

CRECIMIENTO DE LA RAÍZ EN PLANTAS JÓVENES DE *Pinus pinceana* Gordon EN RESPUESTA A LA HUMEDAD DEL SUELO

ROOT GROWTH IN YOUNG PLANTS OF *Pinus pinceana* Gordon IN RESPONSE TO SOIL MOISTURE

Diana Córdoba-Rodríguez¹, J. Jesús Vargas-Hernández^{1*}, Javier López-Upton¹, Abel Muñoz-Orozco²

¹Posgrado Forestal, ²Posgrado en Recursos Genéticos y Productividad, Campus Montecillo, Colegio de Postgraduados. 56230. Carretera México-Texcoco, km 36.5. Montecillo, Estado de México, México. (vargashj@colpos.mx).

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 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 dos condiciones de humedad del suelo, en plantas de seis poblaciones de la especie que representan un gradiente geográfico de aridez. 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 d. La restricción del riego redujo en 27 % el número de raíces principales y en 51 % la biomasa de la raíz debajo de los 15 cm de profundidad del suelo, pero aumentó en 166 % el número de raíces laterales y en 83 % el número de raíces finas en crecimiento y redujo en 30 % la relación parte aérea/raíz. Las poblaciones de la región sur del área de distribución natural de la especie, nativas de sitios con un menor índice de aridez, fueron más afectadas por la sequía en el crecimiento de la raíz, en particular la longitud y el volumen del sistema radical. Esto sugiere que las diferentes condiciones ambientales a las que está sujeto este pino en su hábitat natural han dado pauta a una diferenciación ecotípica y genética en el crecimiento y estructura de la raíz que permite mitigar los efectos de eventos adversos como la sequía. Esta diferenciación ecotípica es útil en programas de restauración ecológica y conservación de la especie.

Palabras clave: pino piñonero, sequía, adaptación, estrés hídrico, distribución de biomasa, variación geográfica.

*Autor responsable ❖ Author for correspondence.

Recibido: Julio, 2010. Aprobado: Mayo, 2011.

Publicado como ARTÍCULO en *Agrociencia* 45: 493-506. 2011.

ABSTRACT

Pinus pinceana Gordon is an endemic pinyon pine of México that grows in semiarid conditions, in isolated populations, along the Sierra Madre Oriental. In order to identify root traits associated with mechanisms of adaptation to water stress conditions, the growth and root morphology in two soil moisture conditions were evaluated in plants of six populations of the species representing a geographical gradient of aridity. The study was conducted on 3-year-old plants under greenhouse conditions, maintaining soil moisture near field capacity (S_0) or below 20 % of usable moisture (S_1) over a period of 160 d. The restriction of irrigation reduced by 27 % the number of main roots and 51 % of the root biomass below the 15 cm of soil depth, but increased 166 % the number of lateral roots and 83 % the number of fine growing roots and reduced 30 % the shoot/root ratio. Populations of the southern region of the species' natural range, native of sites with lower aridity index were the most affected by drought in the root growth, particularly the length and volume of the root system. This suggests that different environmental conditions to which this pine is subjected in its natural habitat have promoted an ecotypic and genetic differentiation in growth and root structure that can mitigate effects of adverse events such as drought. This ecotypic differentiation is useful in programs for ecological restoration and conservation of the species.

Key words: weeping piñon pine, drought, adaptation, water stress, biomass distribution, geographic variation.

INTRODUCTION

Pinus pinceana Gordon is an endemic piñon pine of México growing in scattered and isolated populations located in two large regions along the Sierra Madre Oriental, in the

INTRODUCCIÓN

P*inus 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 (Ledig *et al.*, 2001; Favela *et al.*, 2009). En general, el clima del área de distribución de la especie es seco (BS de la clasificación de Köppen), con lluvias en verano, extremo, con una precipitación media anual que varía de 350 mm a 750 mm y una temperatura media anual de 14 a 18 °C (García, 1987). Estas regiones están separadas por montañas y grandes extensiones de zonas semiáridas; 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. Ramírez-Herrera (2007) señala 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 tiene una función fundamental en la distribución natural de las especies forestales, en su diversidad dentro de determinados biomasas, 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; 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). La incidencia de estas limitaciones en edades tempranas repercute en el desarrollo posterior de las plantas; en especies forestales, a menudo se presenta una elevada mortalidad y escaso establecimiento de las plántulas en el terreno, (Baquedano y Castillo, 2007). Debido a lo anterior, la sequía puede ser un factor de particular importancia en la diferenciación de las poblaciones con base en características de valor adaptativo en condiciones de aridez. Datos generados a través de modelación climática indican que existe un gradiente de aridez de sur a norte en el noreste de México (Sáenz-Romero *et al.*, 2010), incluyendo el área de distribución

states of Hidalgo, Querétaro, San Luis Potosí, Zacatecas, Coahuila and Nuevo León (Ledig *et al.*, 2001; Favela *et al.*, 2009). In general, the climate of the distribution area of the species is dry (BS Köppen classification); extreme weather with summer rainfall, an average annual rainfall ranging from 350 to 750 mm and an annual mean temperature of 14 to 18 °C (García, 1987). These regions are separated by mountains and large extensions of semiarid areas; within each region, *P. pinceana* populations are isolated from each other by geographical barriers, making it difficult the genetic exchange between them. Ramírez-Herrera (2007) noted there is a high degree of genetic differentiation among populations of the species in different traits, due to both the effects of the genetic drift and natural selection, given the restrictive limits of the environment where they grow.

Water plays a key role in the natural distribution of forest species, in their diversity within certain biomass, as well as in their productivity, morphological and physiological traits (Kubiske and Abrams, 1992). Water availability has significant influence on growth and development of forest species, especially at early ages (Vargas and Muñoz, 1991; Turner, 1997). Periodic drought events cause water stress in plants, affecting growth, anatomy, morphology, physiology and biochemistry of plant tissues (Kramer and Kozlowski, 1979). The incidence of these limitations at early ages affects the subsequent development of plants; in forest species, often a high mortality and poor establishment of seedlings in the field are present (Baquedano and Castillo, 2007). Because of this, a drought may be a critical factor in the differentiation of populations based on traits of adaptive value in arid conditions. Data generated through climate modeling indicate that there is a gradient of aridity from south to north in northeastern México (Sáenz-Romero *et al.*, 2010), including the natural distribution area of the species, so it is expected to have ecotypic differences associated with the geographic origin of the germplasm in the growth of plants under conditions of water stress.

