



**COLEGIO DE POSTGRADUADOS**  
INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

**CAMPUS MONTECILLO**

**POSTGRADO FORESTAL**

Crecimiento y estructura de la raíz en plantas  
de *Pinus pinceana* sometidas a dos  
condiciones de humedad  
del suelo

**DIANA CÓRDOBA RODRÍGUEZ**

**TESIS**

PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL  
PARA OBTENER EL GRADO DE:

**MAESTRA EN CIENCIAS**

MONTECILLO, TEXCOCO, EDO. DE MÉXICO

2010

La presente tesis titulada: **Crecimiento y estructura de la raíz en plantas de *Pinus pinceana* sometidas a dos condiciones de humedad del suelo** realizada por la alumna: **Diana Córdoba Rodríguez** bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

**MAÉSTRA EN CIENCIAS  
FORESTAL**

**CONSEJO PARTICULAR**

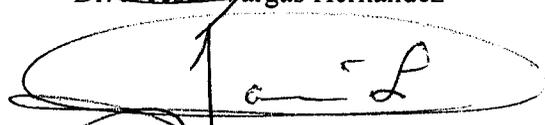
**CONSEJERO:**



---

Dr. J. Jesús Vargas Hernández

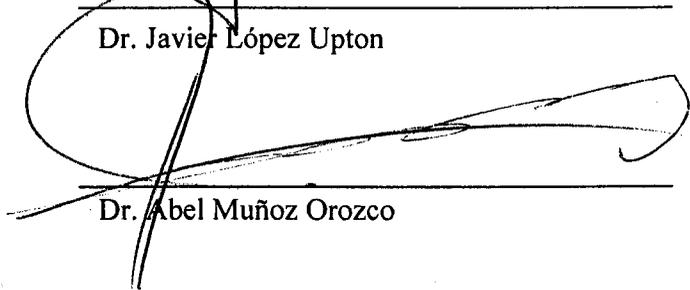
**ASESOR:**



---

Dr. Javier López Upton

**ASESOR:**



---

Dr. Abel Muñoz Orozco

Montecillo, Texcoco, Estado de México, Julio de 2010

# CRECIMIENTO Y ESTRUCTURA DE LA RAÍZ EN PLANTAS DE *Pinus pinceana* SOMETIDAS A DOS CONDICIONES DE HUMEDAD DEL SUELO

Diana Córdoba Rodríguez

Colegio de Postgraduados, 2010

*Pinus pinceana* Gordon es un pino piñonero endémico que crece en poblaciones aisladas en condiciones semiáridas, en el noreste y centro-oriente de México. Con el propósito de identificar características de la raíz asociadas a mecanismos de adaptación ante condiciones de estrés hídrico, se evaluó el crecimiento y estructura de la raíz en plantas de seis poblaciones de la especie en dos condiciones de humedad del suelo. El estudio se realizó en plantas de tres años de edad y recién germinadas manteniendo la humedad del suelo cercana a capacidad de campo ( $S_0$ ) o por debajo de 20 % de humedad aprovechable ( $S_1$ ). Se determinó que en las plantas de tres años de edad, el estrés hídrico redujo en 27 % el número de raíces principales, en 51 % la biomasa de la raíz debajo de los 15 cm de profundidad del suelo y en 30 % la relación parte aérea/raíz pero aumentó en 166 % el número de raíces laterales y en 83 % el número de raíces finas en crecimiento. Las poblaciones de la región sur del área de distribución natural de la especie fueron más afectadas por la sequía en el crecimiento de la raíz. En el caso de las plántulas recién germinadas, se determinó que la sequía afectó de manera negativa a todas las variables de crecimiento excepto la longitud de la raíz principal y la relación parte aérea/raíz. También se encontraron diferencias importantes entre las poblaciones en la longitud del tallo, el volumen y peso seco de la raíz así como del peso seco de la planta y relación parte aérea/raíz; sin embargo, no se encontró un patrón geográfico en la respuesta de las plantas, ya que la sequía afectó de manera similar a todas las poblaciones. Estos resultados indican que la asignación de biomasa y la capacidad de absorción del agua son aspectos importantes en la adaptación de *P. pinceana* a los hábitats en los que se encuentra, pero la respuesta de las plantas a la sequía depende de la etapa de crecimiento y de la edad de las plantas.

**Palabras clave:** *Pinus pinceana*, crecimiento de raíz, distribución de biomasa, estrés hídrico, relación parte aérea/raíz, sequía.

# ROOT GROWTH AND STRUCTURE IN *Pinus pinceana* SEEDLINGS SUBJECTED TO TWO SOIL MOISTURE CONDITIONS

Diana Córdoba Rodríguez  
Colegio de Postgraduados, 2010

*Pinus pinceana* Gordon is an endemic pinyon pine growing in isolated populations under semiarid conditions of northeastern and central-eastern Mexico. With the objective of identifying root traits associated with adaptive mechanisms to water stress, root growth and structure in seedlings of six *P. pinceana* populations were evaluated in two soil moisture conditions. The study was done with both three-year-old and one-month old seedlings, keeping the soil moisture close to field capacity ( $S_0$ ) or below 20 % of available water ( $S_1$ ). In three-year-old seedlings, water stress caused a reduction in root growth, 27 % in number of main roots, 51 % in root biomass below 15-cm of soil depth, and 30 % in shoot/root ratio, but increased in 166 % the number of lateral roots and in 83 % the number of growing root tips. Populations from the southern region of the species range were more affected by drought in root growth. In one-month-old seedlings, drought affected negatively all growth traits except root length and shoot/root growth. Important differences among populations in shoot length, root volume and biomass, seedling biomass, and shoot/root ratio were also found; however, no geographical trend in seedling response was found, since drought affected similarly to all populations. These results show that biomass allocation and water absorption capacity are important processes in the adaptation of *P. pinceana* to the natural habitats where it grows, but the response of seedlings to drought depends upon the growth stage and age of seedlings.

**Key words:** *Pinus pinceana*, biomass allocation, drought, root growth, shoot/root ratio, water stress.

Este trabajo de Tesis de M. C. forma parte del proyecto de investigación titulado “**Ecología, genética de poblaciones y estrategias de conservación de poblaciones naturales de *Pinus pinceana* Gordon**”, financiado por el Fondo Sectorial de Investigación Ambiental SEMARNAT-CONACyT a través del proyecto con clave 2002-C01-1429.

## **AGRADECIMIENTOS**

A Dios, a esa fuerza suprema que me permite vivir y seguir en este viaje disfrutando de cada estación de la vida.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por el apoyo económico brindado para la realización de mis estudio de maestría.

Al Colegio de Postgraduados por haberme dado la oportunidad de realizar mis estudios de maestría y adquirir los conocimientos transmitidos por su Cuerpo de Académicos.

A mi Consejo Particular integrado por los Doctores: J. Jesús Vargas Hernández, Javier López Upton y Abel Muñoz Orozco por su invaluable paciencia, apoyo, esfuerzo y especialmente por compartir sus conocimientos durante la elaboración de este documento.

Al personal del Vivero Forestal, compañeros y amigos por su apoyo en la toma de datos durante la fase experimental de esta investigación, a quienes no menciono para no omitir algún nombre sin pretenderlo.

## **DEDICATORIA**

A mis padres Roberto y Silvia por su invaluable e incondicional apoyo, porque siempre han sido mi inspiración, mi motivación, mi fuerza, mi luz...

A mis hermanos: Efraín, Gustavo e Israel, por su apoyo incomparable, su entusiasmo y su presencia en muchos momentos importantes de mi vida.

A mis abuelas: Matilde y Rosa por enseñarme que la fe, la esperanza y la tolerancia son las mejores armas ante cualquier situación de la vida.

A mi tío-abuelo Eustaquio por ser mi ejemplo viviente de la plenitud, la tolerancia, la paciencia y la sabiduría.

A mis familiares, por su apoyo en todo momento y por ser mi fuente de iluminación cuando diversas situaciones se me presentan.

A Héctor, por haber duplicado mi felicidad y porque encontrarlo en este andar por la vida fue más que una casualidad...es una bendición a mi existir.

A mis compañeros y amigos que conocí durante mi estancia en el Colegio de Postgraduados, por compartir un poco de su existir y siempre estar en los buenos y malos momentos.

## CONTENIDO

	Página
LISTA DE CUADROS.....	vi
LISTA DE FIGURAS.....	vii
INTRODUCCIÓN GENERAL.....	1
<b>CAPÍTULO I. CRECIMIENTO Y MORFOLOGÍA DE LA RAÍZ EN PLÁNTULAS DE <i>Pinus pinceana</i> DE 3 AÑOS DE EDAD SOMETIDAS A DOS CONDICIONES DE HUMEDAD.....</b>	<b>4</b>
RESUMEN.....	4
ABSTRACT.....	5
INTRODUCCIÓN.....	6
MATERIALES Y MÉTODOS.....	8
Material biológico.....	8
Establecimiento del ensayo y diseño experimental.....	9
Variables evaluadas.....	11
Análisis estadístico.....	11
RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	13
Efecto de la humedad del suelo sobre el crecimiento y estructura de la raíz.....	13
Diferencias entre las poblaciones en el crecimiento y estructura de la raíz.....	15
Interacción de poblaciones por niveles de sequía.....	17
CONCLUSIONES.....	20
<b>CAPÍTULO II. CRECIMIENTO Y ESTRUCTURA DE LA RAÍZ EN PLÁNTULAS DE <i>Pinus pinceana</i> RECIÉN GERMINADAS SOMETIDAS A DOS CONDICIONES DE HUMEDAD.....</b>	<b>21</b>
RESUMEN.....	21
ABSTRACT.....	22

<b>INTRODUCCIÓN.....</b>	<b>23</b>
<b>MATERIALES Y MÉTODOS.....</b>	<b>26</b>
<b>Material biológico.....</b>	<b>26</b>
<b>Establecimiento del ensayo y diseño experimental.....</b>	<b>26</b>
<b>VARIABLES EVALUADAS.....</b>	<b>28</b>
<b>Análisis estadístico.....</b>	<b>28</b>
<b>RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....</b>	<b>30</b>
<b>Crecimiento inicial de las plántulas de <i>Pinus pinceana</i>.....</b>	<b>30</b>
<b>Efecto de la humedad del suelo sobre las características de las plantas...</b>	<b>31</b>
<b>Diferencias entre las poblaciones en el crecimiento de las plantas.....</b>	<b>33</b>
<b>CONCLUSIONES.....</b>	<b>36</b>
<b>CAPÍTULO III. CONCLUSIONES GENERALES.....</b>	<b>37</b>
<b>LITERATURA CITADA.....</b>	<b>40</b>

## LISTA DE CUADROS

Cuadro		Pág
I.1	Localización geográfica de las poblaciones de <i>Pinus pinceana</i> Gordon incluidas en el estudio.....	9
I.2	Análisis de varianza de características de crecimiento de la raíz en las plantas de <i>Pinus pinceana</i> Gordon.....	13
I.3	Valores promedio por tratamiento ( $S_0$ y $S_1$ ) de las características de la raíz en plantas de <i>Pinus pinceana</i> Gordon en dos condiciones de humedad del suelo.....	14
I.4	Valores promedio por población de las características de la raíz en plantas de <i>Pinus pinceana</i> Gordon sometidas a dos condiciones de humedad del suelo.....	16
I.5	Valores promedio por población de las características de crecimiento de las plantas de <i>Pinus pinceana</i> Gordon en condiciones de humedad favorable ( $S_0$ ) y sequía ( $S_1$ ), en las que hubo una interacción significativa.....	18
II.1	Localización geográfica de las poblaciones de <i>Pinus pinceana</i> incluidas en el estudio.....	26
II.2	Valores promedio de las características evaluadas en las plantas de <i>Pinus pinceana</i> durante el periodo de estudio.....	30
II.3	Valores promedio por tratamiento ( $S_0$ y $S_1$ ) de la longitud del tallo y las características de raíz en plantas de <i>Pinus pinceana</i> Gordon de siete meses de edad en dos condiciones de humedad del suelo.....	32
II.4	Valores promedio por población de la longitud del tallo y las características de raíz en plantas de <i>Pinus pinceana</i> Gordon de siete meses de edad en dos condiciones de humedad del suelo.....	33

## LISTA DE FIGURAS

Figura	Pág.
I.1 Distribución natural de las seis poblaciones en estudio de <i>Pinus pinceana</i> Gordon.....	8
I.2 Dinámica del contenido de humedad del suelo en los tratamientos S <sub>0</sub> y S <sub>1</sub> aplicados a plantas de tres años de edad de <i>Pinus pinceana</i> Gordon.....	10

## INTRODUCCIÓN GENERAL

*Pinus pinceana* es un árbol pequeño, de 4-10 m de altura, que crece en poblaciones dispersas y aisladas localizadas en tres grandes regiones geográficas a lo largo de la Sierra Madre Oriental, en los estados de Hidalgo, Querétaro, San Luis Potosí, Zacatecas, Coahuila y Nuevo León (Perry, 1991; Ledig *et. al.*, 2001; Favela *et al.*, 2009). Este pino se encuentra dentro de las ocho especies de pino piñonero que son endémicas de México (Perry, 1991) y están incluidas en la lista de taxa raros y en peligro de extinción publicada en la NOM-059-ECOL-1994 por el gobierno mexicano (SEDESOL, 1994).

