

VARIACIÓN GEOGRÁFICA EN LA RESPUESTA A LA SEQUÍA EN PLÁNTULAS DE *Pinus greggii* Engelm.

Carmelo Hernández Pérez¹, J. Jesús Vargas Hernández²,
Carlos Ramírez Herrera³ y Abel Muñoz Orozco⁴

RESUMEN

Se evaluaron plántulas de 15 poblaciones de *Pinus greggii* procedentes de dos regiones geográficas, bajo dos niveles de humedad del suelo en condiciones de invernadero, con el objeto de determinar el efecto del estrés hídrico sobre el crecimiento en altura y en la acumulación y distribución de biomasa de las plantas. Se obtuvieron diferencias significativas entre regiones geográficas y poblaciones dentro de éstas en cuanto al crecimiento en altura. Los resultados indican que, en general, las del norte de México que tienen menor porte, fueron afectadas en menor grado por el estrés hídrico en su crecimiento y presentaron un mayor número de raíces y mayor peso seco de raíz que las del sur. Además, su crecimiento potencial (bajo condiciones favorables de humedad) se correlacionó en forma positiva con el impacto del déficit de humedad del suelo. Todas estas características hacen que las poblaciones del norte sean más tolerantes a la sequía. La respuesta de las plantas al estrés hídrico estuvo especialmente con la precipitación promedio anual. Las poblaciones de lugares muy relacionada con las condiciones climáticas del sitio de origen de la semilla, más secos con mayor latitud y altura sobre el nivel del mar, fueron más tolerantes a la sequía.

Palabras clave: Adaptación a la sequía, déficit hídrico, distribución de biomasa, *Pinus greggii*, tolerancia a sequía, variación geográfica.

Fecha de recepción: 15 de febrero de 2001.

Fecha de aceptación: 10 de febrero de 2004.

¹ SEMARNAT. Dirección de Plantaciones Forestales Comerciales. Av. Progreso No. 5, Viveros de Coyoacán, 04110 México, D. F.

² Colegio de Postgraduados, Programa Forestal, Montecillo, México.

³ Colegio de Postgraduados, Programa Forestal.

⁴ Colegio de Postgraduados, Programa de Genética.

ABSTRACT

Seedlings from 15 seed sources of *Pinus greggii* from two geographical regions were evaluated under two watering regimes in a greenhouse. The objective was to determine possible differences among populations in height growth and biomass allocation of seedlings in response to water stress. Significant differences between geographic regions and between populations within regions were found in seedling growth. Results show that populations from northern Mexico that are even smaller, were less affected by drought; they developed more growing roots and root biomass than southern populations. In addition, potential growth rate of populations (under favorable water conditions) was positively correlated with drought effect. All these traits conferred higher drought tolerance to northern populations. The response of seedlings from different seed sources to soil-water deficit was closely related to the environmental conditions at the site of origin, particularly to mean annual rainfall. Therefore, seed sources from drier sites with higher latitude and sea level, were more drought tolerant than those from wetter sites.

Key words: Drought adaptation, water deficit, biomass allocation, *Pinus greggii*, drought tolerance, geographic variation.

INTRODUCCIÓN

El agua es el factor ambiental de mayor importancia en el crecimiento y desarrollo de las especies forestales (Kozłowski *et al.*, 1991); la disponibilidad de humedad las afecta durante todo su ciclo de vida (Hinckley *et al.*, 1979). Sin embargo, el periodo más crítico se presenta en las etapas iniciales, principalmente en la germinación y establecimiento de las plántulas (Cleary, 1970). Los efectos del déficit de humedad del suelo en el crecimiento y metabolismo de las plantas han sido revisados por varios autores (Levitt, 1980; Jones, 1980; Hsiao y Bradford, 1983; Schulze, 1986). En esos estudios se ha determinado que la sequía incide en el desarrollo, la producción de materia seca total, el número de ramas laterales, la producción y tasa de crecimiento de las hojas y brotes, así como en el número de raíces en crecimiento, y la distribución de materia seca a la raíz y a la parte aérea. En consecuencia, la falta de agua ocasiona alteraciones importantes en las características anatómicas, morfológicas y del crecimiento de las plantas.

El estrés hídrico modifica la morfología y desarrollo de la raíz, lo cual impacta el crecimiento y supervivencia de las plantas (Meyer *et al.*, 1990; Cregg, 1994), pues se considera que un sistema radical amplio y ramificado es la principal característica de tolerancia a la sequía en especies forestales (Florence, 1985). Por ejemplo, en *Pinus taeda* L. las poblaciones procedentes de lugares más secos tienen una mayor tolerancia a escasez de agua, debido a su sistema

radical profundo y extenso (Teskey *et al.*, 1987; Seiler y Johnson, 1988). Existen resultados similares en *Pinus ponderosa* Laws. (McMillin y Wagner, 1995) y *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco (White, 1987; Hasse y Rose, 1993).

En cuanto al crecimiento y producción de materia seca, el estrés hídrico afecta el crecimiento del tallo y de la raíz. No obstante, bajo sequía el desarrollo del brote es menor que el de la raíz, por lo que la relación parte aérea/raíz, estimada con base en el peso seco de ambas partes, se reduce y lo cual se interpreta como un mecanismo de adaptación. Estudios realizados en *P. ponderosa* y *P. taeda* muestran que el crecimiento y supervivencia al momento del trasplante tienen una correlación elevada con la longitud de la raíz y la relación parte aérea/raíz (Canell *et al.*, 1978; Bridgwater, 1990; Cregg, 1994).

A pesar de los efectos generales de la sequía sobre las plantas, es común que exista una gran variación inter e intraespecífica en la respuesta a este factor ambiental. Las poblaciones de sitios más húmedos cuando se desarrollan bajo condiciones de déficit hídrico, comúnmente manifiestan una menor germinación y supervivencia, así como menos producción de materia seca en la raíz y plantas de mayor altura. Abrams *et al.* (1990), al estudiar la respuesta a la falta de humedad de cinco genotipos de *Fraxinus pensylvanica* Marsh. distribuidos de este a oeste, desde el estado de Nueva York (sitios más húmedos) hasta el sur de Dakota (sitios más áridos), demostraron que el ecotipo de este último lugar mantiene una alta tasa fotosintética, una mayor conductancia y una baja altura en comparación con las plantas de Nueva York.