An important trait for the successful establishment and survival of plants is the growth and development of roots, since absorption of water and nutrients, essential for various physiological processes, largely depends on roots. Modifications of the root system

natural de la especie, por lo que se espera que haya diferencias ecotípicas asociadas al origen geográfico del germoplasma en el crecimiento de las plantas en condiciones de estrés hídrico.

Una característica importante para el éxito en el establecimiento y supervivencia de las plantas es el crecimiento y desarrollo de la raíz, pues de ésta depende en gran medida la absorción de agua y nutrientes 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 a su ambiente (García-Figueroa y Vargas-Hernández, 2000). La plasticidad del crecimiento y de la estructura del sistema radical varía ampliamente entre las especies forestales; se han encontrado grandes diferencias entre poblaciones en la asignación de recursos y crecimiento de la raíz en respuesta a limitaciones en la disponibilidad de agua. 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 *Eucalyptus globulus* Labill., por ejemplo, Wang *et al.* (1988) y Costa e Silva *et al.* (2004) señalan una amplia variación entre procedencias en cuanto a la velocidad de crecimiento de la raíz y la relación parte aérea/raíz. Achat *et al.* (2008) indican que *Pinus pinaster* Aiton tiende a modificar la densidad de raíces finas en sitios con diferentes restricciones ambientales, especialmente en las capas superiores del suelo, más expuestas a la erosión y la falta de agua.

El estudio del comportamiento de las plantas en condiciones precarias de humedad, particularmente en especies forestales, es clave en planes de restauración y conservación de áreas geográficas importantes ante las condiciones de cambio climático (Ramírez-Herrera, 2007; Martiñón-Martínez *et al.*, 2011); en el caso del noreste de México, se pronostica que las condiciones de aridez aumentarán debido al incremento de la temperatura y reducción de la precipitación asociadas al cambio climático (Sáenz-Romero *et al.*, 2010). *Pinus pinceana* es una especie con potencial para utilizarse en programas de rehabilitación y recuperación de suelos degradados, con escasa materia orgánica, erosionados y con baja retención de humedad, dentro de su hábitat natural. Córdoba *et al.* (2008) reportan una amplia plasticidad en el crecimiento de la raíz en plantas de 10 poblaciones de *P. pinceana* al crecer en dos tipos de suelo (arcilloso y

in response to drought conditions are of great importance for plant adaptation to its environment (García-Figueroa and Vargas-Hernández, 2000). The plasticity of growth and structure of the root system widely vary among the forest species; large differences among populations have been found in resource allocation and root growth in response to limited water availability. In some species is common to find variation in resource allocation and in structure and morphology of the root system according to the needs plants have on the site. In *Eucalyptus globulus* Labill., for example, Wang *et al.* (1998) and Costa and Silva *et al.* (2004) show a wide variation between origins in terms of root growth rate and shoot/root ratio. Achat *et al.* (2008) indicate that *Pinus pinaster* Aiton tends to modify the density of fine roots in sites with different environmental constraints, especially in the upper soil layers, more exposed to erosion and lack of water.

The study of seedling response under precarious soil moisture conditions, particularly in forest species, is a key in the restoration and conservation programs of important geographical areas under climate change conditions (Ramírez-Herrera, 2007; Martiñón-Martínez *et al.*, 2011). In the case of northeastern México, it is expected that aridity conditions will increase due to higher temperature and lower precipitation associated with climate change (Sáenz-Romero *et al.*, 2010). *Pinus pinceana* is a species with potential to be used in rehabilitation and recovery programs of degraded soils, with scarce organic matter, eroded and with low moisture retention, within its natural habitat. Córdoba *et al.* (2008) report a broad plasticity in root growth in plants from 10 populations of *P. pinceana* growing in two soil types (clay and silty clay loam) under favorable moisture conditions; although the root morphology was similar among the populations, those from northern Mexico tended to allocate more resources to the root (greater length and dry weight). However, there is no information about the dynamics of growth and structure of the root system in populations of the species along a geographical gradient of aridity, growing in limiting conditions of soil moisture. Therefore, the objective of this study was to evaluate the growth and root morphology in young plants of six populations of *P. pinceana* exposed to two common conditions of soil moisture, in order to identify the effect that moisture

migajón arcillo limoso), en condiciones de humedad favorable; aunque la morfología de la raíz fue similar entre las poblaciones, las provenientes del norte de México tendieron a asignar más recursos a la raíz (mayor longitud y peso seco). Sin embargo, no existe información acerca de la dinámica del crecimiento y estructura del sistema radical en poblaciones de la especie a lo largo de un gradiente geográfico de aridez, al crecer en condiciones limitantes de humedad del suelo. Por ello, el objetivo de este estudio fue evaluar el crecimiento y morfología de la raíz en plantas jóvenes de seis poblaciones de *P. pinceana* expuestas a dos condiciones comunes de humedad del suelo, con el propósito de identificar el efecto que tiene la disponibilidad de humedad sobre la estructura del sistema radical resultante de posibles diferencias adaptativas desarrolladas en las localidades de origen.

MATERIALES Y MÉTODOS

Material biológico

Se obtuvo semilla de seis poblaciones de *P. pinceana* que representan un gradiente geográfico de aridez en la distribución natural de la especie (Figura 1). Los datos de localización y las condiciones de temperatura y precipitación media anual e índice de aridez de las seis poblaciones se presentan en el Cuadro 1. La semilla fue germinada en contenedores en el vivero del Postgrado Forestal del Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo (19° 27' 38" N, 98° 24' 54" O; 2250 m), y a los tres años de edad se seleccionaron 24 plantas por población (de más de 250 plantas por población), lo más uniforme posible en altura, diámetro del tallo y presencia de hojas secundarias. Antes del experimento las plantas crecieron en invernadero, en contenedores de plástico de 15 cm de largo y 5 cm de diámetro (350 cm³) 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 una longitud promedio 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.