Dentro de cada región, las poblaciones de *P. pinceana* están aisladas unas de otras por barreras geográficas, lo que dificulta el intercambio genético entre ellas. Por lo anterior, es posible que las poblaciones de esta especie hayan evolucionado desarrollando mecanismos de adaptación ante estos factores de estrés. Además, el aislamiento genético existente entre ellas favorece la diferenciación de las poblaciones. Por lo tanto, es probable que existan diferencias notorias inter e intra poblacionales en la capacidad de adaptación a condiciones ambientales específicas. De hecho, existen estudios sobre *P. pinceana* donde se muestra que la especie posee una amplia plasticidad fenotípica en el crecimiento de la raíz (Córdoba *et al.*, 2008) y que existen diferencias en el crecimiento de las plantas asociadas al origen geográfico de las poblaciones (Ramírez-Herrera, 2007; Martiñón, 2009). Sin embargo, aún no se tiene clara la respuesta de la especie a condiciones de sequía, especialmente en lo que se refiere a mecanismos de adaptación relacionados con el crecimiento y morfología de la raíz.

Como la raíz es una parte esencial en los procesos de acopio y obtención de recursos por parte de la planta, cualquier cambio o modificación en su estructura va a afectar no solo la capacidad de anclaje y fijación de los árboles, sino también las funciones vitales de absorción y transporte del agua y la mayoría de los elementos minerales esenciales (Pritchett, 1991). La forma y estructura del sistema radical en árboles es controlado en gran medida por las características genéticas de las especies e individuos (Spurr y Barnes, 1980). Sin embargo, las condiciones del sitio influyen marcadamente en la forma y patrones de desarrollo de las raíces (Fisher y Binkley, 2000). La deficiencia de agua, por ejemplo, afecta todos los procesos relacionados con el crecimiento y desarrollo (desde la germinación de la semilla), modificando

la anatomía, morfología, fenología, fisiología y bioquímica de los tejidos vegetales (Kramer y Kozlowski, 1979); los tejidos y órganos más afectados son aquellos relacionados con la absorción y uso del agua (Nilsen y Orcutt, 1996), como la raíz.

Algunos elementos y características morfológicas de la raíz son relevantes ante ciertas situaciones ambientales; por ejemplo, las raíces finas son esenciales en la absorción de agua y nutrimentos (Smith y Read, 1997). Se sabe que su distribución horizontal y vertical en el suelo es un aspecto fundamental, pues mientras la distribución vertical está asociada principalmente con la búsqueda de nutrimentos, la distribución horizontal está relacionada con la búsqueda de humedad (Jackson *et al.*, 1990; Parker y Dear, 1996). Sin embargo, se sabe también que las condiciones edáficas no son homogéneas y que incluso, dado la presencia de parches de nutrimentos y humedad en el suelo, las raíces pueden tener diversas distribuciones espaciales y temporales que hacen cambiar la dinámica en la toma de nutrimentos (Baldwin *et al.*, 1972; Nye y Tinker, 1977; Bengough *et al.*, 2000).

En algunas especies es común encontrar diversas proporcionalidades en la asignación de recursos al modificar la estructura y morfología del sistema radical en función de las necesidades que enfrentan las plantas en el sitio. Por ejemplo, en *P. pinaster* Aiton, Achat *et al.* (2008) observaron que las plantas de este árbol tienden a modificar la densidad de raíces finas en sitios con diferentes restricciones ambientales, especialmente en las primeras capas del suelo, las cuales están más expuestas a la erosión y la falta de agua.

Las modificaciones al sistema radical, en respuesta a condiciones de sequía, son de gran importancia para la adaptación de la planta al ambiente que la rodea (García-Figueroa y Vargas-Hernández, 2000). En algunas especies forestales ya se tienen bien definidos algunos aspectos referentes a la morfología de su raíz; sin embargo, en el caso de *P. pinceana* solo se conoce que existe una mayor asignación de recursos a esta parte de la planta bajo condiciones de estrés hídrico, pero no se conocen otros aspectos de la morfología y estructura del sistema radical ante estas condiciones.

El estudio del comportamiento de las plantas bajo condiciones precarias de humedad, especialmente en lo que se refiere a las características de crecimiento de la raíz es clave para asegurar el éxito en los planes de restauración y conservación de áreas geográficas importantes. Estudios como el realizado por Ramírez-Herrera (2007) muestran lo complejo que resulta *P. pinceana* por la variabilidad genética que presenta y con ello la importancia de la conservación y uso de sus recursos genéticos. La especie tiene un amplio potencial para utilizarse en programas de rehabilitación y recuperación de terrenos degradados en zonas semiáridas, similares a las de su hábitat natural. Es una especie valiosa y su estudio ecofisiológico es de relevancia pues podrían surgir propuestas para programas de conservación a largo plazo.

Esta situación señala la importancia y el interés en desarrollar este trabajo, dividido en dos capítulos. En el primero se analiza el efecto del estrés hídrico sobre las características de crecimiento de la raíz en plantas de tres años de edad en diferentes poblaciones de *P. pinceana*, con el propósito de identificar el efecto que tiene la humedad sobre la estructura del sistema radical y las posibles diferencias adaptativas en el comportamiento de las plantas. En el segundo capítulo se evalúa el efecto de la humedad sobre las características de crecimiento aéreo y la morfología de la raíz en plantas recién germinadas de las mismas poblaciones estudiadas en el primer capítulo, con el propósito de identificar el efecto de la humedad sobre la estructura de la raíz en las etapas iniciales de crecimiento de las plántulas y comparar su desarrollo con respecto a plantas de mayor edad producidas en vivero. El primer capítulo proporcionará información útil para simular las condiciones que enfrentan plantas de *P. pinceana* producidas en contenedores en vivero al momento de establecerse en campo en programas de reforestación o restauración ecológica de los ecosistemas en donde existe la especie de manera natural; el segundo capítulo considera una situación similar al proceso de repoblación natural de la especie, al utilizar plántulas recién germinadas para determinar su comportamiento y crecimiento inicial ante condiciones de estrés hídrico.

# CAPÍTULO I. CRECIMIENTO Y MORFOLOGÍA DE LA RAÍZ EN PLÁNTULAS DE *PINUS PINCEANA* DE 3 AÑOS DE EDAD SOMETIDAS A DOS CONDICIONES DE HUMEDAD

## RESUMEN

*Pinus pinceana* Gordon es un pino piñonero endémico de México que crece en condiciones semiáridas, en poblaciones aisladas a lo largo de la Sierra Madre Oriental, con posibilidades de adaptación a sitios con baja disponibilidad de agua. Con el propósito de identificar características de la raíz asociadas a mecanismos de adaptación ante condiciones de estrés hídrico, se evaluó el crecimiento y morfología de la raíz en plantas de seis poblaciones de la especie en dos condiciones de humedad del suelo. El estudio se realizó en plantas de tres años de edad en condiciones de invernadero, manteniendo la humedad del suelo cercana a capacidad de campo ( $S_0$ ) o por debajo de 20 % de humedad aprovechable ( $S_1$ ) durante un periodo de 160 días. La restricción del riego redujo en 27% el número de raíces principales, en 51 % la biomasa de la raíz debajo de los 15 cm de profundidad del suelo, y en 30 % la relación parte aérea/raíz, pero aumentó en 166 % el número de raíces laterales y en 83 % el número de raíces finas en crecimiento. Las poblaciones de la región sur del área de distribución natural de la especie fueron más afectadas por la sequía en el crecimiento de la raíz. Esto sugiere que las diferentes condiciones ambientales a las que está sujeto este pino en su hábitat natural han dado pauta a diferentes estrategias en el crecimiento y estructura de la raíz para tolerar los efectos de eventos adversos como la sequía. Esta diferenciación permite iniciar trabajos de selección para identificar las poblaciones que pueden tener mayor capacidad de adaptación a condiciones de estrés hídrico, con fines de restauración ecológica y conservación de la especie.

**Palabras clave:** *Pinus pinceana*, sequía, crecimiento de raíz, adaptación, estrés hídrico, distribución de biomasa.

## ABSTRACT

*Pinus pinceana* Gordon is a pinyon pine endemic of Mexico that grows in semiarid conditions, in isolated populations along the Sierra Madre Oriental, with potential for adaptation to dry sites. With the purpose of identifying root traits associated with adaptive mechanisms to water stress conditions, the growth and morphology of roots in seedlings of six populations of the species were evaluated under two conditions of soil moisture. The study was done under greenhouse conditions, using three-year-old seedlings and keeping the soil moisture close to field capacity ( $S_0$ ) or below 20 % of available water ( $S_1$ ) for a period of 160 days. Water restriction reduced in 27 % the number of main roots, in 51 % the root biomass below 15-cm of soil depth, and in 30 % the shoot/root ratio, but increased in 166 % the number of lateral roots and in 83 % the number of growing root tips. Populations from the southern region of the species range were more affected by drought in root growth. The analysis of these result suggests that the different environmental conditions to which the pine is exposed in its natural habitat have molded different strategies in root growth and structure to tolerate the adverse effects of factors such as drought. This geographic differentiation allows identifying and selecting those populations having more adaptation potential to water stress conditions, to be used for ecological restoration and conservation purposes.

**Key words:** *Pinus pinceana*, drought, root growth, adaptation, water stress, biomass allocation.

## INTRODUCCIÓN

*Pinus pinceana* Gordon es un pino piñonero endémico de México que crece en poblaciones dispersas y aisladas, localizadas en dos grandes regiones a lo largo de la Sierra Madre Oriental, en los Estados de Hidalgo, Querétaro, San Luis Potosí, Zacatecas, Coahuila y Nuevo León (Perry, 1991; Ledig *et al.*, 2001; Favela *et al.*, 2009). Estas regiones están separadas por montañas y grandes extensiones de zonas áridas; dentro de cada región, las poblaciones de *Pinus pinceana* están aisladas unas de otras por barreras geográficas, lo que dificulta el intercambio genético entre ellas. Un estudio reciente (Ramírez-Herrera, 2007) muestra que existe un alto grado de diferenciación genética entre las poblaciones de la especie en diferentes características, debido tanto a los efectos de la deriva genética como a la selección natural, dadas las condiciones limitantes del ambiente que habita.

El agua es un elemento universal que juega un papel fundamental en la distribución natural de las especies forestales, en la diversidad de éstas dentro de determinados biomas, en su productividad y en sus características morfológicas y fisiológicas (Kubiske y Abrams, 1992). La disponibilidad de agua tiene influencia importante en el crecimiento y desarrollo de las especies forestales, principalmente a edades tempranas (Vargas y Muñoz, 1991; Steudle y Frensch, 1996; Turner, 1997). Eventos periódicos de sequía ocasionan estrés hídrico dentro de las plantas, afectando el crecimiento, la anatomía, la morfología, la fisiología y la bioquímica de los tejidos vegetales (Kramer y Kozlowski, 1979). En edades tempranas estas limitaciones repercuten en el desarrollo posterior de las plantas; en el caso de especies forestales, en muchas ocasiones no se logra el establecimiento de las plántulas en el terreno, lo que ocasiona una elevada mortalidad en el sitio (Baquedano y Castillo, 2007). Debido a lo anterior, es lógico esperar que la sequía sea un factor importante de diferenciación entre las poblaciones en características de valor adaptativo en condiciones de aridez.

Una característica importante para el éxito en el establecimiento y supervivencia de las plántulas es el crecimiento y desarrollo de la raíz, pues de ésta depende en gran medida la absorción de agua y nutrimentos esenciales para diversos procesos fisiológicos. Las modificaciones al sistema radical, en respuesta a condiciones de sequía, son de gran

importancia para la adaptación de la planta al ambiente que la rodea (García-Figueroa y Vargas-Hernández, 2000). La sensibilidad del crecimiento y estructura del sistema radical varía enormemente entre especies forestales; sin embargo, en diferentes estudios se ha encontrado que hay grandes diferencias entre poblaciones en la asignación de recursos y crecimiento de la raíz en respuesta a limitaciones en la disponibilidad de agua. En *Eucalyptus globulus* Labill., por ejemplo, Wang *et al.* (1988) y Costa e Silva *et al.* (2004) encontraron una amplia variación entre procedencias, e incluso clones, en cuanto a la velocidad de crecimiento de la raíz y la relación parte aérea/raíz.