De igual manera, se mencionó que las poblaciones de *P. menziesii* con plantas pequeñas son más tolerantes a la sequía al desarrollarse en condiciones de humedad restringida, lo que está correlacionado con el clima del sitio de origen de la semilla (White, 1987; Joly *et al.*, 1989). Se conocen resultados similares al evaluar diferentes fuentes de semilla bajo condiciones de estrés hídrico sobre *Pinus greggii* Engelm (Cuevas *et al.*, 1992) y en *Eucalyptus microtheca* F. Muell. (Li, 1998).

En relación a la producción de materia seca, Gibson *et al.* (1995) mostraron que cuando el agua es limitada, las plantas de *Eucalyptus camaldulensis* Dehnh. de zonas áridas generan más materia seca en la raíz que las procedentes del trópico húmedo, como un mecanismo de adaptación al estrés hídrico.

P. greggii es una especie endémica de México de gran importancia económica y ecológica en su área de distribución natural. Forma bosques puros o mezclados y su madera se usa en la industria del aserrío. La especie se adapta con cierta facilidad a terrenos pobres y se considera como tolerante a la sequía (Eguiluz, 1978; Vargas *et al.*, 1986; Cuevas, 1989), por lo que se utiliza en la recuperación de suelos degradados, en donde logra crecimientos aceptables (Saldivar, 1982). Se presenta en forma discontinua a lo largo de la Sierra Madre Oriental, en un área aproximada de 2500 km de norte a sur entre sus poblaciones extremas.

Debido a la discontinuidad geográfica, existen dos regiones de distribución de la especie: la norte, en los estados de Coahuila y Nuevo León, y la sur, en los estados de Querétaro, Hidalgo, Puebla y Veracruz (Donahue y Lopez-Upton, 1999), con grandes diferencias entre ellas en lo referente a las condiciones climáticas y edáficas, en especial en cuanto a precipitación, temperatura y pH del suelo. En estudios anteriores se han identificado variaciones notorias en el desarrollo de las plantas, asociadas al origen geográfico de la semilla, entre las dos regiones (Nepamuceno, 1990; Cigarrero, 1994; López, 1998).

En general, las poblaciones del sur tienen mayor velocidad de crecimiento que las del norte, tanto en diámetro como en altura (Dvorak *et al.*, 1996; Kietzka *et al.*, 1996; López, 1998). Algunos trabajos refieren contrastes de más de 150% en la altura promedio a los 2 años de edad entre las poblaciones de dos regiones (Cigarrero, 1994; López, 1998).

Dada la amplia variación intraespecífica, que por lo común existe en las especies forestales, es importante conocer su nivel de variación en la respuesta al déficit hídrico, así como los mecanismos de resistencia a sequía, para tratar de seleccionar poblaciones o ecotipos que se ajusten mejor a sitios particulares de plantación. Con este propósito, en 1998 se realizó un estudio de procedencias de la especie de interés en dos condiciones de humedad del suelo; su objetivo específico fue determinar los efectos del estrés hídrico sobre algunas características de crecimiento de plantas de diferentes poblaciones en sus etapas iniciales. Al mismo tiempo, se evaluó el rango de variación en su respuesta al déficit de humedad del suelo, en particular entre las dos grandes regiones geográficas en donde se localiza esta especie de forma natural.

MATERIALES Y MÉTODOS

Establecimiento del ensayo

El ensayo se estableció en las instalaciones del vivero experimental de la Especialidad Forestal del Instituto de Recursos Naturales en el Campus Montecillo del Colegio de Postgraduados en el Estado de México. Se incluyeron 15 poblaciones de las dos regiones geográficas del área de distribución natural de *Pinus greggii*. Cada una estuvo representada por una muestra de germoplasma obtenida a partir de 10 individuos. El material fue recolectado en 1997, los datos más importantes de los sitios de recolecta se presentan en el Cuadro 1. La semilla se sembró el 29 de junio de 1998 en contenedores de plástico de 150 cm³ de capacidad, con un sustrato compuesto por "peat-moss", vermiculita y agrolita en una proporción 6:3:1 (en volumen), al que se le agregó fertilizante osmocote de liberación lenta (18-06-12) en una dosis de 4 Kg/m³ de sustrato.

Cuadro 1. Localización geográfica y características de los sitios de recolecta del germoplasma utilizado en el estudio.

Núm. Procedencia	Coordenadas		Altitud (msnm)	Precipitación promedio anual (mm)	
	Lat. (N)	Long. (W)			
Región Norte					
01	Pto. Los Conejos, Coah.- N.L.	25° 29'	100° 35'	2520	600
02	Santa Anita, Coah.	25° 27'	100° 34'	2550	400
03	Agua Fria Coah.-N.L.	25° 26'	100° 28'	2400	633
04	Los Lirios Coah.	25° 23'	100° 31'	2420	600
05	C. Pto. San Juan, Coah.	25° 22'	100° 33'	2650	500
06	El Penitente, Coah.	25° 22'	100° 54'	2405	600
07	Jame, Coah.	25° 21'	100° 36'	2552	500
08	Las Placetas, N.L.	24° 55'	100° 12'	2450	600
09	La Tapona, N.L.	24° 44'	100° 06'	2130	600
Región Sur					
10	El Madroño, Qro.	21° 17'	99° 10'	1840	1600
11	Laguna Seca, Hgo.	21° 04'	99° 10'	1720	1500
12	El Piñón, Hgo.	20° 56'	99° 12'	1800	1600
13	Molango, Hgo.	20° 45'	98° 43'	1400	1700
14	Cienegilla, Hgo.	20° 44'	99° 02'	1860	1400
15	Zacualpan, Ver.	20° 26'	98° 20'	1800	1700

Se aplicó un diseño experimental de bloques completos al azar, con arreglo factorial en parcelas subdivididas y cuatro repeticiones. En el factor A se consideraron los dos niveles de humedad del suelo, asignados a las parcelas grandes; el factor B corresponde a las dos regiones geográficas (parcelas medianas) y dentro de ellas en forma aleatoria las poblaciones de cada región (parcelas pequeñas). La unidad experimental fue de cinco plántulas, para un total de 20 por tratamiento de humedad del suelo en cada población.