Establecimiento del ensayo y diseño experimental

Las plantas seleccionadas se trasplantaron a tubos de PVC (10 cm diámetro y 100 cm alto), llenados con una mezcla 2:1 de suelo agrícola, procedente de los campos experimentales del Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo, y tezontle (roca volcánica extrusiva de textura porosa) con un tamaño de 1 a 5 mm. Esta mezcla generó un sustrato con una textura

availability has on the structure of the root system as a result of possible adaptive differences developed in the locations of origin.

MATERIALS AND METHODS

Biological material

Seeds were obtained from six *P. pinceana* populations representing a geographic gradient of aridity in the natural range of the species (Figure 1). Location data and conditions of temperature and mean annual precipitation and aridity index of the six populations are shown in Table 1. The seed was germinated in containers in the nursery of the Forestry Program, Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo (19° 27' 38" N, 98° 24' 54" W; 2250 m), and 24 three-year-old plants were selected by population (from over 250 plants per population), as uniform as possible in height, stem diameter and presence of secondary needles. Before the experiment, plants were grown in a greenhouse in plastic containers 15 cm long and 5 cm in diameter (350 cm³) with a substrate formed by the mixture of perlite (25 %), pine bark (25 %) and sandy agricultural soil (50 %). At the beginning of the nursery trial, the plants were, on average, 33 cm tall and 9 mm in diameter at the stem base, with secondary needles, and in some cases with more than three lateral branches.

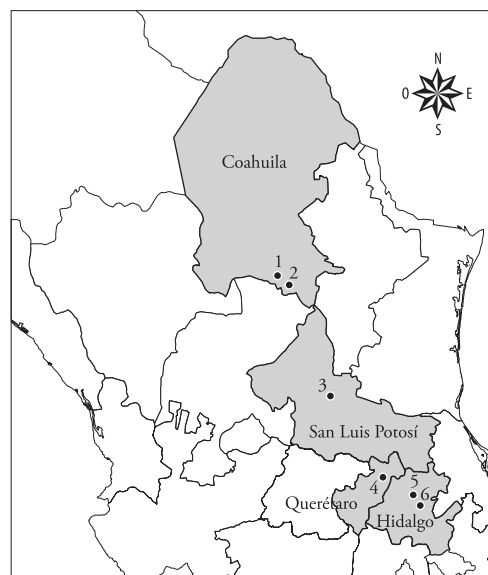


Figura 1. Distribución natural de las seis poblaciones en estudio de *P. pinceana*.

Figure 1. Natural distribution of the six populations of *P. pinceana* studied.

Cuadro 1. Localización geográfica y condiciones de temperatura (tma), precipitación (pma) e índice de aridez (ia) de las poblaciones de *P. pinceana* incluidas en el estudio.

Table 1. Geographical location and temperature conditions (tma), rainfall (pma) and aridity index (ia) of the populations of *P. pinceana* included in the study.

Núm.	Localidad y estado	Latitud (N)	Longitud (O)	Altitud (m)	tma [†] (°C)	pma [†] (mm)	ia [†]
1	El Cinco, Coahuila	25° 10' 41"	101° 41' 16"	2250	16.2	463	0.14
2	Santa Elena, Coahuila	25° 01' 38"	101° 24' 29"	2077	16.5	483	0.13
3	Matehualilla, San Luis Potosí	22° 42' 32"	100° 28' 05"	2020	17.9	506	0.14
4	Magüey Verde, Querétaro	21° 05' 25"	099° 42' 00"	2176	16.3	748	0.09
5	El Arenalito, Hidalgo	20° 39' 27"	099° 02' 58"	1880	17.8	597	0.11
6	San Cristóbal, Hidalgo	20° 37' 53"	098° 58' 31"	1915	17.5	660	0.10

[†]tma: temperatura media anual; pma: precipitación media anual; ia: índice de aridez ($ia = gd^{0.5}/pma$, gd representa los grados-día en el año con temperatura mayor a 5 °C). Datos estimados con el modelo Spline descrito por Refheldt (2006), disponible en <http://forest.moscowsl.wsu.edu/climate/> ❖ [†]tma: mean annual temperature; pma: mean annual precipitation; ia: index of aridity ($ia = gd^{0.5}/pma$, gd represents the degrees-day in the year with temperatures above 5 °C). Data estimated with the Spline model described by Refheldt (2006) available at <http://forest.moscowsl.wsu.edu/climate/>.

de migajón-arcillo-limoso (determinada con el método de Bouyoucos), con 36 % de porosidad (mediante la técnica de la cubeta), 1.68 % de materia orgánica (método de Walkley-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. Estos análisis se realizaron en el laboratorio de Física de Suelos del Colegio de Postgraduados.

El sustrato se humedeció a capacidad de campo al momento de colocar la planta en el tubo de PVC con el propósito de asegurar su establecimiento. Luego, las plantas de cada población se separaron aleatoriamente en dos grupos; en uno la humedad del suelo se mantuvo cercana a capacidad de campo (S_0), agregando el agua necesaria en el momento que se registraba un contenido de humedad cercano al 50 % de la humedad aprovechable. En el otro grupo (S_1) el contenido de humedad fue menor a 20 % de humedad aprovechable (11.6 % contenido de humedad), agregando agua al sustrato para alcanzar este nivel al registrar un contenido de humedad de 9 % (Figura 2). Se utilizó un arreglo factorial en parcelas divididas con un 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, sin competencia por espacio de crecimiento entre ellas.