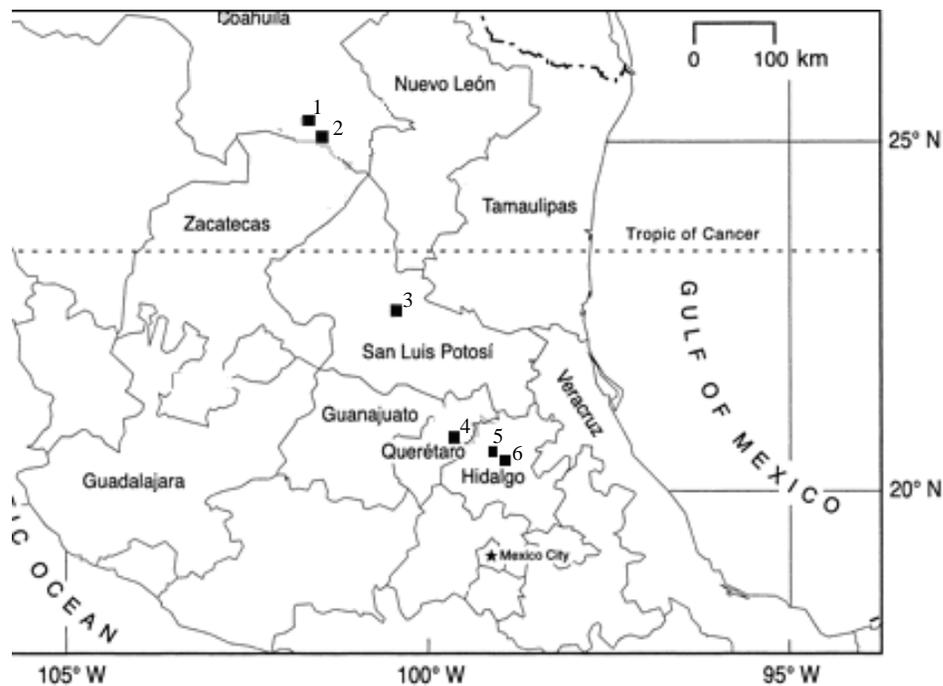
En algunas especies es común encontrar variación en la asignación de recursos y en la estructura y morfología del sistema radical en función de las necesidades que enfrentan las plantas en el sitio. En *Pinus pinaster* Aiton, Achat *et al.* (2008) observaron que las plantas de este árbol tienden a modificar la densidad de raíces finas en sitios con diferentes restricciones ambientales, especialmente en las primeras capas del suelo, las cuales están más expuestas a la erosión y la falta de agua.

El estudio del comportamiento de las plantas bajo condiciones precarias de humedad, particularmente en especies forestales, ha sido clave en planes de restauración y conservación de áreas geográficas importantes. *Pinus piniceana* es una especie que tiene un amplio potencial para utilizarse en programas de rehabilitación y recuperación de terrenos degradados en zonas semiáridas, similares a las de su hábitat natural. En un estudio previo, Córdoba *et al.* (2008) observaron una fuerte capacidad plástica en el crecimiento de la raíz de *P. piniceana* en dos tipos de suelo, aunque las poblaciones del norte de México tendieron a asignar más recursos a la raíz. Sin embargo, no existe información acerca de la dinámica del crecimiento y estructura del sistema radical en diferentes poblaciones de la especie bajo condiciones precarias de humedad. Por ello, el objetivo primordial de este primer capítulo, fue evaluar el crecimiento y morfología de la raíz en plantas de seis poblaciones de *P. piniceana* en dos condiciones de humedad del suelo, con el propósito de identificar el efecto que tiene la humedad sobre la estructura del sistema radical y las posibles diferencias adaptativas en el comportamiento de las plantas.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Material biológico

Se seleccionaron seis poblaciones de *Pinus pincea* que representan la distribución geográfica de la especie (Figura I.1); los datos precisos de localización de las seis poblaciones se presentan en el Cuadro I.1. De cada una de estas poblaciones se seleccionaron 24 plantas de tres años de edad, establecidas desde su germinación en el vivero del Postgrado Forestal del Colegio de Postgraduados (19° 27' 38" N y 98° 24' 54" O, con una altitud de 2, 250 m); previo al experimento, las plantas crecieron en condiciones de invernadero, en contenedores de plástico de 15 cm de largo y 5 cm de diámetro (350 cm<sup>3</sup>) con un sustrato formado por la mezcla de agrolita (25%), corteza de pino (25%) y suelo agrícola arenoso (50%). Al inicio del ensayo, las plantas tenían en promedio una longitud del tallo de 33 cm y un diámetro en la base del tallo de 9 mm; ya presentaban hojas secundarias y en algunos casos tenían más de tres ramas laterales.



**Figura I.1.** Distribución natural de las seis poblaciones en estudio de *Pinus pincea* Gordon.

**Cuadro I.1.** Localización geográfica de las poblaciones de *Pinus pinceana* Gordon incluidas en el estudio.

No.	Población y Estado	Coordenadas		Altitud (msnm)
		Latitud (N)	Longitud (O)	
1	El Cinco, Coahuila	25° 10' 41''	101° 41' 16''	2250
2	Santa Elena, Coahuila	25° 01' 38''	101° 24' 29''	2077
3	Matehualilla, San Luis Potosí	22° 42' 32''	100° 28' 05''	2020
4	Maguey Verde, Querétaro	21° 05' 25''	099° 42' 00''	2176
5	El Arenalito, Hidalgo	20° 39' 27''	099° 02' 58''	1880
6	San Cristóbal, Hidalgo	20° 37' 53''	098° 58' 31''	1915

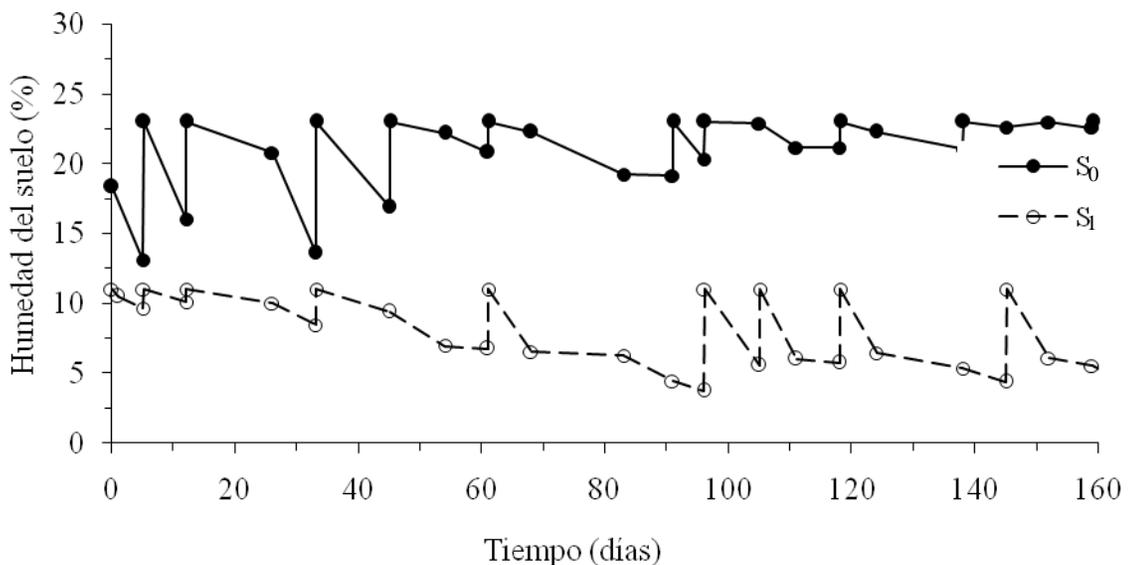
### **Establecimiento del ensayo y diseño experimental**

Las plantas seleccionadas se trasplantaron a tubos de PVC de 10 cm de diámetro y 100 cm de alto, los cuales se llenaron previamente con una mezcla 2:1 de suelo agrícola, procedente de los campos experimentales del Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo, y tezontle con un tamaño de entre 1 y 5 mm. Esta mezcla generó un sustrato con una textura de migajón-arcillo-limoso (determinada con el método de Bouyoucos), 36 % de porosidad (mediante la técnica de la cubeta), 1.68 % de materia orgánica (método de Walkli y Black) y una curva de retención de humedad (método de la olla y membrana) con 21 % de humedad a capacidad de campo y 9 % de humedad a una tensión de -1.5 Mp. Estas determinaciones se realizaron en el laboratorio de Física de Suelos del Colegio de Postgraduados.

El sustrato se humedeció a condiciones de capacidad de campo al momento de colocar la planta en el tubo de PVC con el propósito de asegurar su establecimiento. Posteriormente, las plantas se separaron en dos grupos; en uno de ellos la humedad del suelo se mantuvo cercana a capacidad de campo ( $S_0$ ), agregando el agua necesaria en el momento en que se registraba un contenido de humedad cercano al 50 % de la humedad aprovechable. En el otro grupo de plantas ( $S_1$ ), se permitió el descenso del contenido de humedad por debajo del 20% de humedad aprovechable (11.6 % de contenido de humedad), agregando agua al sustrato para alcanzar este nivel en el momento en que se registraba un contenido de humedad del 9 %

(Figura I.2). Se utilizó un arreglo factorial en parcelas divididas bajo el diseño de bloques al azar con cuatro repeticiones. En las parcelas grandes se establecieron los tratamientos de humedad del suelo. En las parcelas pequeñas se asignaron las poblaciones, con tres plantas por unidad experimental.

Para determinar el momento oportuno del riego en cada uno de los envases, de acuerdo a los tratamientos predefinidos, el contenido de humedad del suelo se monitoreó semanalmente con ayuda del TDR (Time Domain Reflectometry) en tres puntos a lo largo del tubo (30, 60 y 90 cm a partir de la parte superior). Los tubos fueron perforados previamente (5 mm de diámetro) para permitir la entrada de las varillas metálicas del TDR en forma lateral. Al momento de medir la humedad del suelo, se calibró el aparato 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. En el momento en que el contenido de humedad alcanzó el nivel inferior deseado en cada tratamiento, con una jeringa se aplicó el agua necesaria en cada nivel del tubo para alcanzar el contenido de humedad pre-establecido.



**Figura I.2.** Dinámica del contenido de humedad del suelo en los tratamientos S<sub>0</sub> y S<sub>1</sub> aplicados a plantas de tres años de edad de *Pinus pinceana* Gordon.

## **Variables evaluadas**

Los tratamientos de humedad iniciaron 12 semanas después del trasplante a los tubos de PVC. Cada dos meses, a partir del inicio de los tratamientos de humedad, se realizó un análisis destructivo de las plantas, extrayendo en cada ocasión una planta tomada al azar de cada unidad experimental. Para facilitar la extracción y asegurar la obtención del sistema radical intacto, el tubo se cortó en dos secciones longitudinales y el sustrato se lavó cuidadosamente para evitar romper alguna de las raíces principales. Se separó la parte radical y la parte aérea de las plantas para determinar el número de raíces principales, la longitud promedio de estas raíces (cm), el número de raíces en crecimiento (raíces con puntas blancas), el número de raíces laterales primarias y el volumen del sistema radical después de los primeros 15 cm de profundidad así como de toda la raíz (volumen total). El volumen de la raíz se determinó con base en el principio de Arquímedes, con ayuda de una balanza de precisión y un vaso de precipitados con agua. Al sumergir las raíces en el agua, sin tocar las paredes del vaso, se registra un aumento de peso en el sistema (medido en g) que es equivalente al volumen de la raíz en cm<sup>3</sup>.

Después de las determinaciones en fresco, las muestras se secaron en un horno (Marca Terlab) a 60° C durante 72 h para obtener el peso seco de cada sección en una balanza analítica (Ohaus Navigator). En el caso de la raíz, ésta fue dividida en dos secciones, de tal forma que se registró el peso de los primeros 15 cm y del resto de la raíz. Con estos datos se obtuvo, además, la biomasa total de la raíz y la relación parte aérea/raíz.

## **Análisis estadístico**

El análisis de varianza de los datos se realizó con el paquete estadístico SAS (1987), utilizando el modelo estadístico de medidas repetidas (Moser *et al.*, 1990), de acuerdo al diseño experimental utilizado:

$$Y_{ijkl} = \mu + B_i + T_j + BT_{ij} + P_k + TP_{jk} + \alpha_{ijk} + F_l + TF_{jl} + PF_{kl} + TPF_{jkl} + \epsilon_{ijkl}$$

Donde  $\mu + B_i + T_j + BT_{ij} + P_k + TP_{jk} + \alpha_{ijk}$  representan los efectos entre sujetos (unidades experimentales), asociados a los factores bloques (B), tratamientos de humedad (T), poblaciones (P) y sus interacciones, y  $F_l + TF_{jl} + PF_{kl} + TPF_{jkl} + \epsilon_{ijkl}$  representan los efectos

dentro de sujetos, asociados a la fecha de muestreo (F) y a sus interacciones con los otros factores.

Para el análisis estadístico las variables discretas fueron transformadas con la función raíz cuadrada. También se calcularon los valores promedio por tratamiento y población en cada fecha de muestreo y en los casos donde se encontraron efectos significativos se realizó una comparación de medias con la prueba de Tukey ( $P=0.05$ ).

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### Efecto de la humedad del suelo sobre el crecimiento y estructura de la raíz

Se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos de humedad del suelo en el número de raíces principales, laterales y en crecimiento, así como en el peso seco de la raíz después de los primeros 15 cm de profundidad y la relación parte aérea/raíz (Cuadro I.2).