En el tratamiento S_0 el sustrato se mantuvo cercano a capacidad de campo (CC) durante el experimento; el S_1 consistió en suspender el riego hasta mantener la humedad del sustrato entre 25 y 60% de contenido de humedad, es decir de 40 a 75% por abajo del punto de marchitamiento permanente (PMP). Los ensayos de humedad del suelo iniciaron el 1 de julio de 1999 cuando las plantas tenían 12 meses de edad y se mantuvieron hasta el 1 de diciembre de ese año. El contenido de humedad del sustrato se controló mediante el método gravimétrico, con el uso de una balanza de precisión. Antes de iniciar el experimento se determinó la curva de retención de agua del sustrato (Figura 1), para establecer el contenido de humedad a nivel de CC (-0.03 MPa) y de PMP (-1.5 MPa) en términos de potencial hídrico.

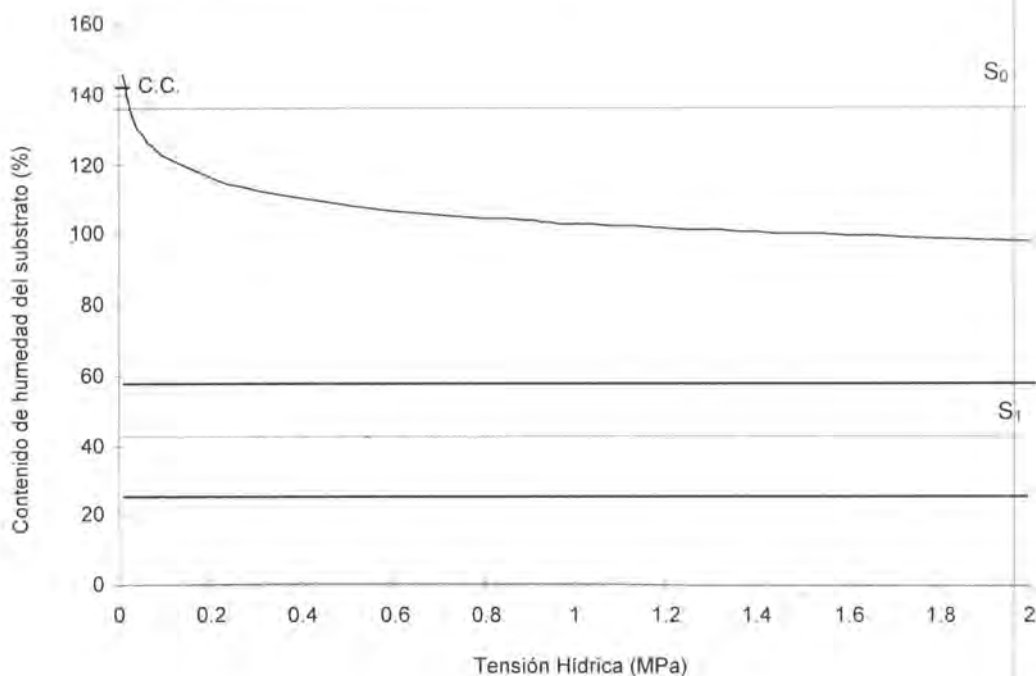


Figura 1. Curva de retención de humedad del sustrato y contenido de humedad en los tratamientos (S_0 , S_1) utilizados en el estudio.

Variables evaluadas y análisis estadístico

Para determinar el efecto del déficit hídrico en las plantas, se consideraron el crecimiento en altura y el diámetro; así como el número de raíces en crecimiento y el peso seco de raíz y parte aérea al final del experimento (el primero de diciembre de 1999), fecha en que se cosechó el material vegetal. La altura se midió desde la base del tallo hasta la yema terminal con una regla graduada en centímetros; el diámetro del tallo se midió con un vernier digital con aproximación a centésimas de milímetro. Las raíces en crecimiento fueron aquellas que presentaban puntas blancas al momento de extraer la plántula del envase. El peso seco de la raíz y de la parte aérea se determinó después de seccionar en dos partes los individuos con un bisturí; las muestras se colocaron en forma independiente en bolsas previamente etiquetadas y se secaron en una estufa durante 72 horas a una temperatura de 55 °C, con la finalidad de obtener el peso seco de la raíz y de la parte aérea en una balanza analítica. Con estos datos se calculó el peso seco total y la relación parte aérea/raíz de cada planta seleccionada.

Tanto el efecto del nivel de humedad, como las diferencias entre regiones geográficas y entre poblaciones dentro de regiones en la respuesta a la sequía se evaluaron con base en el análisis estadístico de los datos de crecimiento con el procedimiento GLM del paquete estadístico SAS, se utilizaron los datos promedio por parcela. En el análisis de varianza se usó el siguiente modelo:

$$Y_{ijkl} = \mu + B_i + T_j + B_i * T_j + R_k + R_k * T_j + B_i * R_k * T_j + P(R)_{ik} + T_j * P(R)_{ik} + E_{ijkl}$$

Donde:

- Y_{ijkl} = valor de la variable en la i-ésima población de la k-ésima región geográfica en el j-ésimo tratamiento de humedad, del i-ésimo bloque;
- μ = media poblacional;
- B_i = efecto del i-ésimo bloque ($i=1, \dots, 4$);
- T_j = efecto del j-ésimo tratamiento de humedad del suelo ($j=1, 2$);
- $B_i * T_j$ = error de parcela grande;
- R_k = efecto de la k-ésima región;
- $R_k * T_j$ = efecto de la interacción de la k-ésima región geográfica con el j-ésimo tratamiento de humedad;
- $B_i * R_k * T_j$ = error de parcela mediana;
- $P(R)_{ik}$ = efecto de la l-ésima procedencia dentro de la k-ésima región geográfica;
- $T_j * P(R)_{ik}$ = efecto de la interacción del j-ésimo tratamiento de humedad con la l-ésima población dentro de la k-ésima región; y
- E_{ijkl} = error experimental.

En el modelo estadístico anterior los tratamientos de humedad y bloques se consideraron de efectos fijos, mientras que las regiones y poblaciones dentro de ellas, de efectos aleatorios.

