



# **COLEGIO DE POSTGRADUADOS**

**INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS**

**AGRÍCOLAS**

**CAMPUS MONTECILLO**

**POSTGRADO EN CIENCIAS FORESTALES**

**RESPUESTA DE PLÁNTULAS DE DOS POBLACIONES DE  
*Pinus radiata* A CONDICIONES DE ESTRÉS HÍDRICO Y  
BAJAS TEMPERATURAS**

GARDENIA DE JESÚS REYES

T E S I S

PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL

PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, EDO. DE MÉXICO

2020

La presente tesis titulada: “**Respuesta de plántulas de dos poblaciones de *Pinus radiata* a condiciones de estrés hídrico y bajas temperaturas**” realizada por la alumna: **Gardenia de Jesús Reyes** bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRA EN CIENCIAS  
FORESTALES

CONSEJO PARTICULAR


CONSEJERO (A)



---

Dr. J. Jesús Vargas Hernández

ASESOR (A)



---

Dr. Javier López Upton

ASESOR (A)



---

Dr. Nicacio Cruz Huerta

Montecillo, Texcoco, Estado de México, enero de 2020

# RESPUESTA DE PLÁNTULAS DE DOS POBLACIONES DE *Pinus radiata* A CONDICIONES DE ESTRÉS HÍDRICO Y BAJAS TEMPERATURAS

Gardenia de Jesús Reyes, M.C.

Colegio de Postgraduados, 2020.

## RESUMEN

Las fluctuaciones de temperatura y humedad asociadas al cambio climático provocan sequías más frecuentes e intensas, así como heladas tempranas y tardías que pueden afectar a las poblaciones naturales de *Pinus radiata* D. Don. El objetivo de este trabajo fue determinar las diferencias en respuesta al déficit hídrico y a bajas temperaturas en plántulas de *P. radiata* procedentes de isla Cedros y Guadalupe. Se establecieron dos tratamientos de humedad [Riego ( $S_0$ ) y Sequía ( $S_1$ )], y se midió el contenido de humedad y la distribución de raíces en varias profundidades del suelo, así como el crecimiento en altura y diámetro y los componentes de biomasa de las plantas. Para determinar la tolerancia a bajas temperaturas, el índice de daño (ID) ocasionado a hojas primarias en pruebas de congelamiento a  $-12\text{ }^{\circ}\text{C}$  y su relación con la tasa absoluta de crecimiento (TAC) en altura de las plantas se evaluaron durante invierno y primavera. Se encontraron diferencias significativas ( $p \leq 0.01$ ) entre  $S_0$  y  $S_1$ , así como entre las poblaciones Cedros y Guadalupe en la mayoría de las características evaluadas. La sequía redujo drásticamente la acumulación de biomasa en todos los componentes de la planta, especialmente en la raíz, ocasionando un aumento en la relación parte aérea/raíz. La población Guadalupe mostró un mayor crecimiento y acumulación de biomasa, pero fue más sensible al déficit hídrico que Cedros. En la prueba de tolerancia a bajas temperaturas se encontraron diferencias significativas entre las poblaciones en invernadero, con mayor ID en Guadalupe que en Cedros en invierno. Sin embargo, en intemperie se encontró un mayor ID en Cedros que Guadalupe (64.1% vs. 36.5%) durante el invierno. La condición de humedad no afectó la tolerancia a bajas temperaturas, pero existió una interacción significativa con las poblaciones. La población de Guadalupe presentó una TAC mayor que la población Cedros en las dos condiciones. Los resultados indican que las poblaciones isleñas de *Pinus radiata* han desarrollado diferentes mecanismos adaptativos en respuesta a las condiciones de humedad y temperatura en que han evolucionado.

**Palabras clave:** Isla Cedros, Isla Guadalupe, sequía, daño por congelamiento

# SEEDLING RESPONSES OF TWO POPULATIONS OF *Pinus radiata* TO CONDITIONS OF WATER DEFICIT AND LOW TEMPERATURES

Gardenia de Jesús Reyes, M.C.  
Colegio de Postgraduados, 2020.

## ABSTRACT

Temperature and moisture fluctuations linked to climate change cause more frequent and severe droughts and early and late frosts, which can negatively affect natural populations of *Pinus radiata* D Don. The objective of this work was to determine the differences in response to water deficit and low temperatures in *P. radiata* seedlings from Cedros and Guadalupe islands. Two soil moisture regimes were established [control (S<sub>0</sub>) and drought (S<sub>1</sub>)], and moisture content and root distribution were measured at several soil depths, as well as height and diameter growth, and biomass components of seedlings. To determine tolerance to low temperatures, damage index caused to primary needles in freezing tests at -12 ° C and its relationship with the absolute growth rate in total seedling height were evaluated during winter and spring. Significant differences ( $p \leq 0.01$ ) were found between S<sub>0</sub> and S<sub>1</sub>, as well as between Cedros and Guadalupe populations in most of the traits evaluated. Drought drastically reduced biomass accumulation in all seedling components, particularly in root, causing an increase in the shoot/root ratio. The Guadalupe population showed greater seedling growth and biomass accumulation, but it was more sensitive to water deficit than Cedros population. In the low temperatures tolerance test, significant differences were found between populations growing in the greenhouse, with a higher damage index in Guadalupe than in Cedros in winter. However, outside the greenhouse a higher damage index in Cedros than in Guadalupe (64.1% vs. 36.5%) was found during the winter. The soil water regime did not affect low temperatures tolerance, but a significant interaction with populations was found. The Guadalupe population had greater absolute growth rate in seedling height than Cedros population in both conditions. Results show that island populations of radiata pine have developed different adaptive mechanisms to cope with the moisture and temperature conditions in which they have evolved.

**Key words:** Island Cedros, Island Guadalupe, drought, freezing damage

## DEDICATORIA

*A mi familia ellos lo son todo*

## AGRADECIMIENTOS

A mi mamá Mónica y mi hermana Vida Estrella, quienes con su ejemplo me han enseñado a trabajar duro y a no rendirme bajo ninguna circunstancia.

A mi papá Julián quien me apoya siempre en todas mis decisiones.

Al Dr. José Ángel Prieto por sus consejos y quien estuvo pendiente durante mis estudios.

A mi consejo:

Dr. J. Jesús Vargas por sus conocimientos y sobre todo por su paciencia, es una persona admirable.

Dr. Javier López por creer en mí y en mis capacidades.

Dr. Nicacio por su ayuda durante y después de toda mi investigación.

A mis amigos:

Blanca Ivonne y Osvaldo por su amistad y apoyo incondicional, muchísimas gracias.

Luis (llama) por su capacidad de hacer que no renuncie cuando todo se pone mal.

Alexis por quien estuvo pendiente de mí en todos los aspectos, además de su enorme ayuda durante toda la fase final del experimento.

Frida, Marce, Dana y Alejandro, por hacer más amena mis últimos meses de maestría y con quienes tuve, tengo y tendré momentos divertidos.

Lorena por sus grandes consejos y apoyo emocional

Sonia, Gina, Elizabeth, Mari, Yazmín, Norma, Anita, porque cada una me apoyó, de manera emocional o físicamente.

También:

Don Raúl y Lynnete por su ayuda en la toma de datos.

## CONTENIDO

<b>RESUMEN</b> .....	<b>iii</b>
<b>ABSTRACT</b> .....	<b>iv</b>
<b>LISTA DE CUADROS</b> .....	<b>ix</b>
<b>LISTA DE FIGURAS</b> .....	<b>xi</b>
<b>INTRODUCCIÓN GENERAL</b> .....	<b>1</b>
OBJETIVOS.....	4
LITERATURA CITADA.....	5
<b>CAPITULO I. CRECIMIENTO Y DISTRIBUCIÓN DE BIOMASA EN PLANTAS DE <i>Pinus radiata</i> EN RESPUESTA A ESTRÉS HÍDRICO</b> .....	<b>10</b>
1.1. RESUMEN.....	10
1.2. ABSTRACT .....	11
1.3 INTRODUCCIÓN .....	12
1.4. MATERIALES Y MÉTODOS.....	15
1.5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN .....	19
1.6. CONCLUSIONES .....	33
1.7. LITERATURA CITADA.....	34
<b>CAPÍTULO II. POBLACIONES DE <i>Pinus radiata</i> DIFIEREN EN LA TOLERANCIA A BAJAS TEMPERATURAS Y TASA DE CRECIMIENTO</b> .....	<b>40</b>
2.1. RESUMEN .....	40
2.2. ABSTRACT .....	41
2.3. INTRODUCCIÓN .....	42
2.4. MATERIALES Y MÉTODOS.....	44
2.5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN .....	48
2.6. CONCLUSIONES .....	58

2.7. LITERATURA CITADA..... 59

**DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES ..... 63**



## LISTA DE CUADROS

- Cuadro 1.** Ubicación geográfica de los sitios de colecta de las poblaciones y subpoblaciones de *Pinus radiata* (fuente de semilla), incluidas en el estudio y temperatura y precipitación media anual en las islas. .... 15
- Cuadro 2.** Nivel de significancia del contenido de humedad en diferentes profundidades del suelo en dos poblaciones de *Pinus radiata* sometidas a dos tratamientos de disponibilidad de agua, en diferentes fechas después de iniciados los tratamientos (0 a 162 DDT). .... 19
- Cuadro 3.** Nivel de significancia de la tasa relativa de crecimiento (TRC) en altura y diámetro, el número y acumulación de biomasa en ramas de las plantas en dos poblaciones de *Pinus radiata* sometidas a dos condiciones de disponibilidad de agua en el suelo, durante un periodo de 23 semanas. ... 21
- Cuadro 4.** Valores promedio ( $\pm$  error estándar) de la tasa relativa de crecimiento (TRC) en altura y diámetro, y la formación de ramas de las plantas, por condición de humedad en el suelo, por población y por la combinación de los dos factores. .... 22
- Cuadro 5.** Nivel de significancia de la acumulación y distribución de biomasa en los diferentes componentes de las plantas, en dos poblaciones de *Pinus radiata* sometidas a dos condiciones de disponibilidad de agua en el suelo, durante un periodo de 23 semanas. .... 25
- Cuadro 6.** Valores promedio ( $\pm$  error estándar) de las variables de acumulación y distribución de biomasa en los diferentes componentes de las plantas por condición de humedad en el suelo, por población y por la combinación de los dos factores. .... 26
- Cuadro 7.** Nivel de significancia del número de raíces en crecimiento, volumen y biomasa en raíces en diferentes profundidades del suelo en dos poblaciones de *Pinus radiata* sometidas a dos tratamientos de disponibilidad de agua. .... 29
- Cuadro 8.** Valores promedio ( $\pm$  error estándar) de las variables raíces en crecimiento, volumen y biomasa total de raíz de las plantas por

condición de humedad en el suelo, por población y por la combinación de los dos factores. ....	30
<b>Cuadro 9.</b> Ubicación geográfica de las fuentes de semilla de <i>Pinus radiata</i> en el estudio y temperatura (TMA) y precipitación (PMA) media anual en las islas. ....	44
<b>Cuadro 10.</b> Índice de daño ocasionado por baja temperatura (-12°C, 4 h) en hojas primarias de plantas de dos subpoblaciones de Isla Cedros y dos de Isla Guadalupe creciendo en invernadero e intemperie, en invierno y primavera.....	50
<b>Cuadro 11.</b> Nivel de significancia de la tasa absoluta de crecimiento (mm día <sup>-1</sup> ) en longitud del tallo en cada intervalo de medición (I <sub>n</sub> ) en dos poblaciones de <i>Pinus radiata</i> sometidas a dos tratamientos de humedad, en dos ambientes (invernadero e intemperie). ....	52

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Dinámica del contenido de humedad del suelo a 10 cm (superior), 40 cm (medio) y 70 cm (inferior) de profundidad en el perfil del suelo en las dos condiciones de disponibilidad de agua ( $S_0$  y  $S_1$ ) a que fueron sometidas las plantas de *Pinus radiata* durante el periodo de estudio.  $S_0$ : entre 65 % y 100 % de su capacidad de campo;  $S_1$ , entre 10 % y 25 % de la humedad aprovechable. Las barras verticales indican error estándar. .... 20
- Figura 2.** Tasa relativa de crecimiento (TCR) en altura en las subpoblaciones de Isla Cedros (C1 y C2) e Isla Guadalupe (G1 y G2) en condiciones de disponibilidad de agua ( $S_0$  y  $S_1$ ) a que fueron sometidas las plantas de *Pinus radiata* durante el periodo de estudio.  $S_0$ : entre 65 % y 100 % de su capacidad de campo;  $S_1$ , entre 10 % y 25 % de la humedad aprovechable. Las barras indican error estándar..... 24
- Figura 3.** Acumulación de biomasa del tallo (a), parte aérea (b) y total (c), en las subpoblaciones de Isla Cedros (C1 y C2) e Isla Guadalupe (G1 y G2) en las dos condiciones de disponibilidad de agua ( $S_0$  y  $S_1$ ) a que fueron sometidas las plantas de *Pinus radiata* durante el periodo de estudio.  $S_0$ : 65 % y 100 % de su capacidad de campo;  $S_1$ , entre 10 % y 25 % de la humedad aprovechable. .... 28
- Figura 4.** Número de raíces en crecimiento (a), volumen (b) y biomasa total de raíz (c) en el perfil del suelo (superior, medio e inferior) en las poblaciones de Isla Cedros (C) e Isla Guadalupe (G) en las dos condiciones de disponibilidad de agua ( $S_0$  y  $S_1$ ) a que fueron sometidas las plantas de *Pinus radiata* durante el periodo de estudio.  $S_0$ : entre 65 % y 100 % de su capacidad de campo;  $S_1$ , entre 10 % y 25 % de la humedad aprovechable. La barra indica error estándar. .... 31
- Figura 5.** Valores promedio ( $\pm$  error estándar) por población del índice de daño (ID) ocasionado por bajas temperaturas en invierno y primavera en hojas primarias de plantas de Isla Cedros (C) e Isla Guadalupe (G) creciendo en invernadero e intemperie. Barras con letra diferente en cada par de barras indica diferencias significativas entre poblaciones ( $p = 0.05$ ). .... 49

- Figura 6.** Efecto del tratamiento de humedad del suelo ( $S_0$  y  $S_1$ ) en el índice de daño (ID, %) promedio de las poblaciones en invierno (—) y primavera (- -) en plantas de Isla Cedros (○) e Isla Guadalupe (△), creciendo en invernadero y en intemperie.  $S_0$ : entre 65% y 100% de capacidad de campo (40-47% en contenedores y 26-30% en camas de crecimiento);  $S_1$ : el entre 10% y 25% de la humedad aprovechable ..... 51
- Figura 7.** Tasa absoluta de crecimiento (TAC, mm día<sup>-1</sup>) en longitud del tallo en invernadero e intemperie por tratamiento de humedad.  $S_0$ : riego;  $S_1$ : Sequía; DDT: Días después del trasplante en invernadero; las flechas indican las fechas en que se midió ID.  $S_0$ : entre 65% y 100% de capacidad de campo (40-47% en contenedores y 26-30% en camas de crecimiento);  $S_1$ : el entre 10% y 25% de la humedad aprovechable ..... 53
- Figura 8.** Tasa absoluta de crecimiento (TAC) (mm día<sup>-1</sup>) en longitud del tallo en invernadero (a, c, e) e intemperie (b, d, f) de las poblaciones (a, b) y subpoblaciones (c, d, e, f) de isla Cedros (C) y Guadalupe (G). DDT: Días después del trasplante en invernadero; las flechas indican los momentos de evaluación de ID. .... 55
- Figura 9.** Correlación entre el índice de daño (ID) en hojas primarias y la tasa absoluta de crecimiento (TAC) en invierno (a, b) y primavera (c, d) en plantas de *Pinus radiata* de Isla Cedros (triángulos) e Isla Guadalupe (círculos) con humedad del suelo favorable (negro) y sequía (blanco), en condiciones de invernadero (a,c) e intemperie (b,d)..... 56
- Figura 10.** Correlación entre el índice de daño (ID) en hojas primarias y la tasa absoluta de crecimiento (TAC) en plantas de *Pinus radiata* de Isla Cedros (triángulos) e Isla Guadalupe (círculos) con humedad del suelo favorable (a) y sequía (b). ..... 57

## INTRODUCCIÓN GENERAL

El estrés por sequía y el daño por heladas comparten características comunes entre sí pues afectan las relaciones hídricas de la planta a nivel celular (Mahajan & Tuteja, 2005; Beck, Fettig, Knake, Hartig & Bhattarai, 2007). En algunos casos, el estrés por sequía aumenta la resistencia a las heladas en plantas (Willemot & Pelletier, 1979). Ambas condiciones reducen la vitalidad de los árboles, afectando la fisiología, el desarrollo, la competencia y la fenología, lo que causa daños en los ecosistemas forestales (Bréda & Badeau, 2008). La capacidad de las plantas para ajustar su fenotipo a estos factores de estrés es ampliamente reconocida como un mecanismo importante para evitar su extinción, ante la inamovilidad de estos organismos (Matesanz, Gianoli & Valladares, 2010; Nicotra *et al.*, 2010).

La variabilidad entre y dentro de las poblaciones en su capacidad para ajustarse a las condiciones de estrés ambiental es esencial para la supervivencia (Hamrick, 2004) y adaptación de una especie (Salinger, Sivakumar & Motha, 2005; Jump & Peñuelas, 2005). Sin embargo, las especies generalmente se tratan como si los individuos de todas las poblaciones respondieran igualmente a las presiones ambientales (Kawecki, 2008; Banta *et al.*, 2012). A pesar de ello, existe una amplia evidencia donde se muestra que las poblaciones de una especie que experimentan diferentes condiciones ambientales (como sequía y heladas) difieren en respuestas y características fenotípicas (Moran, Bell & Eldridge, 1988; Burdon, 2001; Sultan & Spencer, 2002; Chambel, Climent, Alía & Valladares, 2005; Piovesan, Biondi, Filippo, Alessandrini & Maugeri, 2008; Valladares *et al.*, 2008; Gimeno, Camarero, Granda, Pias & Valladares, 2012; Girard *et al.*, 2012; Kreyling *et al.*, 2012) incluso en estructura genética (Linhart & Grant 1996) en función de la adaptación local y el entorno local (Leimu & Fischer 2008; Savolainen *et al.*, 2011; Banta *et al.*, 2012).

En zonas montañosas, la diferenciación de ecotipos dentro de una especie, asociada a la latitud, la longitud y la elevación (Charra-Vaskou *et al.*, 2011; Lenoir & Svenning, 2013) es una expresión del importante papel que tiene la adaptación local en la evolución de las especies (Morgenstern, 2011; Gratani, 2014), como se ha demostrado en *Pinus sylvestris* y *Pinus nigra* (Marqués, Camarero, Gazol & Zavala, 2016), *Quercus*

*aquifolioides* (Li, Zhang, Liu, Luukkanen & Berninger, 2006), *Pinus hartwegii* (Sáenz-Romero *et al.*, 2013), *Abies alba* (Toromani, Sanxhaku & Pasho 2011) y *Picea abies* (van der Maaten-Theunissen, Kahle & van der Maaten, 2013).

Las cinco poblaciones nativas existentes de *Pinus radiata* D. Don se presentan en un intervalo latitudinal pequeño (28° a 37° N) (Dillon *et al.*, 2010, 2013), separadas en Año Nuevo, Monterey y Cambria en la costa de California (USA), y en las islas Guadalupe y Cedros en la costa de México (Moran *et al.* 1988; Burdon, 2001). Sin embargo, estos sitios difieren sustancialmente entre sí con respecto al suelo, la elevación, la temperatura, la lluvia y los componentes asociados del ecosistema (Libby, 1997; Burdon, Libby & Brown, 2017). En las islas de Cedros (1,194 m) y Guadalupe (1,298 m), consideradas ya como ecorregiones diferentes por González-Abraham, Garcillán & Ezcurra (2010), las poblaciones de *Pinus radiata* experimentan clima mediterráneo. (Rogers, Matheson, Vargas-Hernández & Guerra-Santos, 2006; Mead, 2013). Ambas islas tienen lluvias predominantes en invierno-primavera (muy claro en Isla Guadalupe), temperaturas anuales promedio de ~18.8°C (19.9°C a nivel del mar en Cedros y 17.7°C en Guadalupe) y una precipitación anual promedio de 130 mm para Guadalupe y 85 mm para Cedros, además de un efecto determinante de las nieblas costeras que limitan a los pinos a crecer en crestas de niebla y las laderas de barlovento (McDonald & Laacke, 1990). Estas diferencias en las condiciones ambientales de las islas han generado diferencias en características de valor adaptativo entre las dos poblaciones, como las encontradas por Boardman & McGuire (1997), Burdon, Firth, Low & Miller (1997), Hoeksema, Burdon (2001) y Vargas-Hernández, Rogers, Luna-Mendoza & Thompson (2012). Incluso, la población de Isla Cedro se llegó a considerar como una variedad diferente (*P. radiata* var. *cedrosensis*) (Newcomb, 1959); sin embargo, todas las poblaciones conservan las características de un pino (*Pinus radiata* var. *radiata*) ancestral del cual descendieron (Axelrod, 1980; Millar, Strauss, Conkle & Westfall, 1988).

Las poblaciones nativas de *Pinus radiata* sirven como una reserva importante de recursos genéticos, ya que forman la base de los programas de mejoramiento (Owens & Adams 1999; Rogers, 2002); sin embargo, *Pinus radiata* ha perdido alrededor del 50% de su hábitat natural y sus poblaciones naturales están amenazadas por diversas influencias antropogénicas (Rogers, Vargas-Hernández, Matheson & Guerra, 2005).

En un nuevo estudio publicado en PNAS (Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States), agregan peso a la evidencia de que los cambios climáticos antropogénicos ya están influyendo en la frecuencia, magnitud y duración de las sequías en California (Diffenbaugh, Swain & Touma, 2015; Man & Gleik 2015). En los sitios costeros de California se pronosticó un aumento de 2 a 7°C (Hayhoe *et al.*, 2004) y la frecuencia de la niebla se redujo en un 33 % (Johnstone & Dawson, 2010). A pesar de ello, los modelos climáticos también revelan la persistencia de fríos extremos en condiciones térmicas invernales de alta intensidad e irregulares (Kodra, Steinhäuser & Ganguly 2011), como el que ocurrió durante diciembre de 1972 donde hubo un congelamiento récord en California de duración que no había ocurrido durante los 40 años anteriores. Las temperaturas bajaron a -5°C en 2 días separados (Mooney, 1977).

Es probable que ambos factores (sequía y heladas) cambien en términos de ubicación, frecuencia y magnitud en un clima futuro (Schlyter, Stjernquist, Barring, Jönsson & Nilsson, 2006) y que sus consecuencias ecológicas sean desproporcionadas a pesar de que ocurran como eventos de corta duración (Easterling *et al.*, 2000; Jentsch, Kreyling & Beierkuhnlein, 2007; Smith, 2011). Estos factores de estrés podrían afectar la regeneración natural que existe en las poblaciones naturales, aumentando el riesgo de extinción que ya existe en ellas, especialmente en las poblaciones insulares (Rogers *et al.*, 2006). Además de sus efectos en el crecimiento y supervivencia de las plantas, también puede tener efectos negativos importantes sobre la calidad de la madera. *Pinus radiata* es una especie de gran importancia económica en todo el mundo, primordialmente por su uso en plantaciones comerciales para la producción de madera aserrada y papel. Actualmente, la especie crece en plantaciones comerciales que cubren más de 4 millones de hectáreas, principalmente en Australia, Chile, Nueva Zelanda, España, Sudáfrica y otros países (Mead, 2013). Por estas razones el evaluar la respuesta de las poblaciones insulares de la especie a condiciones de estrés por sequía y bajas temperaturas es de gran importancia para la conservación, domesticación y uso de los recursos genéticos disponibles en ella.