**Cuadro I.2.** Análisis de varianza de características de crecimiento de la raíz en las plantas de *Pinus pinceana* Gordon.

Fuente de variación	gl	rp	lr	rc	rl	vrn	vtr	psr <sub>0</sub>	psr <sub>n</sub>	pstr	rpar
Sequía (S)	1	*	ns	*	**	ns	ns	ns	*	ns	**
Población (P)	5	*	ns	ns	ns	*	*	ns	ns	ns	ns
S*P	5	ns	*	ns	ns	*	*	*	ns	*	ns
Fecha (F)	2	**	**	**	**	**	**	*	**	**	**
F*S	2	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	**	*	ns
F*P	10	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
F*S*P	10	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

gl= grados de libertad; rp= raíces principales; lr=longitud de raíz; rc=raíces en crecimiento; rl= raíces laterales; vrn=volumen de raíz abajo de los 15 cm de profundidad; vtr=volumen total de la raíz; psr<sub>0</sub>=peso seco de la raíz arriba de 15 cm de profundidad; psr<sub>n</sub>=peso seco de la raíz abajo de los 15 cm de profundidad; pstr=peso seco total de la raíz; rpar=relación parte aérea/raíz.

\* y \*\* diferencias significativas con  $P \leq 0.05$  y  $P \leq 0.01$ , respectivamente; ns, no significativo con  $P \geq 0.05$ .

Aunque la sequía no afectó de manera significativa el volumen y la biomasa total de la raíz, sí ocasionó un cambio importante en la asignación y uso de los recursos para el crecimiento del sistema radical, al modificar su estructura y la relación parte aérea/raíz (Cuadro I.3). En condiciones de humedad restringida ( $S_1$ ) se redujo en 27% el número de raíces principales y en 51 % el peso seco de la raíz debajo de los 15 cm de profundidad del suelo, pero se aumentó en 166 % el número de raíces laterales y en 83 % el número de raíces finas en crecimiento. Además, la sequía ocasionó una reducción de 12% en la relación parte aérea/raíz (Cuadro I.3).

**Cuadro I.3.** Valores promedio por tratamiento ( $S_0$  y  $S_1$ ) de las características de la raíz en plantas de *Pinus pinceana* Gordon en dos condiciones de humedad del suelo.

<b>Trat.</b>	<b>rp</b> <b>(n)</b>	<b>lr</b> <b>(cm)</b>	<b>rc</b> <b>(n)</b>	<b>rl</b> <b>(n)</b>	<b>vrn</b> <b>(cm<sup>3</sup>)</b>	<b>vtr</b> <b>(cm<sup>3</sup>)</b>	<b>psr<sub>0</sub></b> <b>(g)</b>	<b>psr<sub>n</sub></b> <b>(g)</b>	<b>pstr</b> <b>(g)</b>	<b>rpar</b>
$S_0$	5.4a	70.0a	19.6b	3.1b	14.6a	24.2a	6.2a	4.2a	10.4 <sup>a</sup>	1.38a
$S_1$	3.9b	67.6a	35.9a	8.4a	16.1a	25.5a	4.4a	2.0b	6.5 <sup>a</sup>	1.22b

rp= raíces principales; lr=longitud de raíz; rc=raíces en crecimiento; rl= raíces laterales; vrn=volumen de raíz abajo de los 15 cm de profundidad; vtr=volumen total de la raíz; psr<sub>0</sub>=peso seco de la raíz arriba de 15 cm de profundidad; psr<sub>n</sub>=peso seco de la raíz abajo de los 15 cm de profundidad; pstr=peso seco total de la raíz; rpar=relación parte aérea/raíz.

<sup>§</sup>Valores promedio en una misma columna seguidos por una misma letra no son estadísticamente diferentes en condiciones de Sequía ( $P \geq 0.05$ ).

Diferentes autores han señalado que cuando existen factores limitantes, por ejemplo, escasa humedad, las plantas manifiestan diferentes mecanismos para tratar de amortiguar los efectos del factor limitante y, en general, tienden a reducir la acumulación de biomasa y la relación parte aérea/raíz, asignando mayor cantidad de recursos hacia esta última (Hasse y Rose, 1994; Doi *et al.*, 2008). Esta situación es particularmente común cuando las plantas enfrentan estrés hídrico, como se ha demostrado en diferentes especies (Hasse y Rose, 1993; Martínez-Trinidad *et al.*, 2002; Baquedano y Castillo, 2007). En un estudio con *Eucalyptus globulus*, Costa e Silva *et al.* (2004) confirmaron que en condiciones de sequía se ocasiona una reducción significativa de la relación parte aérea/raíz; estos autores interpretan esta respuesta como un mecanismo para mantener un mejor balance entre la capacidad de absorción de agua y la demanda transpiratoria del follaje.

Otro aspecto importante en la respuesta a la sequía es la modificación de la estructura y distribución de la raíz en el suelo (número de raíces laterales, cantidad de raíces en crecimiento, longitud de raíz, etc.); debido a la limitación de recursos disponibles las plantas deben canalizar sus recursos hacia las características que les permitan una mayor eficiencia en su funcionamiento. En el caso de *P. pinceana* no se modificó la longitud de las raíces principales, pero se observó un incremento tanto en el número de raíces laterales como en las

raíces en crecimiento. En *Fraxinus ornus* L., en cambio, se observó que bajo condiciones de sequía aumentó la longitud total de raíz y el número de raíces en crecimiento, a pesar de que se redujo el número de raíces laterales, mientras que en *Quercus pubescens* Willd. se redujo tanto la longitud de raíz como el número de raíces laterales y en crecimiento (Chiatante *et al.*, 2006). En estudios con *Tectona grandis* Linn. F. (Singh y Srivastava, 1985) y *E. globulus* (Kätterer *et al.*, 1995) también se encontró que después de un período de sequía se incrementó la cantidad de raíces, lo cual podría sugerir que este evento estimula la formación de raíces de acuerdo al estatus de humedad presente en el suelo.

La reducción en el número de raíces principales y el aumento en el número de raíces laterales y en crecimiento ante las condiciones restrictivas de humedad muestran un mecanismo de las plantas de *P. pinceana* para aumentar la capacidad de exploración del suelo y extraer la poca humedad disponible, sin que represente un uso excesivo de recursos. Dado que es común que exista una variabilidad espacial y temporal en la distribución de agua y minerales en el perfil del suelo, muchas especies vegetales muestran plasticidad morfológica en el sistema radical para concentrar las raíces finas (de absorción) en las zonas con mayor disponibilidad de recursos, para hacer un uso más eficiente de su energía (Jackson *et al.*, 1990). Keyes y Grier (1981), por ejemplo, encontraron que en sitios de menor productividad los árboles de *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco producen una mayor cantidad de raíces finas, pero con una menor longevidad, como un mecanismo para aumentar la capacidad de exploración y extracción de nutrimentos.

### **Diferencias entre las poblaciones en el crecimiento y estructura de la raíz**

A nivel de poblaciones solo se encontraron diferencias significativas en el número de raíces principales, así como en el volumen total de raíz y por debajo de los 15 cm de profundidad del suelo (Cuadro I.2). Las poblaciones del norte del país presentaron un mayor número de raíces principales (5.1), así como un mayor volumen total de raíz y por debajo de los 15 cm de profundidad del suelo (en promedio 26.4 y 16.0 cm<sup>3</sup>) (Cuadro I.4).

**Cuadro I.4.** Valores promedio por población de las características de la raíz en plantas de *Pinus pinceana* Gordon sometidas a dos condiciones de humedad del suelo.

<b>Población</b>	<b>rp</b>	<b>lr</b>	<b>rc</b>	<b>rl</b>	<b>vrn</b>	<b>vtr</b>	<b>psr<sub>0</sub></b>	<b>psr<sub>n</sub></b>	<b>pstr</b>	<b>rpar</b>
	<b>(n)</b>	<b>(cm)</b>	<b>(n)</b>	<b>(n)</b>	<b>(cm<sup>3</sup>)</b>	<b>(cm<sup>3</sup>)</b>	<b>(g)</b>	<b>(g)</b>	<b>(g)</b>	
El Cinco	5.2ab	65.4a	32.9a	4.6a	16.5ab	22.7ab	4.6a	3.1a	7.8a	1.21a
Santa Elena	4.5ab	68.4a	50.0a	6.6a	17.6ab	30.5a	5.6a	3.3a	9.0a	1.21a
Matehualilla	5.4a	68.6a	21.4a	4.5a	13.7b	25.9ab	4.8a	2.6a	7.5a	1.68a
Maguey Verde	4.5ab	70.4a	24.9a	6.6a	13.9ab	20.8b	5.8a	3.2a	9.1a	1.24a
El Arenalito	4.9ab	67.6a	20.0a	4.5a	12.2b	26.0ab	5.4a	3.1a	8.7a	1.35a
San Cristóbal	3.4b	72.1a	18.6a	5.9a	18.2a	23.4ab	5.2a	2.5a	7.8a	1.38a

rp= raíces principales; lr=longitud de raíz; rc=raíces en crecimiento; rl= raíces laterales; vrn=volumen de raíz abajo de los 15 cm de profundidad; vtr=volumen total de la raíz; psr<sub>0</sub>=peso seco de la raíz arriba de 15 cm de profundidad; psr<sub>n</sub>=peso seco de la raíz abajo de los 15 cm de profundidad; pstr=peso seco total de la raíz; rpar=relación parte aérea/raíz. §Valores promedio en una misma columna seguidos por una misma letra no son estadísticamente diferentes ( $P \geq 0.05$ ).

El desarrollo de un mayor número de raíces es una estrategia de gran importancia para las plantas, principalmente cuando se encuentran bajo un ambiente limitante. Se ha observado en numerosas especies que el desarrollo de raíces principales o primarias, además de brindarles un mayor anclaje, les amplía la capacidad de exploración y extracción de recursos del suelo (Baquedano y Castillo, 2007; Kajimoto *et al.*, 2007). Las raíces principales o pivotantes que se desarrollan hacia horizontes más profundos del suelo son una característica de especies que se encuentran en lugares donde los recursos son limitados (Fitter *et al.*, 1991) y *P. pinceana* presenta esa característica, especialmente en las poblaciones de la región norte. En otras especies forestales se ha observado que las poblaciones de zonas xéricas presentan una mayor capacidad de adaptación a condiciones limitantes de humedad, aunque no necesariamente en características de la raíz; por ejemplo, en *Quercus rubra* L. se observó que las poblaciones de lugares secos tuvieron mayor eficiencia en el uso de agua y fueron más tolerantes a la sequía que las de zonas méxicas (Kubiske y Abrams, 1992).

El volumen de la raíz es una característica que se ha correlacionada en forma positiva con la supervivencia y crecimiento de las plantas en el terreno de plantación (Rose *et al.*, 1991); ante condiciones de sequía, el volumen es un aspecto clave en cuanto a la exploración del suelo. Plantas con mayor volumen de raíz son capaces de superar más fácilmente el “shock” de trasplante, presentan un mayor potencial de crecimiento radical y una mayor capacidad de absorción de agua y nutrimentos. Hasse y Rose (1994) encontraron que en *P. menziesii* las plantas que desarrollaron un mayor volumen bajo condiciones de estrés hídrico exhibieron mayores concentraciones de nutrimentos en las hojas así como un mayor crecimiento de la planta. En un estudio realizado en plantaciones de la misma especie (Alzugaray *et al.*, 2004) se observó que el volumen de raíz es un buen predictor del comportamiento de las plantas en el terreno, pues las plantas con un mayor volumen tuvieron un mejor desempeño ante condiciones de estrés.

### **Interacción de poblaciones por niveles de sequía**

Las poblaciones de *P. pinceana* no respondieron de manera similar a las condiciones de sequía en la asignación de recursos a la raíz, especialmente en lo que se refiere a la longitud de la raíz y a la biomasa y volumen del sistema radical, en donde se encontró una interacción significativa entre el nivel de humedad del suelo y las poblaciones (Cuadro I.2). En general, las poblaciones del norte, El Cinco, Santa Elena y Matehualilla, presentaron una mayor asignación de recursos a la raíz en condiciones de sequía, lo cual se reflejó en una mayor longitud de las raíces primarias y en un mayor volumen del sistema radical (Cuadro I.5). En cambio, las poblaciones de la región sur fueron las más afectadas por la sequía en estas características de la raíz.

**Cuadro I.5.** Valores promedio por población de las características de crecimiento de las plantas de *Pinus pinceana* Gordon en condiciones de humedad favorable ( $S_0$ ) y sequía ( $S_1$ ), en las que hubo una interacción significativa.