Con el propósito de evaluar el grado de asociación entre la respuesta a la sequía y el potencial de crecimiento de las poblaciones se determinó el nivel de reducción relativa (D) de las características de crecimiento y producción de biomasa por efecto de ésta. Para ello se calcularon los valores promedio por población con base en la siguiente ecuación:

$$D = \frac{S_0 - S_1}{S_0} \times 100$$

Donde:

- S_0 = valor promedio de la característica en condiciones favorables de humedad (riego normal)
- S_1 = valor promedio de la característica bajo condiciones de humedad restringida.

La asociación entre D y el crecimiento promedio de cada población en condiciones favorables de humedad (S_0), se determinó por medio del coeficiente de correlación de Pearson. La correlación entre estas características se estimó en forma global para las poblaciones (i.e., $n=15$) y por separado para cada región geográfica (i.e., $n_1=9$ y $n_2=6$). El grado de asociación entre el crecimiento de las plantas en condiciones de estrés hídrico y las variables ambientales de los sitios de recolecta, se obtuvo de la correlación entre las variables medidas en las plantas y los datos geográficos y ambientales de los sitios (Cuadro 1), con los valores promedio por población.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Efecto de la sequía sobre el crecimiento de las plantas

Los resultados del análisis de varianza mostraron un efecto altamente significativo ($p \leq 0.01$) de los tratamientos de humedad en todas las características evaluadas. También se observó una variación significativa, entre regiones geográficas y entre poblaciones dentro de las regiones y en la interacción de los tratamientos de humedad y regiones geográficas, pero no en la de los tratamientos de humedad por poblaciones para todas las características (Cuadro 2). Lo anterior indica que los efectos de la sequía se manifestaron, sobre todo, a nivel de región geográfica y que a pesar de existir diferencias entre poblaciones en las regiones, estas respondieron de manera similar a los tratamientos de humedad dentro de cada región.

Cuadro 2. Significancia estadística de las características de las plantas evaluadas en un ensayo de procedencias de *Pinus greggii* Engelm. bajo dos condiciones de humedad en invernadero.

Variable	Media	Trat.	Reg.	R*T	P(R)	T*P(R)
Diámetro (mm)	4.69	**	ns	ns	**	ns
Altura (cm)	25.87	**	**	**	**	ns
Raíces en crecimiento (No.)	17.05	**	**	**	*	ns
Peso seco de la raíz (g)	1.71	**	**	*	**	ns
Peso seco parte aérea (g)	3.84	**	**	**	**	ns
Relación raíz/parte aérea	0.47	*	**	*	**	ns
Peso seco total (g)	5.56	**	ns	**	**	ns

**Diferencias significativas ($p = 0.01$); *Diferencias significativas ($p = 0.05$); ns = no significativo.

La reducción de la humedad ocasionó una disminución en todas las variables; sin embargo, el efecto fue mayor en el número de raíces en crecimiento y el peso seco de raíz. En promedio, bajo condiciones de sequía, éstas se redujeron en 47.3 y 28.4%, respectivamente, seguidas por el peso seco total de la planta, que fue afectado en 25.1%. El diámetro y altura solo disminuyeron entre 11 y 14%, en relación a las condiciones favorables de humedad (Cuadro 3).

En diferentes estudios se han citado resultados análogos; por ejemplo, Tan *et al.* (1995) mencionaron que *Picea mariana* (Mill.) B.S.P. redujo la acumulación total de biomasa en 23% por efecto de la sequía. Plantas de *Eucalyptus globulus* Labill. registraron 65% menos de biomasa total en condiciones de estrés hídrico; pero su crecimiento en altura fue impactado en menos del 20% (Osorio *et al.*, 1998). Se han observado respuestas parecidas en *Pinus ponderosa* P. & C. Lawson (McMillin y Wagner, 1995), *Pseudotsuga menziesii* (Joly *et al.*, 1989) y en *Pinus greggii* (Cuevas *et al.*, 1992).

Los efectos del déficit de humedad sobre la acumulación de biomasa fueron mayores en la raíz, lo que dio lugar a una reducción ligera (menos del 10%) en la relación raíz/parte aérea (Cuadro 3). Estos resultados difieren de los datos publicados para otras especies de coníferas, que generalmente consignan un impacto mayor en la parte aérea que en la raíz (Venator, 1976; Canell *et al.*, 1978; Seiler y Johnson, 1985; 1988; Cregg, 1994). No obstante, es probable que en el presente estudio, el crecimiento de la raíz se haya afectado más que el de la parte aérea debido al reducido espacio de crecimiento en los envases. Seiler

y Johnson (1988) obtuvieron en *Pinus taeda* L., una respuesta equivalente, asociada con un espacio limitado para el crecimiento de la raíz.

Cuadro 3. Valores promedio de las características de crecimiento al final de los tratamientos de humedad en un ensayo de procedencias de *Pinus greggii* Engelm.

Variables	Tratamiento S ₀	Tratamiento S ₁	D*(%)
Diámetro (mm)	4.99	4.41	11.60
Altura (cm)	28.91	24.91	13.84
Raíces en crecimiento (No.)	21.31	11.24	47.26
Peso seco de raíz (g)	1.94	1.39	28.35
Peso seco parte aérea (g)	4.43	3.38	23.70
Peso seco total (g)	6.37	4.77	25.12
Relación raíz/parte aérea	0.47	0.43	8.52

*Reducción del crecimiento por efecto de la sequía.

La relación raíz/parte aérea no es la única característica asociada con la tolerancia a la sequía. En un estudio con *Pinus discolor* Bayley et Hawksworth y *Pinus chihuahuana* Engelm. realizado por Barton y Teeri (1993) se advirtió que eran más tolerantes a la sequía, a pesar de tener un sistema radical de menor tamaño, que *Pinus engelmannii* Carr, *Pinus ponderosa* var. *scopulorum* Engelm. y *Pinus strobiformis* Engelm., por lo que los autores concluyeron que las especies como *P. discolor* y *P. chihuahuana* toleran la sequía por mecanismos que evitan la pérdida de agua como son: una menor área foliar o mayor sensibilidad estomatal, y no por un incremento en la absorción de agua.