Para determinar el momento oportuno del riego en cada uno de los envases, el contenido de humedad del suelo se monitoreó semanalmente con el TDR (Time Domain Reflectometry) en tres puntos a lo largo del tubo (30, 60 y 90 cm desde la parte superior). Los tubos fueron perforados previamente (5 mm de diámetro) para permitir la entrada lateral de las varillas metálicas

Trial establishment and experimental design

The selected plants were transplanted into PVC tubes (10 cm diameter and 100 cm high), filled with a 2:1 mixture of agricultural land from the experimental fields of the Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo, and tezontle (extrusive volcanic rock of porous texture) with a size of 1 to 5 mm. This mixture created a textured substrate of loam, silty clay (determined by the method of Bouyoucos), with 36 % porosity (using the technique of the bucket), 1.68 % organic matter (Walkley-Black method) and moisture retention curve (method of the pot and membrane) with 21 % humidity at field capacity and 9 % moisture at -1.5 Mp. These analyses were carried out in the Laboratory of Soil Physics at the Colegio de Postgraduados.

The substrate was irrigated to field capacity conditions at the time of placing the plant in the PVC tube in order to ensure its establishment. Then, plants from each population were randomly separated into two groups; in one, soil moisture remained near field capacity (S_0), adding the water needed at the time that a moisture content of about 50 % of available soil water was recorded. In the other group (S_1), moisture content was below 20 % of available water (11.6 % moisture content), adding water to the substrate to reach this level when a moisture content of 9 % was recorded (Figure 2). A factorial arrangement in split-plots with a randomized block design and four replications was used. Soil moisture treatments were assigned to main plots and populations to sub-plots, with three plants per experimental unit, without competition for growing space among them.

To determine the timing of irrigation in each container, soil moisture content was monitored weekly with the TDR (Time Domain Reflectometry) at three points along the tube (30, 60

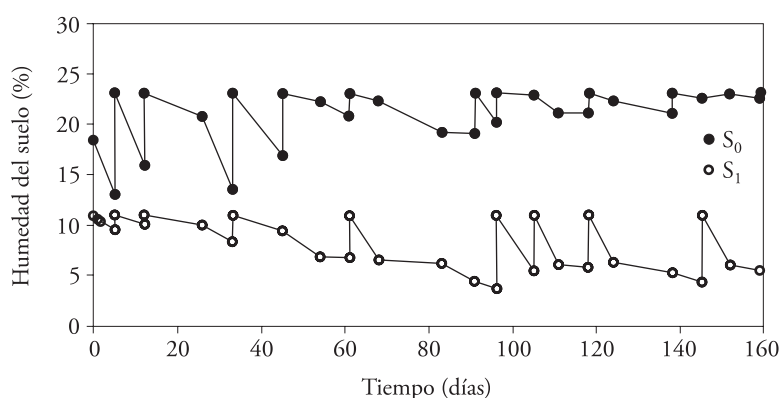


Figura 2. Dinámica del contenido de humedad del suelo en los tratamientos S₀ y S₁ aplicados a plantas de tres años de edad de *P. pinceana*.

Figure 2. Dynamics of the soil moisture content in the S₀ and S₁ treatments applied to 3-year-old plants of *P. pinceana*.

del TDR. Al 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. Cuando el contenido de humedad alcanzó el nivel inferior deseado en cada tratamiento, se aplicó el agua necesaria con una jeringa en cada nivel del tubo para alcanzar el contenido de humedad pre-establecido.

Variables evaluadas

Los tratamientos de humedad iniciaron 12 semanas después del trasplante a los tubos de PVC. Cada dos meses, desde el 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; dado que las plantas estaban separadas lo suficiente para evitar competencia lateral entre ellas, no fue necesario reacomodar las plantas después de cada cosecha. 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, usando 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 equivale al volumen de la raíz en cm³.

Después de las determinaciones en fresco, las muestras se secaron en un horno (Marca Terlab) a 60 °C por 72 h para obtener el peso seco de cada sección en una balanza analítica (Ohaus Navigator). La raíz fue dividida en dos secciones, para registrar el peso de los primeros 15 cm y del resto de la raíz; con estos datos se obtuvo la biomasa total de la raíz y la relación parte aérea/raíz.

and 90 cm from the top). The tubes were previously drilled (5 mm diameter) to allow for the side entry of the metal rods of the TDR. When measuring soil moisture, the instrument was calibrated by measuring the percentage of moisture in the water contained in a beaker (100 %) and in a sample of moist substrate to a known percentage. When the moisture content reached the lowest level required at each treatment, water required was applied with a syringe at each level of the tube to reach the pre-established moisture content.

Evaluated variables

The moisture treatments began 12 weeks after transplantation to the PVC tubes. Every two months since the beginning of moisture treatments, there was a destructive sampling of plants, removing on each occasion a plant randomly taken from each experimental unit; since plants were separated enough to prevent lateral competition between them, it was not necessary to rearrange the plants after each harvest. To facilitate extraction and ensure obtaining the root system intact, the tube was cut into two longitudinal sections and the substrate was washed carefully to avoid breaking any of the main roots. The root and shoot of the plants were separated to determine the number of main roots, average length of these roots (cm), number of growing roots (roots with white tips), number of primary lateral roots and volume of the root system below the first 15 cm depth, as well as of the entire root (total volume). The root volume was determined based on Archimedes' principle, using a precision digital balance and a beaker of water. By immersing the roots in water, without touching the sides of the beaker, the increase in weight (measured in g) is equivalent to the root volume in cm³.

After determinations in fresh, samples were dried in an oven (Terlab®) at 60 °C for 72 h to obtain the dry weight of each section on an analytical balance (Ohaus Navigator). The root was divided in two sections, to record the weight of the first 15 cm and the rest of the root; with these data the total biomass of the root and the shoot/root ratio was obtained.