Población	lr (cm)		vrn (cm <sup>3</sup> )		vtr (cm <sup>3</sup> )		psr <sub>0</sub> (g)		pstr (g)	
	S <sub>0</sub>	S <sub>1</sub>	S <sub>0</sub>	S <sub>1</sub>	S <sub>0</sub>	S <sub>1</sub>	S <sub>0</sub>	S <sub>1</sub>	S <sub>0</sub>	S <sub>1</sub>
El Cinco	56.8	74.6	14.1	19.2	16.9	29.4	4.7	4.4	7.3	7.2
Santa Elena	64.1	72.8	16.0	19.3	27.0	34.2	7.0	4.4	11.6	6.7
Matehualilla	64.7	72.7	10.9	16.9	28.5	23.5	4.9	4.7	8.2	6.9
Maguey Verde	79.7	61.7	15.3	12.7	23.1	18.7	5.6	5.9	10.1	8.2
El Arenalito	75.5	60.1	16.6	8.5	28.1	24.0	8.2	3.3	13.9	4.7
San Cristóbal	80.1	64.5	14.9	21.7	22.7	24.1	6.8	3.8	10.5	5.4

lr=longitud de raíz; vrn=volumen de raíz abajo de los 15 cm de profundidad; vtr=volumen total de la raíz; psr<sub>0</sub>=peso seco de la raíz arriba de 15 cm de profundidad; pstr=peso seco total de la raíz.

La sequía es un factor que puede limitar de manera significativa a las plantas; sin embargo, la magnitud del daño puede variar, ya que las plantas manifiestan diversas estrategias para contrarrestar los efectos de este evento; un ejemplo de ello es la longitud y el volumen de raíz en *P. pinceana*, ya que aunque a nivel de la especie no se observa un efecto estadísticamente significativo de la sequía, la respuesta de las poblaciones difiere entre sí (Cuadro I.5); la capacidad de las poblaciones del norte para mantener una mayor longitud y volumen de raíz en condiciones de sequía puede aumentar sus probabilidades de supervivencia aún en condiciones limitantes, y parece ser un resultado adaptativo ya que estas poblaciones se encuentran expuestas a condiciones más severas de humedad en su hábitat natural, con respecto a las condiciones de las poblaciones en la región sur. En un estudio con *Picea abies* (L.) Karst, se observó que la humedad condicionada por la altitud es un factor limitante para diversas poblaciones de esta especie ya que las originarias de sitios con mayores eventos de sequía tenían mejor adaptación al terreno cuando se les sometía a otro ambiente diferente a su sitio de origen (donde las condiciones de humedad eran precarias) que las provenientes de sitios con humedad favorable (Modrzynski y Ericsson, 2002). En otro estudio, también con poblaciones de *Picea abies*, se mostró que las procedencias de sitios secos fueron más

tolerantes a los efectos de la sequía, manifestándose en un mayor crecimiento radical y mayor eficiencia en el uso del agua (Blödner *et al.*, 2005).

Ramírez-Herrera (2007) menciona que las poblaciones de *Pinus pinceana* de la región norte podrían estar adaptadas a condiciones de mayor estrés hídrico que las poblaciones del centro del país, ya que en esa región existe una menor precipitación anual promedio. En ese estudio se demostró que las poblaciones de *P. pinceana* de la región norte se diferencian en algunas características como cantidad de cera en las hojas, y tasa de crecimiento; en otro estudio reciente se encontró que estas poblaciones también difieren en la acumulación y distribución de biomasa y en la discriminación del isotopo pesado de carbono ( $^{13}\text{C}$ ), lo que les confiere una mayor eficiencia en el uso del agua (Martíñón, 2009). Las poblaciones de El Cinco, Santa Elena, Matehualilla y San Cristóbal tuvieron un mayor volumen de raíz en condiciones de sequía, a pesar de tener un menor peso seco, suceso que sugiere que tienen un mecanismo que les permite aumentar el agua (reflejado en el aumento de volumen) en la raíz; este mecanismo puede ser el desarrollo de ajuste osmótico, que les permite tolerar las condiciones precarias de humedad. El ajuste osmótico es un mecanismo adaptativo que puede contribuir a los mecanismos de tolerancia a la sequía en las plantas como resultado de acumulación neta de solutos en las células en respuesta al decremento en el potencial hídrico o exceso de sales en el ambiente (Wang *et al.*, 2003).

## CONCLUSIONES

El análisis de los resultados del estudio indica un comportamiento diferente de las poblaciones de *P. pinceana* a condiciones de sequía en lo que se refiere a las características de crecimiento y estructura de la raíz. Las diferentes condiciones ambientales a las que está sujeta la especie en cada región geográfica han dado pauta a diferentes estrategias para mitigar los efectos de eventos adversos como la sequía, que se manifiesta en una diferenciación genética en diferentes características morfológicas y fisiológicas de las plantas, incluyendo la asignación de recursos, la estructura del sistema radical y el posible desarrollo de ajuste osmótico. Esta diferenciación permite iniciar trabajos de selección para identificar las poblaciones que pueden tener mayor capacidad de adaptación ante las condiciones de cambio climático que se anticipan.

## **CAPÍTULO II. CRECIMIENTO Y ESTRUCTURA DE LA RAÍZ EN PLÁNTULAS DE *Pinus pinceana* RECIÉN GERMINADAS SOMETIDAS A DOS CONDICIONES DE HUMEDAD**

### **RESUMEN**

*Pinus pinceana* es una conífera endémica que crece en condiciones semiáridas en el noreste y centro-oriente de México, con potencial para ser utilizada en programas de restauración ecológica en sitios con problemas de sequía. Con el propósito de evaluar el efecto de la sequía sobre las características de crecimiento de la raíz en plántulas durante los primeros meses de edad y comparar la respuesta de las plantas en seis poblaciones naturales de la especie, se estableció un ensayo en vivero con plantas de un mes de edad en dos condiciones de humedad del suelo ( $S_0$ = capacidad de campo y  $S_1$ = 20% de humedad aprovechable) en tubos de PVC de 100 cm de largo y 10 cm de diámetro. Después de seis meses se evaluó la longitud del tallo y de la raíz principal, el número de raíces laterales y en crecimiento, el volumen de la raíz, la biomasa de raíz y total, y la relación parte aérea/raíz. La sequía afectó de manera negativa ( $P < 0.05$ ) a todas las variables de crecimiento, excepto la longitud de la raíz principal y la relación parte aérea/raíz. También se encontraron diferencias ( $P < 0.05$ ) entre las poblaciones en la longitud del tallo, el volumen y peso seco de la raíz así como en el peso seco de la planta y la relación parte aérea/raíz; sin embargo, no se detectó una interacción tratamiento X población significativa, por lo que la sequía afectó de manera similar a todas las poblaciones. Estos resultados proporcionan datos útiles del comportamiento de la especie en las primeras etapas de crecimiento de las plántulas, situación que puede contribuir a mejorar el uso de los recursos genéticos de la especie en los programas de restauración ecológica en sitios con problemas severos de sequía.

**Palabras clave:** *Pinus pinceana*, crecimiento de raíz; estructura de la raíz; distribución de biomasa; estrés hídrico.

## ABSTRACT

*Pinus pinceana* is an endemic conifer adapted to the semi-arid regions of northeastern and central-eastern Mexico with potential use in ecological restoration programs on drought-prone sites. To evaluate the effect of drought on root growth traits during the early stage of seedling growth and to compare the response of seedlings from six natural populations of *P. pinceana*, a nursery trial with one-month old seedlings was established, with two soil water conditions ( $S_0$  = field capacity and  $S_1$  = 20 % of soil available moisture), using 100 cm long, 10 cm diameter, PVC pipes. After six months, stem and root length, number of lateral and growing root tips, root volume, root and seedling biomass, and shoot/root ratio were evaluated in seedlings. Drought negatively affected ( $P < 0.05$ ) all growth traits except root length and shoot/root ratio. Population differences ( $P < 0.05$ ) in shoot length, root volume, root and seedling biomass and shoot/root ratio were also found; however, no significant treatment by population interaction was detected, so drought affected similarly to all populations. These results provide useful data about the response to drought of *P. pinceana* during the very early stages of seedling growth, contributing to a better use of the genetic resources of this species for ecologic restoration of sites with severe drought problems.

**Key words:** *Pinus pinceana*, root growth; root structure; biomass allocation; water stress.

## INTRODUCCIÓN

El agua es un compuesto esencial para los seres vivos, especialmente a edades tempranas. Las plantas recién germinadas necesitan condiciones favorables para que fisiológicamente comiencen a realizar procesos fundamentales para el crecimiento como el mantenimiento de la turgencia, el alargamiento celular, la fotosíntesis, etc. Sin embargo, cuando las condiciones no son favorables al momento de establecerse en el suelo, ocurren cambios fisiológicos y morfológicos que modifican la dinámica de crecimiento de las plantas, haciéndolas incluso más susceptibles (Hale y Orcutt, 1987; Nilsen y Orcutt, 1996). La inhibición del crecimiento ocasionada por el déficit hídrico es probablemente el factor más limitante en el desarrollo de las plántulas (Alscher y Cumming, 1990).

Ante un desequilibrio hídrico, el sistema radical reacciona tanto en forma como en función, ya que al encontrarse estresada la planta trata de ajustar su metabolismo a estas condiciones, haciendo lo posible por mantenerse viva; se reduce la velocidad de crecimiento, se modifica la arquitectura de la raíz y su capacidad de exploración a diferentes profundidades del suelo, e incluso pueden llegar a producir ciertas hormonas que estimulan la producción de sustancias protectores ante la falta de agua (Kozłowski *et al.*, 1991). El desarrollo del sistema radical también puede verse afectado por las propiedades del suelo, la humedad, la cantidad de nutrimentos, la porosidad, etc. Dependiendo de estas condiciones, la raíz tendrá una estructura definida para hacer más eficiente el transporte de sustancias hacia la parte aérea (Fisher y Binkley, 2000).

Cuando las plantas están recién germinadas, el desarrollo de la raíz juega un papel importante, ya que de ahí dependerá el que se establezcan en el suelo. En la mayoría de las especies leñosas es común que al germinar en condiciones naturales se desarrolle una raíz pivotante que tiende a profundizar en el suelo con el propósito de anclarse y explorar horizontes inferiores del suelo, donde puede existir un mayor contenido de humedad (Fitter *et al.*, 1991; Girouard, 1995). Esta característica es particularmente importante en especies de zonas áridas y semiáridas como un mecanismo de adaptación a la poca presencia de agua en la zona superficial del suelo (Kubiske y Abrams, 1992; Nilsen y Orcutt, 1996). Sin embargo, existe muy poca información sobre la estructura y crecimiento de la raíz de estas especies

durante las etapas iniciales de establecimiento de las plántulas en el suelo. La mayoría de los estudios sobre los factores que afectan el crecimiento de las raíces se han restringido a plántulas de especies herbáceas, particularmente cereales y otros cultivos anuales (Eissenstat y van Rees, 1994).

*Pinus pinceana* Gordon es una conífera endémica que crece en condiciones semiáridas en el noreste y centro-oriente de México, en la parte occidental de la Sierra Madre Oriental, donde hace contacto con los ecosistemas de las zonas desérticas en esa región (Perry, 1991). Al igual que la mayoría de las especies de pino piñonero que se encuentran en regiones semiáridas de México, *P. pinceana* está incluida en la lista de taxa raros y en peligro de extinción publicada en la NOM-059-ECOL-1994 por el gobierno mexicano (SEDESOL, 1994). Este árbol piñonero juega un papel importante en ecosistemas de bosques semiáridos (Perry, 1991) pues proporciona el hábitat de vida silvestre donde los pinos, aves y roedores dependen uno del otro. Las semillas de *P. pinceana* son dispersadas principalmente por aves y roedores para los cuales significa una fuente de alimento importante. Los bosques de *P. pinceana* también son importantes en la prevención de la erosión del suelo al proteger de deslizamientos en regiones semiáridas en México (Ramírez-Herrera, 2007); además, este pino es valioso para la economía local porque es una fuente de leña para la cocina en el medio rural mexicano, la madera es usada para construcciones a pequeña escala y las semillas o piñones son colectados por la gente para su consumo (Ramírez-Herrera, 2007).

En esta especie se conoce poco de la magnitud y estructura de la diversidad genética en características con valor adaptativo, en especial de aquellas relacionadas con la acumulación de biomasa y el crecimiento inicial de la raíz, un aspecto que puede tener una importancia crucial en el establecimiento inicial de las plántulas en condiciones naturales, debido a la limitada disponibilidad de humedad en los ecosistemas donde habita. Estudios previos en la especie indican que las poblaciones del norte de México tienen una mayor cantidad de cera en el follaje (Ramírez-Herrera, 2007) y que bajo condiciones de estrés por temperatura por ejemplo, tienden a desarrollar un mayor diámetro en el tallo (Martíñón, 2009), o bien que en condiciones de sequía, la raíz tiende a desarrollar una mayor longitud y un mayor número de raíces laterales, como se menciona en el capítulo anterior. En este capítulo se pretende

describir el desarrollo y crecimiento de la raíz en plántulas recién germinadas que estuvieron bajo condiciones de estrés hídrico, para determinar si el comportamiento fue similar a las plántulas de tres años edad y además, observar si el efecto del estrés hídrico es más severo en plántulas de esta edad. Los objetivos del trabajo fueron determinar el efecto de dos condiciones de humedad del suelo sobre las características de crecimiento de la raíz en plántulas durante los primeros meses de edad y comparar el desarrollo de la raíz de éstas plántulas en seis diferentes poblaciones de la especie.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Material biológico

Se utilizaron muestras de germoplasma de seis poblaciones naturales de *Pinus pinceana* colectadas a lo largo de su área de distribución natural (Cuadro II.1) y almacenadas en el banco de germoplasma forestal del Colegio de Postgraduados, en Montecillo, Edo. de México. De cada lote poblacional se seleccionaron 50 semillas, las cuales se imbibieron durante 22 horas en 250 ml de una solución de peróxido de hidrógeno al 1%. Transcurrido este periodo se despojó a cada semilla de su cubierta y los embriones junto con sus endospermos se colocaron en toallas de papel húmedas dentro de una cámara de germinación (Lab-line Instrument Inc. Biotronette) a una temperatura de 24° C durante 72 horas, tratando de mantener una humedad uniforme para su germinación.