Variación geográfica en el crecimiento de las plantas

Referente a las diferencias entre regiones geográficas y poblaciones dentro de regiones, la mayor variación en casi todas las características de crecimiento se debió a las regiones geográficas; ya que contribuyeron con 38% o más de la variación fenotípica total (Cuadro 4). Las únicas excepciones fueron el diámetro y el peso seco total de la planta; en éstas las poblaciones dentro de regiones aportaron

un porcentaje alto de variación (40% en promedio) y las regiones geográficas no contribuyeron a la variación fenotípica de dichas características.

Cuadro 4. Componentes de varianza (%) de las características de crecimiento en un ensayo de procedencias de *Pinus greggii* Engelm. bajo dos condiciones de humedad.

Variable	Componentes de varianza						
	σ^2_R	$\sigma^2_{R \cdot T}$	$\sigma^2_{B \cdot R \cdot T}$	$\sigma^2_{P(R)}$	$\sigma^2_{T \cdot P(R)}$	σ^2_W	σ^2_{Total}
Diámetro (mm)	0.00	0.00	3.48	33.62	0.00	62.9	0.07225
Altura (cm)	81.20	2.67	0.21	11.23	0.35	4.34	75.0359
Raíces en crecimiento (No.)	42.05	6.55	4.89	9.20	3.94	33.37	72.7547
Peso seco de raíz (g)	72.66	1.16	2.74	8.33	0.00	15.11	0.21274
Peso seco parte aérea (g)	37.94	15.08	1.05	26.16	0.00	19.75	0.46387
Relación raíz/parte aérea	75.37	2.19	5.19	6.49	0.00	10.76	0.03341
Peso seco total	0.00	7.29	2.41	45.08	0.00	45.22	0.31792

σ^2_R = Varianza de regiones, $\sigma^2_{R \cdot T}$ = Varianza de la interacción regiones por tratamientos, $\sigma^2_{B \cdot R \cdot T}$ = Varianza de la interacción bloques por regiones por tratamientos, $\sigma^2_{P(R)}$ = Varianza de procedencia dentro de poblaciones, $\sigma^2_{T \cdot P(R)}$ = Varianza de la interacción tratamientos por procedencias dentro de regiones, σ^2_W = Varianza del error, σ^2_{Total} = Varianza total.

Estos resultados indican que existe una clara diferenciación entre las poblaciones de ambas regiones en la mayoría de las características evaluadas. En el caso del crecimiento en altura, las regiones aportan 81.20% de la variación total y las poblaciones dentro de regiones sólo 11.23%, lo que evidencia la separación en el comportamiento de las plantas a nivel de regiones. El peso seco de la raíz y la relación raíz/parte aérea fue semejante; las regiones acumulan en promedio más del 70% de la variación total y las poblaciones dentro de regiones menos del 10%. Lo anterior implica que existe una distinción importante entre las dos regiones geográficas en el patrón de crecimiento de las plantas, lo que representa ecotipos o variedades de la especie, como ha sido postulado por Nepamuceno (1990) y Donahue y López-Upton (1999).

A pesar de que la variación entre poblaciones dentro de regiones fue menor, también fue significativa ($p < 0.05$), por lo que es posible identificar poblaciones

con mayor tasa de crecimiento u otras propiedades deseadas dentro de cada una. Por ejemplo, la población de "Los Lirios" en el norte presentó un crecimiento en altura (32.5 cm) similar al promedio de las poblaciones de la región sur (35.3 cm), razón por la cual podría ser seleccionada para el establecimiento de plantaciones en dicha región.

La interacción regiones geográficas-tratamientos de humedad contribuyó con menos de 10% a la varianza total en la mayoría de las variables (Cuadro 4), pero esa aportación fue significativa estadísticamente (Cuadro 2), lo que indica que la respuesta a las condiciones de sequía varió entre regiones geográficas. A pesar de que el déficit de humedad ocasionó una reducción significativa en las características de crecimiento en las plantas de las dos regiones geográficas, la magnitud del efecto fue diferente para cada región. Esta situación es evidente en el peso seco de la parte aérea, en el que la interacción aportó 15% de la varianza total.

Por lo general, las poblaciones del sur estuvieron más afectadas por el estrés hídrico que las del norte. Aunque la reducción relativa en diámetro y número de raíces en crecimiento por efecto de la sequía es equivalente en las plantas de las dos regiones geográficas, para el crecimiento en altura y acumulación de biomasa la respuesta fue diferente (Cuadro 5). Las poblaciones del sur disminuyeron 15.6% en promedio su crecimiento en altura; mientras que las del norte sólo 11%. En términos absolutos, los contrastes entre las dos regiones son aún mayores.

En cuanto a la producción de materia seca, también es evidente la diferente respuesta a la sequía entre ambas regiones, en particular en lo referente al peso seco aéreo y total. Las poblaciones del sur redujeron en casi 27% la acumulación de materia seca en la parte aérea, en cambio para las del norte la disminución fue menor a 20% (Cuadro 5).

El peso seco total tuvo un comportamiento semejante; la acumulación de biomasa al final del periodo de evaluación en las poblaciones del sur fue menor en casi 28% y para las del norte de solo 22.5%. Es probable que el mayor efecto del estrés hídrico en las poblaciones del sur esté relacionado con una tasa de crecimiento más alta en estas poblaciones, ya que existe una fuerte correlación significativa entre el potencial de crecimiento y su reducción por este factor (Figura 2).

En las poblaciones del sur se observó que existe una correlación positiva muy elevada ($r = 0.92$) entre el potencial de crecimiento en altura y su nivel de reducción por efecto del estrés hídrico. En las del norte la correlación entre estas variables es mucho más débil, lo que indica la posibilidad de que utilicen otros mecanismos para tolerar la deshidratación.

La relación raíz/parte aérea de las poblaciones de la región norte resultó más

Cuadro 5. Valores promedio por tratamiento y región geográfica de las características de crecimiento al final del periodo de evaluación en un ensayo de procedencias de *Pinus greggii* Engelm.