Análisis estadístico

El análisis de varianza se realizó con SAS (1998), usando el modelo estadístico de medidas repetidas (Moser *et al.*, 1990):

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

donde, $\mu + B_i + T_j + BT_{ij} + P_k + TP_{jk} + \alpha_{ijk}$ representan los efectos entre sujetos (unidades experimentales) asociados con los factores bloques (B), tratamientos de humedad (T), poblaciones (P) y sus interacciones, incluyendo el error experimental (α_{ijk}) entre sujetos; $F_l + TF_{jl} + PF_{kl} + TPF_{jkl}$ representan los efectos dentro de sujetos asociados con la fecha de muestreo (F) y sus interacciones con los otros factores; y ε_{ijkl} el error experimental dentro de sujetos.

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 al encontrar efectos significativos se compararon las medias con la prueba de Tukey ($p \leq 0.05$).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

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

Hubo 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 debajo de los primeros 15 cm de profundidad y en la relación parte aérea/raíz (Cuadro 2).

Aunque la sequía no afectó significativamente 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 3). En condiciones de humedad restringida (S_1) el número de raíces principales y el peso seco de la raíz debajo de los 15 cm de profundidad del suelo disminuyó 27 % y 51 %, pero el número de raíces laterales y el número de raíces finas en crecimiento aumentó 166 % y 83 %. Además, la sequía redujo en 12 % la relación parte aérea/raíz (Cuadro 3).

Cuando hay factores limitantes, por ejemplo escasa humedad, las plantas manifiestan mecanismos

Statistical analysis

The variance analysis was performed with SAS (1998), using the statistical model of repeated measures (Moser *et al.*, 1990):

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

where $\mu + B_i + T_j + BT_{ij} + P_k + TP_{jk} + \alpha_{ijk}$ represent the effects between subjects (experimental units) associated with the factors block (B), water treatments (T), populations (P) and their interactions, including the experimental error (α_{ijk}) between subjects; $F_l + TF_{jl} + PF_{kl} + TPF_{jkl}$ represent the effects within the subjects associated with the sampling date (F) and its interactions with the other factors; and ε_{ijkl} is the sampling error within sub-plots.

For the statistical analyses, discrete variables were transformed with the square root function. Also, average values per treatment and population were calculated for each sampling date and in cases where significant effects were found, a comparison of means with the Tukey test was carried out ($p \leq 0.05$).

RESULTS AND DISCUSSION

Effect of soil moisture on root growth and structure

There were significant differences among soil moisture treatments on the number of the main, lateral and growing roots, as well as in the root dry weight below the first 15 cm depth and in the shoot/root ratio (Table 2).

Although drought did not significantly affect volume and total root biomass, did cause an important change in the allocation and use of resources for growth of the root system, by modifying its structure and the shoot/root ratio (Table 3). Under conditions of water restriction (S_1) the number of main roots and root dry weight below 15 cm soil depth were reduced by 27 % and 51 %, but the number of lateral roots and the number of fine growing roots increased in 166 % and 83 %. Also, drought reduced by 12 % the shoot/root ratio (Table 3).

When there are limiting factors, such as low moisture, plants express mechanisms that allow them to buffer the effects of the limiting factor and generally show a tendency to reduce the biomass accumulation and the shoot/root ratio, with a greater

Cuadro 2. Análisis de varianza de características de crecimiento de la raíz en plantas de *Pinus pinceana*.
Table 2. Analysis of variance of root growth traits in *Pinus pinceana* plants.

Fuente de variación	gl	rp	lr	rc	rl	vrn	vtr	psr ₀	psr _n	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: número de raíces principales; lr: longitud de raíz (cm); rc: número de raíces en crecimiento; rl: número de raíces laterales; vrn: volumen del sistema radical abajo de 15 cm de profundidad (cm³); vtr: volumen total de la raíz (cm³); psr₀: peso seco de la raíz arriba de 15 cm de profundidad (g); psr_n: peso seco de la raíz abajo de 15 cm de profundidad (g); pstr: peso seco total de la raíz (g); rpar: relación parte aérea/raíz. * y ** significativos p≤0.05 y p≤0.01; ns, no significativo (p>0.05) ❖ df: degrees of freedom; rp: number of main roots; lr: root length (cm); rc: number of growing roots; rl: number of lateral roots; vrn: volume of the root system below 15 cm depth (cm³); vtr: total root volume (cm³); psr₀: dry weight of roots above 15 cm depth (g); psr_n: root dry weight below 15 cm depth (g); pstr: total dry weight of root (g); rpar: shoot/root ratio. * and ** significant p≤0.05 and p≤0.01; ns, not significant (p>0.05).

Cuadro 3. Valores promedio por tratamiento (S₀ y S₁) de las características de la raíz en plantas de *Pinus pinceana* en dos condiciones de humedad del suelo.

Table 3. Average values per treatment (S₀ and S₁) of root traits in *Pinus pinceana* plants under two soil moisture conditions.

Tratamiento	rp [†]	lr	rc	rl	vrn	vtr	psr ₀	psr _n	pstr	rpar
S ₀	5.4a [‡]	70.0a	19.6b	3.1b	14.6a	24.2a	6.2a	4.2a	10.4a	1.38a
S ₁	3.9b	67.6a	35.9a	8.4a	16.1a	25.5a	4.4a	2.0b	6.5a	1.22b

[†] El significado de los códigos de las variables y sus unidades de medida se presentan en el Cuadro 2. [‡] Valores en una columna con diferente letra son estadísticamente diferentes (p≤0.05) ❖ [†] Meaning of trait codes and their measurement units are presented in Table 2. [‡] Values in a column with different letter are statistically different (p≤0.05).

que les permiten amortiguar los efectos del factor limitante y, en general, muestran una tendencia a reducir la acumulación de biomasa y la relación parte aérea/raíz, con una mayor cantidad de recursos asignados a esta última (Hasse y Rose, 1994; Doi *et al.*, 2008). Esta situación es particularmente común cuando las plantas enfrentan estrés hídrico, como se ha mostrado en diferentes especies (Hasse y Rose, 1993; Martínez-Trinidad *et al.*, 2002; Baquedano y Castillo, 2007). En *E. globulus*, en condiciones de sequía, hay una reducción significativa de la relación parte aérea/raíz, lo cual es un mecanismo que mantiene un balance entre la capacidad de absorción de agua y la demanda transpiratoria del follaje (Costa e Silva *et al.*, 2004).