## OBJETIVOS

### General:

Determinar las diferencias en respuesta al déficit hídrico y bajas temperatura en plantas de las poblaciones naturales de *Pinus radiata* D. Don de Isla Cedros e Isla Guadalupe.

### Específicos

1. Evaluar el efecto de la humedad del suelo en el crecimiento de plantas de *Pinus radiata* originarias de Isla Cedros e Isla Guadalupe.
2. Determinar el efecto del estrés por sequía en el incremento y distribución de biomasa en las plantas.
3. Identificar el efecto que tiene la disponibilidad de humedad en el perfil del suelo en la estructura del sistema radical, con el propósito de determinar las posibles diferencias adaptativas entre poblaciones y subpoblaciones de las islas (Cedros y Guadalupe).
4. Determinar las diferencias en el índice de daño (ID) en hojas primarias de plantas de las poblaciones de Isla Cedros e Isla Guadalupe creciendo en dos ambientes (invernadero e intemperie), en relación con el desarrollo del brote,
5. Evaluar el efecto de la humedad del suelo en el ID ocasionado por bajas temperaturas.
6. Relacionar los valores del ID y la tasa absoluta de crecimiento en las plantas.

Para propósitos de organización del trabajo de investigación, en el capítulo 2 de este documento se abordan los objetivos específicos 1, 2 y 3, y en el capítulo 3 se incluyen los resultados con respecto a los objetivos específicos 4, 5 y 6.



## LITERATURA CITADA

- Axelrod, D. I. (1980). *History of the maritime closed-cone pines, Alta and Baja California* (Vol. 120). University of California Press, Berkeley, CA.
- Banta, J. A., Ehrenreich, I. M., Gerard, S., Chou, L., Wilczek, A., Schmitt, J., ... & Purugganan, M. D. (2012). Climate envelope modelling reveals intraspecific relationships among flowering phenology, niche breadth and potential range size in *Arabidopsis thaliana*. *Ecology letters*, *15*(8), 769-777. doi: 10.1111/j.1461-0248.2012.01796.x
- Beck, E. H., Fettig, S., Knake, C., Hartig, K., & Bhattarai, T. (2007). Specific and unspecific responses of plants to cold and drought stress. *Journal of biosciences*, *32*(3), 501-510. doi:10.1007/s12038-007-0049-5.
- Boardman, R. & McGuire, D.O. (1997). Response of *Pinus radiata* provenances near the warm-dry limit of their potential range in a Mediterranean-type climate. Burdon, R. D. & Moore, J. M. (Eds.), *IUFRO '97. Genetics of radiata pine: Proceedings of Conference 1-4 December 1997, Workshop 5 December 1997, IUFRO Working Party S2.02.19, Pinus radiata provenances and breeding, Rotorua, New Zealand.* (pp 62-69). Rotorua, New Zealand: New Zealand Forest Research Institute.
- Bréda, N., & Badeau, V. (2008). Forest tree responses to extreme drought and some biotic events: towards a selection according to hazard tolerance?. *Comptes Rendus Geoscience*, *340*(9-10), 651-662. doi:10.1016/j.crte.2008.08.003
- Burdon, R. D., Firth, A., Low, C. B., & Miller, M. A. (1997). Native provenances of *Pinus radiata* in New Zealand: performance and potential. *New Zealand Forestry*, *41*(4), 32-36. Retrieved from [http://www.nzjf.org.nz/free\\_issues/NZJF41\\_4\\_1997/B718899F-8738-413B-B0BB-B3DB2744C318.pdf](http://www.nzjf.org.nz/free_issues/NZJF41_4_1997/B718899F-8738-413B-B0BB-B3DB2744C318.pdf)
- Burdon, R. D. (2001). *Pinus radiata*. In F.T. Last. (Ed.), *Ecosystems of the world, vol. 19. Tree crop ecosystems* (pp. 99–161). Amsterdam, the Netherlands: Elsevier.
- Burdon, R., Libby, W., & Brown, A. (2017). *Domestication of Radiata Pine* (Vol. 83). Springer. doi: 10.1007/978-3-319-65018-0
- Chambel, M. R., Climent, J., Alía, R., & Valladares, F. (2005). Phenotypic plasticity: a useful framework for understanding adaptation in forest species. *Forest Systems*, *14*(3), 334-344. doi: 10.5424/srf/2005143-00924
- Charra-Vaskou, K., Charrier, G., Wortemann, R., Beikircher, B., Cochard, H., Ameglio, T., & Mayr, S. (2011). Drought and frost resistance of trees: a comparison of four species at different sites and altitudes. *Annals of Forest Science*, *69*(3), 325–333. doi:10.1007/s13595-011-0160-5
- Diffenbaugh, N. S., Swain, D. L., & Touma, D. (2015). Anthropogenic warming has increased drought risk in California. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *112*(13), 3931-3936. doi: 10.1073/pnas.1422385112
- Dillon, S. K., Nolan, M., Li, W., Bell, C., Wu, H. X., & Southerton, S. G. (2010). Allelic Variation in Cell Wall Candidate Genes Affecting Solid Wood Properties in Natural Populations and Land Races of *Pinus radiata*. *Genetics*, *185*(4), 1477–1487. doi:10.1534/genetics.110.116582
- Dillon, S. K., Nolan, M. F., Matter, P., Gapare, W. J., Bragg, J. G., & Southerton, S. G. (2013). Signatures of adaptation and genetic structure among the mainland

- populations of *Pinus radiata* (D. Don) inferred from SNP loci. *Tree genetics & genomes*, 9(6), 1447-1463. doi:10.1007/s11295-013-0650-8
- Easterling, D. R., Meehl, G. A., Parmesan, C., Changnon, S. A., Karl, T. R., & Mearns, L. O. (2000). Climate extremes: observations, modeling, and impacts. *Science*, 289(5487), 2068-2074. doi: 10.1126/science.289.5487.2068
- Espinoza, S. E., Magni, C. R., Martinez, V. A., & Ivkovic, M. (2013). The effect of water availability on plastic responses and biomass allocation in early growth traits of *Pinus radiata* D. Don. *Forest Systems*, 22(1), 3-14. doi: 10.5424/fs/2013221-02084
- Gimeno, T. E., Camarero, J. J., Granda, E., Pias, B., & Valladares, F. (2012). Enhanced growth of *Juniperus thurifera* under a warmer climate is explained by a positive carbon gain under cold and drought. *Tree Physiology*, 32(3), 326–336. doi:10.1093/treephys/tps011
- Girard, F., Vennetier, M., Guibal, F., Corona, C., Ouarmim, S., & Herrero, A. (2012). *Pinus halepensis* Mill. crown development and fruiting declined with repeated drought in Mediterranean France. *European Journal of Forest Research*, 131(4), 919-931. doi: 10.1007/s10342-011-0565-6
- González-Abraham, C. E., Garcillán, P. P., & Ezcurra, E. (2010). Ecorregiones de la península de Baja California: una síntesis. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, (87), 69-82. doi: 10.17129/botsoci.30
- Gratani, L. (2014). Plant phenotypic plasticity in response to environmental factors. *Advances in botany*, 2014. doi: 10.1155/2014/208747
- Hamrick, J. L. (2004). Response of forest trees to global environmental changes. *Forest Ecology and Management*, 197(1-3), 323-335. doi: 10.1016/j.foreco.2004.05.023
- Hayhoe, K., Cayan, D., Field, C. B., Frumhoff, P. C., Maurer, E. P., Miller, N. L., ... & Dale, L. (2004). Emissions pathways, climate change, and impacts on California. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101(34), 12422-12427. doi: 10.1073/pnas.0404500101
- Hoeksema, J. D., Vargas-Hernández, J. J., Rogers, D. L., Luna-Mendoza, L., & Thompson, J. N. (2012). Geographic divergence in a species-rich symbiosis: interactions between Monterey pines and ectomycorrhizal fungi. *Ecology*, 93(10), 2274-2285. doi: 10.2307/41739291
- Jentsch, A., Kreyling, J., & Beierkuhnlein, C. (2007). A new generation of climate-change experiments: events, not trends. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5(7), 365-374. doi: 10.1890/1540-9295(2007)5[365:ANGOCE]2.0.CO;2
- Johnstone, J. A., & Dawson, T. E. (2010). Climatic context and ecological implications of summer fog decline in the coast redwood region. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107(10), 4533–4538. doi:10.1073/pnas.0915062107.
- Jump, A. S., & Peñuelas, J. (2005). Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecology Letters*, 8(9), 1010-1020. doi: 10.1111/j.1461-0248.2005.00796.x
- Kawecki, T. J. (2008). Adaptation to marginal habitats. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39, 321-342. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095622

- Kodra, E., Steinhäuser, K., & Ganguly, A. R. (2011). Persisting cold extremes under 21st-century warming scenarios. *Geophysical Research Letters*, 38(8), 1-5. doi: 10.1029/2011GL047103
- Kreyling, J., Wiesenberger, G. L., Thiel, D., Wohlfart, C., Huber, G., Walter, J., ... & Beierkuhnlein, C. (2012). Cold hardiness of *Pinus nigra* Arnold as influenced by geographic origin, warming, and extreme summer drought. *Environmental and Experimental Botany*, 78, 99-108. doi: 10.1016/j.envexpbot.2011.12.026
- Leimu, R., & Fischer, M. (2008). A meta-analysis of local adaptation in plants. *PloS one*, 3(12), e4010. doi: 10.1371/journal.pone.0004010
- Lenoir, J., & Svenning, J. C. (2013). Latitudinal and elevational range shifts under contemporary climate change.: *Encyclopedia of biodiversity* (pp. 599-611). Academic Press. doi: 10.1016/B978-0-12-384719-5.00375-0
- Li, C., Zhang, X., Liu, X., Luukkanen, O., & Berninger, F. (2006). Leaf morphological and physiological responses of *Quercus aquifolioides* along an altitudinal gradient. *Silva Fennica*, 40(1), 5. doi: 10.14214/sf.348
- Libby, W. J. (1997). Native origins of domesticated radiata pine. In: Burdon, R. D. & Moore, J. M. (Eds.), *IUFRO '97. Genetics of radiata pine: Proceedings of Conference 1-4 December 1997, Workshop 5 December 1997, IUFRO Working Party S2.02.19, Pinus radiata provenances and breeding, Rotorua, New Zealand.* (pp 9– 21). Rotorua, New Zealand: New Zealand Forest Research Institute.
- Linhart, Y.B. & Grant, M.C. (1996). Evolutionary significance of local genetic differentiation in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27, 237–277. Retrieved from <https://www.annualreviews.org/doi/pdf/10.1146/annurev.ecolsys.27.1.111>
- Mahajan, S., & Tuteja, N. (2005). Cold, salinity and drought stresses: an overview. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 444(2), 139-158. doi: 10.1016/j.abb.2005.10.018
- Mann, M. E., & Gleick, P. H. (2015). Climate change and California drought in the 21st century. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(13), 3858-3859. doi: 10.1073/pnas.1503667112
- Marqués, L., Camarero, J. J., Gazol, A., & Zavala, M. A. (2016). Drought impacts on tree growth of two pine species along an altitudinal gradient and their use as early-warning signals of potential shifts in tree species distributions. *Forest Ecology and Management*, 381, 157-167. doi:10.1016/j.foreco.2016.09.021
- Matesanz, S., Gianoli, E., & Valladares, F. (2010). Global change and the evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1206(1), 35-55. doi: 10.1111/j.1749-6632.2010.05704.x
- McDonald, P. M., & Laacke, R. J. (1990). *Pinus radiata* D. Don Monterey Pine. In R. M. Burns & B. H. Honkala, (Eds). *The Silvics of North America. Volume 1 Conifers* (pp. 433–441). Washington, D.C.:US Forest Service, Agricultural Handbook No. 654.
- Mead, D. J. (2013). *Sustainable management of Pinus radiata plantations*. FAO Forestry Paper No. 170. Rome, FAO. 246 p. doi: 10.13140/2.1.5173.0885
- Millar, C. I., Strauss, S. H., Conkle, M. T., & Westfall, R. D. (1988). Allozyme differentiation and biosystematics of the Californian closed-cone pines (*Pinus* subsect. *Oocarpae*). *Systematic Botany*, 351-370. doi: 10.2307/2419298

- Mooney, H. A. (1977). Frost sensitivity and resprouting behavior of analogous shrubs of California and Chile. *Madroño*, 24(2), 74-78. Retrieved from <https://www.jstor.org/stable/41424091>
- Moran, G. F., Bell, J. C., & Eldridge, K. G. (1988). The genetic structure and the conservation of the five natural populations of *Pinus radiata*. *Canadian Journal of Forest Research*, 18(5), 506-514. doi: 10.1139/x88-074
- Morgenstern, M. (2011). *Geographic variation in forest trees: genetic basis and application of knowledge in silviculture*. Vancouver, Canada: UBC press.
- Newcomb, G. B., 1959, The relationships of the pines of insular Baja California in: *Proceedings of the IX International Botanical Congress* (Vol. 2). Montreal, Quebec, Canada, 281.
- Nicotra, A. B., Atkin, O. K., Bonser, S. P., Davidson, A. M., Finnegan, E. J., Mathesius, U., ... & van Kleunen, M. (2010). Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in Plant Science*, 15(12), 684-692. doi:10.1016/j.tplants.2010.09.008
- Owen, D. R., & Adams, D. H. (1999). Overview of pitch canker in California. In: Devey, M., Matheson, C., & Gordon, T. (Eds) *IMPACT Monterey Workshop: Current and Potential Impacts of Pitch Canker in Radiata Pine* (pp 21-24). Monterey, California. Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization, Canberra.
- Piovesan, G., Biondi, F., Filippo, A. D., Alessandrini, A., & Maugeri, M. (2008). Drought-driven growth reduction in old beech (*Fagus sylvatica* L.) forests of the central Apennines, Italy. *Global Change Biology*, 14(6), 1265-1281. doi: 10.1111/j.1365-2486.2008.01570
- Rogers, D. L. (2002). In situ genetic conservation of Monterey pine (*Pinus radiata* D. Don): Information and recommendations. USA: Division of Agriculture and Natural Resources, Genetic Resources Conservation Program.
- Rogers, D. L., Vargas-Hernández, J. J., Matheson, A. C., & Guerra S., J. J. (2005). Conserving the pines of Guadalupe and Cedros islands, Mexico: an international collaboration. In: A. Romero & S. E. West (Eds.) *Environmental Issues in Latin America and the Caribbean* (pp. 31-54). Dordrecht, Holanda: The Netherlands Springer. doi: 10.1007/1-4020-3774-0\_2
- Rogers, D. L., Matheson, A. C., Vargas-Hernández, J. J., & Guerra-Santos, J. J. (2006). Genetic conservation of insular populations of Monterey pine (*Pinus radiata* D. Don). *Biodiversity & Conservation*, 15(2), 779-798. doi: 10.1007/s10531-004-1066-4
- Sáenz-Romero, C., Lamy, J. B., Loya-Rebollar, E., Plaza-Aguilar, A., Burlett, R., Lobit, P., & Delzon, S. (2013). Genetic variation of drought-induced cavitation resistance among *Pinus hartwegii* populations from an altitudinal gradient. *Acta Physiologiae Plantarum*, 35(10), 2905-2913. doi:10.1007/s11738-013-1321-y
- Salinger, M. J., Sivakumar, M. V. K., & Motha, R. (2005). Reducing vulnerability of agriculture and forestry to climate variability and change: workshop summary and recommendations. In *Increasing Climate Variability and Change* (pp. 341-362). Dordrecht, Holanda: Springer. doi: 10.1007/s10584-005-5954-8
- Savolainen, O., Kujala, S. T., Sokol, C., Pyhäjärvi, T., Avia, K., Knürr, T., ... & Hicks, S. (2011). Adaptive potential of northernmost tree populations to climate change,

- with emphasis on Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Journal of Heredity*, 102(5), 526-536. doi: 10.1093/jhered/esr056
- Schlyter, P., Stjernquist, I., Barring, L., Jönsson, A. M., & Nilsson, C. (2006). Assessment of the impacts of climate change and weather extremes on boreal forests in northern Europe, focusing on Norway spruce. *Climate Research*, 31(1), 75-84. doi: 10.3354/cr031075
- Smith, M. D. (2011). An ecological perspective on extreme climatic events: a synthetic definition and framework to guide future research. *Journal of Ecology*, 99(3), 656-663. doi: 10.1111/j.1365-2745.2011.01798.x
- Sultan, S. E., & Spencer, H. G. (2002). Metapopulation structure favors plasticity over local adaptation. *The American Naturalist*, 160(2), 271-283. doi: 10.2307/3079143
- Toromani, E., Sanxhaku, M., & Pasho, E. (2011). Growth responses to climate and drought in silver fir (*Abies alba*) along an altitudinal gradient in southern Kosovo. *Canadian Journal of Forest Research*, 41(9), 1795–1807. doi:10.1139/x11-096
- Valladares, F., Zaragoza-Castells, J., Sánchez-Gómez, D., Matesanz, S., Alonso, B., Portsmouth, A., ... Atkin, O. K. (2008). Is Shade Beneficial for Mediterranean Shrubs Experiencing Periods of Extreme Drought and Late-winter Frosts?. *Annals of Botany*, 102(6), 923–933. doi:10.1093/aob/mcn182
- van der Maaten-Theunissen, M., Kahle, H. P., & van der Maaten, E. (2013). Drought sensitivity of Norway spruce is higher than that of silver fir along an altitudinal gradient in southwestern Germany. *Annals of Forest Science*, 70(2), 185-193. doi:10.1007/s13595-012-0241-0
- Willemot, C., & Pelletier, L. (1979). Effect of drought on frost resistance and fatty acid content of young winter wheat plants. *Canadian Journal of Plant Science*, 59(3), 639–643. doi:10.4141/cjps79-101

# CAPITULO I. CRECIMIENTO Y DISTRIBUCIÓN DE BIOMASA EN PLANTAS DE *Pinus radiata* EN RESPUESTA A ESTRÉS HÍDRICO

## 1.1. RESUMEN

*Pinus radiata* está adaptada a periodos de sequía en su hábitat natural, pero una sequía severa puede afectar el crecimiento y productividad de plantas juveniles. El objetivo fue evaluar el efecto de la disponibilidad de agua en el crecimiento y distribución de biomasa en plantas de *Pinus radiata* de Isla Cedros (C) e Isla Guadalupe (G), con el propósito de identificar mecanismos de adaptación a estrés hídrico en ellas. Se establecieron dos tratamientos de humedad [Riego ( $S_0$ ) y Sequía ( $S_1$ )] durante 23 semanas y se midió la humedad y la distribución de raíces a diferente profundidad del suelo, así como el crecimiento en altura y diámetro y los componentes de biomasa. Se encontraron diferencias significativas ( $p \leq 0.01$ ) entre  $S_0$  y  $S_1$ , así como entre C y G en la mayoría de las características evaluadas. La sequía redujo drásticamente la acumulación de biomasa en todos los componentes de la planta, especialmente en la raíz, ocasionando un aumento en la relación parte aérea/raíz. La población G mostró un mayor crecimiento y acumulación de biomasa, pero fue más sensible al déficit hídrico que C. La mayor relación parte aérea/raíz de C en condiciones de estrés hídrico se interpreta como un mecanismo adaptativo a las condiciones de aridez en la isla para captar mayor humedad de la niebla. Las diferencias ecotípicas entre las poblaciones en la respuesta a  $S_1$  muestran una diferenciación en los mecanismos adaptativos que han resultado de los procesos evolutivos en sus respectivos ambientes.

**Palabras clave:** adaptación, déficit hídrico, Isla Cedros, Isla Guadalupe, plasticidad fenotípica, relación parte aérea/raíz.

## 1.2. ABSTRACT

*Pinus radiata* is adapted to periods of drought in its natural habitat, but a severe drought can affect the growth and productivity of juvenile plants. The objective was to evaluate the effect of water availability on the growth and distribution of biomass in *Pinus radiata* plants of Cedros island (C) and Guadalupe (G), with the purpose of identifying mechanisms to adapt to water stress in them. Two moisture treatments [control (S<sub>0</sub>) and drought (S<sub>1</sub>)] were established for 23 weeks and humidity and root distribution were measured at different soil depth, as well as the growth in height and diameter and the biomass components. Significant differences ( $p \leq 0.01$ ) were found between S<sub>0</sub> and S<sub>1</sub>, as well as between C and G in most of the characteristics evaluated. Drought drastically reduced the accumulation of biomass in all plant components, especially at the root, causing an increase in the shoot/root ratio. Population G showed greater growth and accumulation of biomass, but was more sensitive to the water deficit than C. The greater ratio of shoot/root of C under conditions of water stress is interpreted as an adaptive mechanism to arid conditions on the island to capture more moisture from the fog. The ecotypic differences between the populations in the response to S<sub>1</sub> show a differentiation in the adaptive mechanisms that have resulted from the evolutionary processes in their respective environments.

**Key words:** Adaptation, Cedros Island, Guadalupe Island, phenotypic plasticity, shoot/root ratio, water deficit.

### 1.3 INTRODUCCIÓN

*Pinus radiata* D. Don es una especie con un área de distribución natural muy restringida, con solo cinco poblaciones nativas en todo el mundo (Rogers, 2002), tres de ellas en California, EUA y las otras dos en las islas de Guadalupe y Cedros, en territorio mexicano (Rogers, Vargas-Hernández, Matheson & Guerra-Santos, 2005). Las tres poblaciones continentales en California se encuentran dentro de la zona de niebla con un periodo de sequía en verano (Mead, 2013). Las dos poblaciones isleñas de México se limitan a las zonas de niebla en las laderas de barlovento o de los cañones, con climas típicamente mediterráneos, pero con menos lluvia y temperaturas más extremas en comparación con las continentales (McDonald & Laacke, 1990). Sin embargo, las diferencias climáticas entre las islas, tanto en la cantidad de lluvia, predominantemente en invierno-primavera (Guadalupe: 130 mm, Cedros: 85 mm) y la frecuencia de nieblas costeras asociada a la topografía de ambas islas (Rogers *et al.*, 2005) hacen que sean consideradas como ecorregiones diferentes (González-Abraham, Garcillán & Ezcurra, 2010).

A pesar de su hábitat natural restringido, *Pinus radiata* ha tenido un éxito notable como especie introducida en una amplia gama de tipos de suelo y condiciones climáticas (Burdon, Firth, Low, & Miller, 1997; Burdon, 2001). En la actualidad existen más de cuatro millones de hectáreas de plantaciones comerciales de la especie (Rogers, Matheson, Vargas-Hernández & Guerra-Santos, 2006), incluso en zonas donde es común la presencia de períodos de sequía y veranos relativamente secos en Australia, Chile, Nueva Zelanda, España y Sudáfrica (Stone, Penman, & Turner, 2012). Aunque la especie está adaptada a un periodo de sequía en verano en su hábitat natural (Mead, 2013), es bien conocido que una sequía severa o un déficit de humedad en el suelo afecta negativamente el crecimiento, productividad y supervivencia de plantas juveniles, como en el caso de *Pinus taeda* L. (Lorenz *et al.*, 2006; Bulfe & Fernández, 2014), *Pinus pinceana* (Martiñón-Martínez, Vargas-Hernández, López-Upton, Gómez-Guerrero & Vaquera-Huerta, 2010; Córdoba-Rodríguez, Vargas-Hernández, López-Upton & Muñoz-Orozco, 2011), *Pinus halepensis* (Girard, Vennetier, Guibal, Corona, Ouarmim & Herrero, 2012; Pasho, Camarero & Vicente-Serrano, 2012), *Pinus sylvestris* (Dobbertin *et al.*, 2010), *Pinus sylvestris* (Hereş, Martínez-Vilalta & López, 2012; Taeger, Fussi, Konnert, &



Menzel, 2013), *Pinus oaxacana* (Valdés, Asbjornsen, Gómez-Cárdenas, Juárez & Vogt, 2006) y *Pinus edulis* (Macalady & Bugmann, 2014). Espinoza, Magni, Martínez & Ivkovic (2013a) y Espinoza, Magni, Martínez, Ivković, & Gapare (2013b) encontraron diferencias importantes en altura, diámetro y peso seco, por efecto del estrés hídrico en un ensayo de progenies de *Pinus radiata*. De Diego (2012) encontró diferencias importantes en el potencial hídrico entre ecotipos de *Pinus radiata* al exponerse a déficit de agua, lo cual muestra que hay una amplia variación en la respuesta de la especie al efecto del estrés hídrico.