Variable	Región Norte			Región Sur		
	S_0	S_1	$D^*(\%)$	S_0	S_1	$D^*(\%)$
Diámetro (mm)	4.98	4.35	12.65	5.0	4.47	10.60
Altura (cm)	22.53	20.04	11.05	35.28	29.77	15.62
Raíces en crecimiento (No.)	26.83	14.11	47.71	15.79	8.37	46.99
Peso seco de raíz (g)	2.26	1.64	27.44	1.62	1.14	29.63
Peso seco parte aérea (g)	3.95	3.17	19.75	4.90	3.58	26.94
Peso seco total (g)	6.21	4.81	22.55	6.52	4.72	27.61
Relación raíz/parte aérea (g)	0.59	0.53	10.17	0.34	0.32	5.88

*Reducción del crecimiento por efecto de la sequía

afectada en términos relativos (porcentaje) que la de las de la región sur; sin embargo, los valores absolutos de la relación raíz/parte aérea de las primeras fue más elevada (casi el doble) que en las segundas.

Al parecer las poblaciones de *Pinus greggii* de la región norte tienen un mayor equilibrio entre la raíz y la parte aérea de manera intrínseca, por lo que pueden tolerar mejor el estrés hídrico sin reducir de manera drástica el crecimiento en la parte aérea. En consecuencia, una tasa relativa alta de crecimiento de la parte aérea, en comparación con la de la raíz, ocasionó una disminución de la relación raíz/parte aérea en condiciones de sequía.

En diferentes estudios realizados con otras especies de coníferas se ha determinado que, en general, las poblaciones de lugares secos son más tolerantes a la sequía que aquellas procedentes de lugares húmedos. López y Muñoz (1991) demostraron que las familias resistentes a la sequía de *P. greggii* registraron una menor altura como un mecanismo de evasión a la falta de agua. De igual manera, en *Pseudotsuga mensieszii* las poblaciones con plantas pequeñas son más susceptibles a desarrollarse bajo condiciones de humedad restringida, lo cual está relacionado con las condiciones climáticas del sitio de origen de la semilla (White, 1987; Joly *et al.*, 1989).

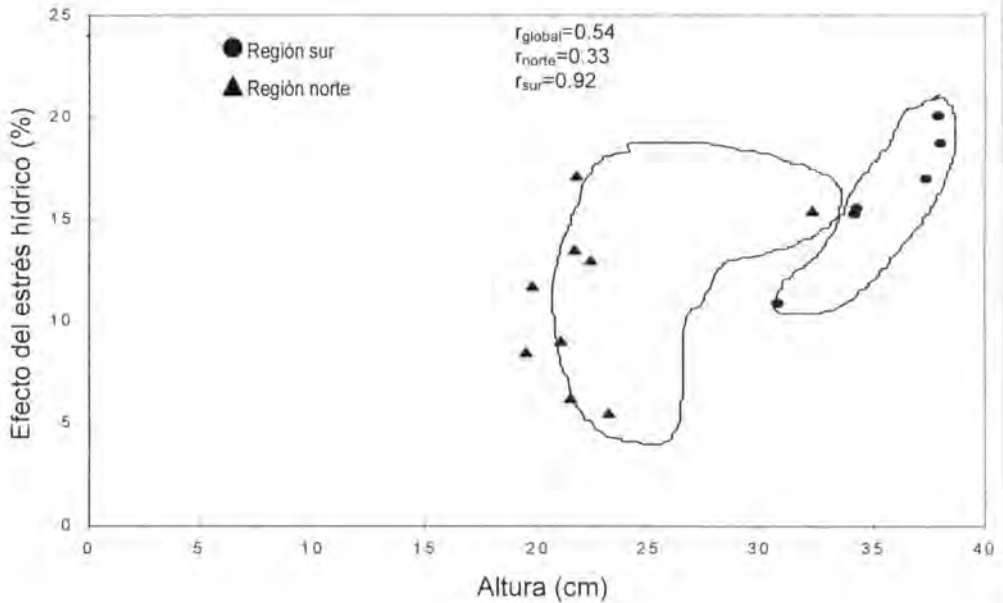


Figura 2. Correlación fenotípica del potencial de crecimiento en altura con el nivel de disminución del crecimiento por efecto de la sequía en un ensayo de procedencias de *Pinus greggii* Engelm. de dos regiones geográficas.

Al evaluar el efecto del estrés hídrico a nivel de especies se detectó un patrón similar de respuesta. *Larix occidentalis* Nutt. disminuyó en mayor grado su crecimiento en altura cuando se sometió a situaciones de escasez de agua, en comparación con *Pseudotsuga menziesii* y *Pinus ponderosa* (Zhang *et al.*, 1996), por lo que se concluyó que estas especies son más tolerantes a la sequía. Barton y Teeri (1993) cita el mismo comportamiento al comparar la respuesta a la sequía de *Pinus chihuahuana*, *Pinus discolor*, *Pinus engelmannii*, *Pinus ponderosa* var. *scapulorum* y *Pinus strobiformis*.

Dado que los patrones de respuesta a nivel inter e intraespecífico son parecidos, se infiere que las poblaciones del norte en este estudio son más tolerantes a la falta de agua que las poblaciones de la región sur, ya que mostraron una menor reducción relativa en su crecimiento.

Además, las poblaciones del norte tienen más producción de raíces en crecimiento, aún en condiciones de deshidratación que las del sur; así mismo, fueron menos impactadas por el estrés hídrico en otras características del crecimiento, por lo

que se puede concluir que la producción de raíces está relacionada con la mayor capacidad de tolerancia a la sequía de estas poblaciones. Es obvio que éste no es el único mecanismo existente para tolerar el déficit de humedad del suelo y es probable que otros estén actuando de manera simultánea.

En *Pinus taeda* se ha observado que los genotipos tolerantes a sequía tienen un sistema radical profundo, un número elevado de raíces laterales y una relación raíz/parte aérea alta (Canell *et al.*, 1978; Larsen *et al.*, 1986). No obstante, algunos autores mencionan que el número de raíces en crecimiento es quizás el factor que más ayuda a las plantas de algunas especies a tolerar la deficiencia de humedad del suelo (Brissette y Chambers, 1992; Mc Millin y Wagner, 1995).

Aunque la interacción tratamientos por poblaciones no fue significativa, en términos relativos se presentaron diferencias importantes entre ellas, por lo que es posible identificar poblaciones con tasa de crecimiento aceptable y otras características deseadas dentro de cada región geográfica, como es el caso de las plantas de "Los Lirios" en la región norte.

Patrón geográfico del desempeño de las plantas en condiciones de sequía

La mayoría de las características de crecimiento de las plantas en condiciones de sequía mostraron un patrón geográfico bien definido al correlacionarse con las coordenadas geográficas y las variables ambientales del sitio de origen del germoplasma.