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,

amount of resources allocated to the latter (Hasse and Rose, 1994; Doi *et al.*, 2008). This situation is particularly common when plants face water stress, as it has been shown in different species (Hasse and Rose, 1993; Martínez-Trinidad *et al.*, 2002; Baquedano and Castillo, 2007). In *E. globulus*, under drought conditions, there is a significant reduction of the shoot/root ratio, which is a mechanism that maintains a balance between water absorption capacity and transpiration demand of foliage (Costa and Silva *et al.*, 2004).

Another important aspect in the response to drought is the modification of the structure and distribution of root in the soil (number of lateral roots, number of growing roots, root length, etc.); because of the limited available resources the plants channeled their resources to the structures that allow for a more efficient functioning. In *P. pinceana*, the length of the main roots was not modified,

longitud de raíz, etc.); debido a la limitación de recursos disponibles las plantas canalizan sus recursos hacia las estructuras que les permiten una mayor eficiencia en su funcionamiento. En *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 (Cuadro 3). En *Tectona grandis* (Singh y Srivastava, 1985) y *Eucalyptus globulus* (Kätterer *et al.*, 1995) la cantidad de raíces aumentó después de un período de sequía, lo cual sugiere que este evento estimuló la formación de raíces. En cambio, el número de raíces laterales se redujo en *Fraxinus ornus* en condiciones de sequía, pero aumentó la longitud total de la raíz y el número de raíces en crecimiento, mientras que en *Quercus pubescens* se redujo tanto la longitud de la raíz como el número de raíces laterales y en crecimiento (Chiatante *et al.*, 2006).

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* que permite aumentar la capacidad de exploración del suelo y extraer la poca humedad disponible, sin que represente un uso excesivo de recursos. Dada la frecuente 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 y concentran las raíces finas (de absorción) en las zonas con mayor disponibilidad de recursos, con un uso más eficiente de su energía (Jackson *et al.*, 1990). Keyes y Grier (1981) reportan que en sitios de menor productividad *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco produce una mayor cantidad de raíces finas, pero con una menor longevidad, mecanismo que aumenta la capacidad de exploración y extracción de nutrientes en el horizonte superior del suelo.

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

Entre las poblaciones estudiadas hubo diferencias ($p \leq 0.05$) sólo en el número de raíces principales y en el volumen total de raíz y por debajo de los 15 cm de profundidad del suelo (Cuadro 2). Las poblaciones del norte (El Cinco, Santa Elena y Matehualilla) presentaron un mayor número de raíces

but an increase both in the number of lateral and growing roots was observed (Table 3). In *Tectona grandis* (Singh and Srivastava, 1985) and *Eucalyptus globulus* (Dätterer *et al.*, 1995) the number of roots increased after a drought period suggesting that this event stimulated root formation. In contrast, the number of lateral roots was reduced in *Fraxinus ornus* under drought conditions, but the total root length and the number of growing roots increased, while in *Quercus pubescens* both root length and the number of lateral and growing roots were reduced (Chiatante *et al.*, 2006).

The reduction in the number of main roots and the increase in the number of lateral and growing roots at the restrictive soil moisture conditions show a mechanism of the plants of *P. pinceana* which increases the ability to explore soil and extract the little soil moisture available, without representing an excessive use of resources. Given the frequent spatial and temporal variability in water and minerals distribution in the soil profile, many plant species show morphological plasticity in the root system and focus the fine roots (absorption) in areas with higher resources availability, for a more efficient energy use (Jackson *et al.*, 1990). Keyes and Grier (1981) report that in less productive sites, (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco produces a higher amount of fine roots, but with less longevity, a mechanism that increases the capacity for exploration and extraction of nutrients in the upper soil horizon.

Differences among populations in root growth and structure

Among the studied populations there were only differences ($p \leq 0.05$) in the number of main roots and in the total and below-15-cm-soil-depth root volume (Table 2). Northern populations (El Cinco, Santa Elena and Matehualilla) showed a greater number of main roots (average 5.1), as well as a greater total and below-15-cm-soil-depth root volume (26.4 and 16.0 cm³ on average) (Table 4).

In other woody species, plants from xeric environments show morphological and physiological traits distinct from those of other populations when growing in similar soil moisture conditions, but not necessarily in root traits. For example, in *Quercus rubra* L. plants from dry sites were more efficient in water use and more tolerant to drought than

principales (5.1 en promedio), así como un mayor volumen total de raíz y por debajo de 15 cm de profundidad del suelo (26.4 y 16.0 cm³ en promedio) (Cuadro 4).

En otras especies leñosas, las plantas provenientes de ambientes xéricos presentan características morfológicas y fisiológicas distintivas a las de otras poblaciones al crecer en condiciones similares de humedad del suelo, aunque no necesariamente en la raíz. Por ejemplo, en *Quercus rubra* L. las plantas procedentes de localidades secas tuvieron mayor eficiencia en el uso de agua y fueron más tolerantes a la sequía que las de zonas mésicas, al crecer ambas fuera de su lugar de origen en condiciones similares de humedad del suelo (Kubiske y Abrams, 1992). En *P. pinceana* también se observó este patrón geográfico ya que las plantas procedentes de la región norte, donde existe una menor precipitación y un mayor índice de aridez (Cuadro 1), produjeron, en promedio de las dos condiciones de humedad evaluadas, un mayor número de raíces principales; esta característica puede ser un mecanismo adaptativo importante asociado a las condiciones de aridez, porque las raíces principales pueden llegar a horizontes más profundos y confieren a las plantas una mayor capacidad de exploración de la humedad del suelo (Fitter *et al.*, 1991; Baquedano y Castillo, 2007; Kajimoto *et al.*, 2007).