Los efectos del estrés hídrico pueden ser parte de un mecanismo de adaptación ecofisiológica (Klein, Cohen & Yakir, 2011), que puede conducir al cambio evolutivo, cambios en el área de distribución geográfica de la especie, o incluso su extinción (Reich *et al.*, 2003; Nicotra *et al.*, 2010). El papel de estos mecanismos es bastante complejo y depende de cómo la especie y las poblaciones se adapten a través de la selección natural o cómo ajusten su estructura y función, en lo que se conoce como plasticidad fenotípica (Ramírez-Valiente *et al.*, 2009; Kremer, Potts, & Delzon, 2014; López, Cano, Choat, Cochard & Gil, 2016).

Los modelos de cambio climático proyectan una disminución de la precipitación media anual y el aumento de la temperatura (IPCC, 2013). A medida que aumenta la temperatura, las condiciones de sequía se vuelven cada vez más frecuentes y severas (He, Cui, Wang & Chen, 2014) volviendo a los bosques más vulnerables, con mayores tasas de mortalidad (Allen *et al.*, 2010). Se pronostica que en los sitios costeros de California habrá un aumento de 2 a 4°C de temperatura en invierno y de 2 a 7°C en verano (Hayhoe *et al.*, 2004) y que la frecuencia de la niebla se ha reducido en 33 % desde principios del siglo XX (Johnstone & Dawson, 2010). Debido a ello, en sitios de menor elevación (sin un goteo de niebla) se esperan efectos negativos de sequías severas que podrían aumentar la mortalidad de plantas juveniles de pinos, reduciendo su área de distribución local (Fischer, Still & Williams, 2009). En este escenario, el destino de las poblaciones naturales de *Pinus radiata* dependerá de la capacidad de adaptación que muestren a las condiciones de sequía, o de su plasticidad fenotípica para ajustar sus características morfológicas funcionales ante las condiciones de estrés hídrico.

Los objetivos de este capítulo fueron 1) evaluar el efecto de la humedad del suelo en el crecimiento de plantas de *Pinus radiata* originarias de Isla Cedros e Isla Guadalupe, 2) determinar el efecto del estrés por sequía en el incremento y distribución de biomasa en las plantas, y 3) identificar el efecto que tiene la disponibilidad de humedad en el perfil del suelo en la estructura del sistema radical, con el propósito de determinar las posibles diferencias adaptativas entre poblaciones y subpoblaciones de *Pinus radiata* de estas islas.

## 1.4. MATERIALES Y MÉTODOS

### 1.4.1. Selección del germoplasma

Se utilizó semilla de dos poblaciones de *Pinus radiata* que representan un gradiente geográfico en la distribución natural de la especie. De cada población se incluyó semilla de dos subpoblaciones, separadas espacialmente por latitud y altitud, representadas por dos rodales aislados en Isla Cedros y por distancia a lo largo del gradiente altitudinal en Isla Guadalupe (Cuadro 1). La semilla de las cuatro sub-poblaciones se sembró en contenedores de 200 mL, en un sustrato a base de corteza, perlita y tepezil (50:30:10) y 5 gL<sup>-1</sup> de fertilizante de liberación controlada (Multicote®) con riego a capacidad de campo (CC). A los seis meses se seleccionaron las plantas más homogéneas en tamaño de cada una de las sub-poblaciones para establecer el experimento.

**Cuadro 1.** Ubicación geográfica de los sitios de colecta de las poblaciones y subpoblaciones de *Pinus radiata* (fuente de semilla), incluidas en el estudio y temperatura y precipitación media anual en las islas.

Población	TMA <sup>1</sup> (°C)	PMA <sup>2</sup> (mm)	Sub- población	Latitud (N)	Longitud (O)	Altitud (msnm)
Isla Cedros (C)	19.9	85	C <sub>1</sub>	28° 10.741'	115° 12.570'	519
			C <sub>2</sub>	28° 15.314	115° 12.883'	496
Isla Guadalupe (G)	17.7	130	G <sub>1</sub>	29° 09.357'	118° 18.387'	988
			G <sub>2</sub>	29° 09.600'	118° 17.527'	710

<sup>1</sup>TMA: Temperatura media anual; <sup>2</sup>PMA: Precipitación media anual, correspondientes al centro geográfico de la procedencia (González-Abraham *et al.*, 2010).

### 1.4.2. Establecimiento del experimento

El experimento se estableció en el invernadero del vivero del Posgrado en Ciencias Forestales, en Montecillo, Edo. de México, en contenedores individuales. El 26 de octubre de 2018 se trasplantaron 96 plantas de cada sub-población a tubos de PVC de 10 cm de diámetro y 100 cm de longitud, en un sustrato a base de tierra agrícola, arena y tepezil en proporción 50:30:20 en volumen. Se establecieron dos tratamientos de humedad (S<sub>0</sub> y S<sub>1</sub>) con base en la curva de retención de humedad del sustrato. En el nivel S<sub>0</sub> el contenido de humedad se mantuvo entre 65 % y 100 % de su capacidad de campo con un 40-47 % de contenido de humedad, mientras que en el nivel S<sub>1</sub> el contenido de humedad se mantuvo entre 10 % y 25 % de la humedad aprovechable, cercano al punto

de marchitez permanente (PMP). Se utilizó un diseño factorial 2 x 4 en parcelas divididas. En las parcelas grandes se establecieron los tratamientos de humedad ( $S_0$  y  $S_1$ ) y en las parcelas pequeñas las subpoblaciones, con cuatro repeticiones. Cada unidad experimental estuvo representada por 12 plantas.

#### **1.4.3. Contenido de humedad**

Para determinar el momento oportuno del riego en cada uno de los envases, el contenido de humedad del suelo se monitoreó en una muestra de seis plantas por unidad experimental, con el TDR (Time Domain Reflectometry) en tres puntos a lo largo del tubo (10, 40 y 70 cm desde la parte superior), que fue perforado previamente (5 mm de diámetro) para permitir la entrada de los sensores del TDR. Para la calibración del TDR se utilizó un muestreo gravimétrico midiendo el porcentaje de humedad en el agua contenida en un vaso de precipitado (100 %) y en una muestra de sustrato humedecido a un porcentaje conocido. Se obtuvo una ecuación de regresión de los valores de humedad gravimétrica en las muestras con las lecturas obtenidas del TDR para determinar la cantidad de agua a aplicar a los envases en cada tratamiento de humedad. El primer riego se hizo al momento del trasplante, para asegurar la supervivencia, y posteriormente cada quince días. El agua se repuso cuando se alcanzó el mínimo de humedad permitido para cada tratamiento, después de hacer la medición con el TDR.

#### **1.4.4. Variables evaluadas**

Los tratamientos de humedad iniciaron 4 semanas después del trasplante a los tubos de PVC. Al inicio (26 de octubre) y final (ocho de mayo) del experimento se determinó la altura total (cm) y el diámetro (mm) en la base del tallo de todas las plantas, con el propósito de obtener la tasa relativa de crecimiento durante el periodo de evaluación, debido a que al momento del trasplante ya había ligeras diferencias entre las dos poblaciones en la altura y diámetro de la planta. La tasa relativa de crecimiento (TRC) para cada planta se obtuvo de acuerdo a la ecuación de Arias *et al.* (2019):

$$TRC = (\ln X_2 - \ln X_1) / (T_2 - T_1)$$

donde  $\ln X_1$  y  $\ln X_2$  son el logaritmo natural de la variable de crecimiento de la planta al inicio ( $T_1$ ) y al final ( $T_2$ ) del periodo de evaluación, respectivamente. La diferencia entre

los valores iniciales y finales de las variables de crecimiento se consideró el incremento absoluto en cada una de ellas.

Al final del experimento se hizo un muestreo destructivo en una muestra de seis plantas por unidad experimental. En cada planta se separó la parte aérea y la parte radical. En la parte aérea se contó el número de ramas superiores e inferiores (con relación al punto medio del tallo), para identificar posibles diferencias en el patrón de ramificación de las poblaciones. La parte radical fue lavada cuidadosamente después de separar el tubo en dos mitades longitudinales para facilitar la extracción y asegurar la obtención del sistema radical intacto. El cepellón se separó en tres secciones a lo largo del tubo, con el punto medio de cada sección en el sitio de medición del contenido de humedad. En cada sección se contó el número de raíces en crecimiento (raíces con puntas blancas) y se midió el volumen del sistema radical con base en el principio de Arquímedes, usando un vaso de precipitado con agua. Posteriormente, la parte aérea y la raíz se secaron en un horno (Marca Terlab) a 70 °C por 72 h para obtener el peso seco de hojas, tallo y ramas y de cada sección de raíz en una balanza analítica, con precisión a 0.1 mg (marca Chyo Balance Corp). Con los datos de peso seco se obtuvo la biomasa total de la parte aérea y de la raíz de cada planta, así como la biomasa total y las relaciones de asignación de biomasa ramas/tallo principal y parte aérea/raíz.

#### **1.4.5. Análisis estadístico**

El análisis de varianza para TRC y biomasa se realizó con el procedimiento MIXED de SAS (2003), con los datos promedio por parcela, utilizando el siguiente modelo lineal:  $Y_{ijkl} = \mu + B_i + S_j + B_i * S_j + P_k + S_j * P_k + Sub_l(P_k) + S_j * Sub_l(P_k) + e_{ijkl}$  (Ec. 1) donde  $Y_{ijkl}$  es el valor de la variable observada en la  $ijkl$ -ésima unidad experimental;  $\mu$  es la media poblacional;  $B_i$  es el efecto aleatorio del  $i$ -ésimo bloque;  $S_j$  es el efecto fijo del  $j$ -ésimo nivel de sequía;  $B_i * S_j$  es el efecto aleatorio de la interacción del  $i$ -ésimo bloque con el  $j$ -ésimo nivel de sequía (error de parcela grande);  $P_k$  es el efecto fijo de la  $k$ -ésima población;  $S_j * P_k$  es el efecto fijo de la interacción del  $j$ -ésimo nivel de sequía con la  $k$ -ésima población;  $Sub_l(P_k)$  es el efecto fijo de la  $l$ -ésima subpoblación dentro de la  $k$ -ésima población;  $S_j * Sub_l(P_k)$  es el efecto fijo de la interacción entre el  $j$ -ésimo nivel de sequía con la  $l$ -ésima subpoblación; y  $e_{ijkl}$  es el error experimental.

Para el análisis de varianza del número de raíces en crecimiento, volumen y peso seco de raíz, así como del contenido de humedad en el suelo en cada fecha de evaluación, se utilizó un modelo estadístico similar, pero incluyendo el efecto de la profundidad del suelo como un factor de medidas repetidas:

$$Y_{ijklm} = \mu + B_i + S_j + B_i * S_j + P_k + S_j * P_k + \text{Sub}_l(P_k) + S_j * \text{Sub}_l(P_k) + D_m + S_j * D_m + P_k * D_m + \text{Sub}_l(P_k) * D_m + S_j * P_k * D_m + S_j * \text{Sub}_l(P_k) * D_m + e_{ijklm} \quad (\text{Ec. 2})$$

Dónde  $\mu + B_i + S_j + B_i * S_j + P_k + S_j * P_k + \text{Sub}_l(P_k) + S_j * \text{Sub}_l(P_k)$  representan los efectos entre sujetos (unidades experimentales) asociados a los factores descritos para la Ec. 1 y  $D_m + S_j * D_m + P_k * D_m + \text{Sub}_l(P_k) * D_m + S_j * P_k * D_m + S_j * \text{Sub}_l(P_k) * D_m$  representan los efectos dentro de sujetos asociados con la profundidad del suelo (D) y sus interacciones con los otros factores; y  $e_{ijklm}$  es el error experimental.

En aquellas variables en las que se encontró el efecto significativo ( $p \leq 0.05$ ) de un factor, se realizó la comparación de medias con la prueba de Tukey ( $p = 0.05$ ).

## 1.5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### 1.5.1. Dinámica de la humedad del suelo

Se encontró un efecto significativo de los tratamientos de riego y de la profundidad, así como de la interacción entre ellos en la dinámica de humedad del suelo durante el estudio (Cuadro 2). En todos los niveles de profundidad muestreados el tratamiento S<sub>0</sub> mantuvo el mayor contenido de humedad (Figura 1). De la misma manera, se observó un gradiente de humedad en el perfil del suelo, con mayor humedad en la parte inferior del perfil (a los 70 cm), pero mayor en S<sub>0</sub>. Las diferencias de humedad entre S<sub>0</sub> y S<sub>1</sub> fueron generalmente mayores en la sección inferior del suelo, aunque en los últimos dos meses aumentaron en todo el perfil del suelo (Figura 1). Con excepción del periodo entre los 21 y 59 días después de iniciados los tratamientos (DDT), no hubo diferencias en el contenido de humedad del suelo entre las poblaciones ni subpoblaciones.

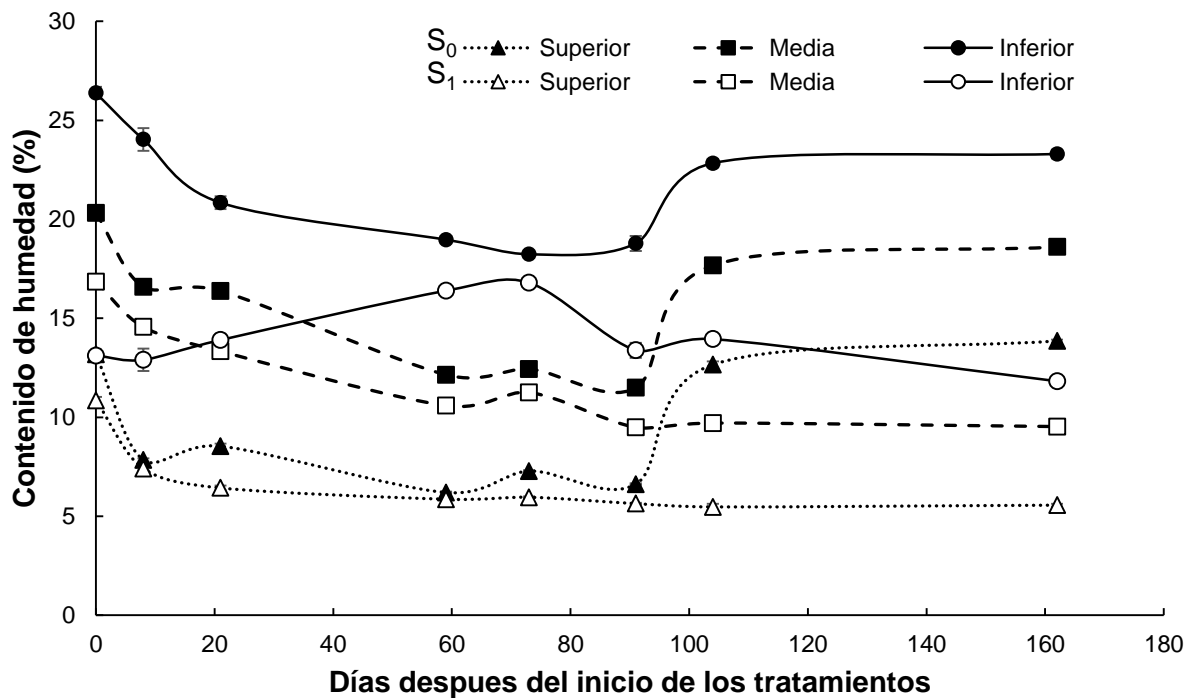
**Cuadro 2.** Nivel de significancia del contenido de humedad en diferentes profundidades del suelo en dos poblaciones de *Pinus radiata* sometidas a dos tratamientos de disponibilidad de agua, en diferentes fechas después de iniciados los tratamientos (0 a 162 DDT).

Factor	Gl	DDT							
		0	8	21	59	73	91	104	162
Tratamiento (T)	1	0.001	0.001	0.001	0.075	0.001	0.001	0.001	0.001
Población (P)	1	0.752	0.177	0.006	0.019	0.141	0.482	0.151	0.084
T*P	1	0.156	0.896	0.411	0.217	0.238	0.505	0.311	0.686
Subp(Pob) (Sp)	2	0.673	0.249	0.411	0.627	0.711	0.929	0.900	0.901
T*Sp	2	0.182	0.202	0.259	0.511	0.794	0.858	0.582	0.541
Profundidad(Prof)	2	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001
Prof *T	2	0.001	0.001	0.001	0.001	0.774	0.001	0.017	0.001
Prof*P	2	0.612	0.599	0.487	0.543	0.870	0.558	0.905	0.257
Prof*Sp	4	0.144	0.187	0.751	0.721	0.139	0.919	0.712	0.491
Prof*T*P	2	0.582	0.539	0.274	0.594	0.762	0.817	0.889	0.877
Prof*T*Sp*	4	0.521	0.598	0.781	0.367	0.222	0.964	0.936	0.939

gl=grados de libertad. DDT días después de iniciados los tratamientos

Estos datos muestran que hubo un control efectivo de las condiciones de humedad del suelo en los dos tratamientos, conforme a lo esperado, y que las dos poblaciones se expusieron a niveles similares de déficit hídrico, a pesar de sus diferencias intrínsecas en

crecimiento y área foliar, que implican una dinámica distinta en el consumo potencial de agua, como se ha demostrado en poblaciones de *Pinus leiophylla* (Martínez-Trinidad, Vargas-Hernández, Muñoz-Orozco & López-Upton, 2012). En este sentido, si existen diferencias entre las poblaciones de *Pinus radiata* en el crecimiento y distribución de biomasa de las plantas, serán el reflejo de diferencias en los mecanismos adaptativos que se han desarrollado en ellas como resultado de los procesos evolutivos en su ambiente de origen que difiere en cuanto a la disponibilidad de agua de lluvia y en forma de niebla (González-Abraham *et al.*, 2010).



**Figura 1.** Dinámica del contenido de humedad del suelo a 10 cm (superior), 40 cm (medio) y 70 cm (inferior) de profundidad en el perfil del suelo en las dos condiciones de disponibilidad de agua (S<sub>0</sub> y S<sub>1</sub>) a que fueron sometidas las plantas de *Pinus radiata* durante el periodo de estudio. S<sub>0</sub>: entre 65 % y 100 % de su capacidad de campo; S<sub>1</sub>, entre 10 % y 25 % de la humedad aprovechable. Las barras verticales indican error estándar.

Por otro lado, la dinámica de humedad en el perfil del suelo también se comportó de manera lógica, pues en la parte superior del suelo es donde ocurre una mayor pérdida de humedad por el efecto combinado de la absorción, la evaporación y el movimiento gravitacional del agua (Morales, Osorio, Hernández & Sánchez, 2013). Debido a ello, y a



la aplicación más frecuente y en mayor volumen de agua en S<sub>0</sub>, es normal que en la parte inferior del suelo se tenga un mayor contraste en las condiciones de humedad entre los dos tratamientos.

### 1.5.2. Crecimiento en altura y formación de ramas

La disponibilidad de agua afectó de manera significativa ( $p < 0.05$ ) el crecimiento en altura y diámetro y la acumulación de biomasa en las ramas, con excepción de las ramas en la parte inferior del tallo (Cuadro 3). A nivel de poblaciones y subpoblaciones también se encontraron diferencias significativas en la TRC en altura y en la acumulación de biomasa, pero no en la TRC en diámetro ni en el número de ramas. Sin embargo, también se encontró un efecto significativo de la interacción de los tratamientos de humedad con las poblaciones en la TRC en altura y diámetro, así como con las subpoblaciones en la TRC en altura (Cuadro 3), lo cual indica una respuesta diferencial de las poblaciones y subpoblaciones en el crecimiento en altura a las condiciones de disponibilidad de agua, pero no en la ramificación.

**Cuadro 3.** Nivel de significancia de la tasa relativa de crecimiento (TRC) en altura y diámetro, el número y acumulación de biomasa en ramas de las plantas en dos poblaciones de *Pinus radiata* sometidas a dos condiciones de disponibilidad de agua en el suelo, durante un periodo de 23 semanas.

Factor	gl	TRC		No. ramas		Biomasa	
		altura	diámetro	infer	super	infer	Super
Tratamiento (Trat)	1	0.001	0.001	0.402	0.012	0.450	0.028
Población (Pob)	1	0.001	0.871	0.639	0.184	0.001	0.040
Trat*Pob	1	0.001	0.004	0.455	0.206	0.189	0.064
Subp(Pob)	2	0.004	0.856	0.512	0.093	0.036	0.258
Trat* Subp(Pob)	2	0.007	0.374	0.066	0.500	0.555	0.456

gl=grados de libertad; infer=ramas inferiores; super=ramas superiores.

El crecimiento fue menor en las plantas con menor disponibilidad de agua en el suelo (Cuadro 4). La TRC en altura y diámetro fue 30 % y 45 % menor en S<sub>1</sub> que en S<sub>0</sub>, con valores promedio de 0.096 cm cm<sup>-1</sup> mes<sup>-1</sup> y 0.071 mm mm<sup>-1</sup> mes<sup>-1</sup>, respectivamente, en condiciones de estrés hídrico. De la misma manera, en S<sub>1</sub> disminuyó la formación de ramas en la parte superior de la planta (75 %) y la acumulación de biomasa en ellas (86 %), pero no en las ramas inferiores (Cuadro 4). Rubilar *et al.* (2013) encontraron que la

mayor disponibilidad de agua aumentó la longitud y el número de fascículos en *Pinus radiata*, lo cual explica la mayor tasa de crecimiento en altura y la mayor formación y acumulación de biomasa en ramas.

**Cuadro 4.** Valores promedio ( $\pm$  error estándar) de la tasa relativa de crecimiento (TRC) en altura y diámetro, y la formación de ramas de las plantas, por condición de humedad en el suelo, por población y por la combinación de los dos factores.