Se obtuvo una correlación negativa alta ($r < -0.50$) entre la altura de la planta y el peso seco de la parte aérea con la latitud, la longitud y la elevación del sitio de origen (Cuadro 6). Es decir que las poblaciones a mayor altitud sobre el nivel del mar, de más al norte y oeste producen plantas con menor altura y tasa de acumulación de materia seca en la parte aérea. Dichas características también están relacionadas con la precipitación promedio anual, ya que existe una correlación positiva elevada ($r > 0.50$) con esta variable ambiental, de tal manera que, las poblaciones de sitios más lluviosos tienden a producir plantas con mayor tasa de crecimiento en altura y acumulación de materia seca en la parte aérea. Estos datos hacen evidente la relación que mantienen estas características con las condiciones ambientales del sitio de procedencia de la semilla.

Por otra parte, el peso seco de la raíz y el número de raíces en crecimiento bajo condiciones de sequía se correlacionaron en forma positiva ($r > 0.50$) con la latitud, la longitud y la elevación del sitio de origen, pero en forma negativa ($r < -0.50$) con la precipitación promedio anual. Las poblaciones de más al norte y con menor precipitación acumularon más materia seca en la raíz y presentaron más raíces en crecimiento bajo condiciones de sequía.

Cuadro 6. Correlaciones fenotípicas entre las características de crecimiento de las poblaciones (n=15) en condiciones de estrés hídrico y las condiciones ambientales de los sitios de origen.

Características del sitio	Características de las plantas				
	Diámetro	Altura	Peso seco		Raíces en Crecimiento
			Raíz	Parte aérea	
Latitud	-0.30	-0.89**	0.88**	-0.59*	0.68**
Longitud	-0.28	-0.85**	0.90**	-0.49*	0.69**
Elevación	-0.16	-0.82**	0.91**	-0.45	0.60*
Precipitación	0.30	0.80**	-0.80**	0.52*	-0.53*

**Correlación significativa con $p < 0.01$. *Correlación significativa con $p < 0.05$.

CONCLUSIONES

La sequía tuvo un efecto importante en todas las características de crecimiento evaluadas en las plantas de *Pinus greggii*, aunque su magnitud varió entre ellas. Las más afectadas fueron el número de raíces en crecimiento y el peso seco de la raíz.

Se identificaron diferencias claras entre las poblaciones de la región norte y las de la región sur en la respuesta a la sequía para la mayoría de las características evaluadas, especialmente, el crecimiento en altura, el número de raíces en crecimiento y la acumulación de materia seca en la raíz.

El impacto de la sequía estuvo relacionado con el potencial de crecimiento de las plantas, ya que las poblaciones con mayor potencial de crecimiento en altura fueron las más afectadas por el estrés hídrico.

Las poblaciones de *P. greggii* de la región norte, que tienen menor porte, fueron más tolerantes a la sequía. Estas plantas también presentaron mayor número de raíces en crecimiento y mayor peso seco de raíz en condiciones de escasez de agua que las de la región sur.

Al parecer existe un patrón geográfico y ambiental bien definido en el desempeño de las plantas de *P. greggii* bajo condiciones de sequía.

En general, las poblaciones de *P. greggii* de lugares más secos, mayor latitud y altura sobre el nivel del mar resultaron más tolerantes a la sequía.

REFERENCIAS

- Abrams, M. D., M. E. Kubiske and K. C. Steiner. 1990. Drought adaptation and responses in five genotypes of *Fraxinus pennsylvanica* Marsh: Photosynthesis, water relations and leaf morphology. *Tree Physiol.* 6:305-315.
- Barton, A. M. and J. A. Teeri. 1993. The ecology of elevational positions in plants: drought resistance in five mountain pine species in Southeastern Arizona. *Amer. J. Bot.* 80:15-25.
- Bridgwater, F. E. 1990. Shoot elongation patterns of loblolly pine families selected for contrasting growth potential. *For. Sci.* 36: 641- 656.
- Brissette, J. C. and J. L. Chambers. 1992. Leaf water status and root system water flux of shortleaf pine (*Pinus echinata* Mill.) seedlings in relation to new root growth after transplanting. *Tree Physiol.* 11:289-303.
- Cannell, M. G. R., F. E. Bridgwater and M. S. Greenwood. 1978. Seedlings growth rates, water stress responses and root-shoot relationship related to eight-year volumes among families of *Pinus taeda* L. *Silvae Genet.* 27:237-248.
- Cigarrero C., C. 1994. Evaluación temprana de seis procedencias y 108 familias de *Pinus greggii* Engelm. en dos localidades del estado de México. Tesis Profesional. División de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma Chapingo, Texcoco, Edo. de Méx. 65 p.
- Cleary, B. D. 1970. The effect of plant moisture stress on the physiology and establishment of planted Douglas-fir and ponderosa pine seedlings. Ph. D. Dissertation, School of Forestry, Oregon State University. Corvallis. OR, USA. 81 p.
- Cregg, B. M. 1994. Carbon allocation, gas exchange and needle morphology of *Pinus ponderosa* genotypes known to differ in growth and survival under imposed drought. *Tree Physiol.* 14: 883 - 898.
- Cuevas R., R. 1989. Drought tolerance study of four Mexican pine species. M.Sc. Thesis. Oregon State University. Corvallis, Oregon, U.S.A. 89 p.
- Cuevas R., R. A., P. de la Garza L. y F. Nepomuceno M. 1992. Estudio comparativo de la tolerancia a la sequía en procedencias de *Pinus greggii* Engelm. In: Memorias de la Reunión Científica Forestal y Agropecuaria. Centro de Investigación de la Región Centro, Campo Experimental Coyoacán. INIFAP SARH. 7-8 de diciembre de 1992. pp: 225-236.
- Donahue, J. K. and J. Lopez-Upton. 1999. A new variety of *Pinus greggii* (Pinaceae) in México. *SIDA* 18(4):1083 - 1093.
- Dvorak, W. S., J. E. Kietzka and J. K. Donahue. 1996. Three-year survival and growth of provenances of *Pinus greggii* in the tropics and subtropics. *For. Ecol. Manag.* 83:123-131.
- Eguiluz P., T. 1978. Ensayo de integración de los conocimientos del género *Pinus* en México. Tesis profesional, Departamento de Bosques, Universidad Autónoma Chapingo, Texcoco, Edo. de Méx. 613 p.
- Florence, R. G. 1985. *Eucalyptus* forests and woodlands In: Think trees, grow