El volumen de la raíz también es una característica adaptativa importante que se ha correlacionado en forma positiva con la supervivencia y crecimiento de las plantas en el terreno de plantación (Rose *et al.*, 1991). Las plantas con mayor volumen de raíz pueden superar más fácilmente el estrés de trasplante, presentan un mayor potencial de crecimiento radical

those from mesic areas, while growing both outside their place of origin under similar conditions of soil moisture (Kubiske and Abrams, 1992). This geographic pattern was also observed in *P. pinceana*, since plants from the northern region where there is less precipitation and a high aridity index (Table 1), produced, on average of the two moisture conditions evaluated, a higher number of main roots; this trait can be an important adaptive mechanism associated with arid conditions, since the main roots can reach deeper horizons and give the plants a greater ability to explore the soil moisture (Fitter *et al.*, 1991; Baquedano and Castillo, 2007; Kajimoto *et al.*, 2007).

Root volume is also an important adaptive trait that has been positively correlated with survival and growth of plants in the field (Rose *et al.*, 1991). Plants with larger root volume can more easily overcome transplant stress, have a higher root growth potential and a greater ability to absorb water and nutrients. Hasse and Rose (1994) found that in *Pseudsuga menziesii* plants that developed a larger volume under water stress conditions exhibited higher nutrient concentrations in leaves as well as a higher plant growth rate. In plantations of the same species, root volume has been found to be a good predictor of plant behavior in the field, since plants with a highest volume performed better at stress conditions (Alzugaray *et al.*, 2004).

Interaction of populations by drought levels

Populations of *P. pinceana* did not respond in a similar way to drought conditions in resources allocation to root, especially in regard to the length,

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

Table 4. Average values per population of root traits in plants of *P. pinceana* subjected to two soil moisture conditions.

Población	rp [†]	lr	rc	rl	vrn	vtr	psr ₀	psr _n	pstr	rpar
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
Magüey 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

[†] El significado de los códigos de las variables y sus unidades de medida se presentan en el Cuadro 2. [‡] Valores en una columna con diferente letra son estadísticamente diferentes (p≤0.05) [§] Meaning of trait codes and their measurement units are presented in Table 2. [§] Values in a column with different letter are statistically different (p≤0.05).

y una mayor capacidad de absorción de agua y nutrientes. Hasse y Rose (1994) encontraron que en *Pseudotsuga menziesii* las plantas que desarrollaron un mayor volumen bajo condiciones de estrés hídrico exhibieron mayores concentraciones de nutrientes en las hojas así como un mayor crecimiento de la planta. En plantaciones de la misma especie 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 (Alzugaray *et al.*, 2004).

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, encontrándose una interacción significativa entre el nivel de humedad del suelo y las poblaciones (Cuadro 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 5). En cambio, las poblaciones de la región sur fueron las más afectadas por la sequía en estas características de la raíz.

Es importante notar que en el promedio de la especie no se observó un efecto significativo de la sequía en la longitud y el volumen de raíz (Cuadro 3), pero la respuesta de las poblaciones en estas características

biomass and volume of the root system, finding a significant interaction between the level of soil moisture and populations (Table 2). In general, the northern populations (El Cinco, Santa Elena and Matehualilla) had a greater allocation of resources to the root under drought conditions, which was reflected in a greater length of primary roots and in greater root volume (Table 5). In contrast, southern populations were the most affected by drought in these root traits.

It is important to note that on the average of the species, a significant effect of drought on root length and volume was not observed (Table 3), but the response of the populations in these traits differ from each other (Table 5). The ability of the northern populations to maintain a greater root length and volume under drought conditions may increase their chances of survival under restricted soil moisture conditions, and appears to be a result of adaptation to their site of origin, as these populations are exposed to more severe moisture conditions in their natural habitat, as compared to environmental conditions in the southern region. In *Picea abies* it was observed that the moisture availability along an altitudinal transect in the area of natural distribution of the species is a limiting factor for some of its populations, since those originating from sites with higher drought events had a better performance when growing in an environment different from its original site (Modrzynski and Ericsson, 2002). In another study with the same species, plants from dry sites were more tolerant to the effects of drought, showing a greater root growth and greater water use efficiency (Blödner *et al.*, 2005).

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

Table 5. Average values per population of the growth characteristics of *P. pinceana* plants under favorable moisture conditions (S_0) and drought (S_1), in which there was a significant interaction.

Población	lr [†]		vrn		vtr		pstr ₀		pstr	
	S ₀	S ₁	S ₀	S ₁	S ₀	S ₁	S ₀	S ₁	S ₀	S ₁
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
Magüey 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

[†] El significado de los códigos de las variables y sus unidades de medida se presentan en el Cuadro 2 ♦ [†] Meaning of trait codes and their measurement units are presented in Table 2.

difiere entre sí (Cuadro 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 en condiciones limitantes de humedad, y parece ser un resultado adaptativo a su sitio de origen, ya que estas poblaciones se encuentran expuestas a condiciones más severas de humedad en su hábitat natural, respecto a las condiciones de las poblaciones en la región sur. En *Picea abies* se observó que la disponibilidad de humedad a lo largo de un transecto altitudinal en el área de distribución natural de la especie es un factor limitante para algunas de sus poblaciones ya que las originarias de sitios con mayores eventos de sequía tenían un mejor desempeño al crecer en un ambiente diferente a su sitio de origen (Modrzyński y Ericsson, 2002). En otro estudio con esa misma especie, 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 *P. pinceana* de la región norte podrían estar adaptadas a condiciones de mayor estrés hídrico que las poblaciones del centro de México, ya que en esa región existe una menor precipitación anual promedio. En ese estudio se mostró 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 se encontró que estas poblaciones también difieren en la acumulación y distribución de biomasa y en la discriminación del isótopo pesado de carbono (^{13}C), lo que les confiere una mayor eficiencia relativa en el uso del agua (Martíñón-Martínez *et al.*, 2011). 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, lo que sugiere 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).