**Cuadro II.1.** Localización geográfica de las poblaciones de *Pinus pinceana* incluidas en el estudio.

No.	Población y Estado	Coordenadas		Altitud (msnm)
		Latitud (N)	Longitud (O)	
1	El Cinco, Coahuila	25° 10' 41"	101° 41' 16"	2250
2	Santa Elena, Coahuila	25° 01' 38"	101° 24' 29"	2077
3	Matehualilla, San Luis Potosí	22° 42' 32"	100° 28' 05"	2020
4	Maguey Verde, Querétaro	21° 05' 25"	099° 42' 00"	2176
5	El Arenalito, Hidalgo	20° 39' 27"	099° 02' 58"	1880
6	San Cristóbal, Hidalgo	20° 37' 53"	098° 58' 31"	1915

### Establecimiento del ensayo y diseño experimental

Después de la germinación, las plántulas se trasplantaron a contenedores de 15 cm de altura y 5 cm de diámetro (350 cm<sup>3</sup>) con un sustrato constituido por agrolita, vermiculita y turba de musgo (1:1:2), para asegurar su establecimiento y supervivencia, previo a los tratamientos de humedad. A los 21 días las plantas se trasplantaron a tubos de PVC de 10 cm de diámetro y 100 cm de alto, los cuales se llenaron previamente con una mezcla 2:1 de suelo

agrícola procedente de los campos experimentales del Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo y tezontle con un tamaño de 1 a 5 mm (tamaños de poro de malla con el que fue tamizado). Esta mezcla generó un sustrato con una textura migajón-arcillo-limosa (determinada con el método de Bouyoucos), 36 % de porosidad (mediante la técnica de la cubeta), 1.68 % de materia orgánica (método de Walkli y Black) y una curva de retención de humedad (método de la olla y membrana) con 21 % de humedad a capacidad de campo y 9 % de humedad a una tensión de -1.5 Mpa. Estas determinaciones se realizaron en el laboratorio de Física de Suelos del Colegio de Postgraduados.

Al momento de colocar las plántulas en los tubos de PVC se humedeció el sustrato a condiciones de capacidad de campo con el propósito de asegurar el establecimiento de éstas. Posteriormente, las plántulas se separaron en dos grupos; en uno de ellos la humedad del suelo se mantuvo cercana a capacidad de campo ( $S_0$ ), agregando el agua necesaria en el momento en que se registraba un contenido de humedad cercano al 50 % de la humedad aprovechable. En el otro grupo de plantas ( $S_1$ ), se permitió el descenso del contenido de humedad por debajo del 20 % de humedad aprovechable (11.6 % de contenido de humedad), agregando agua al sustrato para alcanzar este nivel en el momento en que se registraba un contenido de humedad del 9 %. Se utilizó un arreglo factorial en parcelas divididas con cuatro repeticiones bajo el diseño bloques al azar. En las parcelas grandes se establecieron los tratamientos de humedad del suelo. En las parcelas pequeñas se asignaron las poblaciones, con un número variable de plantas por unidad experimental, en función de la supervivencia de las plantas.

Para determinar el momento oportuno del riego en cada uno de los envases, de acuerdo a los tratamientos predefinidos, el contenido de humedad del suelo se monitoreó de manera semanal con ayuda del TDR (Time Domain Reflectometry) en tres puntos a lo largo del tubo (30, 60 y 90 cm a partir de la parte superior). Los tubos fueron perforados previamente (5 mm de diámetro) para permitir la entrada de las varillas metálicas del TDR en forma vertical. Al momento de medir la humedad del suelo, se calibró el aparato con agua contenida en un vaso de precipitados (100 % de humedad) y en una muestra de sustrato humedecido a un porcentaje conocido. Después de cada medición de humedad, con una jeringa se aplicó el agua necesaria en cada nivel del tubo para alcanzar el contenido de humedad pre-establecido.

## **Variables evaluadas**

Los tratamientos de humedad iniciaron seis semanas después del trasplante a los tubos de PVC. Cada dos meses a partir del inicio de los tratamientos de humedad, se realizó un análisis destructivo de las plantas, extrayendo en cada ocasión una planta tomada al azar de cada unidad experimental. Para facilitar la extracción y asegurar la obtención del sistema radical intacto, el tubo se cortó en dos secciones longitudinales y el sustrato se lavó cuidadosamente para evitar romper alguna de las raíces principales.

En cada planta se separó la parte radical y la parte aérea para determinar la longitud del tallo (cm), la longitud de la raíz principal (cm), el número de raíces en crecimiento (raíces con puntas blancas), el número de raíces laterales y el volumen de raíz. El volumen de la raíz se determinó con base en el principio de Arquímedes, con ayuda de una balanza de precisión y un vaso de precipitado con agua. Al sumergir las raíces en el agua, sin tocar las paredes del vaso, se registra un aumento de peso en el sistema (medido en g) que es equivalente al volumen de la raíz en  $\text{cm}^3$ .

Después de las determinaciones en fresco, las muestras se secaron en un horno (Marca Terlab) a  $60^\circ \text{C}$  durante 72 h para obtener el peso seco de cada sección (parte aérea y raíz) en una balanza analítica (Ohaus Navigator) con precisión de centésima de gramo. Con estos datos se obtuvo, además, la relación parte aérea/raíz.

## **Análisis estadístico**

El análisis de varianza de los datos de crecimiento de las plantas durante el periodo de estudio, así como de las características obtenidas en los muestreos destructivos, se realizó con el paquete estadístico SAS (1987), utilizando el modelo estadístico de medidas repetidas (Moser *et al.*, 1990), de acuerdo al diseño experimental utilizado:

$$Y_{ijkl} = \mu + T_j + R(T)_{ij} + P_k + TP_{jk} + \alpha_{ijk} + F_l + TF_{jl} + PF_{kl} + TPF_{jkl} + \epsilon_{ijkl}$$

Donde  $\mu + T_j + R(T)_{ij} + P_k + TP_{jk} + \alpha_{ijk}$  representan los efectos entre sujetos (unidades experimentales), asociados a los factores tratamientos de humedad (T), repeticiones (R)

poblaciones (P) y sus interacciones, y  $F_l + TF_{jl} + PF_{kl} + TPF_{jkl} + \epsilon_{ijkl}$  representan los efectos dentro de sujetos, asociados a la fecha de muestreo (F) y a sus interacciones con los otros factores.

Sin embargo, al realizar este análisis solo fue posible detectar diferencias significativas entre fechas de muestreo pero no en los efectos entre sujetos debido al desbalance en el tamaño de muestra en cada fecha de medición, que ocasionó una reducción importante en el número de unidades experimentales con datos completos en las tres fechas de muestreo. Por lo anterior, se decidió hacer un análisis con los datos de la tercera fecha de muestreo, para evaluar el efecto de los factores entre sujetos (tratamientos de humedad, poblaciones y su interacción).

Para el análisis fue necesario transformar las variables originales con la función raíz cuadrada, excepto la longitud del tallo. También se calcularon los valores promedio por tratamiento, población y de la interacción tratamiento \* población y se utilizó la prueba de Tukey para la comparación de los valores promedio entre poblaciones.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### Crecimiento inicial de las plántulas de *Pinus pinceana*

El crecimiento en altura de las plántulas fue relativamente lento comparado con otras especies de pino. Esta condición es distintiva de los pinos piñoneros, ya que al estar situados en climas secos desarrollan troncos pequeños y de porte bajo (García *et al.*, 1987). Sin embargo, hubo un crecimiento relativamente rápido en la longitud de la raíz, la cual aumentó a más del doble en los cuatro últimos meses del estudio (Cuadro II.2). Esta tendencia a desarrollar de forma relativamente rápida la longitud de la raíz puede considerarse como una estrategia para tratar de establecerse de manera rápida además de cubrir una mayor profundidad del suelo explorado (Hennessey *et al.*, 1986).

**Cuadro II.2.** Valores promedio de las características evaluadas en las plantas de *Pinus pinceana* durante el periodo de estudio

Características	Edad de las plantas (meses)		
	3	5	7
Longitud del tallo (cm)	5.0	7.6	9.4
Longitud de la raíz (cm)	18.2	29.6	40.8
Raíces en crecimiento (n)	10.1	4.6	10.3
Número de raíces laterales (n)	5.3	6.9	9.4
Volumen de raíz (cm <sup>3</sup> )	0.3	0.9	1.2
Peso seco de raíz (g)	0.1	0.2	0.4
Peso seco de la planta (g)	0.1	0.7	1.3
Relación parte aérea/raíz	3.2	2.4	2.2

El crecimiento de la raíz modificó la relación parte aérea/raíz, la cual se redujo en un 31 % en el mismo periodo de cuatro meses. La tendencia a asignar una mayor proporción de recursos a la raíz que a la parte aérea es un mecanismo característico en especies leñosas adaptadas a condiciones de sequía. Aunque por otro lado, algunos autores como Gautam *et al.* (2003) mencionan que el crecimiento de la raíz depende de la cantidad de carbohidratos que

proviene de la parte aérea, y una reducción en el área foliar usualmente reduce el crecimiento de la raíz.

*Pinus piniceana* es una especie adaptada a las condiciones precarias de humedad, sus características de crecimiento muestran que ante factores adversos como la sequía la especie desencadena varios mecanismos de adaptación como el desarrollo de raíces laterales (las cuales se incrementaron en un 77 % en el periodo del estudio); en algunas especies de coníferas se ha demostrado que este desarrollo es de vital importancia para tratar de ajustarse a las condiciones restrictivas en el ambiente, ya que estas partes de la raíz son las principales responsables de la absorción tanto de agua como de nutrimentos (Plourde *et al.*, 2009). Sin embargo, las raíces laterales no siempre están en crecimiento; en el Cuadro II.2 se observa que en el mes de abril (a los cinco meses de edad), hay menos raíces en crecimiento que en los meses de febrero y junio (a los tres y siete meses de edad).

Estudios sobre morfología del sistema radical, patrones de ramificación y desarrollo temporal de raíces hacen referencia a que algunas especies están limitadas a consideraciones espacio-temporales, que pueden limitar o estimular la formación de nuevas raíces (Eissenstat *et al.*, 2000; Parent *et al.*, 2000; Krause y Morin, 2005). Por ejemplo, en especies de *Quercus*, Yin *et al.* (1989) determinaron que existen patrones distintivos y consistentes de crecimiento y producción de raíces finas asociados a las condiciones ambientales particulares de cada época del año; en aquellas donde la lluvia es abundante y donde la temperatura es más cálida existe una mayor formación de raíces que cuando las temperaturas son frías y hay poca humedad.

### **Efecto de la humedad del suelo sobre las características de las plantas**

La humedad del suelo tuvo un efecto significativo ( $P < 0.05$ ) sobre la mayoría de las características de la raíz y de la parte aérea de la planta; con excepción de la longitud de raíz y la relación parte aérea/raíz, en el resto de las características evaluadas la sequía provocó una disminución tanto en la parte aérea como en la raíz, que varió desde un 12 %, en la longitud del tallo, hasta un 40 %, en el número de raíces laterales (Cuadro II.3).

**Cuadro II.3.** Valores promedio por tratamiento ( $S_0$  y  $S_1$ ) de la longitud del tallo y las características de raíz en plantas de *Pinus pinceana* Gordon de siete meses de edad en dos condiciones de humedad del suelo.

<b>Tratamientos de humedad</b>	<b>lt (cm)</b>	<b>lr (cm)</b>	<b>rc (n)</b>	<b>nrla (n)</b>	<b>vr (cm<sup>3</sup>)</b>	<b>psr (g)</b>	<b>psp (g)</b>	<b>rpar</b>
$S_0$	10.1 a <sup>†</sup>	40.4 a	12.6 a	12.0 a	1.6 a	0.49 a	1.62 a	2.28 a
$S_1$	8.8 b	41.3 a	8.2 b	7.2 b	1.0 b	0.33 b	1.08 b	2.29 a

lt=longitud del tallo; lr=longitud de la raíz; rc=raíces en crecimiento; nrla=número de raíces laterales; vr=volumen de raíz; psr=peso seco de raíz; psp=peso seco total de la planta; rpar=relación parte aérea/raíz.