Factor	TRC (mm mm <sup>-1</sup> mes <sup>-1</sup> )		número de ramas		Biomasa (g)	
	altura	diámetro	infer	super	infer	Super
<u>Condición de humedad en el suelo:</u>						
S <sub>0</sub>	0.138 $\pm$ 0.003a	0.130 $\pm$ 0.002a	4.6 $\pm$ 0.3a	1.2 $\pm$ 0.2a	0.90 $\pm$ 0.05a	0.29 $\pm$ 0.06a
S <sub>1</sub>	0.096 $\pm$ 0.003b	0.071 $\pm$ 0.002b	4.8 $\pm$ 0.3a	0.3 $\pm$ 0.2b	0.85 $\pm$ 0.05a	0.04 $\pm$ 0.06b
S <sub>1</sub> /S <sub>0</sub>	0.70	0.55	1.04	0.25	0.94	0.14
<u>Poblaciones:</u>						
C	0.110 $\pm$ 0.002b	0.101 $\pm$ 0.002a	4.7 $\pm$ 0.3a	1.0 $\pm$ 0.2a	1.08 $\pm$ 0.05a	0.24 $\pm$ 0.05 <sup>a</sup>
G	0.124 $\pm$ 0.002a	0.101 $\pm$ 0.002a	4.6 $\pm$ 0.3a	0.5 $\pm$ 0.2a	0.66 $\pm$ 0.05b	0.09 $\pm$ 0.05b
G/C	1.31	1.00	0.97	0.5	0.61	0.38
<u>Población de Isla Cedros (C):</u>						
S <sub>0</sub>	0.125 $\pm$ 0.003a	0.127 $\pm$ 0.003a	4.5 $\pm$ 0.4a	1.6 $\pm$ 0.3a	1.15 $\pm$ 0.07a	0.43 $\pm$ 0.08 <sup>a</sup>
S <sub>1</sub>	0.095 $\pm$ 0.003b	0.074 $\pm$ 0.003b	4.9 $\pm$ 0.4a	0.3 $\pm$ 0.3a	1.01 $\pm$ 0.07a	0.05 $\pm$ 0.08b
S <sub>1</sub> /S <sub>0</sub>	0.76	0.58	1.09	0.19	0.88	0.12
<u>Población de Isla Guadalupe (G):</u>						
S <sub>0</sub>	0.151 $\pm$ 0.003a	0.134 $\pm$ 0.003a	4.6 $\pm$ 0.4a	0.8 $\pm$ 0.3a	0.64 $\pm$ 0.07a	0.15 $\pm$ 0.08a
S <sub>1</sub>	0.098 $\pm$ 0.003b	0.068 $\pm$ 0.003b	4.6 $\pm$ 0.4a	0.3 $\pm$ 0.3a	0.68 $\pm$ 0.07a	0.03 $\pm$ 0.08 <sup>a</sup>
S <sub>1</sub> /S <sub>0</sub>	0.65	0.51	1.00	0.38	1.06	0.20

S<sub>0</sub>=riego; S<sub>1</sub>=sequía; C=isla Cedros; G=isla Guadalupe; infer=ramas inferiores; super=ramas superiores.

La reducción en el crecimiento en altura y diámetro por efecto de la sequía en estas plantas fue mayor que la que se ha registrado en otros estudios para la misma especie. Por ejemplo, Espinoza *et al.* (2013a, 2013b) menciona una reducción de 13% y 27%, respectivamente, en plantas de *Pinus radiata* de cinco meses de edad a 40% de su capacidad de campo. Nanayakkara *et al.* (2014) reportó una reducción de 23% y 13% en plantas de nueve meses y Waghorn, Whitehead, Watt, Mason & Harrington (2015) de 24.7% y 33.1% en plantas de dos años de edad. Esto demuestra que *Pinus radiata* es una especie de crecimiento policíclico que se adapta a crecer si el clima es adecuado

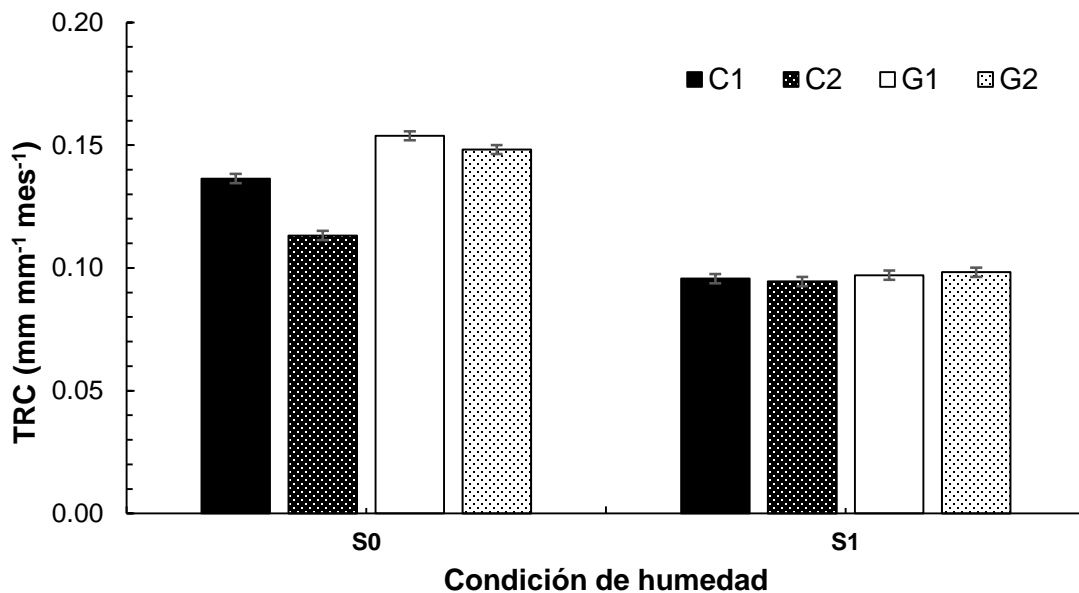
(Mead, 2013), pero también que es muy sensible a los cambios en la humedad del suelo. El hecho de que las ramas inferiores no fueron afectadas por el estrés hídrico se debe a que éstas se formaron antes de iniciar los tratamientos de humedad en el suelo y generalmente las ramas inferiores tienen menor prioridad que las ramas superiores en cuanto a distribución de fotosintatos.

En general, las plantas de Isla Guadalupe presentaron mayor crecimiento de la parte aérea, con una TRC en altura 11% mayor, pero con una TRC en diámetro similar y menor formación y acumulación de biomasa en ramas que en las plantas de Isla Cedros, lo que generó diferencias entre ellas en el patrón de distribución de biomasa a ramas y tallo (Cuadro 4). Al parecer, las plantas de Isla Cedros muestran como mecanismo de adaptación a su ambiente un menor desarrollo en altura y una mayor ramificación que las de Isla Guadalupe. Sin embargo, estas diferencias entre las poblaciones pueden estar asociados a las condiciones particulares del estudio, ya que Hoeksema, Vargas-Hernández, Rogers, Luna-Mendoza & Thompson (2012) señalan que la población de Isla Cedros presentó mayor TRC en altura que las plantas de Isla Guadalupe durante un periodo de doce semanas al crecer en suelo de Isla Guadalupe, pero no hubo diferencias en TRC entre ellas cuando crecieron en suelo de Isla Cedros.

Por otro lado, la población de Isla Guadalupe mostró mayor plasticidad en la respuesta a la humedad del suelo, con una mayor reducción en la tasa de crecimiento por efecto de la restricción de humedad comparada con la población de Cedros, excepto en la formación y acumulación de biomasa en las ramas superiores, donde ocurrió lo contrario (Cuadro 4). A pesar de la mayor reducción en el crecimiento por efecto de la sequía, las plantas de Isla Guadalupe tuvieron TRC en altura y diámetro similares que las de Isla Cedros en condiciones de sequía (Cuadro 4).

Únicamente en Isla Cedros se presentaron diferencias entre las subpoblaciones, con una menor TRC en altura en C<sub>2</sub> (Figura 2). En condiciones favorables de humedad (S<sub>0</sub>) esta subpoblación fue la que presentó menor potencial de crecimiento en altura con respecto a las otras subpoblaciones, mientras que en condiciones de sequía no hubo diferencias entre ellas en la TRC. Debido a ello, la subpoblación C<sub>2</sub>, con menor potencial de crecimiento en altura, fue la menos afectada por la sequía en cuanto a su tasa de crecimiento (Figura 2). Hoeksema *et al.* (2012) también encontraron diferencias en la tasa

de crecimiento en altura entre las subpoblaciones de Isla Cedros, con una TRC menor en la subpoblación originaria de más al norte.



**Figura 2.** Tasa relativa de crecimiento (TRC) en altura en las subpoblaciones de Isla Cedros (C1 y C2) e Isla Guadalupe (G1 y G2) en condiciones de disponibilidad de agua ( $S_0$  y  $S_1$ ) a que fueron sometidas las plantas de *Pinus radiata* durante el periodo de estudio.  $S_0$ : entre 65 % y 100 % de su capacidad de campo;  $S_1$ , entre 10 % y 25 % de la humedad aprovechable. Las barras indican error estándar.

### 1.5.3. Acumulación y distribución de biomasa

La disponibilidad de agua en el suelo afectó de manera significativa ( $p < 0.05$ ) la acumulación y distribución de biomasa en todos los componentes de la planta (Cuadro 5). A nivel de poblaciones y subpoblaciones también se encontraron diferencias en la acumulación de biomasa en todos los componentes de las plantas, excepto en el caso de la relación parte aérea/raíz, y del tallo y la relación ramas/tallo a nivel de subpoblaciones. Además, se encontró un efecto significativo de la interacción de los tratamientos de humedad con las poblaciones en la acumulación de biomasa de las componentes de las plantas y en la relación parte aérea/raíz. En el caso de las subpoblaciones la interacción con el tratamiento de humedad sólo fue significativa en la biomasa de hojas, aérea y total (Cuadro 5).

**Cuadro 5.** Nivel de significancia de la acumulación y distribución de biomasa en los diferentes componentes de las plantas, en dos poblaciones de *Pinus radiata* sometidas a dos condiciones de disponibilidad de agua en el suelo, durante un periodo de 23 semanas.

Factor	gl	Acumulación de biomasa					Rrt	Rpar
		tallo	hojas	raíz	aérea	total		
Tratamiento (Trat)	1	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.016	0.001
Población (Pob)	1	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.602
Trat*Pob	1	0.001	0.032	0.001	0.001	0.001	0.835	0.037
Subp(Pob)	2	0.090	0.007	0.049	0.015	0.017	0.338	0.264
Trat* Subp(Pob)	2	0.071	0.034	0.102	0.008	0.012	0.977	0.479

gl=grados de libertad; Rrt=relación ramas/tallo; Rpar=relación parte aérea/raíz.

La mayor reducción en la acumulación de biomasa en el tallo con respecto a las ramas en S<sub>1</sub>, también ocasionó un aumento (39 %) en la relación ramas/tallo. La disminución del agua en el suelo en S<sub>1</sub> también redujo drásticamente la acumulación de biomasa en todos los componentes de la planta, especialmente en el tallo y la raíz, donde la reducción fue mayor de 50 % (Cuadro 6). Aunque también ocasionó una reducción en la acumulación de biomasa aérea y total, la reducción fue mayor en la raíz, por lo que la relación parte aérea/raíz aumentó en condiciones de sequía (Cuadro 6), lo mismo encontraron Alva-Rodriguez, Lopez-Upton, Jesus Vargas-Hernandez, & del Mar Ruiz-Posadas, (2020) en un estudio de *Pinus cembroides* y *P. orizabensis*.

El principal efecto acumulado del estrés hídrico es la reducción en la acumulación de biomasa y la modificación en su patrón de distribución (Inclan, Gimeno, Dizengremel & Sanchez, 2005; Basu, Ramegowda, Kumar & Pereira, 2016). Sin embargo, en la mayoría de las especies forestales es común que en condiciones de estrés hídrico se reduzca la relación parte aérea/raíz (Sanquetta, Corte & da Silva, 2011), lo cual se ha interpretado como un mecanismo adaptativo para mantener un mayor balance hídrico en la planta. La relación parte aérea/raíz permite caracterizar el equilibrio funcional de la planta en sus intercambios con el ambiente aéreo y subterráneo (Kang & van Iersel, 2004), así si disminuye la asignación de carbono a la parte aérea, ese mismo carbono se asigna a la raíz (Di Benedetto & Tognetti, 2016). Sin embargo, en las condiciones ambientales de aridez en que se han desarrollado estas poblaciones la presencia de niebla es una fuente importante de humedad, por lo que el mantener una mayor asignación relativa de

biomasa a la parte aérea, y en especial a las ramas, en condiciones de sequía, puede ser parte de un mecanismo adaptativo para permitir la captura y condensación de niebla, como lo han señalado Hoeksema *et al.* (2012).

**Cuadro 6.** Valores promedio ( $\pm$  error estándar) de las variables de acumulación y distribución de biomasa en los diferentes componentes de las plantas por condición de humedad en el suelo, por población y por la combinación de los dos factores.

Factor	Biomasa (g)					Rrt	Rpar
	tallo	hojas	raíz	aérea	total		
<u>Condición de humedad en el suelo:</u>							
S <sub>0</sub>	7.5 $\pm$ 0.2a	8.3 $\pm$ 0.2a	10.56 $\pm$ 0.18a	16.95 $\pm$ 0.30a	27.52 $\pm$ 0.45a	0.23 $\pm$ 0.02b	1.65 $\pm$ 0.03b
S <sub>1</sub>	3.3 $\pm$ 0.2b	5.8 $\pm$ 0.2b	4.93 $\pm$ 0.18b	9.99 $\pm$ 0.30b	14.92 $\pm$ 0.45b	0.32 $\pm$ 0.02a	2.07 $\pm$ 0.03a
S <sub>1</sub> /S <sub>0</sub>	0.44	0.70	0.47	0.59	0.54	1.39	1.25
<u>Poblaciones:</u>							
C	3.7 $\pm$ 0.2b	6.3 $\pm$ 0.2b	6.56 $\pm$ 0.2b	11.31 $\pm$ 0.26b	17.88 $\pm$ 0.40b	0.42 $\pm$ 0.03a	1.87 $\pm$ 0.03a
G	7.1 $\pm$ 0.2a	7.8 $\pm$ 0.2a	8.93 $\pm$ 0.2a	15.62 $\pm$ 0.26a	24.56 $\pm$ 0.40a	0.13 $\pm$ 0.03b	1.85 $\pm$ 0.03a
G/C	1.92	1.24	1.36	1.38	1.37	0.31	0.99
<u>Población de Isla Cedros (C):</u>							
S <sub>0</sub>	4.9 $\pm$ 0.2 a	7.3 $\pm$ 0.2 a	8.93 $\pm$ 0.24a	13.84 $\pm$ 0.37a	22.77 $\pm$ 0.55a	0.37 $\pm$ 0.03a	1.61 $\pm$ 0.05a
S <sub>1</sub>	2.4 $\pm$ 0.2 b	5.3 $\pm$ 0.2 b	4.19 $\pm$ 0.24b	8.80 $\pm$ 0.37b	12.99 $\pm$ 0.55b	0.46 $\pm$ 0.03a	2.14 $\pm$ 0.05a
S <sub>1</sub> /S <sub>0</sub>	0.49	0.73	0.47	0.64	0.57	1.24	1.33
<u>Población de Isla Guadalupe (G):</u>							
S <sub>0</sub>	10.0 $\pm$ 0.2a	9.3 $\pm$ 0.2 a	12.20 $\pm$ 0.24a	20.07 $\pm$ 0.37a	32.27 $\pm$ 0.55a	0.08 $\pm$ 0.03a	1.69 $\pm$ 0.05a
S <sub>1</sub>	4.2 $\pm$ 0.2b	6.3 $\pm$ 0.2 b	5.68 $\pm$ 0.24b	11.17 $\pm$ 0.37b	16.85 $\pm$ 0.55b	0.18 $\pm$ 0.03a	2.01 $\pm$ 0.05a
S <sub>1</sub> /S <sub>0</sub>	0.42	0.68	0.47	0.56	0.52	2.25	1.19

S<sub>0</sub>=riego; S<sub>1</sub>=sequía; C=Isla Cedros; G=Isla Guadalupe; Rrt=relación ramas/tallo; Rpar=relación parte aérea/raíz.

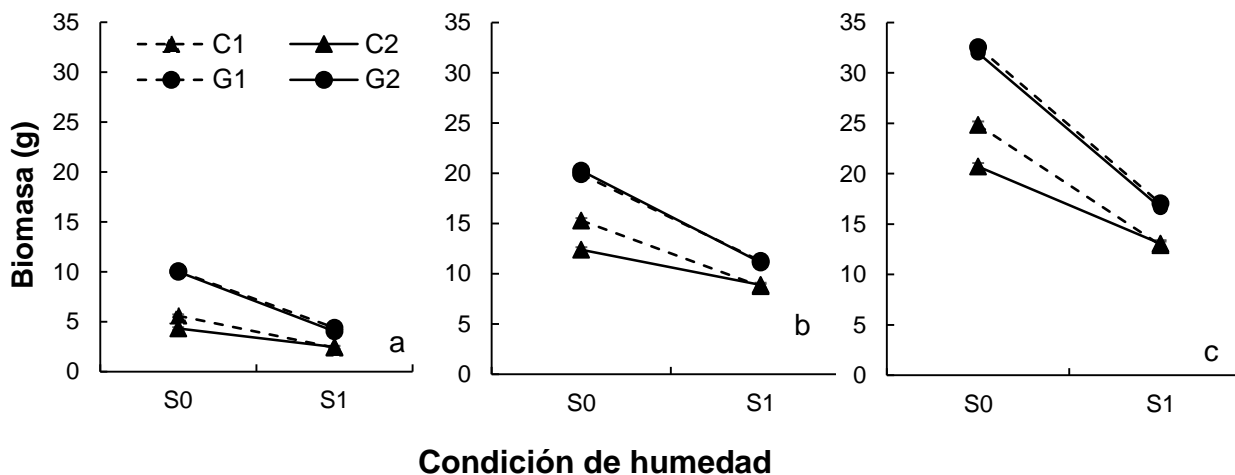
El efecto de la sequía afectó las hojas con una disminución del 30% en S<sub>1</sub>. En caso de la parte aérea/raíz de las plantas, pues existió un aumento de 20%, que a su vez pudo deberse al escaso crecimiento de raíz en S<sub>1</sub>, pues tuvo una disminución de 53%. Generalmente los árboles adaptados a condiciones secas tienden a invertir más biomasa en los órganos radiculares de mayor duración (Kozłowski & Pallardy, 2002; Hartmann, Ziegler, Kolle & Trumbore, 2011), pero en este estudio paso lo contrario. Poorter *et al.* (2012) hablan del concepto de "equilibrio funcional" para la asignación de biomasa. Es decir, las plantas asignarán relativamente más biomasa a las raíces si el factor limitante para el crecimiento está bajo tierra, mientras que asignarán relativamente más biomasa

a los brotes si el factor limitante está por encima del suelo. En este caso las distribuciones originales de las dos islas (Cedros y Guadalupe) están estrechamente correlacionadas con la ocurrencia local de niebla de verano, por lo tanto, debe haber una mayor asignación de biomasa a la parte aérea para que así la humedad de la niebla se condense en las agujas de pino y gotee al suelo.

La población de Isla Guadalupe presentó en promedio 27% más biomasa en los diferentes componentes de la planta, excepto en las ramas, que la población de Isla Cedros, lo que generó diferencias entre ellas en el patrón de distribución de biomasa a ramas y tallo, ya que las plantas de Isla Guadalupe tienen una relación ramas/tallo 69% menor (Cuadro 6). A pesar de ello, las dos poblaciones tienen un patrón similar de asignación de biomasa a parte aérea y raíz (Cuadro 6). Sin embargo, la población de Isla Cedros fue menos afectada por el tratamiento de sequía que la población de Isla Guadalupe en la acumulación de biomasa, especialmente en la parte aérea, lo que ocasionó que en esta población aumente en mayor grado la relación parte aérea/raíz en condiciones de sequía (Cuadro 6). Hoeksema *et al.* (2012) también encontró que las plantas de Isla Cedros tuvieron menor acumulación de biomasa y mayor asignación relativa a la parte aérea que las de Isla Guadalupe. Aunque en ambas islas (Cedros y Guadalupe) el efecto de las nieblas costeras es vital para el desarrollo de las plantas, Isla Cedros presenta un mayor grado de aridez (Burdon, Libby & Brown, 2017), por lo que *Pinus radiata* en esa isla depende en mayor grado de la captura de niebla. En ese sentido, mantener una mayor relación parte aérea/raíz en condiciones de sequía puede ser parte de un mecanismo de adaptación para capturar la humedad de la niebla en el follaje en ese clima extremadamente árido (Hoeksema *et al.*, 2012).

Al igual que en el caso de la TRC en altura, únicamente en las subpoblaciones de Isla Cedros se encontraron diferencias significativas en la acumulación de biomasa en tallo, parte aérea y total (Figura 3). La subpoblación C<sub>2</sub> presentó menor acumulación de biomasa en condiciones favorables de humedad y también fue la menos afectada (con menor reducción en la acumulación de biomasa) por las condiciones de sequía (Figura 3). En cambio, en Isla Guadalupe ambas subpoblaciones tuvieron un comportamiento similar. Al parecer, la separación por distancia entre las dos subpoblaciones de Isla Cedros es suficiente para evitar el flujo génico y permitir la diferenciación genética entre

ellas. El menor potencial de crecimiento de la subpoblación norteña podría interpretarse en términos de una mayor presión de selección asociada a mayor estrés por hídrico y térmico en su ambiente de origen. El estrés hídrico es causado por el daño a la cutícula de los árboles debido a las ráfagas de viento y bajas temperaturas durante el invierno (Li, Liu & Berninger, 2004). Se ha demostrado también que en suelos fríos se reduce la absorción de agua del sistema radicular y se induce estrés hídrico (Magnani & Borghetti 1995).



**Figura 3.** Acumulación de biomasa del tallo (a), parte aérea (b) y total (c), en las subpoblaciones de Isla Cedros (C1 y C2) e Isla Guadalupe (G1 y G2) en las dos condiciones de disponibilidad de agua (S<sub>0</sub> y S<sub>1</sub>) a que fueron sometidas las plantas de *Pinus radiata* durante el periodo de estudio. S<sub>0</sub>: 65 % y 100 % de su capacidad de campo; S<sub>1</sub>, entre 10 % y 25 % de la humedad aprovechable.

#### 1.5.4. Crecimiento y distribución de las raíces en el perfil del suelo

La condición de humedad en el suelo afectó de manera significativa ( $p < 0.05$ ) el crecimiento y distribución de las raíces en el perfil del suelo (Cuadro 7). A nivel de poblaciones y subpoblaciones también se encontraron diferencias en el volumen y biomasa de raíces. La interacción tratamiento de humedad x población afectó de manera significativa únicamente la biomasa de raíces (Cuadro 7). Debido a las diferencias en el contenido de humedad que se generaron en el perfil del suelo en los dos tratamientos (Figura 1), el número de raíces en crecimiento, así como el volumen y biomasa de raíces se modificó con la profundidad del suelo (Cuadro 7). El efecto de la profundidad sobre el



crecimiento de las raíces difirió entre tratamientos y poblaciones (Cuadro 7), indicando un comportamiento distinto de las poblaciones al modificarse la disponibilidad de agua en el perfil del suelo.

**Cuadro 7.** Nivel de significancia del número de raíces en crecimiento, volumen y biomasa en raíces en diferentes profundidades del suelo en dos poblaciones de *Pinus radiata* sometidas a dos tratamientos de disponibilidad de agua.

Factor	gl	Núm de raíces en crecimiento	Volumen	Biomasa
Tratamiento	1	0.013	0.001	0.001
Población	1	0.136	0.001	0.001
Tratamiento*Población	1	0.322	0.363	0.001
Subp(Pob)	2	0.199	0.057	0.042
T* Subp(Pob)Sp	2	0.173	0.042	0.091
Profundidad (Prof)	2	0.029	0.001	0.001
Prof *Tratamiento	2	0.045	0.001	0.001
Prof*Población	2	0.277	0.001	0.001
Prof* Subp(Pob)	4	0.897	0.057	0.030
Prof*T*Población	2	0.349	0.567	0.043
Prof*T* Subp(Pob)	4	0.971	0.153	0.285

La restricción de humedad provocó una disminución de un 90% en el número de raíces en crecimiento, 44% en el volumen y 53% en la biomasa de raíz (Cuadro 8). La reducción en el crecimiento de las raíces también es un efecto común del estrés hídrico, que se manifiesta en mayor grado en la cantidad de raíces en crecimiento (Eldhuset *et al.*, 2013; Zang *et al.*, 2014), debido a la menor disponibilidad de fotosintatos (Le Thiec, Dixon & Garrec, 1994). También puede deberse a una reducción en la vida media de las raíces finas, con un aumento en el recambio de las raíces finas. Como ocurrió en plantas de *Fagus sylvatica* L. de un año (Rühr *et al.*, 2009) y cuatro años de edad (Meier, & Leuschner 2008).