Ramírez-Herrera (2007) mentions that populations of *P. pinceana* of the northern region could be adapted to conditions of greater water stress than populations from central México, since in that region there is a lower average annual rainfall. That study showed that populations of *P. pinceana* of the northern region differ in some traits such as amount of wax on the leaves and growth rate. In another study it was found that these populations also differ in biomass accumulation and distribution and in heavy carbon isotope (^{13}C) discrimination, which gives them a greater relative water use efficiency (Martíñón-Martínez *et al.*, 2011). Populations of El Cinco, Santa Elena, Matehualilla and San Cristóbal had a higher root volume under drought conditions, despite having a lower dry weight, suggesting a mechanism that allows them to increase the water (reflected in the increase of volume) in the root; this mechanism may be the development of osmotic adjustment that allows them to tolerate the poor conditions of moisture. Osmotic adjustment is an adaptive mechanism that may contribute to the mechanisms of drought tolerance in plants as a result of net accumulation of solutes in cells in response to a decrease in water potential or excess of salts in the environment (Wang *et al.*, 2003).

CONCLUSIONS

The results of this study indicate a different behavior of *Pinus pinceana* populations under drought conditions regarding root structure and growth traits. Different environmental conditions to which the species is exposed along the geographical distribution studied have promoted the genetic differentiation in several morphological and physiological traits that mitigate the effects of adverse events such as drought, including the allocation of resources and the structure and growth of the root system.

—End of the English version—



CONCLUSIONES

Los resultados del estudio indican un comportamiento diferente de las poblaciones de *Pinus pinceana* a condiciones de sequía respecto a las características

de crecimiento y estructura de la raíz. Las diferentes condiciones ambientales a las que está sujeta la especie a lo largo de la distribución geográfica estudiada han dado pauta a la diferenciación genética en diferentes características morfológicas y fisiológicas que mitigan los efectos de eventos adversos como la sequía, incluyendo la asignación de recursos y la estructura y crecimiento del sistema radical.

AGRADECIMIENTOS

Al Fondo Sectorial SEMARNAT-CONACYT por el apoyo económico proporcionado para la recolecta del germoplasma utilizado en este trabajo, a través del proyecto 2002-C01-1429 "Ecología, genética de poblaciones y estrategias de conservación de poblaciones naturales de *Pinus pinceana*"; este proyecto forma parte de una de las Tareas del Grupo de Trabajo en Recursos Genéticos Forestales de la Comisión Forestal para América del Norte.

Agradecemos el apoyo del Dr. Carlos Ramírez Herrera en la recolecta del germoplasma y de los trabajadores del vivero del Postgrado Forestal durante la siembra de la semilla y el desarrollo del experimento. También agradecemos los comentarios y sugerencias de dos revisores anónimos y del editor que contribuyeron a mejorar el contenido de esta contribución.

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. *J. For. Res.* 13: 165-175.
- Alzugaray, P., D. Haase, and 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.
- 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. *J. Plant Physiol.* 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. *Environ. Exp. Bot.* 56: 190-197.
- Córdoba R., D., J. J. Vargas H., y J. A. Arévalo R. 2008. Adaptabilidad de poblaciones de *Pinus pinceana* en dos suelos. *Rev. Fitotec. Mex.* 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 Physiol.* 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. *J. For. Res.* 13: 190-195.
- 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. *J. Bot. Res. Inst. Texas* 3: 771-774.
- Fitter, H. A., R. T. Stickland, and L. M. Harvey. 1991. Architectural analysis of plant root systems 1. Architectural correlates of exploitation efficiency. *New Phytol.* 118: 375-382.
- García, E. 1987. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen (adaptado a las condiciones de la República Mexicana). 4a. ed. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 217 p.
- García-Figueroa, M., and J. J. Vargas-Hernández. 2000. Growth and biomass allocation of *Gliricidia sepium* seed sources under drought conditions. *J. Sustainable For.* 10: 45-50.
- 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. *For. Sci.* 39: 275-294.
- Hasse, D., and R. Rose 1994. Effect of soil water content and initial root volume on the nutrient status of 2+0 Douglas-fir seedlings. *New For.* 8: 265-277.
- 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. *J. For. Res.* 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 fertilisation regimes. *For. Ecol. Manag.* 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. *Can. J. For. Res.* 1: 599-605.
- Kramer, J. P., and T. T. Kozlowski. 1979. *Physiology of Woody Plants*. Academic Press. New York. 811 p.
- 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. *Can. J. For. Res.* 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). *Am. J. Bot.* 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.
- Martínón-Martínez, R. J., J. J. Vargas-Hernández, A. Gómez-Guerrero, y J. López-Upton. 2011. Composición isotópica de carbono en follaje de *Pinus pinceana* Gordon sometido a estrés hídrico y térmico. *Agrociencia* 45: 245-258.

- Modrzynski, J., and G. Ericsson. 2002. Response of *Picea abies* populations from elevational transects in the Polish Sudety and Carpathian mountains to simulated drought stress. *For. Ecol. Manag.* 165: 105-116.
- Moser, E. B., A. M. Saxton, and S. R. Pezeshki. 1990. Repeated measures analysis of variance: application to tree research. *Can. J. For. Res.* 20: 524-535.
- Ramírez-Herrera, C. 2007. Quantitative trait variation and allozyme diversity of *Pinus pinceana*. Ph. D. Thesis in Forestry. University of New Brunswick, Canada. 213 p.
- Rehfeldt, G. E. 2006. A spline model of climate for the western United States. Gen. Tech. Rep. RMRS-GTR-165. USDA Forest Service, Fort Collins. 21 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 For.* 5: 195-209.
- Sáenz-Romero, C., G. E. Rehfeldt, N. L. Crookston, P. Duval, R. St-Amant, J. Beaulieu, and B. A. Richardson. 2010. Spline models of contemporary, 2030, 2060 and 2090 climates for Mexico and their use in understanding climate-change impacts on the vegetation. *Climatic Change* 102: 595-623.
- SAS Institute. 1998. SAS User Guide. SAS Institute Inc. Cary, NC, USA. 595 p.
- 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.
- Turner, N. C. 1997. Further progress in crop water relations. *Advances in Agron.* 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 Physiol.* 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.