una visión global del funcionamiento del árbol y de su envejecimiento, ofrece también una clave para la lectura del árbol "in situ". Actualmente, no existe, según el autor, una aproximación global de este tipo al árbol y, la presentación de un modelo así, puede ser útil con fines principalmente pedagógicos,.

El modelo permite reagrupar los elementos fundamentales procedentes de distintos campos de investigación, que en el mundo científico y en la literatura científica tienden a estar separados (de aquí la creación en Francia de Unidades Mixtas de Investigación que tienden a reagrupar, a los investigadores que trabajan en diferentes aspectos de la biología del árbol). Los modelos arquitectónicos están, por ejemplo, basados en la morfología del árbol. Esta aproximación permite en ciertos casos conocer el estado de desarrollo de un árbol, como p.e. ciertas características, morfológicas del hombre, permiten conocer, en ciertos casos, su edad. Con el modelo presentado aquí es posible caracterizar no solo la morfología arquitectónica sino muchos otros parámetros. Esto podría ser utilizado para la elaboración de un árbol "tipo" para cada especie que tendría en cuenta, p.e., la anatomía, la evolución de la masa estática, las características de diferentes tipos de madera de protección, las zonas de reacción, las zonas de barrera y las zonas de protección así como la flora y la fauna asociada. Una herramienta así sería muy útil en pedagogía y para el diagnóstico del estado de salud de un árbol.

Por otro lado no hay pruebas científicas a la hora actual y en nuestro conocimiento, de la hipótesis

Core/Skin que espera que el envejecimiento del árbol este asociado al acercamiento de las curvas EP/EC, aunque existen numerosas indicaciones empíricas positivas. Esta hipótesis es seductora y sería interesante hacer estudios de la evolución de las dos curvas durante toda la vida de un árbol.

Para terminar, el modelo de la Zonas del Árbol utiliza numerosos criterios distintos a fin de que el modelo pudiese ser aplicado a la mayoría de los árboles encontrados. Bien entendido, no se trata de utilizar todos los criterios para cada árbol, sino de elegir entre la posibles criterios propuestos que permitan entender mejor o analizar un árbol preciso.

Es imposible introducir un sistema natural "en lata". Debido a los incalculables parámetros, no todos conocidos o puestos en práctica, y de sus fluctuaciones, estas propuestas de "lectura" solo se presentan como indicaciones. La ciencia sola, tampoco puede llegar a resultados "verdaderos" en el sentido del absoluto, para siempre (K. POPPER, 1985); la experiencia y el sentido

común son los dos factores que, ligados al conocimiento y a la ciencia, permiten acercarse a un resultado que sea el adecuado para una situación dada.

Agradecimientos

Agradecimientos a David Lonsdale, Yves Caraglio, Claude Edelin, del comité de la relectura para sus criticas y sus comentarios, a Bernard Guichemere para el muestras de la foto 2, a Christophe Drénou para la foto 25 y a Naoki Fukazawa para el muestras del roble.

Papel sometido el 12 de diciembre de 2002, aceptado el 14 de febrero de 2003

Después de su diploma de ingeniería forestal en la Universidad del Norte del País de Gales (UCNW), William Moore ha trabajado durante dos años en el centro de investigación de Alice Holt, al sur de Inglaterra. Llega a Francia a partir del año 1982, crea una empresa de gestión en el cuidado de los árboles (1982-1990) y comienza a enseñar biología en la Universidad de Paris, a cargo de cursos, de 1989 a 1991. En 1990 crea sus propios cursos con el Atelier de l'Arbre e integra en los años siguiendes las intervenciones de diferentes laboratorios de investigadores.

Traducción:

P. Beltrán de Guevara, Martin Proelss