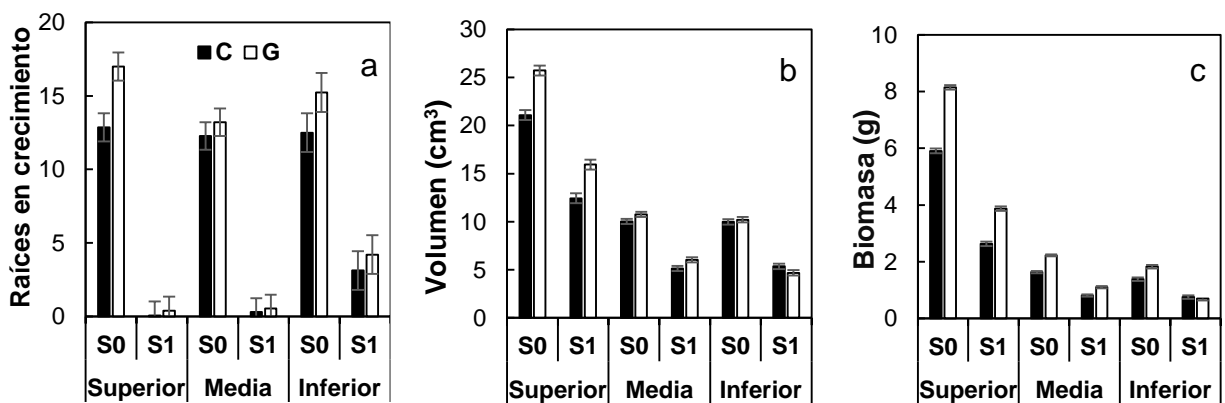
**Cuadro 8.** Valores promedio ( $\pm$  error estándar) de las variables raíces en crecimiento, volumen y biomasa total de raíz de las plantas por condición de humedad en el suelo, por población y por la combinación de los dos factores.

	<b>Raíces en crecimiento (número)</b>	<b>Volumen (cm<sup>3</sup>)</b>	<b>Biomasa de raíz (g)</b>
<u>Condición de humedad en el suelo:</u>			
S <sub>0</sub>	13.84 $\pm$ 1.81a	14.63 $\pm$ 0.49a	3.52 $\pm$ 0.06 <sup>a</sup>
S <sub>1</sub>	1.44 $\pm$ 1.81b	8.26 $\pm$ 0.49b	1.64 $\pm$ 0.06b
S <sub>1</sub> /S <sub>0</sub>	0.10	0.56	0.47
<u>Poblaciones:</u>			
C	6.85 $\pm$ 1.42b	10.67 $\pm$ 0.45b	2.19 $\pm$ 0.06b
G	8.43 $\pm$ 1.42a	12.23 $\pm$ 0.45a	2.98 $\pm$ 0.06 <sup>a</sup>
G/C	1.23	1.15	1.36
<u>Población de Isla Cedros (C):</u>			
S <sub>0</sub>	12.54 $\pm$ 1.94a	13.69 $\pm$ 0.54a	2.98 $\pm$ 0.08 <sup>a</sup>
S <sub>1</sub>	1.16 $\pm$ 1.94b	7.64 $\pm$ 0.54b	1.40 $\pm$ 0.08b
S <sub>1</sub> /S <sub>0</sub>	0.09	0.56	0.47
<u>Población de Isla Guadalupe (G):</u>			
S <sub>0</sub>	15.15 $\pm$ 1.94a	15.57 $\pm$ 0.54a	4.07 $\pm$ 0.08 <sup>a</sup>
S <sub>1</sub>	1.72 $\pm$ 1.94b	8.88 $\pm$ 0.54b	1.89 $\pm$ 0.08b
S <sub>1</sub> /S <sub>0</sub>	0.11	0.57	0.47

A pesar de que las dos poblaciones se mantuvieron en condiciones similares de humedad del suelo (Cuadro 2), y no hubo diferencias significativas entre ellas en el número de raíces en crecimiento, las plantas de Isla Guadalupe presentaron mayor volumen y biomasa de raíz, en promedio de los dos tratamientos de humedad. Además, aunque en términos relativos el crecimiento de la raíz fue afectado de manera similar por el estrés hídrico en las dos poblaciones, las plantas de Isla Guadalupe presentaron una mayor reducción en términos absolutos, especialmente en la biomasa de raíz (Cuadro 8). Estos resultados corroboran el mayor potencial de crecimiento y la mayor sensibilidad al estrés hídrico de la población de Isla Guadalupe con respecto a la de I Cedros. En *Pinus ponderosa*, Zhang, Feng, Cregg & Schumann (1997) encontraron que las plántulas de una población altamente tolerante a la sequía eran más sensibles a la disponibilidad de agua que las de otras poblaciones. Las plantas usaban el agua rápidamente cuando estaba disponible, pero cerraron más rápidamente sus estomas en respuesta al estrés hídrico. Los autores concluyeron que el mecanismo para evitar el estrés hídrico en *Pinus*

*ponderosa* es más importante para la supervivencia y el crecimiento en ambientes áridos que la eficiencia en el uso del agua.

En el perfil del suelo, el mayor número de raíces en crecimiento, en promedio de las dos condiciones de humedad, se encontró en el estrato inferior (Figura 4), debido a que en dicho estrato se conservó el mayor contenido de humedad (Figura 1). Sin embargo, como es natural, el mayor volumen y biomasa total de raíz se concentró en el tercio superior del perfil del suelo y se redujo gradualmente conforme aumentó la profundidad (Figura 4). Además, el efecto de los tratamientos de humedad sobre las características de la raíz fue mayor en el tercio superior del perfil del suelo (Figura 4). Este diferente patrón de comportamiento fue más notorio en el número de raíces en crecimiento, ya que en condiciones favorables de humedad ( $S_0$ ) el número de raíces en crecimiento no se modificó con la profundidad del suelo, pero en  $S_1$  el número de raíces en crecimiento aumentó en el tercio inferior del suelo, debido precisamente a que en esa sección se mantuvo mayor humedad (Figura 1).



**Nivel de profundidad en el sustrato.**

**Figura 4.** Número de raíces en crecimiento (a), volumen (b) y biomasa total de raíz (c) en el perfil del suelo (superior, medio e inferior) en las poblaciones de Isla Cedros (C) e Isla Guadalupe (G) en las dos condiciones de disponibilidad de agua ( $S_0$  y  $S_1$ ) a que fueron sometidas las plantas de *Pinus radiata* durante el periodo de estudio.  $S_0$ : entre 65 % y 100 % de su capacidad de campo;  $S_1$ , entre 10 % y 25 % de la humedad aprovechable. La barra indica error estándar.

A nivel de poblaciones, las plantas de Isla Guadalupe presentaron mayor volumen y biomasa total de raíz que las de Isla Cedros en el tercio superior del suelo, pero no en el tercio inferior (Figura 4). De la misma manera, las diferencias entre las poblaciones en respuesta al estrés hídrico fueron más evidentes en la parte superior del suelo. Esto pudo deberse a que en este estrato se encontraban más raíces de segundo y tercer orden que agotaron más rápidamente la humedad del suelo e hicieron que se manifestarán más rápidamente los mecanismos adaptativos de las poblaciones.

La diferenciación ecotípica entre las poblaciones de Isla Cedros e Isla Guadalupe se evidenció por el hecho que existió una disminución en el volumen y biomasa de la raíz en todos los estratos. Por lo tanto, en respuesta al tratamiento de sequía, la población de Isla Cedros originaria de un sitio más seco y menos precipitación, invirtió menos biomasa que la población de Isla Guadalupe. Pero la población de Isla Guadalupe tiene mayor plasticidad fenotípica debido a su ajuste de crecimiento ante la reducción de humedad en el suelo. Esta diferenciación ecotípica también se observó en las características fenotípicas de poblaciones en *Quercus coccifera* (Balaguer *et al.*, 2001) y *Quercus ilex* (Gratani, Meneghini, Pesoli & Crescente, 2003). Las respuestas plásticas a la disponibilidad de recursos variables tienen la hipótesis de proporcionar una ventaja competitiva y aumentar la aptitud (crecimiento, supervivencia, reproducción) (Meier & Leuschner, 2008) y actuar como un amortiguador contra el cambio climático rápido (Valladares, Gianoli & Gómez, 2007; Nicotra *et al.*, 2010) para producir una raza más resistente a la sequía (Esponiza *et al.*, 2014).

## 1.6. CONCLUSIONES

Los resultados muestran que las poblaciones de *Pinus radiata* de isla Cedros y Guadalupe difieren en la capacidad de crecimiento y acumulación de biomasa en respuesta al déficit hídrico. La población de Isla Guadalupe presentó un mayor potencial de crecimiento en altura, diámetro y acumulación de biomasa que la de Isla Cedros, pero también fue más sensible a la reducción en la humedad del suelo. La población de Isla Cedros presentó una mayor asignación relativa de biomasa a la parte aérea y en especial a la formación de ramas. La relación parte aérea/raíz aumentó en condiciones de sequía, especialmente en la población de Cedros. Las subpoblaciones de Isla Cedros también mostraron un mayor grado de diferenciación genética en su respuesta a las condiciones de humedad del suelo que las de Guadalupe. Estas diferencias en los mecanismos adaptativos y grado de plasticidad fenotípica de las poblaciones isleñas de *Pinus radiata* en respuesta al déficit de humedad del suelo son importantes desde el punto de vista de conservación y utilización de los recursos genéticos de dichas poblaciones en el contexto de cambio climático.

## 1.7. LITERATURA CITADA

- Allen, C. D., Macalady, A. K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., Kitzberger, T., Rigling, A., Breshears, D. D., Hogg, E., Gonzalez, P., Fensham, R., Zhang, Z., Castro, J., Demidova, N., Lim, J., Allard, G., Running, S. W., Semerci, A., & Cobb, N. (2010). A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*, 259, 660–684. doi: 10.1016/j.foreco.2009.09.001
- Alva-Rodriguez, S., Lopez-Upton, J., Jesus Vargas-Hernandez, J., & del Mar Ruiz-Posadas, L. (2020). Biomass and growth of *Pinus cembroides* Zucc. and *Pinus orizabensis* DK Bailey & Hawksworth in response to water deficit. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 26(1), 71-83. doi: 10.5154/r.rchscfa.2019.02.015
- Arias, R. C., Reyes, J. J., Ray, J. V., Benítez, D. G., Hernández, L. G., & Ledea, J. L. (2019). Indicadores morfométricos en nuevas variedades megatérmicas de *Cenchrus purpureus* tolerantes al estrés hídrico. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*, 22(1), 115-125. Recuperado de <http://www.revista.ccba.uady.mx/ojs/index.php/TSA/article/view/2784/1223>
- Balaguer, L., Martínez-Ferri, E., Valladares, F., Pérez-Corona, M. E., Baquedano, F. J., Castillo, F. J., & Manrique, E. (2001). Population divergence in the plasticity of the response of *Quercus coccifera* to the light environment. *Functional Ecology*, 15(1), 124-135. doi: 10.1046/j.1365-2435.2001.00505.x
- Basu, S., Ramegowda, V., Kumar, A., & Pereira, A. (2016). Plant adaptation to drought stress. *F1000Research*, 5: 1-10. doi: 10.12688/f1000research.7678.1
- Bulfe, N., & Fernández, M. E. (2014). Efecto del momento de ocurrencia del déficit hídrico sobre el crecimiento de plantines de *Pinus taeda* L. *Revista de la Facultad de Agronomía, La Plata*, 113(1), 81-93. Recuperado de <http://revista.agro.unlp.edu.ar/index.php/revagro/article/view/30/12>
- Burdon, R. D., Firth, A., Low, C. B., & Miller, M. A. (1997). Native provenances of *Pinus radiata* in New Zealand: performance and potential. *New Zealand Forestry*, 41(4), 32-36. Retrieved from [https://www.researchgate.net/publication/297530031\\_Native\\_provenances\\_of\\_Pinus\\_radiata\\_in\\_New\\_Zealand\\_Performance\\_and\\_potential](https://www.researchgate.net/publication/297530031_Native_provenances_of_Pinus_radiata_in_New_Zealand_Performance_and_potential)
- Burdon, R. D. (2001). *Pinus radiata*. F.T. Last. (Ed.), *Ecosystems of the World*, vol. 19. *Tree Crop Ecosystems* (pp. 99–161). Amsterdam, the Netherlands: Elsevier.
- Burdon, R., Libby, W., & Brown, A. (2017). *Domestication of Radiata Pine* (Vol. 83). Springer. doi: 10.1007/978-3-319-65018-0
- Córdoba-Rodríguez, D., Vargas-Hernández, J. J., López-Upton, J., & Muñoz-Orozco, A. (2011). Crecimiento de la raíz en plantas jóvenes de *Pinus pincea* Gordon en respuesta a la humedad del suelo. *Agrociencia*, 45(4), 493-506. Recuperado de <https://www.colpos.mx/agrocien/Bimestral/2011/may-jun/art-8.pdf>

- De Diego S., N. (2012). *Respuesta a la sequía de Pinus radiata D. Don y su implicación en los procesos de tolerancia* (Tesis doctoral) Universidad del País Vasco, Vasco, España.
- Di Benedetto, A., & Tognetti, J. (2016). Técnicas de análisis de crecimiento de plantas: su aplicación a cultivos intensivos. *RIA. Revista de Investigaciones Agropecuarias*, 42(3), 258-282. Recuperado de [http://ria.inta.gob.ar/sites/default/files/revisiones/di-benedetto-castellano-4\\_1.pdf](http://ria.inta.gob.ar/sites/default/files/revisiones/di-benedetto-castellano-4_1.pdf)
- Dobbertin, M., Eilmann, B., Bleuler, P., Giuggiola, A., Graf Pannatier, E., Landolt, W., & Rigling, A. (2010). Effect of irrigation on needle morphology, shoot and stem growth in a drought-exposed *Pinus sylvestris* forest. *Tree Physiology*, 30(3), 346-360. doi: 10.1093/treephys/tpp123
- Eldhuset, T. D., Nagy, N. E., Volařík, D., Børja, I., Gebauer, R., Yakovlev, I. A., & Krokene, P. (2013). Drought affects tracheid structure, dehydrin expression, and above-and belowground growth in 5-year-old Norway spruce. *Plant and Soil*, 366(1-2), 305-320. doi: 10.1007/s11104-012-1432-z
- Espinoza, S. E., Magni, C. R., Martínez, V. A., & Ivkovic, M. (2013a). The effect of water availability on plastic responses and biomass allocation in early growth traits of *Pinus radiata* D. Don. *Forest Systems*, 22(1), 3-14. doi: 10.5424/fs/2013221-02084
- Espinoza, S., Magni, C. R., Martínez, V., Ivković, M., & Gapare, W. (2013b). Genetic parameters for early growth and biomass traits of *Pinus radiata* D. Don under different water regimes. *Silvae Genetica*, 62(1-6), 110-116. doi: 10.1515/sg-2013-0014
- Espinoza, S. E., Martínez, V. A., Magni, C. R., Ivković, M., Santelices, R. E., Guerra, F. P. & Cabrera, A. M. (2014). Genetic control of growth, biomass allocation, and survival under drought stress in *Pinus radiata* D. Don seedlings. *Tree Genetics & Genomes*, 10(4), 1045-1054. doi: 10.1007/s11295-014-0741-1
- Fischer, D. T., Still, C. J., & Williams, A. P. (2009) Significance of summer fog and overcast for drought stress and ecological functioning of coastal California endemic plant species. *Journal of Biogeography*, 36(4), 783 - 799. doi: 10.1111/j.1365-2699.2008.02025.x
- Girard, F., Vennetier, M., Guibal, F., Corona, C., Ouarmim, S., & Herrero, A. (2012). *Pinus halepensis* Mill. crown development and fruiting declined with repeated drought in Mediterranean France. *European Journal of Forest Research*, 131(4), 919-931. doi: 10.1007/s10342-011-0565-6
- González-Abraham, C. E., Garcillán, P. P., & Ezcurra, E. (2010). Ecorregiones de la península de Baja California: una síntesis. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, (87), 69-82. doi: 10.17129/botsoci.302
- Gratani, L., Meneghini, M., Pesoli, P., & Crescente, M. F. (2003). Structural and functional plasticity of *Quercus ilex* seedlings of different provenances in Italy. *Trees*, 17(6), 515-521. doi:10.1007/s00468-003-0269-8

- Hartmann, H., Ziegler, W., Kolle, O., & Trumbore, S. (2013). Thirst beats hunger—declining hydration during drought prevents carbon starvation in Norway spruce saplings. *New Phytologist*, *200*(2), 340-349. doi: 10.1111/nph.12331
- Hayhoe, K., Cayan, D., Field, C. B., Frumhoff, P. C., Maurer, E. P., Miller, N. L., Moser, S. C., Schneider, S. H., Cahill, K. N., Cleland, E. E., Dale, L., Drapek, R., Hanemann, R. M., Kalkstein, L. S., Lenihan, J., Lunch, C. K., Neilson, R. P., Sheridan, S. C., & Verville, J. H. (2004). Emissions pathways, climate change, and impacts on California. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *101*(34), 12422-12427. doi: 10.1073/pnas.0404500101
- He, B., Cui, X., Wang, H., & Chen, A. (2014). Drought: The most important physical stress of terrestrial ecosystems. *Acta Ecologica Sinica*, *34*(4), 179–183. doi:10.1016/j.chnaes.2014.05.004
- Hereş, A. M., Martínez-Vilalta, J., & López, B. C. (2012). Growth patterns in relation to drought-induced mortality at two Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) sites in NE Iberian Peninsula. *Trees*, *26*(2), 621-630. doi: 10.1007/s00468-011-0628-9
- Hoeksema, J. D., Vargas-Hernández, J. J., Rogers, D. L., Luna-Mendoza, L., & Thompson, J. N. (2012). Geographic divergence in a species-rich symbiosis: interactions between Monterey pines and ectomycorrhizal fungi. *Ecology*, *93*(10), 2274-2285. doi: 10.2307/41739291
- Inclan, R., Gimeno, B. S., Dizengremel, P., & Sanchez, M. (2005). Compensation processes of Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.) to ozone exposure and drought stress. *Environmental Pollution*, *137*(3), 517-524. doi: 10.1016/j.envpol.2005.01.037
- Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). (2013). Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Stocker, T.F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex and P.M. Midgley (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, 1535 pp. doi: 10.1017/-CBO9781107415324.004
- Johnstone, J. A., & Dawson, T. E. (2010). Climatic context and ecological implications of summer fog decline in the coast redwood region. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *107*(10), 4533–4538. doi:10.1073/pnas.0915062107.
- Kang, J. G., & Van Iersel, M. W. (2004). Nutrient solution concentration affects shoot:root ratio, leaf area ratio, and growth of subirrigated salvia (*Salvia splendens*). *HortScience*, *39*(1), 49-54. doi: 10.21273/HORTSCI.39.1.49
- Klein, T., Cohen, S., & Yakir, D. (2011). Hydraulic adjustments underlying drought resistance of *Pinus halepensis*. *Tree Physiology*, *31*(6), 637–648. doi:10.1093/treephys/tpq047
- Kozlowski, T. T., & Pallardy, S. G. (2002). Acclimation and adaptive responses of woody plants to environmental stresses. *The Botanical Review* *68*(2): 270–334. doi: 10.1663/0006-8101(2002)068[0270:AAAROW]2.0.CO;2



- Kremer, A., Potts, B. M., & Delzon, S. (2014). Genetic divergence in forest trees: Understanding the consequences of climate change. *Functional Ecology*, 28(1), 22–36. doi:10.1111/1365-2435.12169
- Le Thiec, D., Dixon, M., & Garrec, J. P. (1994) The effects of slightly elevated ozone concentrations and mild drought stress on the physiology and growth of Norway spruce, *Picea abies* (L.) Karst. and beech, *Fagus sylvatica* L., in open-top chambers. *New Phytologist*, 128(4): 671-678. doi: 10.1111/j.1469-8137.1994.tb04031.x
- Li, C., Liu, S., & Berninger, F. (2004). *Picea* seedlings show apparent acclimation to drought with increasing altitude in the eastern Himalaya. *Trees*, 18(3), 277–283. doi: 10.1007/s00468-003-0304-9
- López, R., Cano, F. J., Choat, B., Cochard, H., & Gil, L. (2016). Plasticity in vulnerability to cavitation of *Pinus canariensis* occurs only at the driest end of an aridity gradient. *Frontiers in Plant Science* 7, 769, 1-10. doi:10.3389/fpls.2016.00769
- Lorenz, W. W., Sun, F., Liang, C., Kolychev, D., Wang, H., Zhao, X., Cordonnier-Pratt, M. M., Pratt, L. H. & Dean, J. F. D. (2006). Water stress-responsive genes in loblolly pine (*Pinus taeda*) roots identified by analyses of expressed sequence tag libraries. *Tree Physiology*, 26(1), 1–16. doi:10.1093/treephys/26.1.1
- Macalady, A. K., & Bugmann, H. (2014). Growth-mortality relationships in piñon pine (*Pinus edulis*) during severe droughts of the past century: shifting processes in space and time. *PLoS One*, 9(5), e92770. doi: 10.1371/journal.pone.0092770
- Magnani, F., & Borghetti, M. (1995). Interpretation of seasonal changes of xylem embolism and plant hydraulic resistance in *Fagus sylvatica*. *Plant, Cell & Environment*, 18(6), 689-696. doi:10.1111/j.1365-3040.1995.tb00570.x
- Martínez-Trinidad, T., Vargas-Hernández, J.J., Muñoz-Orozco, A., & López-Upton, J. (2002). Respuesta al déficit hídrico en *Pinus leiophylla*: consumo de agua y crecimiento en plántulas de diferentes poblaciones. *Agrociencia*, 36(3), 365-376. Recuperado de <https://www.colpos.mx/agrocien/Bimestral/2002/may-jun/art-10.pdf>
- Martiñón-Martínez, R. J., Vargas-Hernández, J., López-Upton, J., Gómez-Guerrero, A., & Vaquera-Huerta, H. (2010). Respuesta de *Pinus pincea* Gordon a estrés por sequía y altas temperaturas. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 33(3), 239-248. Recuperado de <https://www.revistafitotecniamexicana.org/documentos/33-3/7a.pdf>
- McDonald, P. M., & Laacke, R. J. (1990). *Pinus radiata* D. Don Monterey Pine. In: R.M. Burns & B.H. Honkala, eds. The silvics of North America. Volume 1 Conifers. Washington, USDA Forest Service, *Agricultural Handbook* No. 654. pp. 433–441.
- Mead, D. J. (2013). Sustainable management of *Pinus radiata* plantations. FAO Forestry Paper No. 170. Rome, FAO. 246 p. doi: 10.13140/2.1.5173.0885
- Meier, I. C., & Leuschner, C. (2008). Genotypic variation and phenotypic plasticity in the drought response of fine roots of European beech. *Tree Physiology*, 28(2), 297-309. doi:10.1093/treephys/28.2.297