- trees. Department of Arts, Heritage and Environment in association with the Institute of Forestry of Australia. Australia. pp: 29 - 50.
- Gibson, A., E. P. Bachelard and K. T. Hubick. 1995. Relationship between climate and provenance in *Eucalyptus camaldulensis* Dehnh. Aust. J. Plant Physiol. 22:453-460.
- Haase, L. D. and R. Rose. 1993. Soil moisture stress induces transplant shock in stored and unstored 2+0 Douglas- fir seedlings of varying root volumes. For. Sci. 39: 275 - 294.
- Hinckley, T. M., P. M. Dougherty, J. P. Lassoie, J. E. Roberts and R. O. Teskey. 1979. A severe drought; impact on tree growth, phenology, net photosynthetic rate and water relations. Journal Series No. 8247. University of Missouri. pp. 307-315.
- Hsiao, T. C. and K. J. Bradford. 1983. Physiological consequences of cellular water deficits. In: Taylor, H. M., W. R. Jordan and T. R. Sinclair (Eds.). Limitation to efficient water use in crop production. ASACSSA-SSSA, Madison, WI. pp: 227 - 265.
- Joly, R. B., W. T. Adams and S. G. Stafford. 1989. Phenological and morphological responses of mesic and dry site sources of coastal Douglas-fir to water deficit. For. Sci. 35:987-1005.
- Jones, H.G. 1980. Interaction and integration of adaptive responses to water stress: the implications of an unpredictable environment. In: Turner, N. C. and P. J. Kramer (Eds.). Wiley Adaptations of plant to water and high temperature stress. Interscience. New York. pp: 353 - 365
- Kietzka, J. E., N. P. Denison and W. S. Dvorak. 1996. *Pinus greggii*, a promising new species for South Africa. For. Ecol. Manag. 75:225-230.
- Kozlowski, T. T., P. J. Kramer and S. G. Pallardy. 1991. The physiological ecology of woody plants. Academic Press. USA. 657 p.
- Larsen, H. S., D. B. Shouth and J. M. Boyer. 1986. Root growth potential, seedling morphology and bud dormancy correlated with survival of loblolly pine seedlings planted in december in Alabama. Tree Physiol. 1:253 - 263.
- Levitt, J. 1980. Responses of plant to environmental stress. Academic Press Inc. New York. 697 p.
- Li, C. 1998. Variation of seedling traits of *Eucalyptus microtheca* origins in different watering regimes. Silvae Genet. 47:132-136.
- López A., J. L. 1998. Variación intraespecífica en el patrón de crecimiento en altura del brote terminal en *Pinus greggii* Engelm. Tesis Profesional. División de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma Chapingo, Texcoco, Edo. de Méx. 62 p.
- López U., J. y A. Muñoz Orozco. 1991. Selección familiar por tolerancia a sequía en *Pinus greggii* Engelm. I: Evaluación en plántula. Agrociencia 2: 111-123.
- Mc Millin, J. D. and M. R. Wagner. 1995. Effects of water stress on biomass partitioning of ponderosa pine seedlings during primary root growth and shoot growth periods. For. Sci. 41: 594-610.

- Meyer, W.S., C. S. Tan, H. D. Barrs and R. C. G. Smith. 1990. Root growth and water uptake by wheat during drying of undisturbed and repacked soil in drainage lysimeters. *Aust. J. Agric. Res.* 41: 253 - 265.
- Nepamuceno M., F. 1990. Diferenciación geográfica de plántulas de *Pinus greggii* Engl. *In: Memorias del XI Congreso Mexicano de Botánica. Soc. Bot. Mex. Oaxtepec, Mor. Méx.* 399 p.
- Osorio J., M., L. Osorio M., M. Chávez and J. S. Pereira. 1998. Water deficits are more important in delaying growth than in changing patterns or carbon allocation in *Eucalyptus globulus*. *Tree Physiol.* 18:363-373.
- Saldivar C., J. D. 1982. Crecimiento y distribución de biomasa en plántulas de cinco especies forestales en Coatlínchán, México. Tesis Profesional. División de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma Chapingo. Texcoco, Edo. de Méx. pp. 28.
- Schulze, E. D. 1986. Carbon dioxide and water vapor exchange in response to drought in the atmosphere and in the soil. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 37: 247-274.
- Seiler, J. R. and J. D. Johnson. 1985. Photosynthesis and transpiration of loblolly pine seedlings as influenced by moisture-stress conditioning. *For. Sci.* 31: 72-749.
- Seiler, J. R. and J. D. Johnson. 1988. Physiological and morphological responses of three half-sib families to water stress conditioning. *For. Sci.* 34: 487 - 495.
- Tan, W., T. J. Blake and T. J. B. Boyle. 1995. Early selection for drought tolerance and relationship to dry weight partitioning in black spruce families. *For.* 41: 168-180.
- Teskey, R. R., B.C. Bongarten, B. M. Cregg, P. M. Dougherty and T.C. Hennessey. 1987. Physiology and genetics of tree growth response to moisture and temperature stress: an examination of the characteristics of loblolly pine (*Pinus taeda* L). *Tree Physiol.* 3:41 - 61.
- Vargas H., J. J., A. Muñoz O., and M. R. Keyes. 1986. Drought response in seedlings of four *Pinus* species from Central México. *In: Ninth North American For. Biology Workshop Physiological and Genetic Basis of Forest Decline. June 15-18, 1986. Oklahoma State Univ. Stillwater, Oklahoma, USA.* pp 158-165.
- Venator, C. R. 1976. Natural selection for drought resistance in *Pinus caribaea* Morelet. *Turrialba* 26:381-387.
- White, T. L. 1987. Drought tolerance of southwestern Oregon Douglas-Fir. *For. Sci* 33: 283 - 293
- Zhang, J. W., J. D. Marshall and L. Fins. 1996. Correlated population differences in dry matter accumulation, allocation and water-use efficiency in three sympatric conifer species. *For Sci.* 42:242-249.