<sup>†</sup>Valores en una columna seguidos por diferente letra son significativamente diferentes ( $P = 0.05$ ).

El estrés hídrico puede influir directamente en la productividad de los árboles, provocando una reducción en la tasa de crecimiento, además de alterar la acumulación de carbohidratos y su repartición entre la parte aérea y la raíz (Hennessey *et al.*, 1986). Sin embargo, en el caso de las plántulas de *P. pinceana* se observa que tanto la longitud de la raíz principal como la relación parte aérea/raíz fue similar en las dos condiciones de humedad. Estos datos muestran la capacidad de adaptación de la especie a ambientes secos, ya que tuvo una asignación de recursos muy similar en ambos casos, y en las condiciones de sequía lo logró con una menor disponibilidad de recursos fotosintéticos. Al parecer, durante la etapa siguiente a la germinación de la semilla el crecimiento en longitud de la raíz principal es una de las prioridades de las plantas de *P. pinceana*, aún en condiciones severas de estrés hídrico, ya que esta característica puede ser crítica para asegurar el establecimiento de las plantas en el suelo

Contrario a lo que sucedió con las plantas de tres años tratadas en el capítulo anterior, en estas plantas de siete meses de edad las características de estructura y biomasa de la raíz fueron afectadas por la sequía. Fujii y Kasuya (2008) mostraron que en *Pinus densiflora* hubo un ajuste en las características morfológicas de la raíz de acuerdo a la asignación de biomasa a ésta, demostrando con ello que la disponibilidad de recursos en el suelo como el agua y los nutrimentos son factores importantes que influyen en la acumulación de biomasa y en la morfología de la raíces.

En un estudio con *Eucalyptus microtheca*, Susiluoto y Berninger (2007) también determinaron que el estrés hídrico afectó la producción de biomasa y el crecimiento de las plantas al verse afectada la productividad de sus hojas. Moroni *et al.* (2003), en un estudio con *Eucalyptus nitens* y *Eucalyptus globulus*, mostraron que árboles regados tuvieron mayor biomasa total que los que estuvieron en estrés hídrico, aunque la biomasa de la raíz fue más baja, dado que las condiciones de humedad favorable no estimularon una mayor producción de raíces.

### Diferencias entre las poblaciones en el crecimiento de las plantas

Se encontraron diferencias significativas entre las poblaciones en la longitud del tallo, el volumen de raíz, el peso seco de raíz y de la planta y en la relación parte aérea/raíz (Cuadro II.4). Sin embargo, a pesar de que se nota una amplia variación numérica en las demás características de crecimiento, no fue posible detectar diferencias significativas entre las poblaciones; al parecer, el tamaño de muestra utilizado para cada población no fue suficiente para detectar diferencias en esas características.

**Cuadro II.4.** Valores promedio por población de la longitud del tallo y las características de raíz en plantas de *Pinus pinceana* Gordon de siete meses de edad en dos condiciones de humedad del suelo.

<b>Población</b>	<b>lt</b> <b>(cm)</b>	<b>lr</b> <b>(cm)</b>	<b>rc</b> <b>(n)</b>	<b>nrla</b> <b>(n)</b>	<b>vr</b> <b>(cm<sup>3</sup>)</b>	<b>psr</b> <b>(g)</b>	<b>psp</b> <b>(g)</b>	<b>rpar</b>
El Cinco	11.1a <sup>†</sup>	47.5a	14.4a	11.2a	1.9a	0.6a	1.7a	2.0b
Santa Elena	10.7ab	36.1a	9.9a	10.7a	0.8bc	0.3b	1.1ab	3.1a
Matehualilla	8.3b	35.6a	6.8a	6.9a	0.7c	0.3b	0.9b	2.1b
Maguey Verde	9.2ab	41.9a	8.4a	8.4a	1.2abc	0.4ab	1.3ab	2.4ab
El Arenalito	7.9b	39.4a	10.3a	11.9a	1.5abc	0.4ab	1.3ab	2.0b
San Cristóbal	9.1ab	43.1a	13.4a	9.7a	1.9ab	0.6ab	1.9a	2.5ab

lt=longitud del tallo; lr=longitud de la raíz; rc=raíces en crecimiento; nrla=número de raíces laterales; vr=volumen de raíz; psr=peso seco de raíz; psp=peso seco total de la planta; rpar=relación parte aérea/raíz.

<sup>†</sup>Valores en una columna seguidos por diferente letra son significativamente diferentes (P = 0.05).

Por otro lado, a diferencia de los resultados obtenidos en el capítulo anterior con plantas de mayor edad, en las plantas recién germinadas no se observó un patrón de crecimiento distintivo entre las dos regiones del área de distribución de la especie; por ejemplo, aunque la población de El Cinco de la región norte fue de las que tuvo mayor crecimiento, las plantas de Matehualilla, también de la región norte, fueron las que mostraron los menores valores promedio de crecimiento (Cuadro II.4). En cuanto a las poblaciones de la región sur, se puede observar que la población de El Arenalito fue la de menor crecimiento promedio, mientras que la de San Cristóbal estuvo en el grupo de poblaciones con mayor crecimiento promedio de plantas (Cuadro II.4); ambas poblaciones se localizan en el Estado de Hidalgo y se encuentran en el extremo sur del área de distribución natural de la especie.

A pesar de la amplia variabilidad entre las poblaciones, en general se observa una ligera tendencia a tener valores mayores en las poblaciones de la región sur, lo cual da una idea de que probablemente a edades tempranas estas poblaciones son más productivas que las del norte, lo cual coincide con los resultados de estudios anteriores (Ramírez-Herrera, 2007; Córdoba *et al.*, 2008), en donde se ha encontrado una diferenciación importante en estas características del crecimiento entre las dos regiones en plántulas de uno a tres años de edad. Es posible que con una mayor duración del periodo experimental se hubieran hecho evidentes las diferencias entre las poblaciones, especialmente en condiciones de estrés hídrico, como en el caso del capítulo anterior, donde las poblaciones de zonas xéricas (en este caso las poblaciones del norte) presentaron estrategias típicas de tolerancia a la sequía.

No se encontró un efecto significativo de la interacción tratamiento x población, lo que indica que el efecto de las condiciones de humedad del suelo fue similar en todas las poblaciones evaluadas. Por ejemplo, en el caso de la relación parte aérea/raíz, los valores promedio de las poblaciones en condiciones de sequía fluctuaron entre -4 % y +10 % de sus respectivos valores en condiciones de riego, pero en ningún caso fueron significativas las diferencias; de la misma manera, en el caso de la biomasa de la raíz, los valores promedio de las poblaciones en condiciones de sequía fueron 25-33 % menores que en condiciones de riego. Lo anterior parece indicar en cierta manera que el tiempo de evaluación de las poblaciones no fue suficiente para que se manifestaran las diferencias en su respuesta a la

sequía, o que en las etapas tempranas de desarrollo de las plantas en esta especie las diferencias entre las poblaciones en la tolerancia a la sequía podrían estar asociadas a otras características morfológicas y fisiológicas no consideradas en el estudio.

## CONCLUSIONES

Las plántulas recién germinadas tuvieron un comportamiento diferente al de las plantas de tres años edad tratadas en el capítulo anterior. Es evidente que la sensibilidad de las plantas fue mayor en las plantas recién germinadas al notarse que la mayoría de sus características de crecimiento se vieron disminuidas, con excepción de la longitud de la raíz y la relación parte aérea/raíz. En las plantas recién germinadas existe una tendencia de la especie a desarrollar una raíz principal, extensa, que pueda explorar horizontes más profundos del suelo donde haya mayor disponibilidad de nutrimentos y agua para la planta. Por otro lado, la gran variabilidad existente a nivel de poblaciones, como resultado de las diferentes presiones de selección a las que ha estado sometida en su hábitat natural, representa una ventaja para el manejo de la especie, ya que permite identificar las fuentes de germoplasma más apropiadas para los programas de restauración ecológica en sitios donde existan fuertes problemas de disponibilidad de agua.

### CAPITULO III. DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES

*Pinus pinceana* Gordon es una especie que ha desarrollado diferentes estrategias en respuesta a las condiciones ambientales a las que ha estado sujeta. La escasez de recursos en su hábitat natural ha provocado que la especie a lo largo del tiempo tenga modificaciones morfológicas y fisiológicas que le han permitido establecerse en el medio. Sin embargo, frente a factores adversos como la sequía, la especie responde de manera diferente de acuerdo a su origen geográfico y a la edad o etapa de crecimiento en la que se encuentre, por lo que no puede generalizarse su comportamiento ante este factor.

Es bien conocido el hecho de que la sequía es un factor que afecta en cualquier etapa de crecimiento y desarrollo de las plantas; no obstante, el efecto de este factor puede variar en magnitud y dirección dependiendo de la especie, la edad y la época del año o etapa de desarrollo de las plantas, entre otros aspectos. De acuerdo a los resultados mostrados en este trabajo, en la mayoría de las variables de crecimiento se observó un efecto negativo del estrés hídrico, pero también se determinó que el comportamiento de las poblaciones fue muy diferente bajo las condiciones de sequía; cambios en la asignación de recursos y en la estructura del sistema radical, además de un posible desarrollo de ajuste osmótico en las plantas de tres años de edad, fueron mecanismos que se manifestaron de manera general como respuesta de las plantas para tolerar los efectos de la sequía. En las poblaciones de la región norte también se observó una tendencia a desarrollar una mayor cantidad de raíz para explorar mayor volumen del suelo y obtener mayor cantidad de la escasa agua disponible.

El desarrollar una mayor cantidad de raíces laterales en las plantas de tres años de edad significó una ventaja para poder absorber mayor cantidad de recursos del suelo, pues muchas de estas raíces contaban con puntas blancas las cuales son las principales responsables de la absorción tanto de agua como de minerales. Otro posible mecanismo que se observó en las plantas de esta edad, asociado al cambio en volumen de la raíz, fue el desarrollo de ajuste osmótico. Esta capacidad de acumular osmolitos dentro de los tejidos de la raíz para generar un gradiente osmótico hacia el interior de las células vegetales, permite mantener la turgencia de las células y por lo tanto mantener la actividad fotosintética. Este mecanismo se vio

reflejado en el aumento del volumen de las raíces a pesar de contar con un menor peso seco. Este mecanismo se ha observado en otras especies cuando se exponen a condiciones de estrés hídrico severo. De esta manera, *Pinus pinceana* puede ser considerada como una especie perteneciente a este grupo de plantas que cuentan con herramientas o mecanismos fisiológicos para tolerar los efectos de un estrés hídrico severo.

En cambio, las plántulas recién germinadas mostraron un comportamiento diferente a las plantas de tres años, pues fueron más sensibles. A edades tempranas los factores adversos como la sequía suelen ser más severos, pues en estas etapas las plantas son fisiológicamente más sensibles, y aunque probablemente su morfología puede modificarse, eso no significa que sus funciones también lo hagan de manera exitosa. En la mayoría de las variables de crecimiento que fueron evaluadas en este trabajo hubo una disminución. Sin embargo, la relación parte aérea/raíz y la longitud de la raíz no fueron afectadas, lo cual indica que una de las prioridades de la especie en edades tempranas es desarrollar una raíz principal que pueda profundizar en el suelo y situarse en parches donde exista una mayor disponibilidad de agua y nutrimentos que permitan el establecimiento definitivo de la planta en el terreno.

El desarrollo de raíces laterales y el volumen de la raíz, de manera contraria a lo ocurrido en las plantas de tres años de edad, disminuyó por efecto de la sequía en las plantas recién germinadas, al igual que la biomasa total de las plantas, y aunque la relación parte aérea raíz fue similar en ambos tratamientos de humedad, tal parece que al transcurrir el tiempo, la relación parte aérea/raíz va disminuyendo, mostrando con ello que la asignación de biomasa a la raíz sigue siendo la prioridad para la especie. Otro aspecto interesante es que en las plántulas recién germinadas no se observa el mismo patrón o tendencia de crecimiento que en las plantas de tres años de edad, donde sí están marcadas las diferencias entre una región y otra, mostrando con ello estrategias específicas que van de acuerdo a su edad o etapa de crecimiento.

Sin embargo, es notable la tendencia a desarrollar mayor cantidad de raíz para tratar de explorar horizontes más profundos del suelo y esta condición siempre está presente aún cuando no se existan condiciones de sequía, de manera que caracteres genéricos o facultativos pueden estar presentes en la especie, los cuales de alguna manera le benefician.

En resumen, la información generada en este trabajo puede contribuir a los planes de restauración y conservación de áreas geográficas importantes en donde *P. pinceana* es la principal componente de los ecosistemas, ya sea que se utilicen plantas producidas en vivero, en contenedores, o mediante la dispersión natural o controlada de semillas, simulando el reclutamiento natural de plantas en el terreno. *Pinus pinceana* también tiene un amplio potencial para utilizarse en programas de rehabilitación y recuperación de terrenos degradados en zonas semiáridas, similares a las de su hábitat natural. Además, las diferentes respuestas en crecimiento de las poblaciones, permite iniciar trabajos de selección para identificar aquellas que pueden tener mayor capacidad de adaptación ante las condiciones de cambio climático que se anticipan.