- Morales, J. A., Osorio, G. P., Hernández, J. C. M., & Sánchez, O. S. (2013). Hydraulic load valuation in three types of soils. *Revista Latinoamericana el Ambiente y las Ciencias*, 4(7), 41-48. Retrieved from [http://cmas.siu.buap.mx/portal\\_pprd/work/sites/rlac/resources/LocalContent/711/4\(7\)-5.pdf](http://cmas.siu.buap.mx/portal_pprd/work/sites/rlac/resources/LocalContent/711/4(7)-5.pdf)
- Nanayakkara, B., Lagane, F., Hodgkiss, P., Dibley, M., Smaill, S., Riddell, M., Harrington, J., & Cown, D. (2014). Effects of induced drought and tilting on biomass allocation, wood properties, compression wood formation and chemical composition of young *Pinus radiata* genotypes (clones). *Holzforschung*, 68(4), 455-465. doi: 10.1515/hf-2013-0053
- Nicotra, A. B., Atkin, O. K., Bonser, S. P., Davidson, A. M., Finnegan, E. J., Mathesius, U., Poot, P., Purugganan, M. D., Richards, C. L., Valladares, F., & Van Kleunen, M. (2010). Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in Plant Science*, 15(12), 684–692. doi: 10.1016/j.tplants.2010.09.008
- Pasho, E., Camarero, J. J., & Vicente-Serrano, S. M. (2012). Climatic impacts and drought control of radial growth and seasonal wood formation in *Pinus halepensis*. *Trees*, 26(6), 1875-1886. doi: 10.1007/s00468-012-0756-x
- Poorter, H., Niklas, K. J., Reich, P. B., Oleksyn, J., Poot, P., & Mommer, L. (2012). Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist*, 193(1), 30-50. doi: 10.1111/j.1469-8137.2011.03952.x
- Ramírez-Valiente, J. A., Lorenzo, Z., Soto, A., Valladares, F., Gil, L., & Aranda, I. (2009). Elucidating the role of genetic drift and natural selection in cork oak differentiation regarding drought tolerance. *Molecular Ecology*, 18(18), 3803–3815. doi: 10.1111/j.1365-294X.2009.04317.x
- Reich, P. B., Wright, I. J., Cavender-Bares, J., Craine, J. M., Oleksyn, J., Westoby, M., & Walters, M. B. (2003). The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences*, 164(S3), S143-S164. doi: 10.1086/374368
- Rogers, D. L. (2002). *In situ* genetic conservation of Monterey pine (*Pinus radiata* D. Don): Information and recommendations. USA: Division of Agriculture and Natural Resources, Genetic Resources Conservation Program.
- Rogers, D. L., Vargas-Hernández, J. J., Matheson, A. C., & Guerra-Santos, J. J. (2005). Conserving the pines of Guadalupe and Cedros islands, Mexico: an international collaboration. In: A. Romero & S. E. West (Eds.) *Environmental Issues in Latin America and the Caribbean* (pp. 31-54). Dordrecht, The Netherlands Springer. doi: 10.1007/1-4020-3774-0\_2
- Rogers, D. L., Matheson, A. C., Vargas-Hernández, J. J., & Guerra-Santos, J. J. (2006). Genetic conservation of insular populations of Monterey pine (*Pinus radiata* D. Don). *Biodiversity & Conservation*, 15(2), 779-798. doi: 10.1007/s10531-004-1066-4

- Rubilar, R. A., Albaugh, T. J., Allen, H. L., Alvarez, J., Fox, T. R., & Stape, J. L. (2013). Foliage development and leaf area duration in *Pinus radiata*. *Forest Ecology and Management*, 304, 455–463. doi:10.1016/j.foreco.2013.05.044
- Rühr, N. K., Offermann, C. A., Gessler, A., Winkler, J. B., Ferrio, J. P., Buchmann, N., & Barnard, R. L. (2009). Drought effects on allocation of recent carbon: from beech leaves to soil CO<sub>2</sub> efflux. *New Phytologist*, 184(4), 950-961. doi: 10.1111/j.1469-8137.2009.03044.x
- Sanquetta, C. R., Corte, A. P., & da Silva, F. (2011). Biomass expansion factor and root-to-shoot ratio for *Pinus* in Brazil. *Carbon Balance and Management*, 6(1), 1-6. doi: 10.1186/1750-0680-6-6
- SAS Institute. (2003). The SAS System for Windows 9.0. SAS Institute, Inc. Cary, NC, USA.
- Stone, C., Penman, T., & Turner, R. (2012). Managing drought-induced mortality in *Pinus radiata* plantations under climate change conditions: A local approach using digital camera data. *Forest Ecology and Management*, 265, 94–101. doi:10.1016/j.foreco.2011.10.008
- Taeger, S., Fussi, B., Konnert, M., & Menzel, A. (2013). Large-scale genetic structure and drought-induced effects on European Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) seedlings. *European Journal of Forest Research*, 132(3), 481-496. doi: 10.1007/s10342-013-0689-y
- Valdés, M., Asbjornsen, H., Gómez-Cárdenas, M., Juárez, M., & Vogt, K. A. (2006). Drought effects on fine-root and ectomycorrhizal-root biomass in managed *Pinus oaxacana* Mirov stands in Oaxaca, Mexico. *Mycorrhiza*, 16(2), 117-124. doi: 10.1007/s00572-005-0022-9
- Valladares, F., Gianoli, E. & Gómez J. M. (2007). Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytologist*, 176(4): 749-763. doi: 10.1111/j.1469-8137.2007.02275.x
- Waghorn, M. J., Whitehead, D., Watt, M. S., Mason, E. G., & Harrington, J. J. (2015). Growth, biomass, leaf area and water-use efficiency of juvenile *Pinus radiata* in response to water deficits. *New Zealand Journal of Forestry Science*, 45(3), 1-11. doi: 10.1186/s40490-015-0034-y
- Zang, U., Goisser, M., Häberle, K. H., Matyssek, R., Matzner, E., & Borken, W. (2014). Effects of drought stress on photosynthesis, rhizosphere respiration, and fine-root characteristics of beech saplings: A rhizotron field study. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 177(2), 168-177. doi: 10.1002/jpln.201300196
- Zhang, J. W., Feng, Z., Cregg, B. M., & Schumann, C. M. (1997). Carbon isotopic composition, gas exchange, and growth of three populations of ponderosa pine differing in drought tolerance. *Tree Physiology*, 17(7), 461-466. doi: 10.1093/treephys/17.7.461

## CAPÍTULO II. POBLACIONES DE *Pinus radiata* DIFIEREN EN LA TOLERANCIA A BAJAS TEMPERATURAS Y TASA DE CRECIMIENTO

### 2.1. RESUMEN

*Pinus radiata* D. Don es uno de los pinos más plantados, sin embargo, las heladas tempranas y tardías dañan en la etapa de brinzal a las plantaciones. El objetivo fue determinar las diferencias en crecimiento y tolerancia a bajas temperaturas de dos poblaciones [islas Guadalupe y Cedros], creciendo en dos condiciones de humedad y en invernadero e intemperie. La tolerancia a bajas temperaturas se determinó evaluando el índice de daño (ID) ocasionado en pruebas de congelamiento a -12 °C durante 4 horas, con el método de conductividad eléctrica en hojas primarias durante el invierno y primavera. Se midió la tasa absoluta de crecimiento (TAC) en altura total. Se encontraron diferencias significativas entre las poblaciones en invernadero, con mayor ID en Guadalupe que en Cedros en invierno. En intemperie se encontró un mayor ID en Cedros que Guadalupe (64.1% vs. 36.5%) solo durante el invierno. La condición de humedad no afectó la tolerancia a bajas temperaturas, pero existió una interacción significativa con las poblaciones. Las plantas en condiciones favorables de humedad tuvieron una TAC mayor que en sequía, con dinámica de crecimiento distinta en los dos ambientes. La población de Guadalupe presentó una TAC mayor que Cedros en las dos condiciones. En conclusión, la población de isla Guadalupe resultó menos tolerante a bajas temperaturas con mayor variación en el ID debido a la sensibilidad en su dinámica de crecimiento en los dos ambientes de evaluación.

**Palabras clave:** Daño por congelamiento, estrés hídrico, hojas primarias Isla Cedros, Isla Guadalupe, tasa absoluta de crecimiento.

## 2.2. ABSTRACT

*Pinus radiata* D. Don is one of the most planted pine species, however early and late frosts damage plantations at seedling stage. The objective was to determine differences in growth rate and low-temperature tolerance in two populations (Guadalupe and Cedros islands) growing in two soil moisture conditions inside and outside a greenhouse. Low-temperature tolerance was determined by measuring the damage index caused to primary needles in freezing tests at  $-12^{\circ}\text{C}$  for 4 hours, with the electrical conductivity method, during winter and spring time. The absolute growth rate in height was also measured. Significant differences ( $p < 0.05$ ) between populations were found in damage index in the greenhouse, with higher damage index in Guadalupe than in Cedros during winter time. Outside the greenhouse, damage index was higher in Cedros than in Guadalupe (64.1% vs. 36.5%) in winter time. Soil moisture condition did not affect low-temperature tolerance but a significant interaction with populations was found. Seedlings under favorable soil moisture conditions had higher absolute growth rate than under drought, with a distinct shoot growth dynamic inside and outside the greenhouse. Guadalupe population showed higher absolute growth rate than Cedros in both environmental conditions. In conclusion Guadalupe Island population was less low-temperature tolerant, with higher variation in the damage index, due to its sensibility in growth dynamics in both growing environments.

**Key words:** Absolute growth rate, Cedros Island, freezing damage, Guadalupe Island, primary needles, water stress.

### 2.3. INTRODUCCIÓN

Las bajas temperaturas y la sequía representan las restricciones ambientales más importantes que limitan la distribución de las plantas (Box, 1995) y su productividad (Anjum *et al.*, 2011). Ambos factores varían con la altitud (Viveros-Viveros *et al.*, 2009), la latitud, longitud (Robson, Rasztovits, Aphalo, Alia & Aranda, 2013) y con la época del año (Charra-Vaskou, Charrier, Wortemann & Beikircher, 2012), promoviendo la adaptación evolutiva (Blödner, Skroppa, Johnsen & Polle, 2005; Palacio, Milla & Montserrat-Martí, 2005) y la diferenciación de poblaciones (Sakai & Larcher, 1987).

Las cinco poblaciones nativas de *Pinus radiata* D. Don se localizan en un área geográfica reducida, con clima influenciado por las corrientes frías del océano Pacífico (McDonald & Laacke, 1990). Tres de ellas están en la costa oeste de California (Hoeksema, Vargas-Hernandez, Rogers, Luna-Mendoza & Thompson, 2012) y las otras dos en las islas mexicanas, Guadalupe y Cedros (Rogers, 2002). Estas dos poblaciones crecen en clima mediterráneo, con temperaturas extremas, por su altitud superior a los 290 m (Rogers, Vargas-Hernández, Matheson & Guerra, 2005), aunque su origen es drásticamente diferente. Isla Cedros tiene un origen continental, geológicamente similar a la Sierra Vizcaíno (Rogers *et al.*, 2005), e Isla Guadalupe es parte de un archipiélago de origen volcánico, formado hace siete millones de años, y nunca ha tenido contacto con el continente (Ledig, Vargas-Hernández & Johnsen, 1998). Esto hace que las poblaciones difieran entre sí en varias características adaptativas (Moran, Bell & Eldridge, 1988; Millar, 1999), como la tasa de crecimiento y la tolerancia a la salinidad (Burdon, 2001), pero no se conoce su nivel de tolerancia al frío (Mead, 2013).

*Pinus radiata* tiene una gran importancia económica global, ya que es uno de los pinos más plantados (4.1 millones de ha aprox.), principalmente en el hemisferio sur (Nueva Zelanda, Chile, Australia, Argentina y Sudáfrica), pero también en el hemisferio norte (Rogers, Matheson, Vargas-Hernández & Guerra-Santos, 2006). Las heladas tempranas (en otoño) y tardías (en primavera) dañan a brinzales en las plantaciones (Greer, Robinson, Hall, Klages & Donnison 1998). En estos periodos se producen cambios en la resistencia a bajas temperaturas por la variación fenológica del crecimiento (Neuner, 2014). Bachofen, Wohlgemuth, Ghazoul & Moser (2016) encontraron que en *Pinus sylvestris*, *P. nigra* y *P. halepensis* la resistencia al frío no difirió entre poblaciones

de cada especie, pero sí disminuyó de invierno a primavera (febrero-mayo). Además, las poblaciones adaptadas a la sequía de las dos primeras especies resistieron a las heladas durante la fase más sensible, en primavera.

A pesar del aumento de temperatura previsto en las próximas décadas (IPCC, 2013), los modelos climáticos revelan la persistencia de fríos extremos irregulares en invierno (Kodra, Steinhäuser & Ganguly, 2011). Estos cambios bruscos en temperatura con frecuencia rebasan el umbral de tolerancia, induciendo daños a corto y a largo plazo (Williams, Henry & Sinclair 2015). Las plantas son más propensas a sufrir daños por congelamiento con estas fluctuaciones inesperadas (Kalcsits Silim & Tanino, 2009), por la asincronía fenológica con el ambiente (Ensminger, Hüner & Busch, 2009). Las fluctuaciones inusuales en temperatura y humedad pueden generar condiciones severas de estrés, a las que no están adaptadas las poblaciones naturales, ocasionando efectos negativos en crecimiento y supervivencia. Los objetivos de este capítulo fueron (1) determinar las diferencias en el índice de daño en hojas primarias de plantas de *Pinus radiata* de Isla Cedros e Isla Guadalupe creciendo en dos ambientes (invernadero e intemperie), en relación con el desarrollo del brote, (2) evaluar el efecto de la humedad del suelo en el índice de daño ocasionado por bajas temperaturas, y (3) relacionar los valores del índice de daño y la tasa absoluta de crecimiento de las plantas.

## 2.4. MATERIALES Y MÉTODOS

### 2.4.1. Selección del germoplasma

Se utilizó germoplasma de las dos poblaciones isleñas de *Pinus radiata*. De cada población se incluyeron dos subpoblaciones, separadas espacialmente por latitud y altitud; representadas por dos rodales aislados en Isla Cedros y por distancia a lo largo del gradiente altitudinal en Isla Guadalupe (Cuadro 9).

**Cuadro 9.** Ubicación geográfica de las fuentes de semilla de *Pinus radiata* en el estudio y temperatura (TMA) y precipitación (PMA) media anual en las islas.

Población	TMA <sup>1</sup> (°C)	PMA <sup>1</sup> (mm)	Sub- población	Latitud (N)	Longitud (O)	Altitud (msnm)
Isla Cedros (C)	19.9	85	C <sub>1</sub>	28°10.741'	115°12.570'	519
			C <sub>2</sub>	28°15.314	115°12.883'	496
Isla Guadalupe (G)	17.7	130	G <sub>1</sub>	29°09.357'	118°18.387'	988
			G <sub>2</sub>	29°09.600'	118°17.527'	710

<sup>1</sup>González-Abraham, Garcillán & Ezcurra (2010).

La semilla se sembró en contenedores de 200 ml, en un sustrato de corteza, perlita y tepezil (50:30:10) y 5 gL<sup>-1</sup> de fertilizante de liberación controlada (Multicote®) con riego a capacidad de campo. A los seis meses se seleccionaron plantas de tamaño homogéneo de cada una de las sub-poblaciones para el experimento.

### 3.2.2. Establecimiento del experimento

El experimento se estableció en el vivero del posgrado en Ciencias Forestales (Montecillo, México), en dos ambientes de crecimiento: contenedores individuales (invernadero) y camas de crecimiento (intemperie). En el invernadero, 96 plantas de cada sub-población se trasplantaron el 26 octubre de 2018 a tubos de PVC de 10 cm de diámetro y 100 cm de longitud, en un sustrato de suelo agrícola local, arena y tepezil en proporción 50:30:20 (vol.). Fuera del invernadero, 80 plantas de cada subpoblación se trasplantaron el 22 noviembre de 2018 a camas de crecimiento con suelo agrícola local, distribuidas 20 cm x 15 cm entre hileras y plantas. En cada ambiente se definieron dos tratamientos de humedad (S<sub>0</sub> y S<sub>1</sub>) con base en la curva de retención de los sustratos. En el nivel S<sub>0</sub> el contenido de humedad se mantuvo entre 65% y 100% de su capacidad



de campo (40-47% en contenedores y 26-30% en camas de crecimiento), mientras que en el nivel  $S_1$  el contenido de humedad en los contenedores se mantuvo entre 10% y 25% de la humedad aprovechable, y sin riego en las camas de crecimiento, evitando el ingreso de agua durante la temporada de lluvias. En cada ambiente se utilizó un diseño factorial 2x4 en parcelas divididas. En las parcelas grandes se establecieron los tratamientos de humedad ( $S_0$  y  $S_1$ ) y en las pequeñas las subpoblaciones, con cuatro repeticiones. Cada unidad experimental estuvo representada por 12 plantas en invernadero y 10 plantas en las camas de crecimiento.

### **2.4.3. Evaluación del daño por temperatura**

Con base en pruebas preliminares (enero 2019) para determinar el tipo de hoja y su posición en el tallo se decidió utilizar muestras de tres hojas primarias cercanas al ápice por planta en una muestra de seis plantas elegidas al azar por unidad experimental. En todas las pruebas se utilizaron las mismas plantas. Las acículas se lavaron con agua destilada y se cortaron en secciones de 10 mm de largo, descartando la punta y la base. Cada muestra se separó en dos partes con un peso fresco similar, medido en una balanza analítica (Chyo Balance Corp, precisión 0.1 mg), una para someterla a congelamiento ( $F_t$ ) y otra como referencia o control ( $F_c$ ), y se colocaron en tubos de ensayo.

Se realizaron dos pruebas de exposición al frío, una durante el invierno (6 de febrero 2019) y otra en primavera (24 de abril 2019). En cada ocasión, los tubos con la fracción  $F_t$  se colocaron en gradillas dentro de una cámara de congelamiento modelo M1212 (Manufacturas Ind. Universo, México, 2013), con control automático de temperatura, y los tubos con la fracción  $F_c$  se mantuvieron a temperatura ambiente (22-23°C). Las fracciones  $F_t$  se sometieron a una rutina de descenso gradual de temperatura en la cámara, iniciando con una estabilización a 4°C durante una hora, y después un descenso de 2°C por hora durante 8 horas hasta alcanzar la temperatura de -12°C. Las muestras se mantuvieron a esta temperatura durante cuatro horas y posteriormente se dejaron reposar hasta alcanzar nuevamente la temperatura de 4°C, para iniciar la evaluación.

El daño ocasionado a las hojas se determinó con la conductividad eléctrica, que mide la concentración de electrolitos liberados por los tejidos vegetales después de exponerse a temperaturas de congelamiento (Climent, Costa e Silva, Chambel, Pardos

& Almeida, 2009). Después de someter la fracción  $F_t$  al congelamiento, a ambas fracciones  $F_t$  y  $F_c$  se les agregaron 10 ml de agua des-ionizada y se dejaron reposar durante 24 horas a temperatura ambiente. Se midió la conductividad eléctrica ( $C_1$ ) con un conductímetro LAQUAtwin modelo EC-33. Seguidamente, las muestras se sometieron en autoclave a 120°C durante 15 minutos, para matar el tejido y medir la conductividad eléctrica total ( $C_2$ ) 12 horas después. A cada muestra se le realizaron tres lecturas de conductividad, cada 20 min, en cada ocasión y se utilizó el promedio de ellas en los cálculos del daño ocasionado. Con los datos de conductividad eléctrica estandarizados a una masa de 100 mg de tejido, se calculó la conductividad relativa ( $R = 100 \cdot C_1/C_2$ ) de cada fracción, resultando en  $R_t$  y  $R_c$ . El índice de daño celular (ID) para cada muestra se calculó como  $ID = 100 \cdot (R_t - R_c) / (100 - R_c)$ .

#### 2.4.4. Evaluación del crecimiento del brote terminal

Para obtener la tasa absoluta de crecimiento (TAC, mm d<sup>-1</sup>) del brote terminal de las plantas, se midió la altura total de ellas cada dos semanas, a partir del 26 de octubre en el invernadero y del 22 de noviembre en las camas de crecimiento, hasta el 8 de mayo. Se calculó la TAC para cada planta (Arias *et al.*, 2019), con la fórmula  $TAC = (A_2 - A_1) / (T_2 - T_1)$ , donde  $A_1$  y  $A_2$ : altura de la planta (mm) al inicio ( $T_1$ ) y al final ( $T_2$ ) de cada periodo de medición.

#### 2.4.5. Análisis estadístico

Los datos se sometieron a un análisis de varianza con el procedimiento Mixed en SAS 9.0 (SAS Institute, 2003), para evaluar los efectos del tratamiento de humedad y de las poblaciones y subpoblaciones en cada ambiente por separado, con el modelo estadístico:

$$Y_{ijkl} = \mu + B_i + S_j + B_i * S_j + P_k + S_j * P_k + \text{Sub}_l(P_k) + S_j * \text{Sub}_l(P_k) + E_{ijkl}$$

Donde  $Y_{ijkl}$  es el valor de la  $ijkl$ -ésima observación;  $\mu$  es la media general;  $B_i$  es el efecto del bloque;  $S_j$  es el efecto del tratamiento de humedad;  $B_i * S_j$  es el efecto de la interacción bloque x tratamiento de humedad,  $P_k$  es el efecto de población;  $S_j * P_k$  es el efecto de la interacción tratamiento de humedad x población;  $\text{Sub}_l(P_k)$  es el efecto de subpoblación

dentro de población;  $S_j * \text{Sub}_l(P_k)$  es el efecto de la interacción tratamiento de humedad x subpoblación dentro de población; y  $E_{ijkl}$  es el error experimental.

Se estimó la correlación de Pearson entre ID y TAC con los valores promedio de ID por subpoblación en cada tratamiento de humedad (n=8) y prueba de congelación por cada ambiente, y sus datos promedio de TAC durante los periodos de medición en que se hicieron las pruebas. También se hizo un análisis de correlación entre ID y TAC con los valores promedio por subpoblación, incluyendo los dos ambientes de crecimiento y las dos pruebas de congelación, para cada tratamiento de humedad por separado (n=16).

## 2.5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

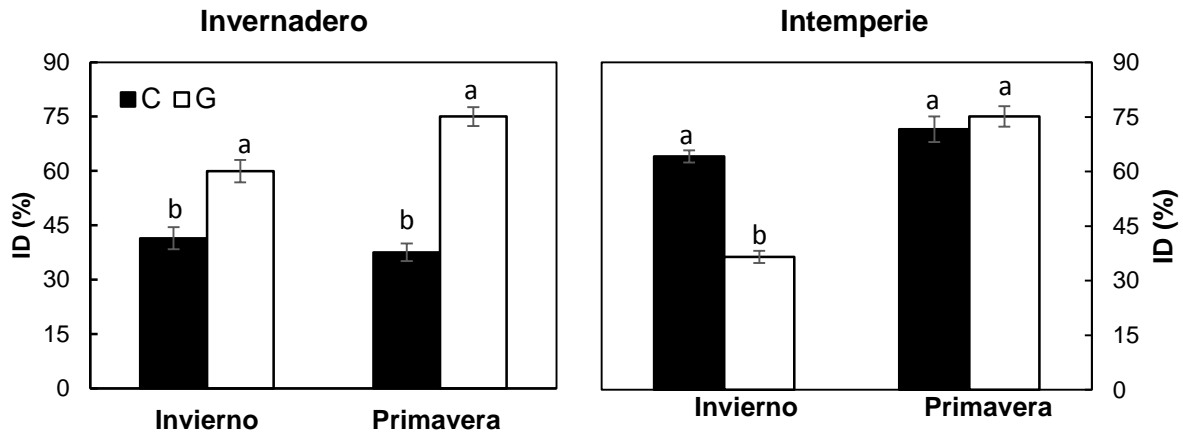
### 2.5.1. Daño por bajas temperaturas

En invierno se obtuvo un ID promedio de 50%, mientras que en primavera el ID promedio fue 64%. El tratamiento de humedad no afectó de manera significativa el ID en los tejidos ocasionado por las bajas temperaturas. Sin embargo, entre poblaciones sí se encontraron diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) en ID, excepto en primavera para las plantas creciendo en intemperie. A nivel de subpoblaciones dentro de poblaciones no hubo diferencias significativas, excepto en la prueba realizada en invierno para las plantas en intemperie ( $p < 0.01$ ). De la misma manera, la interacción tratamiento de humedad x población fue significativa solo en primavera dentro del invernadero ( $p = 0.02$ ).

En condiciones naturales, las poblaciones de *Pinus radiata* están expuestas a temperaturas mínimas extremas de  $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$ , con 300 días sin heladas al año (McDonald & Laacke, 1990). Sin embargo, en plantaciones, las plántulas menores de 2 años presentan daños por temperaturas entre  $-3\text{ }^{\circ}\text{C}$  y  $-6\text{ }^{\circ}\text{C}$  en verano y entre  $-12\text{ }^{\circ}\text{C}$  y  $-14\text{ }^{\circ}\text{C}$  en invierno (Burdon, 2001). En nuestro estudio encontramos un ID de 50 a 64 % en hojas primarias durante el invierno y primavera, respectivamente, con temperaturas de  $-12\text{ }^{\circ}\text{C}$ . con una temperatura letal ( $TL_{50}$ ) cercana a  $-12\text{ }^{\circ}\text{C}$ . Climent *et al.* (2009) señala una  $TL_{50}$  entre  $-9$  y  $-12\text{ }^{\circ}\text{C}$  al evaluar el índice de daño en plantas de 18 meses de edad de la especie.

#### 2.5.1.1. Diferencias entre poblaciones y subpoblaciones

En el invernadero la población de Isla Guadalupe (G) presentó mayor ID en invierno (59.9 %) y primavera (75.0 %) que la de Isla Cedros (C) en los mismos periodos (41.4 y 37.5 %) (Figura 5). Sin embargo, en intemperie se encontró mayor ID en C que en G (64.1 vs. 36.53 %) en invierno, pero no en primavera, cuando ambas presentaron un ID similar (Figura 5). En las dos condiciones (dentro y fuera del invernadero), el ID cambió más en G que en C de invierno a primavera (Figura 5), lo cual implica una mayor sensibilidad estacional o fenológica a las bajas temperaturas en la población de Isla Guadalupe.



**Figura 5.** Valores promedio ( $\pm$  error estándar) por población del índice de daño (ID) ocasionado por bajas temperaturas en invierno y primavera en hojas primarias de plantas de Isla Cedros (C) e Isla Guadalupe (G) creciendo en invernadero e intemperie. Barras con letra diferente en cada par de barras indica diferencias significativas entre poblaciones ( $p = 0.05$ ).

Larcher (2005) señala que las diferencias en ID entre ecotipos y entre periodos de evaluación se deben a diferencias en la capacidad fisiológica de aclimatación al frío; es decir, a diferencias en el metabolismo de los carbohidratos, las características de las membranas y las proteínas específicas de congelación (Pearce, 2001; Roden, Canny, Huang & Ball, 2009). Se ha demostrado que el origen geográfico influye en la fenología de las plantas, afectando su condición fisiológica (Aldrete, Mexal & Burr, 2008; Kreyling *et al.*, 2012). Varios estudios muestran que las dos islas difieren en condiciones ecológicas y son consideradas ecorregiones distintas (González-Abraham *et al.*, 2010). En general, el ambiente en Isla Guadalupe es más favorable en humedad relativa por la abundancia de niebla (Oberbauer, 2006; Perry, 2009), nivel de aridez y frecuencia de temperaturas extremas (Hoeksema *et al.*, 2012). Estas condiciones, además del aislamiento geográfico, han diferenciado las poblaciones, al grado de considerarse variedades distintas (Ledig *et al.*, 1998; Rogers *et al.*, 2006). En ensayos de campo, la población de Guadalupe presenta mayor crecimiento y productividad que la de Cedros (Burdon, Bannister & Low, 1992).

Las subpoblaciones mostraron un comportamiento similar en cada población en las pruebas realizadas, con excepción de G<sub>2</sub> fuera del invernadero, que presentó un menor ID que la otra subpoblación en invierno (Cuadro 10). En general, no hay evidencias de

una diferenciación adaptativa entre las subpoblaciones muestreadas en cada isla, a pesar de las diferencias en elevación, quizás debido a que todavía existe suficiente flujo genético entre ellas (Moran *et al.*, 1988; Rogers, 2004). Estos resultados contrastan con los descritos por Viveros-Viveros *et al.* (2009) en *Pinus hartwegii* y Sáenz-Romero & Tapia-Olivares, (2008) en *Pinus devoniana* en los que se encontraron diferencias en ID asociadas a la elevación del sitio de origen.

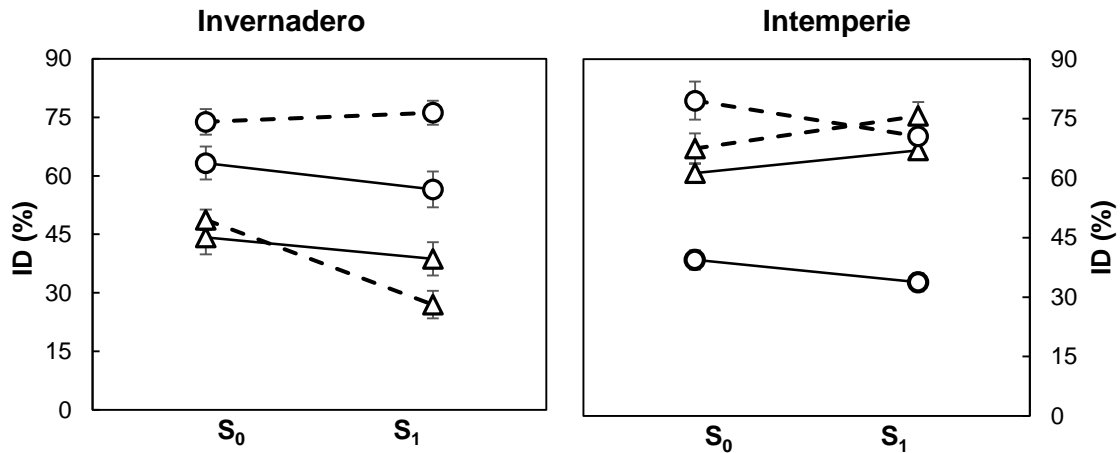
**Cuadro 10.** Índice de daño ocasionado por baja temperatura (-12°C, 4 h) en hojas primarias de plantas de dos subpoblaciones de Isla Cedros y dos de Isla Guadalupe creciendo en invernadero e intemperie, en invierno y primavera.

Población	Subpoblación	Invernadero		Intemperie	
		Invierno	Primavera	Invierno	Primavera
Cedros	C <sub>1</sub>	37.3 ± 8.5a	30.6 ± 5.2 a	64.8 ± 4.7 a	70.0 ± 9.7 a
	C <sub>2</sub>	45.6 ± 8.7a	44.7 ± 4.2 a	63.5 ± 4.8 a	73.3 ± 8.8 a
Guadalupe	G <sub>1</sub>	57.5 ± 8.6a	80.6 ± 6.8 a	49.8 ± 5.0 a	78.3 ± 9.6 a
	G <sub>2</sub>	62.3 ± 9.0a	68.9 ± 7.6 a	24.3 ± 4.3 b	71.9 ± 10.3 a

Promedio ± error estándar por columna y población seguidos con letra diferente indica diferencias significativas entre subpoblaciones ( $p = 0.05$ ).

### 2.5.1.2. Efecto de la humedad del suelo

El tratamiento de humedad del suelo afectó la tolerancia al daño por bajas temperaturas entre las poblaciones en primavera cuando las plantas crecieron en invernadero, pero no en intemperie (Figura 6). En invernadero, la restricción de humedad aumentó ligeramente el ID en primavera en G, pero lo redujo en C. Es decir, mientras que en el invierno las diferencias entre las poblaciones en ID fueron similares en los dos tratamientos de humedad, en la primavera las diferencias entre ellas fueron más evidentes en sequía que en condiciones favorables de humedad (Figura 2). En las plantas en intemperie, las diferencias entre poblaciones en ID durante el invierno fueron similares, independientemente del tratamiento de humedad, y durante la primavera no hubo diferencias significativas entre ellas en las dos condiciones de humedad (Figura 2).



**Figura 6.** Efecto del tratamiento de humedad del suelo (S<sub>0</sub> y S<sub>1</sub>) en el índice de daño (ID, %) promedio de las poblaciones en invierno (—) y primavera (- - -) en plantas de Isla Cedros (○) e Isla Guadalupe (△), creciendo en invernadero y en intemperie. S<sub>0</sub>: entre 65% y 100% de capacidad de campo (40-47% en contenedores y 26-30% en camas de crecimiento); S<sub>1</sub>: el entre 10% y 25% de la humedad aprovechable

La tolerancia a heladas y a sequía tienen mucho en común, ya que en ambas la base de la tolerancia radica en la capacidad del protoplasma para resistir el efecto deshidratante de la privación directa o indirecta de agua (Lacher, 2000) Es concebible que dichos mecanismos se activen por la exposición a sequías severas de corta duración; por lo tanto, una sequía previa a la temporada de heladas podría desencadenar los mecanismos de adaptación a bajas temperaturas, con un menor daño (Kreyling *et al.*, 2012; Walter, Jentsch, Beierkuhnlein & Kreyling, 2013), como ocurrió en las dos poblaciones en invernadero y en la de G en intemperie, en invierno. Sin embargo, en primavera ocurrió lo contrario en la población de G en invernadero, ya que la menor humedad aumentó ID. Estudios en *Quercus robur* (Čehulić *et al.*, 2019) y en *Quercus petraea* y *Q. robur* (Thomas & Ahlers, 1999) señalan que la sequía puede aumentar la susceptibilidad a heladas al modificar la dinámica de crecimiento.

### 2.5.2. Tasa absoluta de crecimiento

Se encontraron diferencias significativas ( $p \leq 0.05$ ) entre tratamientos, entre poblaciones y en la interacción de estos factores en las dos condiciones ambientales, en la mayoría de los intervalos de medición (Cuadro 11). Entre subpoblaciones también se

encontraron diferencias durante algunos periodos de crecimiento en invernadero, pero no en intemperie (Cuadro 10).

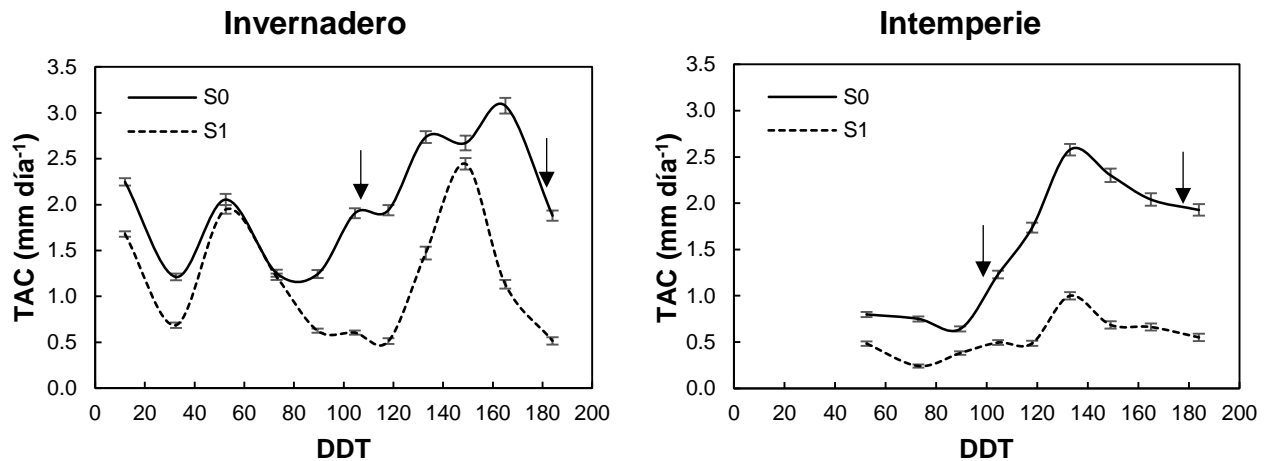
**Cuadro 11.** Nivel de significancia de la tasa absoluta de crecimiento (mm día<sup>-1</sup>) en longitud del tallo en cada intervalo de medición (I<sub>n</sub>) en dos poblaciones de *Pinus radiata* sometidas a dos tratamientos de humedad, en dos ambientes (invernadero e intemperie).

Ambiente	Factor	G.L.	DF	I <sub>1</sub>	I <sub>2</sub>	I <sub>3</sub>	I <sub>4</sub>	I <sub>5</sub>	I <sub>6</sub>	I <sub>7</sub>	I <sub>8</sub>	I <sub>9</sub>	I <sub>10</sub>	I <sub>11</sub>
Invernadero	T <sup>1</sup>	1	3	*	**	ns	ns	*	**	**	*	ns	*	*
	P <sup>2</sup>	1	18	**	**	**	**	**	**	*	*	**	*	*
	TxP	1	18	*	*	*	ns	**	*	*	*	ns	**	*
	S <sub>P</sub> <sup>3</sup>	2	18	ns	ns	ns	*	*	ns	*	*	ns	ns	*
	TxS <sub>P</sub>	2	18	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	*	ns
Intemperie	T	1	3	-	-	*	*	*	**	**	**	**	**	*
	P	1	18	-	-	**	*	*	**	**	**	*	*	*
	TxP	1	18	-	-	ns	ns	*	*	*	*	*	*	*
	S <sub>P</sub>	2	18	-	-	ns	ns	ns	*	ns	ns	ns	ns	ns
	TxS <sub>P</sub>	2	18	-	-	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	*	ns

<sup>1</sup>T=tratamiento de humedad, <sup>2</sup>P=población, <sup>3</sup>S<sub>P</sub>=Subpoblación dentro de población; I<sub>n</sub>=Intervalo de dos semanas a partir del 26 de octubre 2018 al 08 de mayo 2019; \*significativo con  $P=0.05$  \*\*significativo con  $P=0.01$ ; ns=no significativo.

En ambos ambientes, las plantas en S<sub>0</sub> mantuvieron una TAC mayor que en S<sub>1</sub>, pero la dinámica de crecimiento fue distinta en ellos (Figura 7). En invernadero, se presentaron varios ciclos de crecimiento; a partir del día 82 después del trasplante (DDT) se nota el efecto de la humedad, con un crecimiento acelerado en S<sub>0</sub>. En S<sub>1</sub> se suspende el crecimiento y se reactiva hasta después de 112 DDT; a los 142 DDT alcanza una TAC similar a la de S<sub>0</sub> (2.5 mm día<sup>-1</sup>) y nuevamente desciende a valores de 0.5 mm día<sup>-1</sup> a los 164 DDT (Figura 7). En intemperie, las plantas en S<sub>1</sub> mantuvieron una fase de crecimiento lento (TAC<1.0 mm día<sup>-1</sup>) todo el experimento, mientras que en S<sub>0</sub> presentaron una TAC baja solo la primera parte del invierno; a los 89 DDT reactivaron el crecimiento hasta alcanzar una TAC máxima de 2.5 mm día<sup>-1</sup> a los 133 DDT (Figura 7).



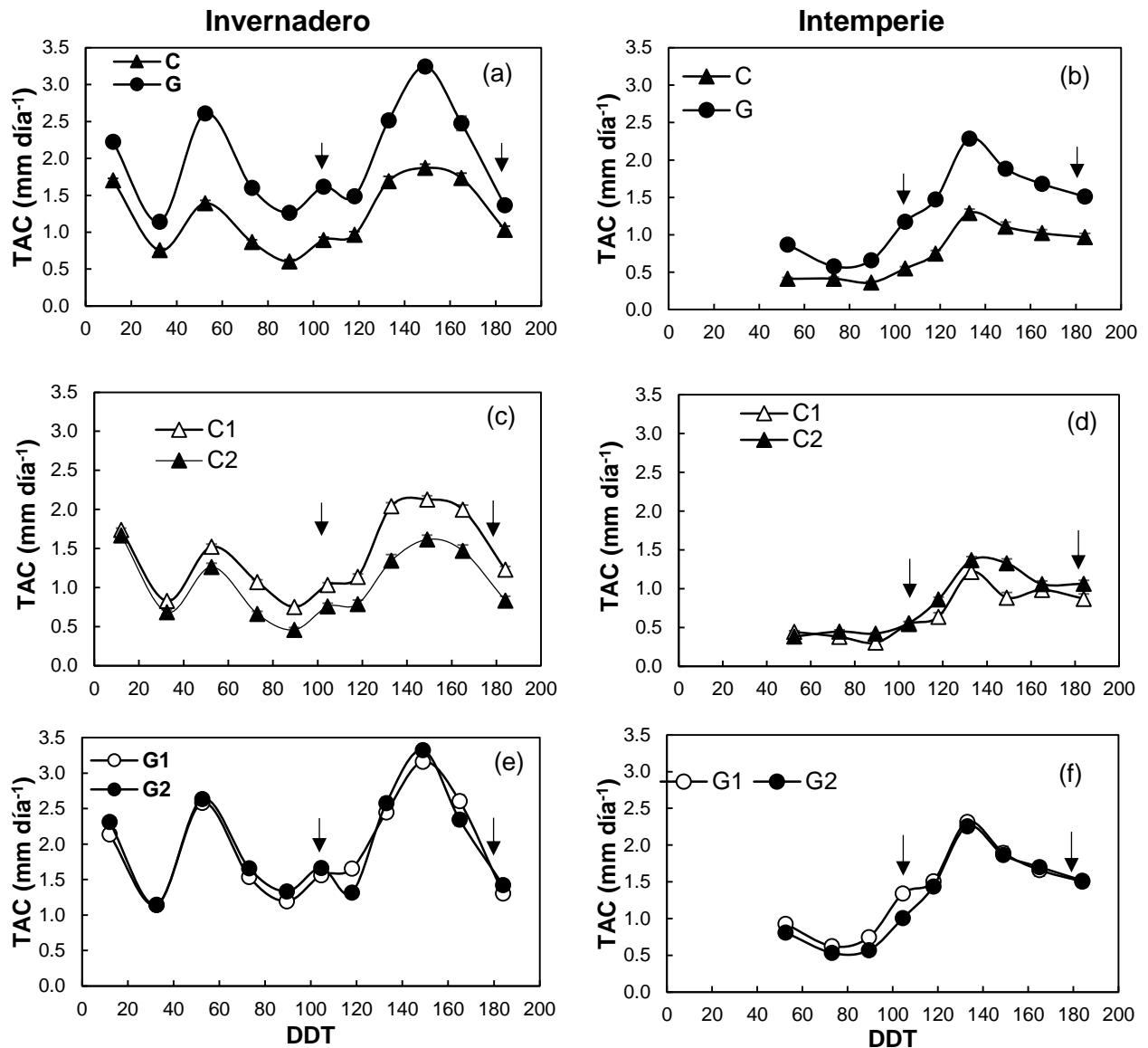


**Figura 7.** Tasa absoluta de crecimiento (TAC, mm día<sup>-1</sup>) en longitud del tallo en invernadero e intemperie por tratamiento de humedad. S<sub>0</sub>: riego; S<sub>1</sub>: Sequía; DDT: Días después del trasplante en invernadero; las flechas indican las fechas en que se midió ID. S<sub>0</sub>: entre 65% y 100% de capacidad de campo (40-47% en contenedores y 26-30% en camas de crecimiento); S<sub>1</sub>: el entre 10% y 25% de la humedad aprovechable

*Pinus radiata* es una especie policíclica y en la etapa juvenil está adaptada para crecer todo el año si el clima es adecuado (Mead, 2013), pero su dinámica de crecimiento es muy sensible a los cambios en humedad del suelo y temperatura del aire (Figura 7). En invernadero, el crecimiento del brote nunca cesó y no se observó la formación de una yema terminal, como ocurre en la mayoría de las especies de pino de clima frío (Jansons, Matisons, Libiete-Zālīte, Baders & Rieksts-Riekstiņš, 2013; Mead, 2013).

La diferente dinámica de crecimiento del brote en las plantas dentro y fuera del invernadero muestra esta sensibilidad al cambio de las condiciones ambientales. Las plantas en intemperie estuvieron más expuestas a bajas temperaturas durante el invierno. Esta variabilidad fenológica en el patrón de crecimiento del brote ante los cambios en humedad y temperatura muestran la complejidad en la tolerancia al frío de *Pinus radiata*, en comparación con otros pinos con crecimiento monocíclico, como *P. pseudostrobus*, *P. montezumae* y *P. hartwegii* (Viveros-Viveros, Sáenz-Romero, López-Upton & Vargas-Hernández, 2007). Climent *et al.* (2009) y Bachofen *et al.* (2016) mencionan que es más complejo interpretar el daño por heladas en pinos de clima mediterráneo costero que en especies de origen continental alpino.

La población de Guadalupe presentó una TAC mayor que la de Cedros en los dos ambientes, pero las diferencias y los picos máximos (2.6 y 3.2 mm día<sup>-1</sup> respectivamente) fueron mayores en invernadero (Figura 8a y 8b). Sólo en las subpoblaciones de Cedros se encontraron diferencias en TAC, especialmente en invernadero (Figura 8c y 8d), ya que en las de Guadalupe la TAC fue similar en ellas, en los dos ambientes (Figura 8e y 8f). Las diferencias en TAC entre poblaciones pueden atribuirse a diferencias genéticas asociadas a las condiciones ecológicas de las islas, mencionadas anteriormente. Burdon *et al.* (1992) señala que en ensayos de campo la población de Cedros presentó menor tasa de crecimiento en altura que la de Guadalupe, a los 12 años de edad.

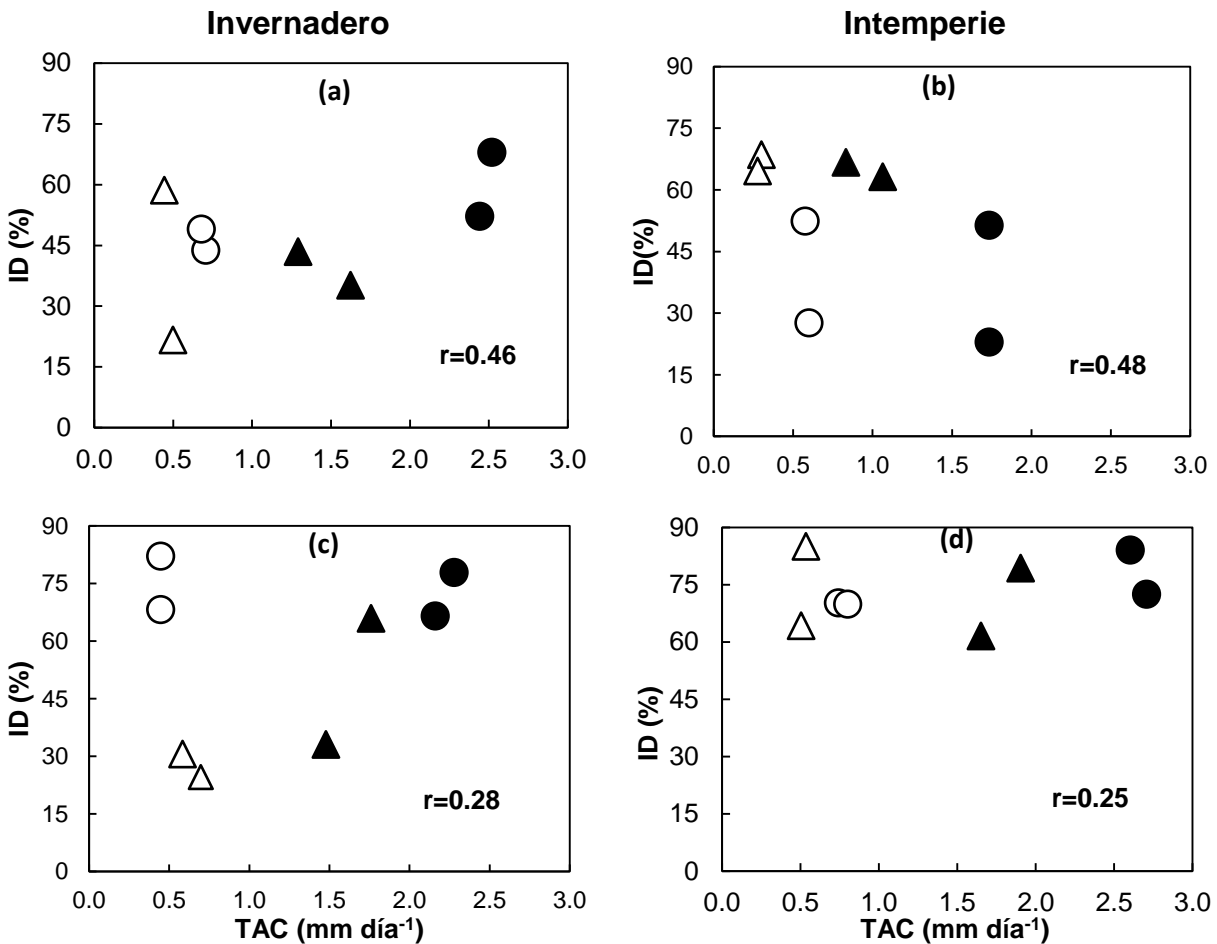


**Figura 8.** Tasa absoluta de crecimiento (TAC) ( $\text{mm día}^{-1}$ ) en longitud del tallo en invernadero (a, c, e) e intemperie (b, d, f) de las poblaciones (a, b) y subpoblaciones (c, d, e, f) de isla Cedros (C) y Guadalupe (G). DDT: Días después del trasplante en invernadero; las flechas indican los momentos de evaluación de ID.