## LITERATURA CITADA

- Achat, D. L., M. R. Bakker, and P. Trichet. 2008. Rooting patterns and fine root biomass of *Pinus pinaster* assessed by trench wall and core. *Journal of Forestry Research* 13: 165-175.
- Alscher, G. R., and J. R. Cumming. 1990. *Stress Responses in Plants: Adaptation and Acclimation Mechanisms*. Wiley-Liss. New York. 407 p.
- Alzugaray, P., D. Haase, y R. Rose. 2004. Efecto del volumen radicular y la tasa de fertilización sobre el comportamiento en terreno de plantas de pino oregón (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) producidas con el método 1+1. *Bosque* 25:17-33.
- Baquedano, F. J., and F. J. Castillo. 2007. Drought tolerance in the Mediterranean species *Quercus coccifera*, *Quercus ilex*, *Pinus halepensis* and *Juniperus phoenicea*. *Photosynthetica* 45:229-238.
- Baldwin, J. P., P. B. Tinker, and P. H. Nye. 1972. Uptake of solutes by multiple root system from soil: II. The theoretical effects of rooting density and pattern on uptake of nutrients from soil. *Plant and Soil* 36: 693-708.
- Bengough, A. G., A. Castrignano, L. Pages, and M. van Noordwijk. 2000. Sampling strategies, scaling and statistics. *In*: Smith A. L., A. G. Bengough, C. Engels, M. van Noordwijk, S. Pellerin, and S. C. van de Geijn (eds). *Root Methods: a Handbook*. Springer. Berlin. pp: 147-173.
- Blödner, C., T. Skroppa, Ø. Johnsen, and A. Polle. 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.
- Chiatante, D., A. Di Ioro, S. Sciandra, S. G., Scippa, and S. Mazzoleni. 2006. Effect of drought and fire on root development in *Quercus pubescens* Willd. and *Fraxinus ornus* L. seedling. *Environmental and Experimental Botany* 56: 190-197.
- Córdoba R., D., J. J. Vargas H., y J. A. Arévalo R. 2008. Adaptabilidad de poblaciones de *Pinus pinaster* en dos suelos. *Revista Fitotecnia Mexicana* 31: 273-279.
- Costa e Silva, F., A. Shvaleva, J. Maroco, M. Almeida, M. Chaves, and J. Pereira. 2004. Responses to water stress in two *Eucalyptus globulus* clones differing in drought tolerance. *Tree Physiology* 24:1165-1172.

- Doi, Y., S. A. Mori, and H. Takeda. 2008. Adventitious root formation of two *Abies* species on log and soil in an old-growth subalpine forest in central Japan. *Journal of Forestry Research* 13:190-195.
- Eissenstat, D. M., and C. J. van Rees. 1994. The growth and function of pine roots. *Ecological Bulletins* 43: 76-91.
- Eissenstat, D. M., C. E. Wells, R. D. Yanai, and J. L. Whitbeck. 2000. Building roots in a changing environment: implications for root longevity. *New Phytologist* 147: 33-42.
- Favela L. S., C. G. Velazco M., y G. J. Alanís F. 2009. *Pinus pinceana* (Pinaceae) nuevo registro para el Estado de Nuevo León, México. *Journal of the Botanical Research Institute of Texas* 3: 771-774.
- Fisher, R. F., and D. Binkley. 2000. *Ecology and Management of Forest Soils*. Third ed. John Wiley y Sons, Inc. USA. 489 p.
- Fitter, H. A., R.T. Stickland, and L. M. Harvey. 1991. Architectural analysis of plant root systems 1. Architectural correlates of exploitation efficiency. *New Phytologist* 118: 375-382.
- Fujii, S., and N. Kasuya. 2008. Fine root biomass and morphology of *Pinus densiflora* under competitive stress by *Chamaecyparis obtuse*. *Journal of Forestry Research* 13: 185-189.
- García, M. E., C. Zavala, y M. Benavides. 1987. *Biología de los pinos piñoneros mexicanos. In: II Simposio Nacional sobre Pinos Piñoneros*. Compiladores. M. F. Passini, D. Cibrian T., y T. Eguiluz P. Centre d'Etudes Mexicaines et Centraméricaines. Universidad Autónoma Chapingo. Centro de Genética Forestal. México. 311p.
- García-Figueroa, M., and J. J. Vargas-Hernández. 2000. Growth and biomass allocation of *Gliricidia sepium* seed sources under drought conditions. *Journal of Sustainable Forestry* 10: 45-50.
- Gautam, M.K., D. J. Mead, P. W. Clinton, and S. X. Chang. 2003. Biomass and morphology of *Pinus radiata* coarse root components in a sub-humid temperate silvopastoral system. *Forest Ecology and Management* 177: 387-397.
- Girouard, R. M. 1995. Root form and stability of outplanted trees: results of a 1989 survey. *Arboricultural Journal* 19: 121-146.
- Hale, G. M., and M. D. Orcutt. 1987. *The Physiology of Plants Under Stress*. John Wiley and Sons. New York. 206 p.

- Hasse, D., and R. Rose. 1993. Soil moisture stress induces transplant shock in stored and unstored 2+0 Douglas-fir seedlings of varying root volumes. *Forest Science* 39: 275-294.
- Hasse, D., and R. Rose 1994. Effect of soil water content and initial root volumen the nutrient status of 2+0 Douglas-fir seedlings. *New Forests* 8: 265-277.
- Hennessey, C.T., M. P. Dougherty., V. S. Kossuth, and D. J. Johnson. 1986. *Stress Physiology and Forest Productivity*. Martinus Nijhoff Publishers. USA. 239 p.
- Jackson, R. B., J. H. Manwaring, and M. M. Caldwell. 1990. Rapid physiological adjustment of roots to localized soil enrichment. *Nature* 344:58-60.
- Kajimoto, T., A. Osawa, Y. Matsuura, A. P. Abaimov, O.A. Zyryanova, K. Kondo, N. Tokuchi, and M. Hirobe. 2007. Individual-based measurement and analysis of root system development: case studies for *Larix gmelinii* trees growing on the permafrost region in Siberia. *Journal of Forestry Research* 12:103-112.
- Kätterer, T., A. Fabiao, M. Madeira, C. Ribeiro, and E. Steen. 1995. Fine root dynamics, soil moisture and soil carbon content in a *Eucalyptus globulus* plantation under different irrigation and fertilization regimes. *Forest Ecology and Management* 74:1-12.
- Keyes, M. R., and Ch. C. Grier. 1981. Above-and below-ground net production in 40-year-old Douglas-fir stands on low and high productivity sites. *Canadian Journal of Forest Research* 11: 599-605.
- Kozlowski, T. T., and J. P. Kramer. 1991. *The Physiological Ecology of Woody Plants*. Academic Press, New York.USA. 657 p.
- Kramer, J. P., and T. T. Kozlowski. 1979. *Physiology of Woody Plants*. Academic Press, New York. 811 p.
- Krause, C., and H. Morin. 2005. Adventive-root development in mature black spruce and balsam fir in the boreal forest of Quebec, Canada. *Canadian Journal of Forest Research* 35: 2642-2654.
- Kubiske, M. E., and M. D. Abrams. 1992. Photosynthesis water relations and leaf morphology of xeric *versus* mesic *Quercus rubra* ecotypes in central Pennsylvania in relation to moisture stress. *Canadian Journal of Forest Research* 22:1402-1407.
- Ledig, F. T., M. A. Capó-Arteaga, P. D. Hodgskiss, H. Shay, C. Flores-Lopez, M. T. Conkle, and B. Bermejo-Velazquez. 2001. Genetic diversity and mating system of a rare

- Mexican piñon, *Pinus pinceana*, and a comparison with *Pinus maximartinezii* (Pinaceae). *American Journal of Botany* 88:1977-1987.
- Martínez-Trinidad, T., J. J. Vargas-Hernández., A. Muñoz-Orozco, y J. López-Upton. 2002. Respuesta al déficit hídrico en *Pinus leiophylla*: Consumo de agua y crecimiento en plántulas de diferentes poblaciones. *Agrociencia*. 36: 365-376.
- Martiñón, M., R. J. 2009. Efecto del estrés hídrico y por altas temperaturas sobre algunas características de crecimiento, distribución de biomasa y composición isotópica de carbono de poblaciones de *Pinus pinceana*. Tesis de Maestría en Ciencias. Postgrado Forestal. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Edo. de México. 51 p.
- Modrzyński, J., and G. Ericsson. 2002. Response of *Picea abies* populations from elevational transects in the Polish Sudety and Carpathian mountains to simulated drought stress. *Forest Ecology and Management* 165:105-116.
- Moroni, T. M., D. Worledge, and L. C. Beadle. 2003. Root distribution of *Eucalyptus nitens* and *E. globulus* in irrigated and droughted soil. *Forest Ecology and Management* 177: 399-407.
- Moser, E. B., A. M. Saxton, and S. R. Pezeshki. 1990. Repeated measures analysis of variance: application to tree research. *Canadian Journal of Forest Research* 20:524-535.
- Nilsen, T. E., and M. D. Orcutt. 1996. The physiology of plants under stress. Abiotic Factors. John Wiley and Sons, Inc. New York. 689 p.
- Nye, P. H., and P. T. Tinker. 1977. Solute Movement in the Soil-Root System. Blackwell Scientific Publishers Oxford. London. 342 p.
- Parent, S., H. Morin, and C. Messier. 2000. Effects of adventitious roots on age determination in balsam fir (*Abies balsamea*) regeneration. *Canadian Journal of Forest Research* 30: 513-518.
- Parker, M. M., and D. H. van Dear. 1996. Soil heterogeneity and root distribution of mature loblolly pine stands in piedmont soils. *Soil Science Society of America Journal* 60: 1920-1925.
- Perry, J. P. Jr. 1991. The Pines of Mexico and Central America. Timber Press, Portland, Oregon, USA. 231 p.

- Plourde, A., C. Krause, and D. Lord. 2009. Spatial distribution, architecture, and development of the rot system of *Pinus banksiana* Lamb. in natural and planted stands. *Forest Ecology and Management* 258: 2143-2152.
- Pritchett, W. L. 1991. Suelos Forestales. Propiedades, Conservación y Mejoramiento. Limusa. México, D.F. 634 p.
- Ramírez-Herrera, C. 2007. Quantitative trait variation and allozyme diversity of *Pinus pinceana*. Ph.D. Dissertation. University of New Brunswick. Canadá. 200 p.
- Rose, R., M. Atkinson, J. Gleason, and T. Sabin. 1991. Root volume as a grading criterion to improve field performance of Douglas-fir seedlings. *New Forests* 5:195-209.
- SAS Institute. 1987. SAS / STAT Guide for personal computers. Version 6. Edition. SAS Institute Inc. Cary, N. C. 1028 p.
- SEDESOL. 1994. Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-1994, que determina las especies y subespecies de flora y fauna silvestres terrestres y acuáticas en peligro de extinción, amenazadas, raras y las sujetas a protección especial, y que establece especificaciones para su protección. *Diario Oficial de la Federación* (16 de Mayo).
- Singh, K. P., and S. K. Srivastava. 1985. Seasonal variations in the spatial distribution of root tips in teak (*Tectona grandis* Linn. f.) plantations in the Varasani Forest Division. *Plant and Soil* 84:93-104.
- Smith, S. E., and D. J. Read. 1997. Mycorrhizal Symbiosis. 2nd ed. Academic Press. London. 605 pp.
- Spurr, S. H., and V. B. Barnes. 1980. *Forest Ecology*. Third Edition. John Wiley and Sons, Inc. New York, USA. 687 p.
- Steudle, E., and J. Frensch. 1996. Water transport in plants: Role of the apoplast. *Plant and Soil* 187:67-69.
- Susiluoto, S., and F. Berninger. 2007. Interactions between morphological and physiological drought responses in *Eucalyptus microtheca*. *Silva Fennica* 41: 221–233.
- Turner, N.C. 1997. Further progress in crop water relations. *Advances in Agronomy* 58:293-338.
- Vargas, H., J. J., y A. Muñoz O. 1991. Potencial hídrico, transpiración y resistencia estomatal en plántulas de cuatro especies de *Pinus*. *Agrociencia, Serie Recursos Naturales Renovables* 1: 25-38.

- Wang, D., E. Bachelard, and C. Banks. 1988. Growth and water relations of seedlings of two subspecies of *Eucalyptus globulus*. *Tree Physiology* 4: 129-138.
- Wang, W. X., B. Vinocur, and A. Altman. 2003. Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures: towards genetic engineering for stress tolerance. *Planta* 218: 1–14.
- Yin, X., J. A. Perry, and R. K. Dixon. 1989. Fine-root dynamics and biomass distribution in a *Quercus* ecosystem following harvesting. *Forest Ecology and Management*. 27: 159-177.