### 2.5.3. Relación entre ID y TAC

La correlación de ID con TAC fue positiva, pero relativamente baja en general ( $r < 0.50$ ). Las correlaciones más altas se obtuvieron en invierno ( $r \geq 0.46$ ), independientemente del ambiente de crecimiento (Figura 9a, 9b); en cambio en primavera, la correlación fue más baja ( $0.25 \leq r \leq 0.28$ ) (Figura 9c, 9d). A pesar de que TAC no tuvo una influencia clara en ID, el signo positivo de la correlación indica que las

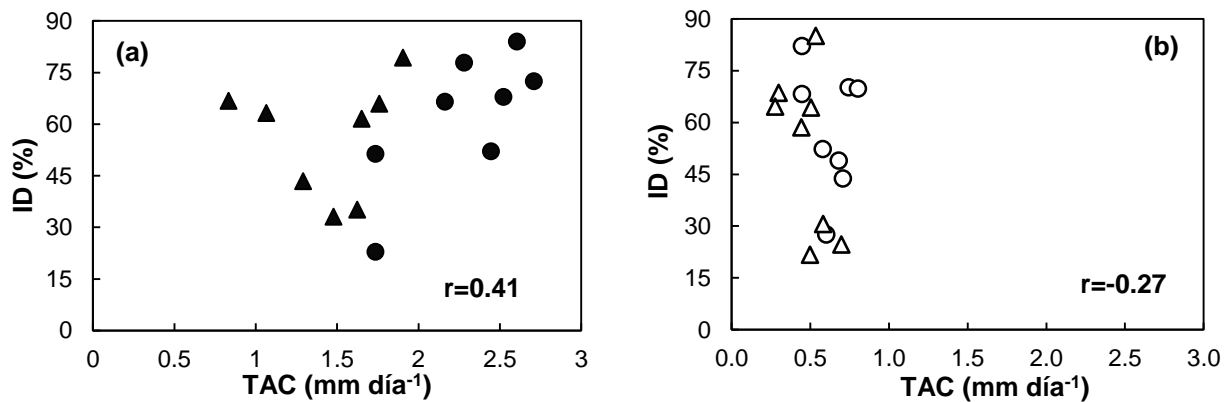
plantas con mayor actividad meristemática son más susceptibles a daños por bajas temperaturas, como se ha demostrado en otras coníferas (Sogaard, Granhus & Johnsen, 2009; Fløistad & Granhus, 2010). La relación positiva entre ID y TAC es más evidente en condiciones favorables de humedad que en condiciones de sequía (Figura 9).



**Figura 9.** Correlación entre el índice de daño (ID) en hojas primarias y la tasa absoluta de crecimiento (TAC) en invierno (a, b) y primavera (c, d) en plantas de *Pinus radiata* de Isla Cedros (triángulos) e Isla Guadalupe (círculos) con humedad del suelo favorable (negro) y sequía (blanco), en condiciones de invernadero (a,c) e intemperie (b,d).

Cuando el análisis de correlación se hizo por cada tratamiento de humedad ( $n=16$ ), en  $S_0$  la correlación fue mayor que en  $S_1$  (Figura 10). Si se excluyen los datos de las dos subpoblaciones de Cedros en invierno ( $n=14$ ) o solo se incluyen los datos de las subpoblaciones de Guadalupe ( $n=8$ ) la correlación aumenta ( $r=0.77$ ). La sequía redujo drásticamente TAC y alteró la relación entre índice de daño y tasa absoluta de crecimiento. Esto explica en parte las diferencias en ID observadas entre las poblaciones

Cedros y Guadalupe, que difieren notoriamente en la tasa y dinámica estacional de crecimiento del brote dentro y fuera del invernadero. La población Cedros tiene una tasa absoluta de crecimiento intrínseca menor que Guadalupe y también muestra una mayor tolerancia a daños por heladas, resultados que coinciden con información previa (Mead, 2013). La mayor sensibilidad de Guadalupe al efecto de la humedad del suelo en ID (Figura 210) y en la dinámica de crecimiento del brote (Figura 10) implica que hay diferencias importantes entre poblaciones en los mecanismos de respuesta y adaptación al estrés hídrico, como resultado de los procesos de adaptación local en las islas donde han evolucionado.



**Figura 10.** Correlación entre el índice de daño (ID) en hojas primarias y la tasa absoluta de crecimiento (TAC) en plantas de *Pinus radiata* de Isla Cedros (triángulos) e Isla Guadalupe (círculos) con humedad del suelo favorable (a) y sequía (b).

## **2.6. CONCLUSIONES**

Las poblaciones de Isla Cedros e Isla Guadalupe difieren notoriamente en la tolerancia a bajas temperaturas y en la tasa y dinámica de crecimiento del brote dentro y fuera del invernadero. Guadalupe es menos tolerante y más sensible en el índice de daño en función del ambiente de crecimiento, debido a los cambios en su dinámica de crecimiento al modificarse las condiciones ambientales. La población de Isla Cedros tuvo menor tasa de crecimiento y menor índice de daño, relacionado con su adaptación al ambiente más adverso en Isla Cedros. Existe una relación positiva entre índice de daño y tasa absoluta de crecimiento, especialmente en condiciones favorables de humedad.

## 2.7. LITERATURA CITADA

- Aldrete, A., Mexal, J. G., & Burr, K. E. (2008). Seedling cold hardiness, bud set, and bud break in nine provenances of *Pinus greggii* Engelm. *Forest Ecology and Management*, 255(11), 3672–3676. doi:10.1016/j.foreco.2008.02.054
- Anjum, S. A., Xie, X. Y., Wang, L. C., Saleem, M. F., Man, C., & Lei, W. (2011). Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. *African Journal of Agricultural Research*, 6(9), 2026-2032. doi: 10.5897/AJAR10.027
- Arias, R. C., Reyes, J. J., Ray, J. V., Benítez, D. G., Hernández, L. G., & Ledea, J. L. (2019). Indicadores morfométricos en nuevas variedades megatérmicas de *Cenchrus purpureus* tolerantes al estrés hídrico. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*, 22(1), 115-125. Recuperado de <http://www.revista.coba.uady.mx/ojs/index.php/TSA/article/view/2784/1223>
- Bachofen, C., Wohlgemuth, T., Ghazoul, J., & Moser, B. (2016). Cold temperature extremes during spring do not limit the range shift of Mediterranean pines into regions with intermittent frost. *Functional Ecology*, 30(6), 856-865. doi: 10.1111/1365-2435.12581
- Blödner, C., Skroppa, T., Johnsen, O., & Polle, A. (2005). Freezing tolerance in two Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) progenies is physiologically correlated with drought tolerance. *Journal of Plant Physiology*, 162, 549-558. doi: 10.1016/j.jplph.2004.09.005
- Box, E. (1995) Factors determining distributions of tree species and plant functional types. *Plant Ecology*, 121(1), 101-116. doi:10.1007/BF00044676
- Burdon, R. D. (2001). *Pinus radiata*. In F.T. Last. (Ed.), *Ecosystems of the World*, vol. 19. *Tree Crop Ecosystems* (pp. 99–161). Amsterdam, the Netherlands: Elsevier.
- Burdon, R. D., Bannister, M. H., & Low, C. B. (1992). Genetic survey of *Pinus radiata*. 2: Population comparisons for growth rate, disease resistance, and morphology. *New Zealand Journal of Forestry Science*, 22(2/3), 138-159.
- Čehulić, I., Sever, K., Katičić Bogdan, I., Jazbec, A., Škvorc, Ž., & Bogdan, S. (2019). Drought impact on leaf phenology and spring frost susceptibility in a *Quercus robur* L. provenance trial. *Forests*, 10(1), 50. doi:10.3390/f10010050
- Charra-Vaskou, K., Charrier, G., Wortemann, R., & Beikircher, B. (2012). Drought and frost resistance of trees: A comparison of four species at different sites and altitudes. *Annals of Forest Science*, 69(3), 325-333. doi: 10.1007/s13595-011-0160-5
- Climent, J., Costa e Silva, F., Chambel, M. R., Pardos, M., & Almeida, M. H. (2009). Freezing injury in primary and secondary needles of Mediterranean pine species of contrasting ecological niches. *Annals of Forest Science*, 66(4), 407-407. doi: 10.1051/forest/2009016
- Ensminger, I., Hüner, N. P. A., & Busch F. (2009) Conifer cold hardiness, climate change and the likely effects of warmer temperatures on photosynthesis. In: L.V. Gusta, M.E. Wisniewski & K.K. Tanino (Eds.), *Plant Cold Hardiness. From the Laboratory to the Field* (pp. 249–261). London U.K.: CAB International.

- Fløistad, I. S., & Granhus, A. (2010). Bud break and spring frost hardiness in *Picea abies* seedlings in response to photoperiod and temperature treatments. *Canadian Journal of Forest Research*, 40(5), 968-976. doi: 10.1139/X10-050
- González-Abraham, C. E., Garcillán, P. P., & Ezcurra, E. (2010). Ecorregiones de la península de Baja California: una síntesis. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, (87), 69-82. doi: 10.17129/botsoci.302
- Greer, D. H., Robinson, L. A., Hall, A. J., Klages, K., & Donnison, H. (1998). Frost hardening of *Pinus radiata* seedlings: effects of temperature on relative growth rate, carbon balance and carbohydrate concentration. *Tree Physiology* 20, 107-114. doi: 10.1093/treephys/20.2.107
- Hoeksema, J. D., Vargas-Hernández, J. J., Rogers, D. L., Luna-Mendoza, L., & Thompson, J. N. (2012). Geographic divergence in a species-rich symbiosis: interactions between Monterey pines and ectomycorrhizal fungi. *Ecology*, 93(10), 2274-2285. doi: 10.2307/41739291
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). (2013). Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Stocker, T.F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex and P.M. Midgley (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, 1535 pp. doi: 10.1017/-CBO9781107415324.004
- Jansons, A., Matisons, R., Libiete-Zālīte, Z., Baders, E., & Rieksts-Riekstiņš, J. (2013). Relationships of height growth of lodgepole pine (*Pinus contorta* var. *latifolia*) and Scots pine (*Pinus sylvestris*) with climatic factors in Zvirgzde, Latvia. *Baltic Forestry*, 19(2), 236-244. Retrieved from [https://www.balticforestry.mi.lt/bf/PDF\\_Articles/2013-19\[2\]/Relationships%20of%20Height%20Growth%20of%20Lodgepole%20Pine.pdf](https://www.balticforestry.mi.lt/bf/PDF_Articles/2013-19[2]/Relationships%20of%20Height%20Growth%20of%20Lodgepole%20Pine.pdf)
- Kalcsits, L., Silim, S., & Tanino, K. (2009). The influence of temperature on dormancy induction and plant survival in woody plants *In*: L.V. Gusta, M.E. Wisniewski & K.K. Tanino (Eds.), *Plant Cold Hardiness. From the Laboratory to the Field* (pp. 249–261). London U.K.: CAB International.
- Kodra, E., Steinhäuser, K., & Ganguly, A. R. (2011). Persisting cold extremes under 21st-century warming scenarios. *Geophysical Research Letters*, 38(8), 1-5. doi: 10.1029/2011GL047103
- Kreyling, J., Wiesenberger, G. L. B., Thiel, D., Wohlfart, C., Huber, G., Walter, J. & Beierkuhnlein, C. (2012). Cold hardiness of *Pinus nigra* Arnold as influenced by geographic origin, warming, and extreme summer drought. *Environmental and Experimental Botany*, 78, 99–108. doi: 10.1016/j.envexpbot.2011.12.026
- Larcher, W. (2000). Temperature stress and survival ability of Mediterranean sclerophyllous plants. *Plant Biosystems*, 134(3), 279-295. doi: 10.1080/11263500012331350455
- Larcher, W. (2005). Climatic constraints drive the evolution of low temperature resistance in woody plants. *Journal of Agricultural Meteorology*, 61(4), 189–202. doi: 10.2480/agrmet.61.189



- Ledig, T., Vargas-Hernández, J. J., & Johnsen, K. H. (1998). The conservation of forest genetic resources: case histories from Canada, Mexico, and the United States. *Journal of Forestry*, 96(1), 32-41. doi:10.1093/jof/96.1.32
- McDonald, P. M., & Laacke, R. J. (1990). *Pinus radiata* D. Don Monterey Pine. In R.M. Burns & B.H. Honkala, (Eds.) *The Silvics of North America*. Volume 1 *Conifers* (pp.433–441). Washington. USDA Forest Service, Agricultural Handbook No. 654
- Mead, D. J. (2013). Sustainable management of *Pinus radiata* plantations. FAO Forestry Paper No. 170. Rome, FAO. 246 p. doi: 10.13140/2.1.5173.0885
- Millar, C. I. (1999). Evolution and biogeography of *Pinus radiata*, with a proposed revision of its Quaternary history. *New Zealand Journal of Forestry Science*, 29 (3), 335-365. Retrieved from [https://www.fs.fed.us/psw/publications/millar/captured/psw\\_1999\\_millar011.pdf](https://www.fs.fed.us/psw/publications/millar/captured/psw_1999_millar011.pdf)
- Moran, G. F., Bell, J. C., & Eldridge, K. G. (1988). The genetic structure and the conservation of the five natural populations of *Pinus radiata*. *Canadian Journal of Forest Research*, 18(5), 506-514. doi: 10.1139/x88-074
- Neuner, G. (2014). Frost resistance in alpine woody plants. *Frontiers in Plant Science*, 5, 1-13. doi: 10.3389/fpls.2014.00654
- Oberbauer, T. A. (2006) La vegetación de Isla Guadalupe. entonces y ahora. *Gaceta Ecológica*, 81, 47-58. Recuperado de <https://www.redalyc.org/pdf/539/53908104.pdf>
- Palacio, S., Milla, R., & Montserrat-Martí, G. (2005). A phenological hypothesis on the thermophilous distribution of *Pistacia lentiscus* L. *Flora*, 200(6), 527-534. doi: 10.1016/j.flora.2005.06.004
- Pearce, R. (2001). Plant freezing and damage. *Annals of Botany*, 87(4), 417–424. doi:10.1006/anbo.2000.1352
- Perry, J. P. (2009). *The Pines of México and Central America*. Portland, Oregon: Timber Press.
- Robson, T. M., Rasztovits, E., Aphalo, P.J., Alia, R., & Aranda, I. (2013). Flushing phenology and fitness of European beech (*Fagus sylvatica* L.) provenances from a trial in La Rioja, Spain, segregate according to their climate of origin. *Agricultural and Forest Meteorology*, 180, 76-85. doi: 10.1016/j.agrformet.2013.05.008
- Roden, J. S., Canny, M. J., Huang, C. X., & Ball, M. C. (2009). Frost tolerance and ice formation in *Pinus radiata* needles: ice management by the endodermis and transfusion tissues. *Functional Plant Biology*, 36(2), 180-189. doi:10.1071/fp08247
- Rogers, D. L. (2002). *In situ genetic conservation of Monterey pine (Pinus radiata D. Don): Information and recommendations*. USA: Division of Agriculture and Natural Resources, Genetic Resources Conservation Program.
- Rogers, D. L. (2004). *In situ genetic conservation of a naturally restricted and commercially widespread species, Pinus radiata*. *Forest Ecology and Management*, 197(1-3), 311-322. doi: 10.1016/j.foreco.2004.05.022

- Rogers, D. L., Matheson, A. C., Vargas-Hernández, J. J., & Guerra-Santos, J. J. (2006). Genetic conservation of insular populations of Monterey pine (*Pinus radiata* D. Don). *Biodiversity & Conservation*, 15(2), 779-798. doi: 10.1007/s10531-004-1066-4
- Rogers, D. L., Vargas-Hernández, J. J., Matheson, A. C., & Guerra S., J. J. (2005). Conserving the pines of Guadalupe and Cedros Islands, Mexico: an international collaboration. In: A. Romero & S. E. West (Eds.) *Environmental Issues in Latin America and the Caribbean* (pp. 31-54). Dordrecht, The Netherlands Springer. doi: 10.1007/1-4020-3774-0\_2
- Sáenz-Romero, C., & Tapia-Olivares, B. L. (2008). Genetic variation in frost damage and seed zone delineation within an altitudinal transect of *Pinus devoniana* (*P. michoacana*) in Mexico. *Silvae Genetica*, 57(1-6), 165-170. doi: 10.1515/sg-2008-0025
- Sakai, A., & Larcher, W. (1987). Frost survival of plants: responses and adaptation to freezing stress. *Ecological Studies* (Vol. 62). 321 p. doi:10.1007/978-3-642-71745-1
- SAS Institute. (2003). The SAS System for Windows 9.0. SAS Institute, Inc. Cary, NC, USA.
- Sogaard, G., Granhus, A., & Johnsen, O. (2009) Effect of frost nights and day and night temperature during dormancy induction on frost hardiness, tolerance to cold storage and bud burst in seedlings of Norway spruce. *Trees* 23, 1295–1307. doi: 10.1007/s00468-009-0371-7
- Thomas, F. M., & Ahlers, U. (1999). Effects of excess nitrogen on frost hardiness and freezing injury of above-ground tissue in young oaks (*Quercus petraea* and *Q. robur*). *New Phytologist*, 144(1), 73–83. doi:10.1046/j.1469-8137.1999.00501.x
- Viveros-Viveros, H., Sáenz-Romero, C., López-Upton, J., & Vargas-Hernández, J. J. (2007). Growth and frost damage variation among *Pinus pseudostrobus*, *P. montezumae* and *P. hartwegii* tested in Michoacán, México. *Forest Ecology and Management*, 253(1), 81–88. doi:10.1016/j.foreco.2007.07.005
- Viveros-Viveros, H., Sáenz-Romero, C., Vargas-Hernández, J. J., López-Upton, J., Ramírez-Valverde, G., & Santacruz-Varela, A. (2009). Altitudinal genetic variation in *Pinus hartwegii* Lindl. I: Height growth, shoot phenology, and frost damage in seedlings. *Forest Ecology and Management*, 257(3), 836-842. Doi: 10.1016/j.foreco.2008.10.021
- Walter, J., Jentsch, A., Beierkuhnlein, C., & Kreyling, J. (2013). Ecological stress memory and cross stress tolerance in plants in the face of climate extremes. *Environmental and Experimental Botany*, 94, 3–8. doi: 10.1016/j.envexpbot.2012.02.009
- Williams, C. M., Henry, H. A., & Sinclair, B. J. (2015). Cold truths: how winter drives responses of terrestrial organisms to climate change. *Biological Reviews*, 90(1), 214-235. doi: 10.1111/brv.12105

## DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES

Aunque las poblaciones de *Pinus radiata* D. Don de Isla Cedros e Isla Guadalupe están adaptadas a periodos de sequía en verano en su hábitat natural, las fluctuaciones ambientales que actualmente se presentan asociadas al cambio climático, como sequías severas o descensos drásticas de temperatura, hace que las plantas tengan que soportar con mayor frecuencia periodos más prolongados en condiciones desfavorables a lo largo de su ciclo de vida. Estas condiciones de estrés alteran los procesos fisiológicos provocando cambios en el crecimiento de la planta. En este estudio se evaluaron plántulas de las dos poblaciones naturales isleñas de *Pinus radiata* (Isla Cedros e Isla Guadalupe), bajo condiciones de déficit hídrico con el fin de determinar la respuesta al déficit hídrico, sus mecanismos de adaptación y grado de plasticidad fenotípica, y su relación con la tolerancia a las temperaturas bajas.

Los resultados del estudio muestran que las poblaciones de *Pinus radiata* de Isla Cedros e Isla Guadalupe difieren en la capacidad de respuesta al déficit hídrico. Las plantas de la población de Guadalupe presentaron mayor potencial de crecimiento en altura, diámetro y acumulación de biomasa que las de Cedros, pero también fueron más sensibles a la reducción en la humedad del suelo y al nivel de daño ocasionado por temperaturas bajas. Por lo tanto, las plantas de Isla Guadalupe fueron menos tolerantes a sequía y temperaturas bajas, pero mostraron mayor plasticidad en las características de crecimiento evaluadas al modificarse las condiciones ambientales.

Las plantas de la población de Isla Cedros mostraron mayor asignación relativa de biomasa a la parte aérea y en especial a la formación de ramas que las de Isla Guadalupe. Las condiciones de sequía ocasionaron un aumento en la relación parte aérea/raíz de las plantas de las dos poblaciones, pero el aumento fue mayor en la población de Isla Cedros, por lo que esta característica parece ser el resultado de un mecanismo adaptativo importante a las condiciones de aridez en la isla para favorecer la captación de humedad atmosférica en forma de niebla. Las plantas de Isla Cedros también presentaron una mayor tolerancia a temperaturas bajas, con menor índice de daño en las hojas primarias, lo cual se puede deber a su menor tasa absoluta y relativa de crecimiento, como un

mecanismo de adaptación a las condiciones ambientales más restrictivas que existen en esa isla.

Dentro de las poblaciones, en las subpoblaciones de Isla Cedros se observó un mayor grado de diferenciación genética en su respuesta a las condiciones de humedad del suelo que en las de Guadalupe, como resultado de un mayor gradiente de aridez y aislamiento genético entre las subpoblaciones de esa isla. Sin embargo, en cuanto a la tolerancia a temperaturas bajas las subpoblaciones mostraron un comportamiento similar en las dos poblaciones.

Las diferencias ecotípicas entre las poblaciones isleñas de *Pinus radiata* en la respuesta al déficit hídrico y a las temperaturas bajas indican que en ellas existe una diferenciación en los mecanismos adaptativos que han resultado de los procesos evolutivos en sus respectivos ambientes. Esta diferenciación adaptativa es importante desde el punto de vista de conservación y utilización de los recursos genéticos de dichas poblaciones en el contexto de cambio climático. Igualmente, dadas las diferencias de adaptación entre las poblaciones de *P. radiata* no debiera intercambiarse germoplasma entre las islas.